

**BENTOS EN AMBIENTES LENÍTICOS
CON DIFERENTE GRADO DE CONECTIVIDAD
EN LA LLANURA ALUVIAL DEL RÍO PARANÁ
MEDIO.**

Tesis Doctoral

Tesista Florencia Lucila Zilli

Directora Analía Constanza Paggi

Co-directora Mercedes Rosa Marchese

Doctorado en Ciencias Naturales
Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata

Argentina

2010

A mi familia

Índice General

	Página
Resumen	i
Abstract	iii
Introducción General	1
Capítulo 1 Ambientes leníticos	
1.1 Introducción	3
1.2 Objetivo	4
1.3 Materiales y métodos	5
1.3.1 Área de estudio y ambientes leníticos	5
1.3.2 Fases hidrológicas	6
1.3.3 Caracterización morfométrica y batimétrica	8
1.3.3.1 Morfometría	8
1.3.3.2 Batimetría	9
1.3.4 Vegetación	9
1.3.5 Variables físicas y químicas	11
1.3.6 Sedimentos de fondo	11
1.3.7 Análisis estadísticos	11
1.4 Resultados	13
1.4.1 Laguna de conexión directa temporaria-Laguna Irupé (Ir)	13
1.4.2 Laguna aislada-Laguna La Mira (LM)	22
1.4.3 Laguna de conexión indirecta permanente-Laguna Vuelta de Irigoyen (VI)	30
1.4.4 Laguna de conexión directa temporaria-Laguna El Puesto (EP)	38
1.4.5 Síntesis	47

Capítulo 2 Diversidad Taxonómica y Funcional

2.1	Introducción	51
2.2	Objetivos	52
2.3	Materiales y métodos	53
2.3.1	Recolección y procesamiento- Ensamblés bentónicos	53
2.3.2	Recolección y procesamiento- Insectos	53
2.3.3	Identificación	53
2.3.4	Grupos funcionales tróficos	54
2.3.5	Ensamblés bentónicos	54
2.3.6	Tratamiento estadístico-Ensamblés	54
2.4	Resultados	56
2.4.1	Identificación de especies	56
2.4.2	Contenido intestinal y grupos funcionales tróficos de Diptera Chironomidae.	56
2.4.3	Ensamblés de invertebrados bentónicos.	59
2.4.3.1	Laguna de conexión directa temporaria-Laguna Irupé (Ir)	59
2.4.3.2	Laguna aislada-La Mira (LM)	66
2.4.3.3	Laguna de conexión indirecta permanente-Laguna Vuelta de Irigoyen (VI)	73
2.4.3.4	Laguna de conexión directa temporaria-Laguna El Puesto (EP)	80
2.4.4	Análisis Comparativo	87
	ANEXO	96
Capítulo 3 Comparación Histórica		
3.1	Introducción	108
3.2	Objetivo	109
3.3	Materiales y métodos	111

3.4	Resultados	112
Capítulo 4 Producción secundaria		
4.1	Introducción	121
4.2	Objetivos	122
4.3	Materiales y métodos	123
4.3.1	Bionomía	123
4.3.1.1	Análisis de material obtenido en campo	123
4.3.1.2	Cultivo de Chironomidae	123
4.3.2	Producción secundaria-P/B	124
4.4	Resultados	126
4.4.1	Ciclos de vida	126
4.4.1.1	Chironomini	126
4.4.1.2	Tanitarsyni	138
4.4.1.3	Tanypodinae	139
4.4.1.4	<i>Campsurus violaceus</i>	144
4.4.2	Producción Secundaria-P/B	147
	Discusión	152
	Conclusiones	175
	Referencias Bibliográficas	180
	Agradecimientos	198

Índice de Tablas

	Pag.
1.1 Fechas correspondientes a cada muestreo.	8
1.2 Duración de las fases, tiempo de residencia del agua, cociente de conectividad, conexiones, distancia a otros cuerpos de agua, distribución perimetral arbórea y arbustiva y características morfométricas de la laguna Irupé.	17
1.3 Variables del agua para los muestreos durante el período estudiado en la laguna Irupé.	21
1.4 Duración de las fases, distancia a otros cuerpos de agua, distribución perimetral arbórea y arbustiva y características morfométricas de la Laguna La Mira.	25
1.5 Variables del agua para los muestreos durante el período estudiado en la laguna La Mira.	29
1.6 Duración de las fases, conexiones, distancia a otros cuerpos de agua, distribución perimetral arbórea y arbustiva y características morfométricas de la laguna Vuelta de Irigoyen.	33
1.7 Variables del agua para los muestreos durante el período estudiado en la laguna Vuelta de Irigoyen	37
1.8 Duración de las fases, tiempo de residencia del agua, cociente de conectividad, conexiones, distancia a otros cuerpos de agua, distribución perimetral arbórea y arbustiva y características morfométricas de la laguna El Puesto.	42
1.9 Variables del agua para los muestreos durante el período estudiado en la laguna El Puesto.	46
1.10 Topografía de la zona en que se localizan los ambientes leníticos. Tiempo de residencia del agua y correlación nivel hidrométrico río Paraná/profundidad para cada ambiente lenítico. Características morfométricas, físicas y químicas de los ambientes leníticos durante el período estudiado	49
2.1 Contenido intestinal de larvas de Diptera Chironomidae más abundantes.	58
2.2 Promedio y desvío estándar de la densidad de macroinvertebrados, riqueza de unidades taxonómicas, índice de diversidad y equitatividad de Shannon-Wiener para los diferentes muestreos en la laguna Irupé.	60
2.3 Biomasa en peso seco estimada para los macroinvertebrados para los diferentes muestreos en la laguna Irupé.	60
2.4 Disimilitud para datos de densidad de macroinvertebrados entre las estaciones de muestreo para la laguna Irupé y aporte de cada <i>taxon</i> a la disimilitud.	64

2.5	Disimilitud para datos de biomasa de macroinvertebrados entre las estaciones de muestreo para la laguna Irupé y aporte de cada <i>taxon</i> a la disimilitud.	65
2.6	Promedio y desvío estándar de la densidad de macroinvertebrados, riqueza de unidades taxonómicas, índice de diversidad y equitatividad de Shannon-Wiener para los diferentes muestreos en la laguna La Mira.	67
2.7	Biomasa en peso seco estimada para los macroinvertebrados para los diferentes muestreos en la laguna La Mira.	67
2.8	Disimilitud entre las estaciones climáticas para la densidad de macroinvertebrados y aporte de cada <i>taxon</i> a la disimilitud para la laguna La Mira.	71
2.9	Disimilitud entre las estaciones de muestreo para los datos de biomasa de macroinvertebrados entre las estaciones de muestreo y aporte de cada <i>taxon</i> a la disimilitud para la laguna La Mira.	72
2.10	Promedio y desvío estándar de la densidad de macroinvertebrados, riqueza de unidades taxonómicas, índice de diversidad y equitatividad de Shannon-Wiener para los diferentes muestreos en la laguna Vuelta de Irigoyen.	74
2.11	Biomasa en peso seco estimada para los macroinvertebrados para los diferentes muestreos en la laguna Vuelta de Irigoyen.	74
2.12	Disimilitud para datos de densidad de macroinvertebrados entre los muestreos previos y posteriores al momento de mayor conexión para la laguna Vuelta de Irigoyen y aporte de cada <i>taxon</i> .	78
2.13	Disimilitud para datos de biomasa de macroinvertebrados entre las estaciones de muestreo para la laguna Vuelta de Irigoyen y aporte de cada <i>taxon</i> .	79
2.14	Promedio y desvío estándar de la densidad de macroinvertebrados, riqueza de unidades taxonómicas, índice de diversidad y equitatividad de Shannon-Wiener para los diferentes muestreos en la laguna El Puesto.	81
2.15	Biomasa en peso seco estimada para los macroinvertebrados para los diferentes muestreos en la laguna El Puesto.	81
2.16	Disimilitud entre las fases hidrométricas para la densidad de macroinvertebrados y aporte de cada <i>taxon</i> para la laguna El Puesto.	84
2.17	Disimilitud entre las fases hidrométricas para la densidad de macroinvertebrados y aporte de cada <i>taxon</i> para la laguna El Puesto.	85
2.18	Atributos de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos para los ambientes leníticos estudiados.	90

2.19	Diversidad beta calculada entre los diferentes ambientes leníticos. Reemplazo y diversidad gama.	91
ANEXO		
1	Densidad de cada unidad taxonómica en los muestreos para el ambiente de conexión directa temporaria, Irupé.	96
2	Densidad de cada unidad taxonómica en los muestreos para el ambiente aislado, La Mira.	99
3	Densidad de cada unidad taxonómica en los muestreos para el ambiente de conexión indirecta permanente, Vuelta de Irigoyen.	102
4	Densidad de cada unidad taxonómica en los muestreos para el ambiente de conexión directa temporaria, El Puesto.	105
3.1	Presencia/ausencia de macroinvertebrados bentónicos en los diferentes períodos hidrosedimentológicos para cada laguna analizada.	118
4.1	Ancho de cápsula cefálica y largo corporal total para los estadios larvales de <i>Chironomus calligraphus</i> .	128
4.2	Ancho de cápsula cefálica y largo corporal total para los estadios larvales de <i>Goeldichironomus holoprasinus</i> .	130
4.3	Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de <i>Chironomus</i> spp. para los ambientes leníticos estudiados.	147
4.4	Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de los Chironomini para los ambientes leníticos estudiados.	148
4.5	Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de Tanytarsini para los ambientes leníticos estudiados.	148
4.6	Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de <i>Coelotanypus</i> spp. para los ambientes leníticos estudiados.	149
4.7	Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de Tanytopodinae para los ambientes leníticos estudiados.	149
4.8	Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de <i>Campsurus violaceus</i> para los ambientes leníticos estudiados.	150
4.9	Producción secundaria y P/B estimados para anélidos y moluscos en los ambientes leníticos.	151

Índice de Figuras

	Pág.
1.1. Localización del área de estudio.	6
1.2. Nivel hidrométrico del río Paraná.	7
1.3 (a) Profundidad de las estaciones de muestreo en la laguna Irupé durante el período de estudio y su promedio y (b) mapa batimétrico.	15
1.4 Esquema de la laguna Irupé y zonas vecinas.	16
1.5 Cobertura de macrófitas flotantes libres y fetch estimados para los muestreos del período estudiado para la laguna Irupé.	18
1.6 Composición granulométrica de sedimentos de fondo en las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna Irupé.	19
1.7 Composición por fracciones de la materia orgánica en sedimentos de fondo para las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna Irupé.	20
1.8 Materia orgánica total en los sedimentos de fondo para la laguna Irupé.	20
1.9 (a) Profundidad de las estaciones de muestreo en la laguna La Mira durante el período de estudio y su promedio y (b) mapa batimétrico.	23
1.10 Esquema de la laguna La Mira y zonas vecinas.	24
1.11 Cobertura de macrófitas flotantes libres y fetch estimados para los muestreos del período estudiado para la laguna La Mira. Las flechas indican dirección y velocidad del viento.	26
1.12 Composición granulométrica de sedimentos de fondo en las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la Laguna La Mira.	27
1.13 Composición por fracciones de la materia orgánica en sedimentos de fondo para las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la Laguna La Mira.	28
1.14 Materia orgánica total en los sedimentos de fondo para la Laguna La Mira.	28
1.15 (a) Profundidad de las estaciones de muestreo en la laguna Vuelta de Irigoyen durante el período de estudio y su promedio y (b) mapa batimétrico.	31
1.16 Esquema de la laguna Vuelta de Irigoyen y zonas vecinas.	32
1.17 Cobertura de macrófitas flotantes libres y fetch estimados para los muestreos del período estudiado	34

para la laguna Vuelta de Irigoyen. Las flechas indican dirección y velocidad del viento.

1.18	Composición granulométrica de sedimentos de fondo en las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna Vuelta de Irigoyen.	35
1.19	Composición por fracciones de la materia orgánica en sedimentos de fondo para las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna Vuelta de Irigoyen.	36
1.20	Materia orgánica total en los sedimentos de fondo para la laguna Vuelta de Irigoyen.	36
1.21	(a) Profundidad de las estaciones de muestreo en la laguna El Puesto durante el período de estudio y su promedio y (b) mapa batimétrico.	40
1.22	Esquema de la laguna El Puesto y zonas vecinas. Se indican las variaciones morfométricas y localización de las estaciones de muestreo.	41
1.23	Cobertura de macrófitas flotantes libres y fetch estimados para los muestreos del período estudiado para la laguna El Puesto.	43
1.24	Composición granulométrica de sedimentos de fondo en las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna El Puesto.	44
1.25	Composición por fracciones de la materia orgánica en sedimentos de fondo para las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna El Puesto.	45
1.26	Materia orgánica total en los sedimentos de fondo para la laguna El Puesto.	45
1.27	Análisis factorial discriminante para las lagunas según las variables ambientales en los diferentes muestreos.	48
2.1	(a) Densidad y (b) biomasa relativa y absoluta de macroinvertebrados para cada estación de muestreo durante el período analizado para la laguna Irupé.	62
2.2	(a) Riqueza de unidades taxonómicas, diversidad y equitatividad para los grupos taxonómicos y (b) riqueza de unidades taxonómicas para los grupos funcionales tróficos de macroinvertebrados en las estaciones de muestreo para la laguna Irupé durante el período analizado.	63
2.3	Análisis multidimensional para datos de densidad de macroinvertebrados en la laguna Irupé.	64
2.4	Análisis multidimensional para datos de biomasa de macroinvertebrados en la laguna Irupé.	65
2.5	(a) Densidad y (b) biomasa relativa y absoluta de macroinvertebrados para cada estación de muestreo en la laguna La Mira durante el período analizado.	69
2.6	(a) Riqueza de unidades taxonómicas, diversidad y equitatividad para los grupos taxonómicos y (b)	70

riqueza de unidades taxonómicas para los grupos funcionales tróficos de macroinvertebrados en las estaciones de muestreo en la laguna La Mira durante el período analizado.

2.7	Análisis multidimensional para datos de densidad de invertebrados bentónicos en la laguna La Mira.	71
2.8	Análisis multidimensional para datos de biomasa de invertebrados bentónicos en la laguna La Mira.	72
2.9	(a) Densidad y (b) biomasa relativa y absoluta de macroinvertebrados para cada estación de muestreo para la laguna Vuelta de Irigoyen durante el período analizado.	76
2.10	(a) Riqueza de unidades taxonómicas, diversidad y equitatividad para los grupos taxonómicos de macroinvertebrados y (b) riqueza de unidades taxonómicas para los grupos funcionales tróficos en las estaciones de muestreo para la laguna Vuelta de Irigoyen durante el período analizado.	77
2.11	Análisis multidimensional para datos de densidad de macroinvertebrados de la laguna Vuelta de Irigoyen.	78
2.12	Análisis multidimensional para datos de biomasa de macroinvertebrados de la laguna Vuelta de Irigoyen.	79
2.13	(a) Densidad y (b) biomasa relativa y absoluta de macroinvertebrados para cada estación de muestreo durante el período analizado en la laguna El Puesto.	82
2.14	(a) Riqueza de unidades taxonómicas, diversidad y equitatividad para los grupos taxonómicos de macroinvertebrados y (b) riqueza de unidades taxonómicas para los grupos funcionales tróficos en las estaciones de muestreo en la laguna El Puesto durante el período analizado.	83
2.15	Análisis multidimensional para datos de densidad de invertebrados bentónicos en la laguna El Puesto.	84
2.16	Análisis multidimensional para datos de biomasa de invertebrados bentónicos en la laguna El Puesto.	85
2.17	Distribución de frecuencias relativas acumuladas para la biomasa y densidad de las unidades taxonómicas en cada laguna.	88
2.18	Esquema de los <i>taxa</i> comunes, compartidos y exclusivos, para los ambientes leníticos estudiados. Se señalan los <i>taxa</i> exclusivos de cada ambiente entre paréntesis.	89
2.19	Reemplazo temporal de unidades taxonómicas en los ambientes leníticos estudiados.	91
2.20	Análisis multidimensional para datos de densidad para los ensambles de invertebrados bentónicos de los ambientes leníticos estudiados.	92

2.21	Análisis multidimensional para datos de biomasa de los ensamblajes de invertebrados bentónicos en los ambientes leníticos estudiados.	93
2.22	Densidad relativa de los grupos funcionales tróficos de macroinvertebrados en los ambientes leníticos estudiados.	94
2.23	Importancia relativa de unidades taxonómicas en los grupos funcionales tróficos de macroinvertebrados en los ambientes leníticos estudiados.	95
3.1	Nivel hidrométrico del río Paraná (H_{pp}) en diferentes períodos hidrosedimentológicos. (a) Años 1905/2007. (b) Años 1981/1984, (c) años 1996/2000 (d) años 2005/2006.	110
3.2	Análisis multidimensional para datos de presencia/ausencia de los ensamblajes de invertebrados bentónicos en las lagunas para diferentes períodos hidrológicos	117
4.1	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Chironomus</i> spp. en los diferentes muestreos.	127
4.2	Curva de crecimiento para las larvas de <i>Chironomus calligraphus</i> .	129
4.3	Superposición de los estados preimaginales e imaginal de <i>Chironomus calligraphus</i> en el tiempo.	129
4.4	Curva de crecimiento para las larvas de <i>Goeldichironomus holoprasinus</i> .	131
4.5	Superposición de los estados preimaginales e imaginal de <i>Goeldichironomus holoprasinus</i> en el tiempo.	131
4.6	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Cladopelma</i> sp. en los diferentes muestreos.	133
4.7	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Harnischia</i> sp 1 en los diferentes muestreos.	134
4.7	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Harnischia</i> sp 2 en los diferentes muestreos.	135
4.9	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Saetheria</i> sp. en los diferentes muestreos.	136
4.10	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Polypedilum</i> (<i>Tripodura</i>) en los diferentes muestreos.	137
4.11	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Tanytarsus</i> aff. <i>rhabdomantis</i> en los diferentes muestreos.	138

4.12	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Coelotanypus</i> spp. en los diferentes muestreos.	140
4.13	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Ablabesmyia</i> spp. en los diferentes muestreos.	141
4.14	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Procladius</i> sp. en los diferentes muestreos.	142
4.15	Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de <i>Tanypus punctipennis</i> en los diferentes muestreos.	143
4.16	Diagrama de distribución de frecuencias por clase de edad para <i>Campsurus violaceus</i> en el ambiente de conexión directa temporaria, Irupé durante el período analizado.	145
4.17	Diagrama de distribución de frecuencias por clase de edad para <i>Campsurus violaceus</i> en el ambiente de conexión indirecta permanente, Vuelta de Irigoyen durante el período analizado.	145
4.18	Diagrama de distribución de frecuencias por clase de edad para <i>Campsurus violaceus</i> en el ambiente de conexión directa temporaria, El Puesto durante el período analizado.	146
4.19	Diagrama de distribución de frecuencias por clase de edad para <i>Campsurus violaceus</i> en el ambiente aislado, La Mira, durante el período analizado.	146

Índice de Imágenes

	Pág.
1.1 (a) Panorámica de la laguna Irupé desde la costa suroeste, (b) vista de la conexión doble de Ir al Río Miní, (c) vista del sector SE de Ir.	16
1.2 (a) Vista de la zona inundada de la Laguna La Mira, (b) pradera de plantas sumergidas en el cuerpo de agua, (c) zona litoral de la laguna.	24
1.3 (a) Canal de conexión de Vuelta de Irigoyen, (b) vista de la laguna desde su conexión con ZB, (c) vista de la costa norte de la laguna.	32
1.4 (a) Vista de la costa sur desde el interior de la laguna El Puesto, (b) costa norte, (c) conexión El Puesto-Zanjón Blanco.	41
3.1 Laguna La Cuarentena (a), (b), (c) Año 1979/1980, (d) enero de 2006, (e) zona de conexión laguna/cauce principal, (f) canal de conexión, agosto de 2006.	114
3.2 Laguna El Puesto (a) Año 1979/1980 aguas altas, (b) aguas bajas, (c) años 2005/2006.	115
3.3 Laguna La Mira (a) año 1979/1980 aguas altas, (b) enero de 2006.	116

Resumen

La llanura aluvial del río Paraná Medio abarca una superficie de 7200 km², de los que un 40% se encuentra conformado por ambientes leníticos. Los pulsos de inundación conjuntamente con la conectividad río-laguna establecen una heterogeneidad de hábitats que favorece una gran biodiversidad. Los invertebrados bentónicos son componentes esenciales de los sistemas acuáticos del río Paraná, desde una perspectiva taxonómica y funcional y en relación con su biomasa y productividad. Asimismo participan en las tramas tróficas como importantes nexos entre los recursos base y niveles superiores. Con la finalidad de describir las diferencias en los ensamblajes y productividad de ambientes leníticos del río Paraná Medio durante un período hidrológico, se seleccionaron 4 lagunas de diferentes conectividad. Se establecieron sus características morfométricas y batimétricas y se midieron los valores de variables físicas y químicas del agua y del sedimento de fondo, determinándose las variables ambientales de mayor contribución a la diferenciación entre lagunas (Capítulo 1). Se analizaron muestras de bentos para determinar los ensamblajes de invertebrados (Capítulo 2) de cada tipo de laguna. Se identificaron todos los organismos al mayor nivel de resolución taxonómica posible. Los invertebrados fueron categorizados en grupos funcionales tróficos en relación con la bibliografía disponible. Para los quironómidos dominantes se realizaron análisis de contenido intestinal, determinándose su dieta. Se estimó la biomasa de los distintos grupos taxonómicos y se calculó la densidad de invertebrados. Se calcularon diversidad α , índice de Shannon-Wiener y de Simpson y se midió el reemplazo temporal en cada laguna. Asimismo se calcularon diversidad β para analizar el reemplazo de *taxa* entre los ambientes leníticos y diversidad γ . Se emplearon análisis multidimensionales y de similitud para establecer las tendencias de los atributos de los ensamblajes para cada laguna así como entre ellas (biomasa, densidad y presencia/ausencia). Para comparar los ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos en relación con diferentes períodos hidrosedimentológicos se analizó la ocurrencia de unidades taxonómicas para 3 lagunas en los períodos 1982/83, 1999 y 2005/06 (Capítulo 3). Los insectos dominantes se categorizaron en clases de edad según mediciones corporales realizadas en todos los individuos colectados, que conjuntamente con datos de densidad y estimaciones de biomasa se emplearon en los cálculos de producción secundaria y productividad (Capítulo 4). Datos de biomasa promedio y biomasa máxima individual se emplearon para la estimación de la productividad de anélidos y moluscos. Los ensamblajes de invertebrados bentónicos (densidad, riqueza, biomasa, producción secundaria, productividad) tuvieron diferencias en relación con la conectividad y ubicación de las lagunas en relación con el cauce principal así como con la magnitud y amplitud del pulso y la intensidad de la potamofase y limnofase. Los ambientes se diferenciaron principalmente en la composición granulométrica y porcentaje de materia orgánica en sedimentos de fondo, composición por

fracciones del detrito, cobertura vegetal, profundidad y transparencia del agua. Durante niveles hidrométricos medios y bajos, la laguna aislada tuvo máximos valores de densidad, riqueza y producción secundaria, mientras que la biomasa fue mayor en el ambiente de conexión permanente como consecuencia de la frecuencia de bivalvos de mayor tamaño. Los mayores reemplazos se registraron entre el ambiente aislado y los conectados. Los invertebrados bentónicos fueron principalmente detritívoros y los grupos funcionales más importantes fueron los colectores-recolectores y colectores-filtradores. Comparativamente, los ambientes leníticos tuvieron diferencias en los ensambles en diferentes periodos hidrológicos, observándose procesos sucesionales relacionados con la disminución progresiva de la conectividad.

Abstract

The Middle Paraná River floodplain, extend over 7200 km², with 40% corresponding to shallow lakes. The flood pulses and the connectivity between lakes and the river produce high habitat heterogeneity and biodiversity. The benthic invertebrates are important in the Paraná River, from a taxonomic and functional perspective. They are also important in terms of productivity and contribute with great amounts of biomass to food webs. The differences between Middle Paraná River floodplain lakes benthic invertebrates assemblages and its productivity were analyzed taking into account 4 floodplain lakes. The morphometry, bathymetry, water and bottom sediment physical and chemical variables were determined for each lake. The environmental variables were tested for the differences between lakes (Chapter 1). For each lake, bottom samples were analyzed to determine benthic assemblages (Chapter 2). The whole individual were identified and categorized into functional feeding groups. The biomass and density were estimated. The α diversity, Shannon-Wiener and Simpson diversity indexes and the temporal species turnover were calculated for each lake and also were estimated β and γ diversity. Multidimensional and similarity analyses were performed (density, biomass, and occurrence) to obtain the trends in shallow lakes benthic assemblages. The gut content was analyzed for dominant chironomids. The composition of macroinvertebrates assemblages was compared between different hydroperiods for 3 shallow lakes: 1982/83, 1999 y 2005/06 (Chapter 3). The dominant insects were categorized into age classes, which together with density and biomass estimations, were used to determine secondary production and productivity (Chapter 4). The secondary production and productivity were estimated for annelids and mollusks in relation to average and maximal individual biomass. The benthic invertebrates assemblages were different (density, biomass, secondary production, productivity) in relation to lake connectivity and main channel distance, intensity and duration of flood/dry phases. The lakes had different bottom sediments granulometry and organic matter content and composition, macrophytes cover, depth and water transparency. When hydrometric level was low, the isolated lake had the highest macroinvertebrate density, richness and secondary production, while the biomass was higher in the permanent connected lake in relation to high frequency of larger bivalves. The highest value of β diversity was estimated among the isolated lake and the connected ones. The macroinvertebrates were mainly detritivores, mostly gathering-collectors and filtering-collectors. The key factor in determining the differences between macroinvertebrates assemblages composition was the hydrological period, for the comparative analyses in different years.

Introducción general

El funcionamiento de los sistemas de río-llanura aluvial, presenta una dinámica determinada por el régimen pulsátil del río (Bonetto 1976, Bayley 1991, Junk *et al.* 1989, Neiff 1990, Junk 1999, Tockner *et al.* 2000, Wantzen y Junk 2000) y por los niveles de conectividad (Amoros y Roux 1988, Ward 1989, Ward y Stanford 1995, Amoros y Bornette 2002). La conectividad hidrológica puede ser definida como el grado de contacto entre el río y una laguna particular en la llanura aluvial (Tockner *et al.* 2000, Amoros y Bornette 2002).

La llanura aluvial es muy importante en los sistemas de grandes ríos (Welcomme 1988), presenta escaso relieve y es construida por materiales transportados y depositados por corrientes fluviales (Leopold *et al.* 1964, Iriondo 1972), siendo geomorfológicamente muy dinámica. Acompaña al río y es cubierta total o parcialmente por las aguas durante los períodos de inundación (Drago 1976). La llanura aluvial del río Paraná comienza en las cercanías de la ciudad de Corrientes, continuando a partir de la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay (Drago 1981) por 900 km hasta su desembocadura en el Río de La Plata, con los primeros 600 km conformando el tramo medio (Iriondo 1972). Está compuesta por llanuras de bancos, de meandros, de avenamiento impedido y derrames (Drago 1976). La llanura de bancos (21% de la llanura aluvial) es la zona menos evolucionada del sistema y en la sección Santa Fe- Paraná alcanza 8 km de ancho (Iriondo 1972), estando sujeta a las mayores tasas de erosión y depositación (Drago 1977). De los 7200 km² de superficie ocupada por la llanura aluvial (Iriondo y Drago 1972), aproximadamente el 40% está constituida por cuerpos de agua leníticos temporarios y permanentes para niveles hidrométricos medios, integrados en una compleja red de drenaje (Drago 1990, Drago *et al.* 2003).

Las lagunas se definen como cubetas temporarias o permanentes, que pueden presentar sus superficies libres o cubiertas parcial o totalmente por macrófitos, con diferentes tipos y niveles de conectividad (Drago 1980, 1981, 2007, Drago *et al.* 2003, Paira 2003, Paira y Drago 2006, 2007). Los grados de conexión y las fases hidrométricas para cada laguna, quedan determinados por su ubicación dentro de la llanura, la topografía y principalmente por el tipo de conexión (Drago 1980, 1981).

En el río Paraná Medio se ha analizado el bentos de ambientes lóticos y leníticos (Bonetto y Ezcurra 1964, Ezcurra de Drago 1966, Bonetto 1976, Ezcurra de Drago 1980, Di Persia *et al.* 1982, Marchese 1981, 1984, 1987, Marchese y Ezcurra de Drago 1983, 1992, Bonetto *et al.* 1986, Bertoldi de Pomar *et al.* 1986, Di Persia 1986, Bonetto y Wais 1990, Marchese *et al.* 2002, Drago *et al.* 2003, Ezcurra de Drago *et al.* 2007) y la importancia de los niveles de conectividad y fases hidrológicas ha sido mencionada (Drago 1980, 1981, Marchese y Ezcurra de Drago 1992, Marchese *et al.* 2002, Drago *et al.* 2003, Ezcurra de Drago *et al.* 2007) aunque

estudios detallados acerca de la influencia de la conectividad sobre el bentos de lagunas de diferente morfometría, conectividad y ubicación en la llanura, aún no han sido publicados. A pesar de la importancia de la producción secundaria y productividad en las llanuras para sistemas de grandes ríos (Benke 2001), el análisis aquí desarrollado, constituye el primer aporte para ensambles bentónicos de ambientes leníticos del río Paraná Medio.

Capítulo 1

Ambientes leníticos

1.1 Introducción

El sistema fluvial del Río de la Plata, uno de los más grandes del mundo, se encuentra ubicado en el sudeste de América del Sur con una superficie de 3100000 km² (Figura 1.1), presentando una cuenca propia de escasa superficie relativa y tres grandes unidades hidrográficas correspondientes a las cuencas de los ríos Uruguay, Paraguay y Paraná (Paoli *et al.* 2000). El río Paraná se origina en la confluencia de los ríos Paranaíba y Grande (Brasil) recorriendo 2570 km hasta su desembocadura en el Río de la Plata (Paoli *et al.* 2000). Neiff (1990) lo divide en dos tramos el Alto Paraná aguas arriba de la confluencia del río Paraguay y el Paraná Inferior o Bajo Paraná aguas debajo de la misma. Por otro lado Bonetto y Drago (1968) delimitan también un tramo medio que se extiende desde la confluencia del río Paraguay y la ciudad de Diamante (Entre Ríos) y muchos investigadores (Soldano 1947, Iriondo 1972, Drago 1990) han designado al sur de la ciudad de Diamante (Entre Ríos) como el límite de la llanura aluvial del río Paraná Medio y comienzo del área deltaica.

El río Paraná Medio tiene una extensión de 600-750 km, con un canal principal con patrón típicamente trezado constituido por secuencias de segmentos anchos caracterizados por dos o más ramificaciones e islas, alternados con contracciones en las que el río fluye por un canal único (Drago 2007, Iriondo 2007, Paira y Drago 2007). Ha construido y modelado una planicie aluvial, que es una faja inundable compleja, gracias al transporte de sedimentos, procesos erosivos y depositación. En esta vasta planicie, se puede diferenciar una zona antigua alejada del cauce principal, construida por depósitos de inundación y otras dos: las planicies de bancos y meandros construidas por depósitos de cauce representativas de los estados más jóvenes del sistema (Iriondo 1988, Paira y Drago 2007). La formación y evolución de bancos e islas, dependen de la morfología tridimensional con patrón entrelazado del thalweg meandriforme del tramo medio del río Paraná, que determina procesos morfogenéticos relacionados con la rectificación de meandros seguido por relleno sedimentario de las ondas abandonadas (Ramonell *et al.* 2000). La llanura de bancos modernos presenta 2 a 7 km de ancho y un área de 4150 km² en el río Paraná Medio (Paira, 2003).

El régimen de caudales del río Paraná en su tramo Medio está determinado primariamente por el aporte del Alto Paraná (> 2250 mm de precipitaciones), mientras que la gran carga de sedimentos en suspensión proviene principalmente del sistema Paraguay, aportados en su mayoría por el río Bermejo (Amsler *et al.* 2007). Localmente presenta un clima subtropical húmedo con exceso hídrico (1000 mm anuales) (Iriondo 2007) y precipitaciones mayores

durante el período estival (Manzi 1982). La temperatura medial anual es de 18°C (máximas absolutas 44 °C; mínimas de -7 °C), con un período libre de heladas desde fines de agosto a principios de mayo (Manzi 1982). En relación con estas condiciones climáticas favorables, la vegetación isleña del Paraná Medio, es una extensión con variaciones graduales de la exuberante vegetación tropical/subtropical del litoral brasileño (Iriondo y Paira 2007).

1.2 Objetivo

Determinar las características morfométricas, batimétricas y principales variables físicas y químicas de los ambientes leníticos en el período estudiado.

1.3 Materiales y métodos

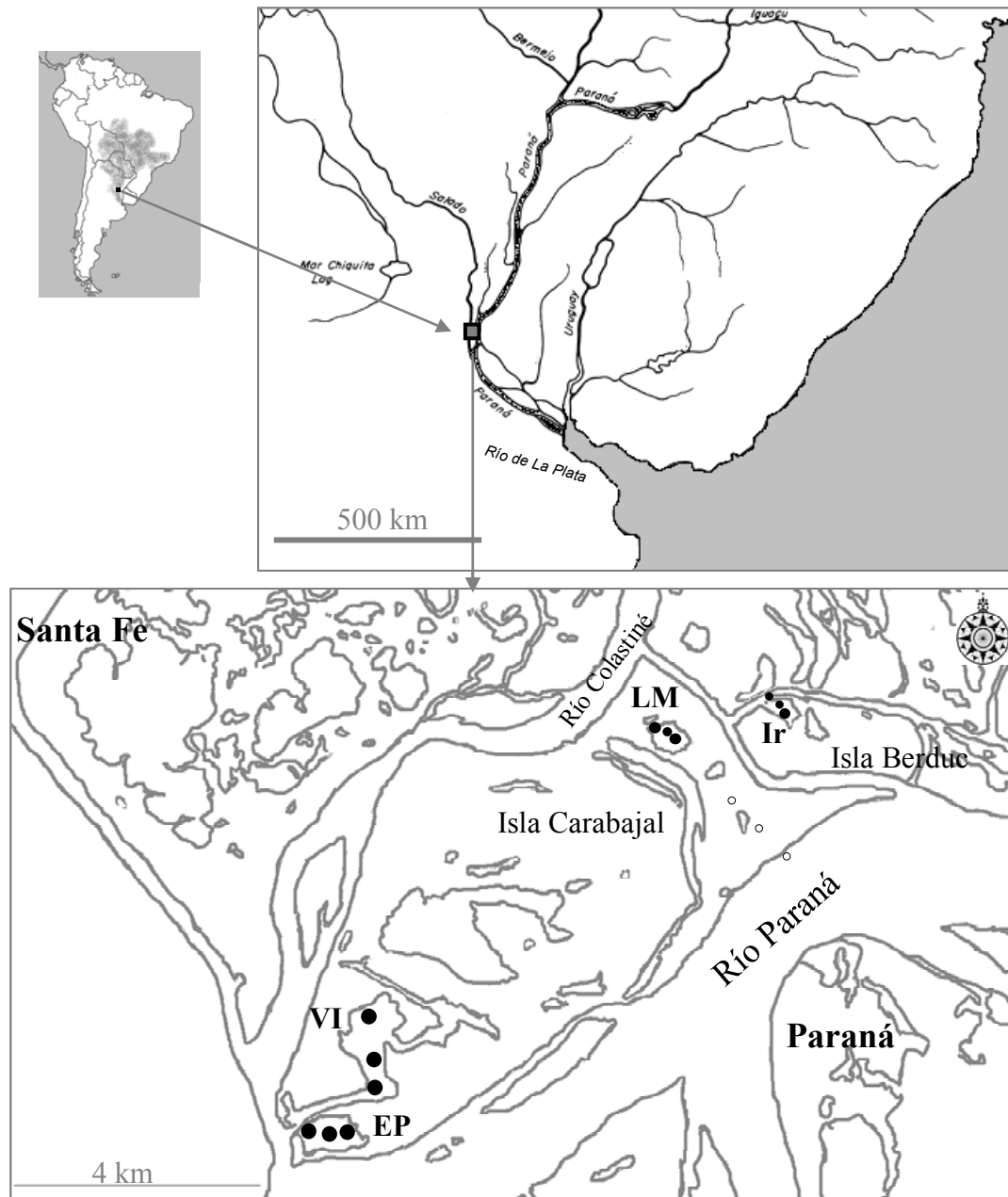
1.3.1 Área de estudio y ambientes leníticos

Los ambientes leníticos estudiados, se localizan en la llanura de bancos modernos cuyo origen y evolución resulta del balance de los procesos de sedimentación y erosión propios de la dinámica del río. La vegetación pionera, principalmente *Salix humboldtiana* Willd y *Tessaria integrifolia* Ruiz et. Pav., cumple un importante papel en la consolidación de los terrenos insulares (Sabattini y Lallana 2007). El adosamiento de los bancos e islas originales determinó la formación de unidades morfológicas mayores, como las Islas Carabajal y Berduc (Figura 1.1), rodeadas por el río Paraná hacia el este y Colastiné hacia el oeste, uno de los cauces secundarios de mayor jerarquía (caudal) en el sector medio (Ramonell *et al.* 2000).

En cada laguna la intensidad de los procesos modeladores y la conectividad, dependen de la distancia a los cauces activos, orientación dentro de la planicie, topografía local, tipo y grado de conexión hidrológica, vegetación marginal y desarrollo de macrófitas (Drago *et al.* 2003, Paira 2003, Drago 2007).

Para el análisis de las diferencias en los ensambles bentónicos generadas por la dinámica río-laguna en la llanura aluvial del río Paraná Medio, se seleccionaron cuatro ambientes de diferente morfometría, conexión y distancia al cauce principal, en los que se realizaron muestreos de periodicidad aproximadamente mensual durante abril de 2005/marzo de 2006. El tipo y grado de conexión de cada ambiente se estableció para los niveles hidrométricos del río Paraná (Hidrómetro de Puerto Paraná H_{pp} , cota IGM: 9,60 m s.n.m.) registrados durante el período estudiado, a través del análisis de imágenes satelitales, fotografías aéreas y por observaciones realizadas en campo. Las lagunas estudiadas se ubican en la Isla Berduc (Laguna Irupé: Ir) e Isla Carabajal (Laguna La Mira: LM; Laguna Vuelta de Irigoyen: VI; Laguna El Puesto: EP). Las estaciones de muestreo (E) se localizaron en posiciones específicas de acuerdo a la morfometría general de cada ambiente. Se estableció un número básico de tres estaciones de muestreo por ambiente. En todos los casos las coordenadas geográficas se localizaron con un dispositivo de georeferenciación (SPG, GARMIN eTrex ®VistaCx, 2003).

Figura 1.1. Localización del área de estudio. Se señalan con círculos las estaciones de muestreo establecidas para cada ambiente lenítico (Ir: Laguna Irupé, LM: Laguna La Mira, VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto).



1.3.2 Fases hidrológicas

El régimen pulsátil puede ser dividido en cuatro fases (Drago 1980, 1981, 2007) en relación con los aumentos y disminuciones en la conectividad río-laguna. En la fase de aguas en creciente encauzadas, predomina el ingreso de materiales desde los cauces activos hacia las lagunas, con cierta influencia de la zona marginal (Drago *et al.* 2003). Luego, puede ocurrir inundación, con

desborde a través de los albardones, mezcla de aguas lóaticas y lénticas y dilución de la identidad y contornos de las lagunas por desborde hacia la zona terrestre, cuando adquieren una profundidad máxima y reciben aportes orgánicos e inorgánicos desde la llanura (Paira 2003, Drago 2007). Cuando comienza la fase de bajante, las aguas se encauzan progresivamente y el flujo se invierte, con mayor intensidad en el sentido laguna-río, hasta que finalmente se alcanza el aislamiento. La ocurrencia en cada laguna de las fases y el grado de importancia de cada una de ellas, dependen del comportamiento hidrométrico del río, la conexión hidrológica, topografía y distancia al cauce activo, pudiendo encontrarse las lagunas en distinta fase en un mismo momento (Drago 2007).

La ocurrencia, duración y efectos de las fases hidrométricas para cada ambiente se determinaron integrando observaciones en campo y datos de nivel hidrométrico del río Paraná.

El régimen hidrométrico del río tuvo valores máximos para febrero/marzo de 2005 (Figura 1.2, Tabla 1.1), y dos repuntes, uno en junio-julio y otro en octubre/noviembre del mismo año. El estiaje se produjo en agosto/septiembre de 2005, repitiéndose con valores semejantes para igual período en 2006. Se establecieron la duración de las fases de aislamiento y conexión (días) así como el cociente de conectividad (Neiff y Poi de Neiff 2003).

Figura 1.2. Nivel hidrométrico del río Paraná. Hidrómetro Puerto Paraná -H_{pp}- cota IGM 9,60 m s.n.m.. Datos del Centro de Informaciones Meteorológicas, Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe. Se señalan los muestreos mensuales (flechas).

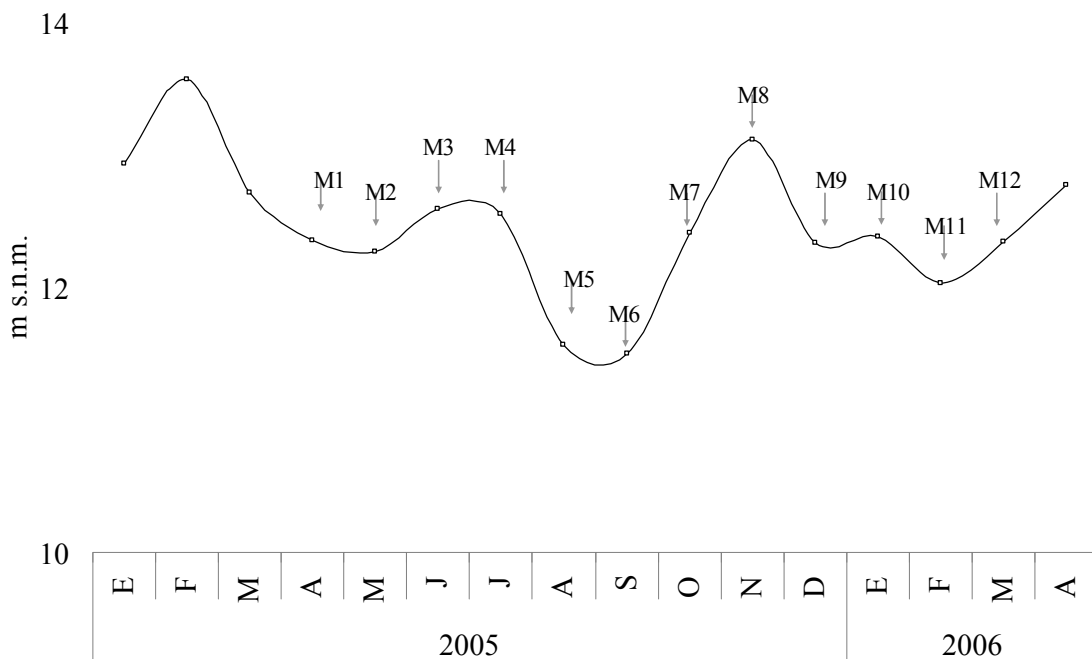


Tabla 1.1. Fechas correspondientes a cada muestreo.

Año	2005									2006		
Muestreo	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12
Fecha	19-21 Abr	13-15 May	13-15 Jun	04-06 Jul	23-25 Ago	23-25 Sep	24-26 Oct	15-18 Nov	14-16 Dic	03-05 Ene	15-17 Feb	21-23 Mar

1.3.3 Caracterización morfométrica y batimétrica

Las mediciones descritas a continuación se realizaron siguiendo los lineamientos propuestos por Paira (2003).

1.3.3.1 Morfometría

La forma de una cubeta lenítica, depende primordialmente de su génesis y estado evolutivo, así como del nivel hidrométrico y grado de conexión, con diferencias para estados hidrológicos distintos. De este modo, a través del análisis de imágenes satelitales de fechas y escalas conocidas (Google Earth, Landsat), fotografías aéreas y observaciones en campo, se realizaron mediciones planimétricas en diferentes momentos hidrológicos de acuerdo a las particularidades de cada laguna.

- *Área superficial (AS)* (km²): corresponde a la extensión superficial de la laguna. Es una dimensión importante ya que es a través de ella que la energía solar penetra en el hábitat acuático (Paira, 2003).
- *Perímetro o longitud de línea de costa (P)* (km): es la línea de intersección de la laguna con la zona terrestre marginal.
- *Longitud máxima (LM)* (km): es la longitud de la línea que conecta los puntos extremos del perímetro, no atravesando ninguna porción de terreno a menos que sea una isla interna. En el caso de ambientes dendríticos se puede establecer más de un eje para describir esta variable.
- *Ancho máximo (AM)* (km): Se define como la línea de máxima longitud, transversal a LM.
- *Fetch (F)* (km): también llamado el alcance de ola, o longitud efectiva de acción del viento, es la línea recta que conecta los puntos más remotos de un cuerpo de agua. En nuestro caso se midió para cada laguna y muestreo, de acuerdo a la dirección de los vientos dominantes, como la línea libre de obstáculos fijos o móviles, tales como camalotales (en función de las

estimaciones de cobertura para cada muestreo), estableciéndose con fines comparativos un fetch promedio que se determinó en función de la consideración de los vientos dominantes en sentido NE, E y SE.

La posición de los ejes de LM, AM y F, se expresó de acuerdo a la rosa de los vientos.

- *Índice de desarrollo de línea de costa (D_L)*: es un parámetro adimensional, que relaciona P con la circunferencia de un círculo de igual área que la laguna. Es una medida adimensional, que indica el grado de irregularidad de los ambientes leníticos.

$$D_L = P / (2\sqrt{\pi AS})$$

- *Forma*: permite definir el origen, tipo y grado de evolución del ambiente lenítico. Se determinó siguiendo las clasificaciones establecidas para lagunas del río Paraná Medio (Drago 1976, 1990, 2007, Paira 2003, Paira y Drago 2007).

Además se midieron las distancias al cauce principal y a los cauces secundarios (menor distancia en línea recta desde la laguna al cauce correspondiente) así como a otros ambientes leníticos (km).

1.3.3.2 Batimetría

- *Mapas batimétricos*. Para describir los procesos de acumulación, sedimentación y erosión que resultan en una heterogeneidad diferencial del lecho de las lagunas, se determinó la batimetría de cada una de ellas. En tres de las lagunas estudiadas se realizaron muestreos en aguas medias bajas, mientras que en una de ellas se utilizaron datos batimétricos tomados en el año 1988 por el personal técnico del Instituto Nacional de Limnología. En las estaciones seleccionadas se tomaron los datos de profundidad con sondaleza y/o con sonda portable (SM-5, Speedtech Instruments®), localizándose los puntos en cada transecta con dispositivo de posicionamiento satelital. Los mapas batimétricos se confeccionaron en el programa Surfer vs. 8,02 (2002).

- *Profundidad*. Para establecer las oscilaciones de nivel de los ambientes leníticos en cada muestreo, se midió la profundidad (con sondaleza) en cada estación, tomando como cota cero la superficie del espejo de agua.

1.3.4 Vegetación

En general, la zonación y dinámica de la vegetación se caracteriza por variantes de los modelos desarrollados para la llanura aluvial del río Paraná (Neiff 1975, Franceschi y Lewis 1979, Neiff 1979, Lewis y Franceschi 1979, Lallana y Sabbatini 1986). En una zona topográficamente más elevada, con menor nivel de humedad, se desarrolla un bosque ribereño compuesto

principalmente por *Tessaria integrifolia*, *Acacia caven* (Mol.) Mol., *Erythrina crista galli* L. y *Salix humboldtiana* y arbustos como *Panicum prionitis* Nees, *Sesbania*, etc. En parches más asociados con los cuerpos de agua permanente se desarrollan abundantes catayzales (*Polygonum*), verdolagales (*Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven) y canutillares conformados por gramíneas (*Paspalum repens* Bergius y *Panicum elephantipes* Nees ex Trin, principalmente) de gran valor nutritivo (Sabattini y Lorenzatti 1987) asociadas a fondos de textura fina (Sabattini 1985 a y b). También se registran plantas con mayor o menor representación tales como *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb, *Echinochloa polystachya* (Humboldt, Bonpland et Kunth) Hitchcock, *Thalia* spp., *Utricularia* spp. etc. La mayor o menor representación de estas plantas palustres, se relaciona con la movilidad de la línea de costa y la conectividad del ambiente.

En el cuerpo de agua permanente se desarrolla una cobertura fluctuante de macrófitas flotantes libres (camalotales) con representación variable de plantas palustres enraizadas costeras (sobre todo en los camalotales marginales), de acuerdo a la estación del año y fenología de las especies presentes. En general en estos camalotales dominan *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms una especie cuya biomasa constituye el aporte más importante de materia orgánica para las comunidades bióticas en ambientes acuáticos, mientras que en algunos casos puede dominar *Salvinia* L. Ambos tipos de camalotales pueden estar integrados por especies acompañantes como *Hydrocotyle ranunculoides* L., *Limnobium spongia* (Bosc.) Steud. subsp. *leavigatum* (Humb. y Bold ex Willd.), *Myriophyllum* L., *Nymphoides indica* (L.) Kuntze, *Oxycaryum cubense* (Poepp. y Kunth) Lye, *Pistia stratiotes* L., *Azolla* Lam, Lemnacea y *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, etc.

Todos estos vegetales aportan anualmente una gran cantidad de carbono orgánico y macronutrientes a los sistemas acuáticos (Hammerly *et al.* 1982), debido a su abundancia y productividad (Neiff 1975, Pérez del Viso *et al.* 1968, Bayo *et al.* 1981). Cuando se produce la creciente y especialmente en la fase posterior de bajante de las aguas, los camalotales derivan hacia los cursos activos, con una intensidad que depende tanto de la magnitud de la creciente como de la posición del ambiente lenítico y su tipo de conexión (Sabattini y Lallana 2007). Asimismo se producen reacomodaciones y algunos camalotales pueden ser depositados en la línea de costa, lo que genera una simplificación estructural de las lagunas. Un elemento importante en el flujo de la vegetación, es el potencial de acción del viento, que depende de la relación entre el nivel hidrométrico de la laguna y la topografía de costa, atenuado por el efecto protector de árboles y arbustos (Neiff 1979).

- *Distribución perimetral arbórea y arbustiva (%)*: Es una medida importante debido a que expresa la capacidad potencial de los vientos sobre la deriva de camalotales y la resuspensión de sedimentos. Asimismo, su valor indica el potencial aporte de materia orgánica alóctona

terrestre. Se calculó como el porcentaje del perímetro (P) ocupado por árboles y arbustos en cada fase.

- *Cobertura de macrófitas (%)*: Su importancia en general y en especial para el bentos, radica en ser la principal fuente de materia orgánica autóctona. Se estimó la cobertura de macrófitas flotantes por observación en campo para cada fase hidrológica.

1.3.5 Variables físicas y químicas

Para realizar la caracterización general de las variables físicas y químicas del agua en cada muestreo, se midieron transparencia (disco de Secchi), pH (con Lovibond), temperatura (termómetro estándar) y conductividad (conductímetro Beckman) en cada estación de muestreo. Asimismo, se colectó agua del ambiente para determinación en laboratorio de nutrientes según Standard Method adaptado por HACH (DREL 2000) y oxígeno disuelto de fondo por método de Winkler. Para la determinación de clorofila *a* (Cl *a*), se filtraron 2 L de agua con filtros Whatman GF/C, se obtuvo el extracto acetónico (acetona al 90%), de acuerdo a métodos estandarizados (APHA *et al.* 1988) y se determinó la concentración de Cl *a* por absorbancia (espectrofotómetro, DREL 2000 de HACH).

1.3.6 Sedimentos de fondo

El contenido y composición de materia orgánica de los sedimentos de fondo y la granulometría, se establecieron para cada estación, extrayendo dos unidades muestrales de sedimento con draga Ekman (225 cm² de superficie de extracción). La granulometría se determinó según escala de Wentworth (1932) (arena, limo y arcilla) (Bertoldi de Pomar 1976). Asimismo, se establecieron los porcentajes de las fracciones de materia orgánica particulada ultrafina (MOPUF), fina (MOPF) y gruesa (MOPG). En laboratorio se separaron las fracciones con tamices de 63, 250 y 1000 µm de abertura de malla, respectivamente. Se secaron las muestras en estufa a 105°C por 72 hs. hasta peso constante y luego se obtuvo la materia orgánica libre de cenizas de cada fracción, por incineración en mufla a 550°C por 5 hs. Los pesajes para granulometría y materia orgánica, se realizaron en balanza Mettler de 10⁻⁴ g de precisión y balanza OHAUS de 10⁻⁵ g de precisión.

1.3.7 Análisis estadísticos

Para comparar la variabilidad de las diferentes variables ambientales, se calculó el coeficiente de variación de Pearson (%).

Se determinó la correlación entre los valores de nivel hidrométrico del río Paraná (H_{PP}) y la profundidad de cada ambiente lenítico para las fechas de muestreo (coeficiente de correlación de Spearman). Se analizaron las diferencias entre los ambientes, determinadas por las variables ambientales en los diferentes muestreos (Análisis Factorial Discriminante).

1.4 Resultados

1.4.1 Laguna de conexión directa temporaria-Laguna Irupé (Ir)

La ubicación de esta laguna en relación con la compleja red de cauces secundarios que drenan el conjunto de islas del que la Isla Berduc es una de las entidades geomorfológicas más meridionales, determina la existencia de múltiples puntos de conexión al cauce principal del río Paraná así como al río Colastiné. Esta compleja red de avenamiento conecta en diferentes momentos hidrológicos, gran cantidad de lagunas permanentes, pantanos y charcas efímeras. De tal forma, el río Miní actúa como colector de agua, de materiales orgánicos e inorgánicos de diferentes orígenes, que a través del río Tiradero Viejo derivan hasta el cauce principal del río Paraná y que en su recorrido deposita selectivamente en ambientes leníticos. En consecuencia y debido a su ubicación, este ambiente integra características hidrológicas, bióticas y abióticas tanto autóctonas como alóctonas de una red de múltiples tributarios. Su conexión más cercana al río Paraná a través del río Miní fue de 3,66 km y de 0,58 km al río Tiradero Viejo (en aguas bajas). Esta conexión se encuentra actualmente dividida por un islote de 0,0012 km² de superficie aproximadamente, con una formación vegetal típica de *Salix humboldtiana* y canutillos que evolucionó desde una boca libre de barreras (según lo observado en fotografías aéreas de veinte años a la actualidad).

Como se observa en el mapa batimétrico si bien existen áreas de mayor profundidad hacia el sector norte, el relieve de fondo fue relativamente uniforme (Figura 1.3). Las mínimas profundidades se registraron en E3, localizada cerca de la conexión al cauce secundario y las máximas en E1 (Figura 1.3 a). Durante la conexión, las fluctuaciones en profundidad estuvieron sincronizadas con las del cauce principal (Figura 1.3 b), con máximos valores en M8. El coeficiente de correlación de Spearman para la relación nivel hidrométrico río Paraná/profundidad Ir fue elevado (0,881, p: 0,002) indicando una alta sincronía en las fluctuaciones.

Las intensidades en la conexión hidrológica (media y alta) se establecieron en función de las oscilaciones batimétricas del ambiente en respuesta a ciertos niveles hidrométricos medidos en el río Paraná. Se estimó el nivel hidrométrico límite entre conexión/aislamiento en 11,70 m s.n.m. (H_{pp}). Debido a niveles hidrométricos superiores a este valor límite, en general el cociente de conectividad fue alto y el tiempo de residencia del agua bajo, con conexión media y baja la mayor parte del período estudiado y menor duración de la conexión alta (Tabla 1.2).

Solamente durante M8 (superados 13,26 m s.n.m. H_{pp}), se produjo el desborde de aguas por el sector norte, causando la conexión indirecta de la laguna con el cauce secundario a través del ambiente lenítico ubicado en el sector SE (Figura 1.4). En esta fase se alteraron

exponencialmente las características morfométricas y la laguna perdió su identidad original (Figura 1.4, Imagen 1.1, Tabla 1.2).

Este ambiente tuvo en general una forma circular-oval, con valor D_L afectado por irregularidades de costa durante el aislamiento. El redondeamiento entre el aislamiento y la fase de menor conexión se debió al escaso cambio en perímetro, aunque se produjo un aumento importante en el área superficial (Tabla 1.2). Si bien AS fue la característica morfométrica de mayor variación entre las fases, sobre todo entre el aislamiento y la máxima conexión, debido al cambio exponencial, otras características tales como P, largo y ancho máximos tuvieron además variaciones importantes. Los ejes de máxima longitud de la laguna aumentaron progresivamente, desde el aislamiento a la máxima conexión, localizándose LM transversal al eje principal del cauce secundario (Río Mini) y a los ríos Colastiné y Paraná y paralelo al del río Tiradero Viejo, mientras que AM varió principalmente en relación con la inundación de la zona sur de menor topografía (Figura 1.4, Imagen 1.1, Tabla 1.2).

En cada ciclo creciente/bajante, se incrementó la influencia de la vegetación perimetral arbórea y arbustiva así como de su broza acumulada durante el estiaje. Debido a las particularidades de la distribución zonal de este estrato, los máximos cambios se observaron entre el aislamiento y las fases de menor conexión con un mínimo incremento para la fase de aguas altas.

Figura 1.3 (a) Profundidad de las estaciones de muestreo en la laguna Irupé durante el período de estudio y su promedio y (b) mapa batimétrico. Equidistancia: 0,5 m. Se señalan con elipses y círculos la localización de las estaciones de muestreo (relevamiento efectuado por Paira y Donnet, 29 de noviembre de 1988, H_{pp} 11,92 m s.n.m.).

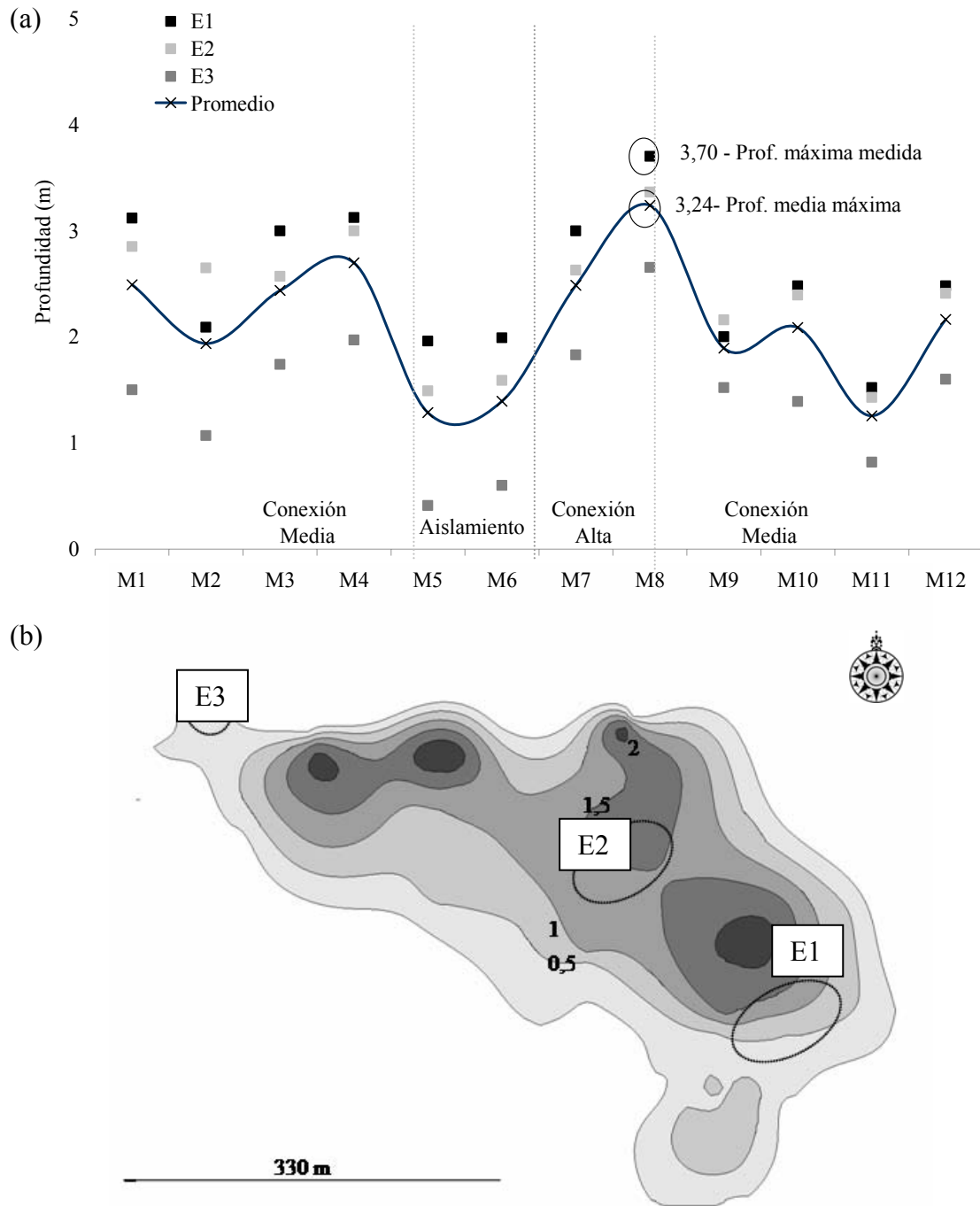


Figura 1.4. Esquema de la laguna Irupé y zonas vecinas. Se indican las variaciones morfométricas y localización de las estaciones de muestreo. Laguna SE: indica el ambiente lenítico ubicado al SE de la laguna Irupé.

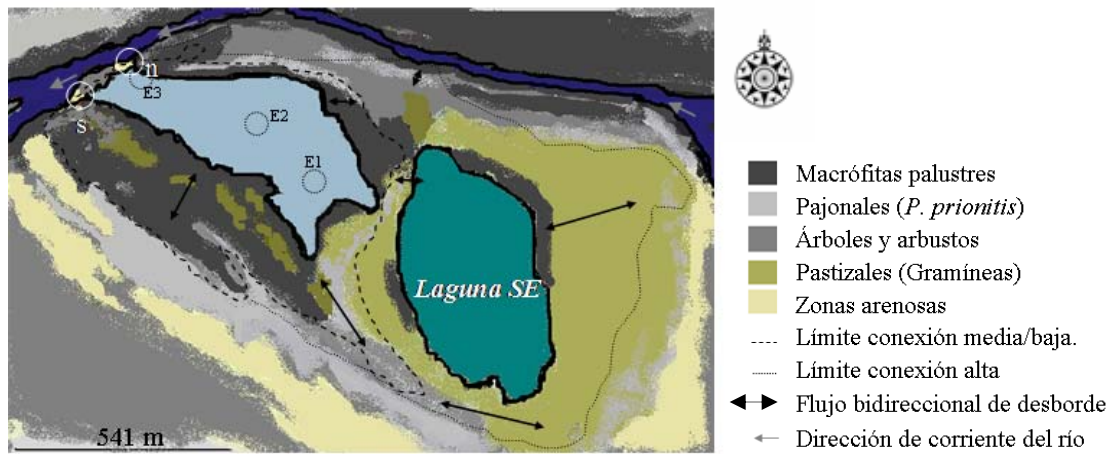


Imagen 1.1.

(a) Panorámica de la laguna Irupé (Ir) desde la costa suroeste (2005). Fotografía por Lucas M. Bonomo,
 (b) vista de la conexión doble de Ir al Río Mini (s: conexión sur, n: conexión norte),
 (c) vista del sector SE de Ir,
 (a) aguas medias, (b) y (c) aguas altas.



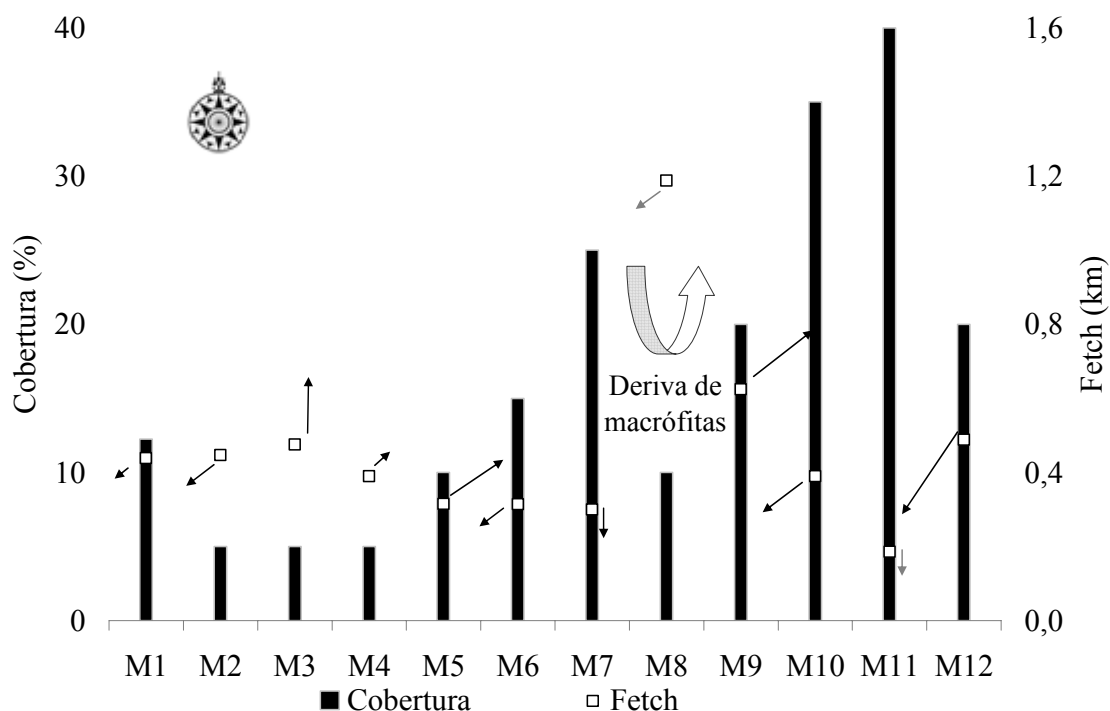
Tabla 1.2. Duración de las fases, tiempo de residencia del agua, cociente de conectividad, conexiones, distancia a otros cuerpos de agua, distribución perimetral arbórea y arbustiva y características morfométricas de la laguna Irupé.

	Aislamiento	Conexión Media	Conexión Alta
Duración de las fases (%)	16	74	9
Residencia (días)	49		
Cociente de conectividad	5,1		
Conexión río-lagunas	0	1	1
Conexión laguna-ambientes leníticos			1
<i>Distancia mínima a ambientes lóticos y lénticos (km)</i>			
Cauce principal	2,17	2,10	1,53
Cauce secundario (río Colastiné)	2,14	2,14	2,14
Cauce secundario (río Tiradero Viejo)	0,58	0,56	0,54
Laguna ubicada al SE	0,07	0,07	0
<i>Distribución perimetral arbórea y arbustiva (%)</i>	29	62	70
<i>Morfometría</i>			
AS (km ²)	0,10	0,30	0,65
P (km)	2,41	2,57	4,20
LM (km) / NO-SE	0,58	0,80	1,35
AM (km) / NE-SO	0,28	0,42	0,74
D _L	2,17	1,31	1,47

La cobertura de la macrofitia flotante osciló entre 5% y 40%, por la sinergia entre efectos estacionales, acción del viento y oscilaciones del nivel hidrométrico principalmente. La mínima cobertura se estimó para los meses de otoño e invierno (M2-M5) principalmente por senescencia y depositación en el fondo (Figura 1.5). Los aumentos en septiembre y octubre y la disminución durante M8, señalan efectos relacionados con la deriva de las macrófitas flotantes, así como una mayor efectividad de la acción del viento. Posteriormente, se produjeron incrementos de cobertura durante diciembre/febrero por condiciones climáticas favorables y deriva menor.

El fetch promedio fue relativamente elevado durante primavera y verano, en relación con la alteración de las características morfométricas, aunque hubo una presencia constante de macrófitas flotantes debido a la retención por troncos, ramas, canutillos, algunas irregularidades de la línea de costa y la protección contra la acción del viento que ofrece la densa vegetación arbórea de la costa norte de mayor elevación topográfica (Figuras 1.4 y 1.5, Imagen 1.1).

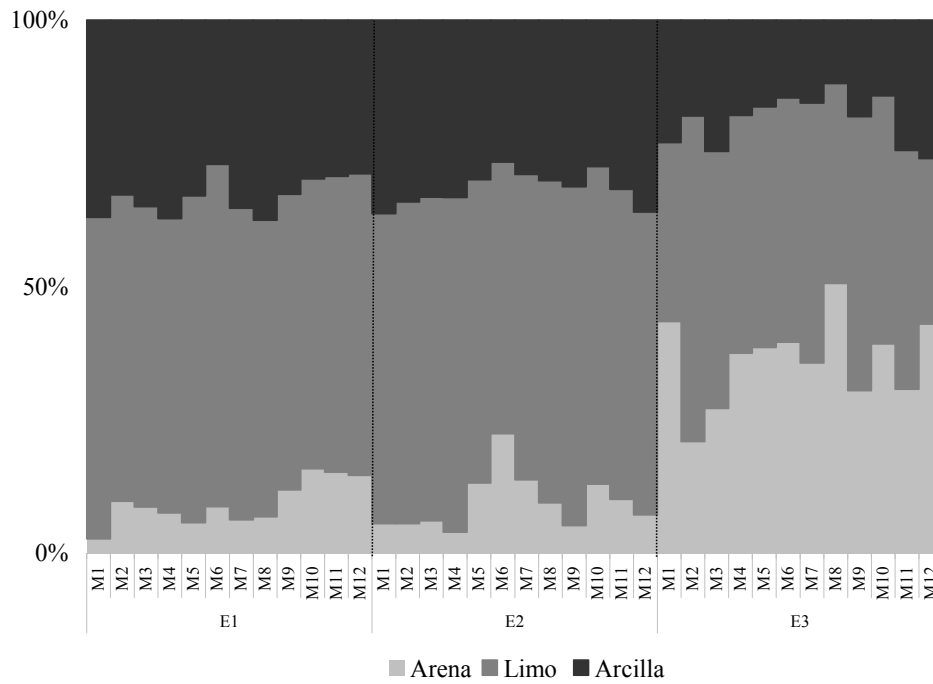
Figura 1.5. Cobertura de macrófitas flotantes libres y fetch estimados para los muestreos del período estudiado para la laguna Irupé. Las flechas indican dirección y velocidad del viento.



La composición granulométrica de los sedimentos de fondo fue limosa con porcentajes elevados de arcilla y mayor porcentaje de arena en E3 (Figura 1.6). Cabe destacar el incremento en las proporciones de las fracciones finas en E2 durante M8, probablemente como consecuencia de los aportes desde el río y la zona marginal, mientras que en E3 se observó disminución, probablemente ocasionada por el transporte hacia otras zonas del ambiente (Figura 1.6).

En cuanto a la composición por fracciones de materia orgánica en sedimentos de fondo, se observó una tendencia semejante a la observada para la granulometría, con las fracciones mayores mejor representadas en E3 (porcentajes mayores al 50% en general) y las más finas en E1 y E2 (Figura 1.7). Si bien elevados porcentajes de MOPG se midieron en invierno, por el aporte de detritos provenientes desde la vegetación senescente, los mayores valores se observaron en general para las estaciones climáticas cálidas, por aumentos en la cobertura de macrófitas, mayor circulación y deriva con rupturas y hundimiento de los camalotales en el interior del ambiente y aportes desde el río y la zona marginal (mayor conectividad).

Figura 1.6. Composición granulométrica de sedimentos de fondo en las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna Irupé.



El porcentaje de materia orgánica total en el sedimento de fondo tuvo variaciones relacionadas con oscilaciones en E3 entre M6-M1, ya que probablemente actúa como zona donde se colectan aportes provenientes desde el río, la bioproducción vegetal de la laguna y aportes alóctonos desde la zona marginal (Figura1.8) principalmente cuando se registra la mayor circulación y flujo en el ambiente. La mayor cantidad del detrito corresponde a la fracción ultrafina.

Figura 1.7. Composición por fracciones de la materia orgánica en sedimentos de fondo para las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna Irupé (MOPG: materia orgánica particulada gruesa, MOPF: materia orgánica particulada fina, MOPUF: materia orgánica particulada ultrafina).

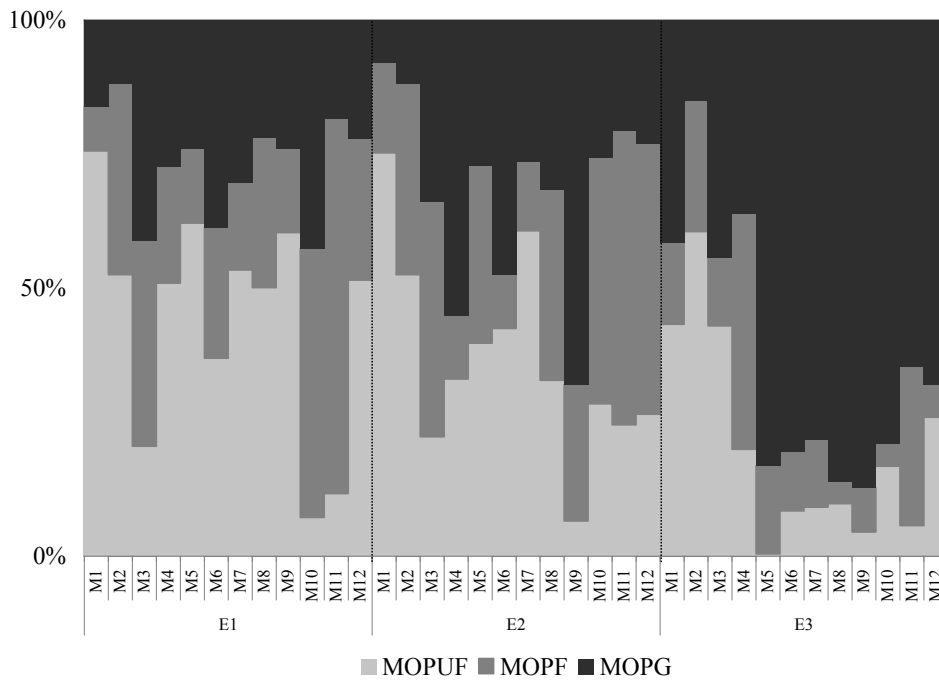
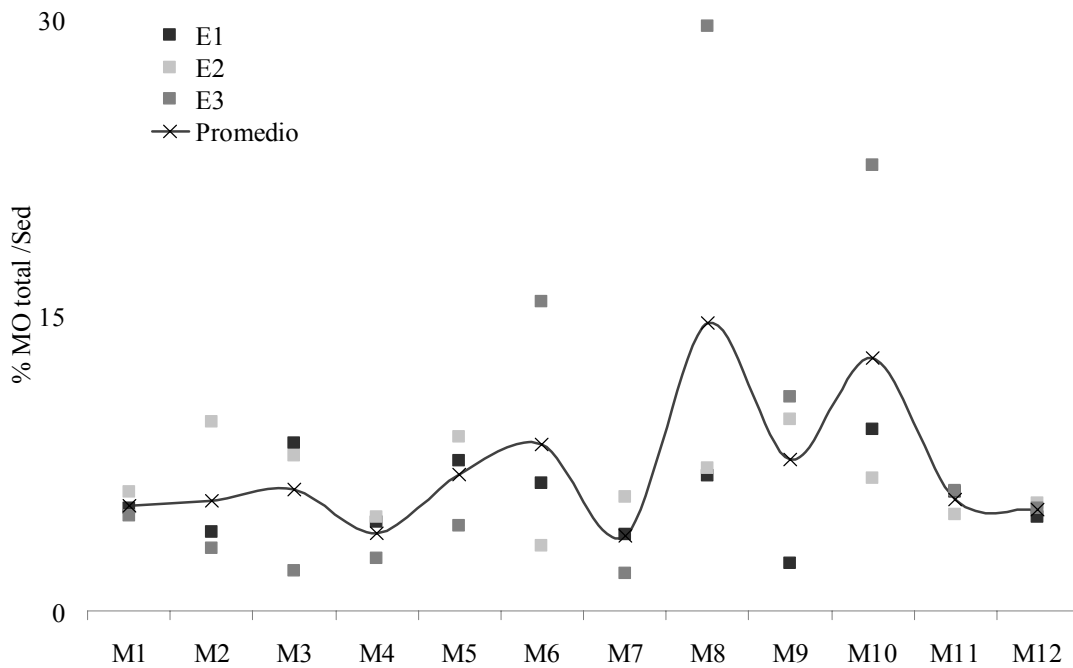


Figura 1.8. Materia orgánica total en los sedimentos de fondo para la laguna Irupé.



El pH del agua, tuvo valores cercanos a la neutralidad con escasas variaciones entre estaciones y muestreos (Tabla 1.3). La temperatura del agua osciló en función de la estacionalidad climática, sin diferencias entre las estaciones en general. Por otro lado, la transparencia tuvo variaciones cercanas al 40% entre los muestreos (Tabla 1.3). Los mínimos promedio se midieron en M1 y M5 y los máximos promedio en M6, M7 y M12 (Tabla 1.3).

La conductividad fue una variable relativamente fluctuante entre muestreos (36%) aunque, excepto para M7, no hubo diferencias marcadas entre estaciones (Tabla 1.3). Los mayores valores se observaron durante el aislamiento, con una caída pronunciada durante la fase de conexión alta. La concentración de nutrientes osciló entre muestreos, no registrándose un patrón relacionado con las diferentes fases. El oxígeno disuelto de fondo tuvo los valores máximos en M3 y M6, con el mínimo M8. La concentración de Cl *a* fue en promedio 2,42 mg.L⁻¹ (0,22-4,62 mg.L⁻¹).

Tabla 1.3. Variables del agua para los muestreos durante el período estudiado en la laguna Irupé. Promedios (en negrita) y coeficientes (en cada muestreo n=3 para Secchi, temperatura, pH, conductividad y n= 1 para nutrientes, oxígeno disuelto de fondo).

	Conexión Media				Aislamiento		Conexión Alta		Conexión Media				Gral.
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	
Secchi (m)	0,19 35	0,25 31	0,35 25	0,33 43	0,19 17	0,62 32	0,61 38	0,47 24	0,43 43	0,43 9	0,58 41	0,62 12	0,42 39
Temperatura (°C)	21 4	17 3	18 7	17 5	19 0	21 1	22 3	26 3	26 2	28 2	29 1	24 4	22 19
pH	7,3 3	7,3 3	7,2 0	7,6 0	7,5 3	7,4 0	7,2 0	7,2 0	7,2 0	7,2 0	7,2 0	7,3 2	7,3 2
Conductividad (μS. cm ⁻¹)	122 5	137 2	107 5	90 0	173 4	220 0	93 33	72 4	88 3	96 4	103 6	105 5	119 36
NO ₃ ⁻ (ppm)	0,570	1,100	0,400	0,320	0,200	1,200	0,100	0,200	0,500	0,270	0,155	0,040	0,451 93
NO ₂ ⁻ (ppm)	0,006	0,007	0,003	0,004	0,002	0,002	0,002	0,008	0,003	0,004	0,005	0,005	0,004 56
NH ₄ ⁺ (ppm)	0,030	0,050	0,780	0,250	0,260	0,200	0,200	0,200	0,090	0,050	0,030	0,010	0,227 99
P total (ppm)	0,125	0,120	0,130	0,300	1,200	0,680	0,100	0,400	0,350	0,375	0,388	1,890	0,574 105
O ₂ disuelto de fondo (ppm)	5,9	7,4	9,5	6,0	8,2	9,5	7,3	5,6	8,7	8,5	7,2	6,6	7,6 18

1.4.2 Laguna aislada -Laguna La Mira (LM)

Todos los ambientes estudiados en esta tesis, debido a su cercanía al cauce principal, seguramente reciben aportes subsuperficiales, con infiltración desde el acuífero terrestre y/o del acuífero de la llanura. En esta laguna, se midieron incrementos de profundidad y alteraciones de las características morfométricas, que no pudieron atribuirse a factores climáticos locales y dado que no se observaron tributarios o conexiones superficiales con lagunas intermedias comunicantes con el río, es posible que exista una conexión subsuperficial acrecentada durante aumentos en el nivel hidrométrico del río. Dado que los cambios en los demás ambientes atribuibles a este tipo de conectividad no resultaron detectables y suponiendo su ocurrencia, en base exclusivamente a su conexión superficial se consideró a La Mira como un ambiente aislado. Por otra parte, las referencias hechas a fases de aislamiento y conexión subsuperficial, probablemente sean expresiones de grado más que estados definidos extremos, constituyendo los límites una arbitrariedad del análisis.

Las profundidades medidas en las estaciones estuvieron relacionadas con su ubicación dentro del mapa batimétrico de la laguna (Figura 1.9) -mínimas en E1 y máximas en E3, con diferencias de solo medio metro entre ellas, debido a un perfil batimétrico con isobatas concéntricas y relativamente uniformes (Figura 1.9 b). No hubo correlación significativa entre la profundidad y el nivel hidrométrico del río Paraná (0,379, p: 0,050), debido a su aislamiento permanente.

La inexistencia de conexiones superficiales se relacionó con los bajos niveles hidrométricos registrados en el período, ya que si bien este ambiente se localiza en una zona antigua y elevada de la isla (Altura: 14 m s.n.m.), está rodeada de cuerpos de agua leníticos y semileníticos (Figura 1.10, Tabla 1.4). Estos ambientes disminuyen la distancia efectiva al río y pueden, ante una creciente ordinaria o extraordinaria como en el caso de un evento El Niño, conectar superficialmente a La Mira.

Durante la conexión subsuperficial (para niveles hidrométricos superiores a 12,98 m s.n.m. H_{pp}), se registraron las máximas profundidades y se produjo el desborde hacia la zona NE. La existencia de una cobertura de plantas palustres en esta zona (*Althernantera*, *Ludwigia*, *Myriophyllum*, etc., Figura 1.10, Imagen 1.2), indican la recurrencia de condiciones húmedas y el funcionamiento de esta zona como humedal marginal temporario dependiente de la laguna (Imagen 1.2 a). La anexión de zonas marginales, con niveles de agua no superiores a 0,50 m de profundidad, incrementó el área superficial en 0,33 km² (Tabla 1.4).

Figura 1.9 (a) Profundidad de las estaciones de muestreo en la laguna La Mira durante el período de estudio y su promedio y (b) mapa batimétrico. Equidistancia: 0,5 m. Se señala con elipses la localización de las estaciones de muestreo (relevamiento efectuado por Zilli y Creus, 3 de noviembre de 2008, H_{pp} : 12,48 m s.n.m.).

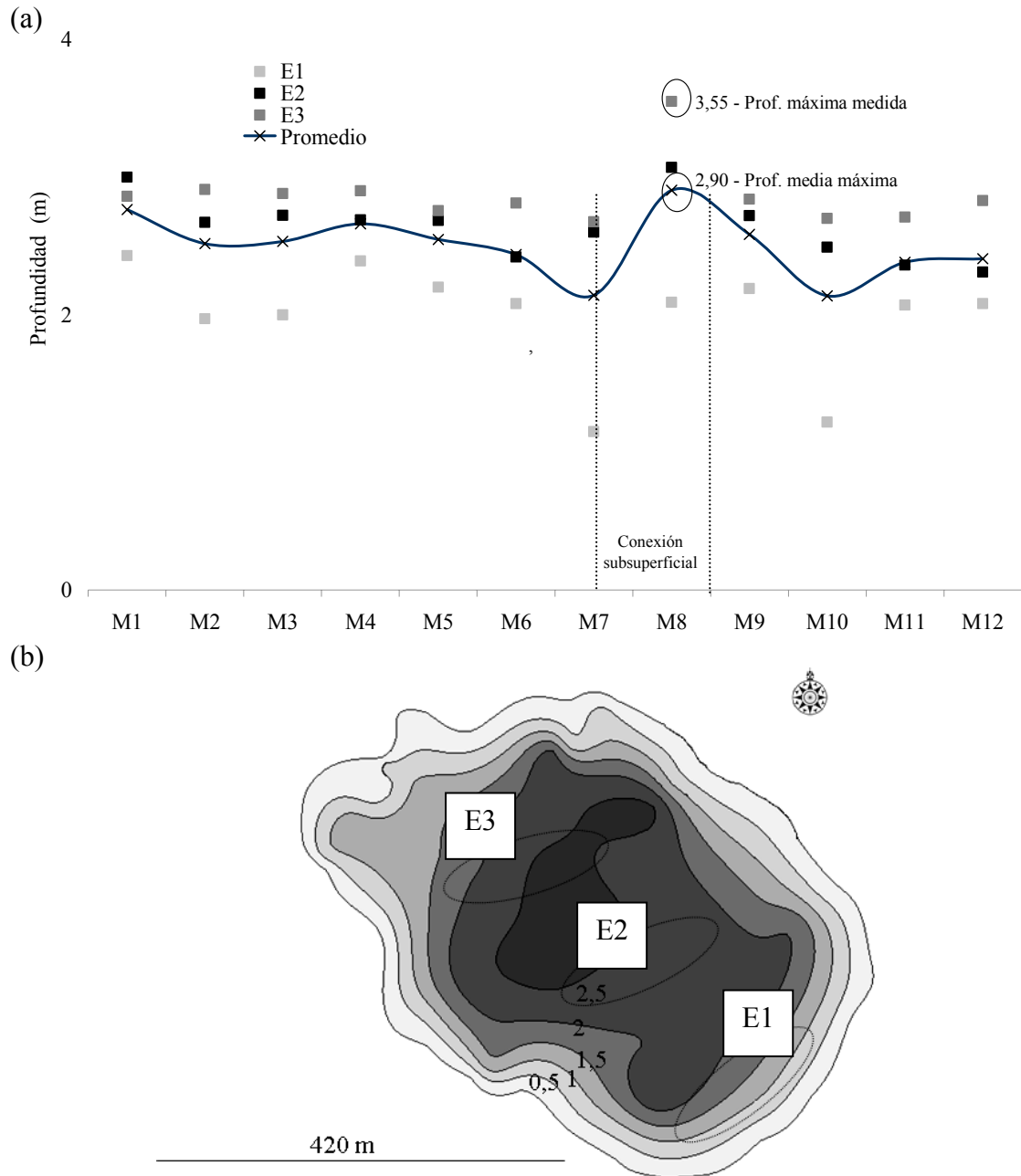


Figura 1.10. Esquema de la laguna La Mira y zonas vecinas. Se indican las variaciones morfométricas y localización de las estaciones de muestreo. Laguna SO y Laguna SE: indican los ambientes leníticos ubicados al SO y SE de La Mira, respectivamente.

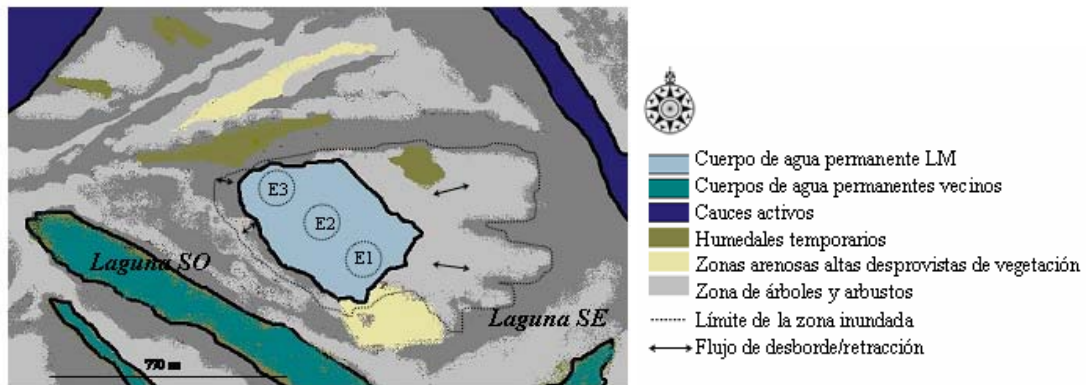


Imagen 1.2
 (a) Vista de la zona inundada de la laguna La Mira. Se señala la posición de la laguna,
 (b) pradera de plantas sumergidas en el cuerpo de agua,
 (c) zona litoral de la laguna.

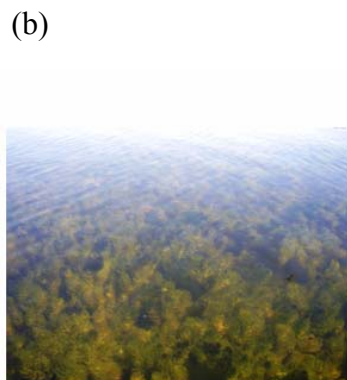


Tabla 1.4. Duración de las fases, distancia a otros cuerpos de agua, distribución perimetral arbórea y arbustiva y características morfométricas de la Laguna La Mira.

	Aislamiento	Conexión subsuperficial
Duración de las fases (%)	86	15
<i>Distancia mínima a ambientes lóticos y leníticos</i>		
Cauce principal	2,18	1,98
Cauce secundario (río Colastiné)	0,50	0,12
Cauce secundario (río Tiradero Viejo)	0,69	0,47
Laguna ubicada al SO	0,56	0,47
Laguna ubicada al SE	0,61	0,23
<i>Distribución perimetral arbórea y arbustiva (%)</i>	20,91	71,27
<i>Morfometría</i>		
AS (km ²)	0,17	0,50
P (km)	1,82	5,50
LM (km) / NO-SE	0,63	1,36
AM (km) / NE-SO	0,39	0,59
D _L	1,23	2,19

Asimismo, cabe destacar que con esta variación positiva, se incrementó marcadamente el perímetro ocupado por árboles y arbustos respecto del aislamiento, dado que en general este ambiente se encuentra relativamente alejado (distancia promedio 318 m) de la zona donde se asienta la vegetación arbórea en los albardones correspondientes al río Tiradero Viejo (Figura 1.10).

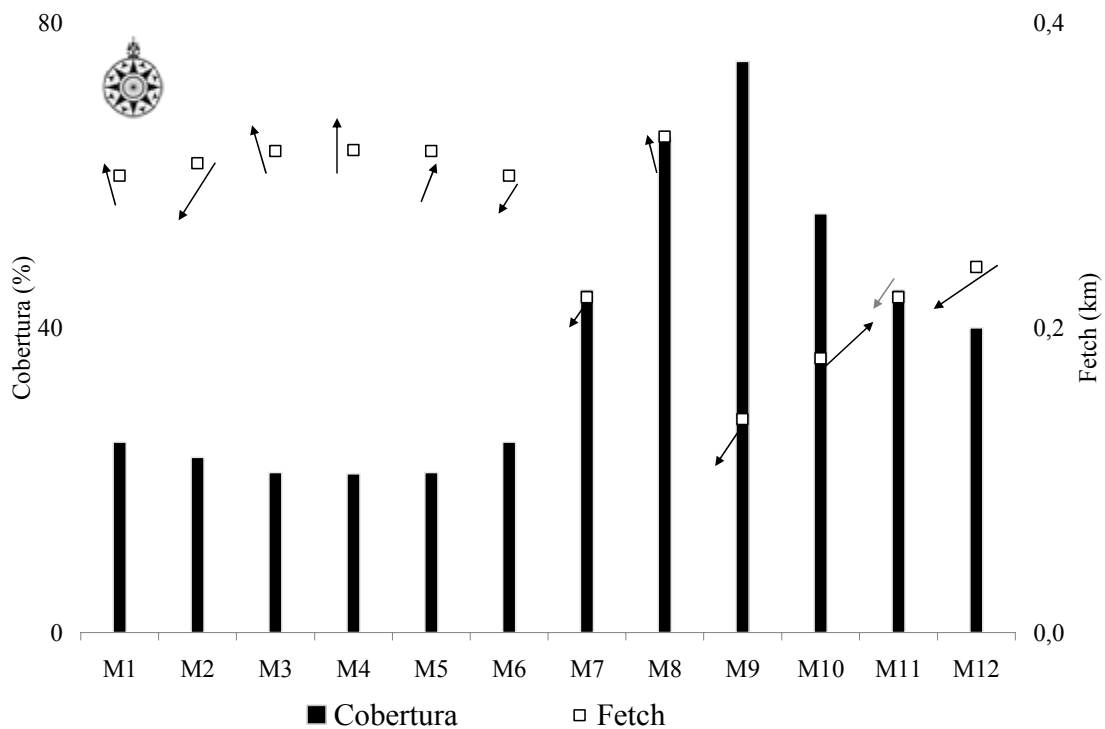
Si bien tuvo una constancia muy elevada de los valores morfométricos típicos de un ambiente circular-oval, las fluctuaciones batimétricas durante el breve período de conexión subsuperficial, tuvieron su correlato en las oscilaciones morfométricas, máximas en perímetro y área superficial (Figura 1.10, Imagen 1.2 a, Tabla 1.4).

El tiempo de residencia del agua fue 100% del tiempo estudiado, por lo que el cociente de conectividad superficial fue nulo. Si se tiene en cuenta la conexión subsuperficial, el cociente de conectividad es aún muy bajo (0,17).

La vegetación flotante se desarrolló de acuerdo a la fenología (Figura 1.11), con mínimos de cobertura durante otoño e invierno (M1-M5) y máximos durante la época estival. Cabe decir que no se registraron temperaturas muy bajas durante el invierno, afectando positivamente el desarrollo de la cobertura vegetal.

Los elevados valores de transparencia (como se verá posteriormente), así como el desarrollo del camalotal en mayor medida en la región marginal-litoral, permitieron la penetración de luz en la región de aguas libres del ambiente y favorecieron el desarrollo de una densa pradera de especies arraigadas sumergidas, principalmente *Cabomba* y *Ceratophyllum* (Imagen 1.2 b) y flotantes como *Nymphoides*.

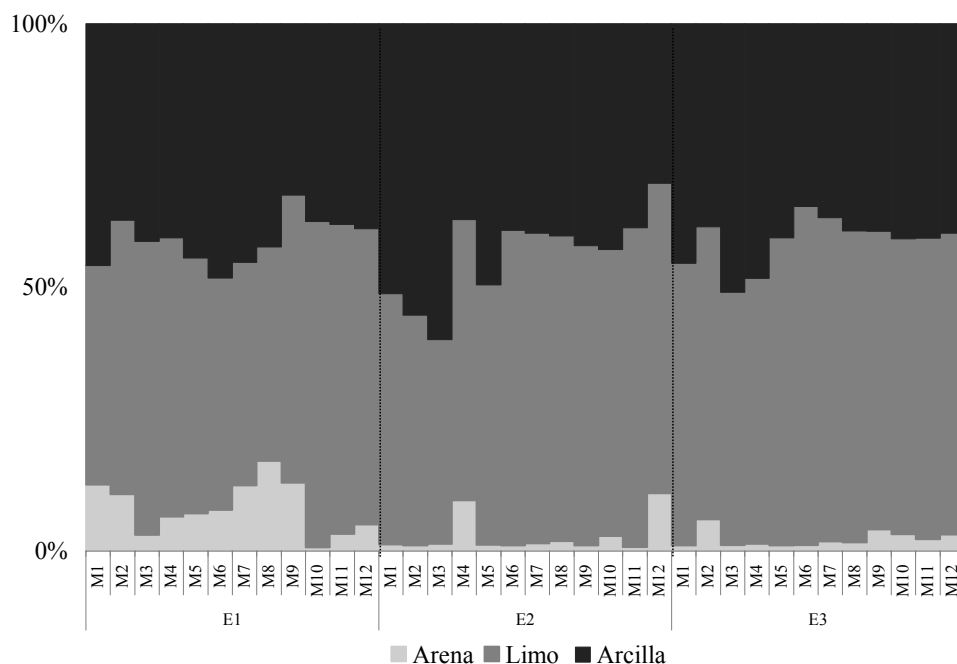
Figura 1.11. Cobertura de macrófitas flotantes libres y fetch estimados para los muestreos del período estudiado para la laguna La Mira. Las flechas indican dirección y velocidad del viento.



Se observó una deriva y reacomodación interna de camalotales bastante pronunciada en relación con la acción del viento debido a la relativa desprotección en función de la distancia respecto de los árboles. En M9 posterior a la infiltración, la vegetación flotante alcanzó la máxima cobertura, lo que inversamente disminuyó el fetch.

Los sedimentos de fondo tuvieron una composición limosa, con buena representación de arcillas (Figura 1.12). Las arenas tuvieron escaso porcentaje, con mayores valores en E1, excepto luego del desborde por infiltración (M10), cuando se midió mayor porcentaje de sedimentos finos probablemente por aportes desde la zona marginal. En general se observó un gradiente leve, con representación creciente de limos y arcillas en sentido E1-E2-E3.

Figura 1.12. Composición granulométrica de sedimentos de fondo en las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la Laguna La Mira.



En cuanto a la composición por fracciones de materia orgánica en sedimentos de fondo (Figura 1.13), en general fueron mayores MOPG y MOPUF, en todas las estaciones y muestreos realizados. Esta distribución por fracciones se debió al aporte constante de detritos, tanto de macrófitas flotantes como arraigadas, sobre todo en primavera y verano (M8-M12).

En cuanto al porcentaje de materia orgánica total en sedimento, no se observaron diferencias entre estaciones ni tampoco tendencias anuales marcadas (Figura 1.14), debido a que el proceso predominante durante el período estudiado fue la acumulación, en concordancia con la naturaleza aislada del sistema.

Figura 1.13. Composición por fracciones de la materia orgánica en sedimentos de fondo para las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la Laguna La Mira. (MOPG: materia orgánica particulada gruesa, MOPF: materia orgánica particulada fina, MOPUF: materia orgánica particulada ultrafina).

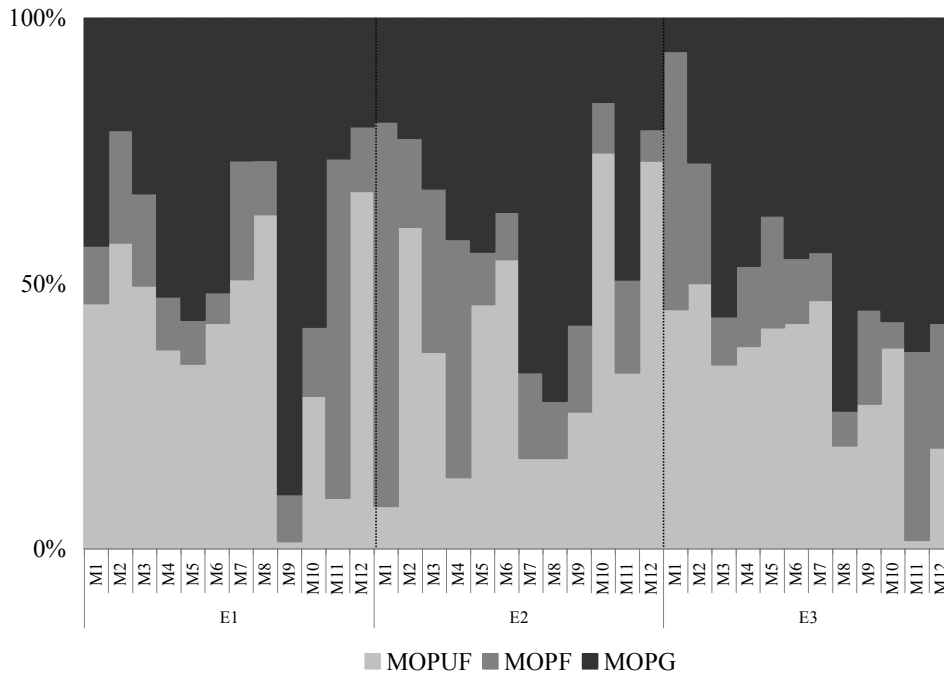
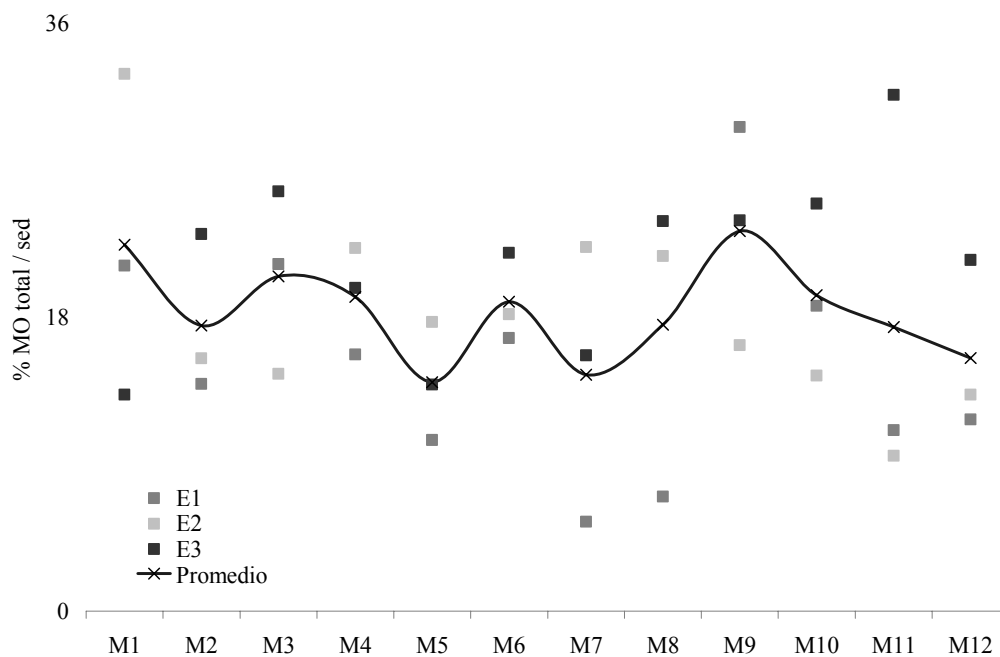


Figura 1.14. Materia orgánica total en los sedimentos de fondo para la Laguna La Mira.



La transparencia fue alta (Tabla 1.5), debido a la protección de las macrófitas flotantes libres y de la pradera de plantas sumergidas (que seguramente actúa como barrera para la resuspensión), pero principalmente por la ausencia de aportes de sedimentos en suspensión desde el río. La disminución del valor promedio de transparencia en M10 (Tabla 1.5) seguramente se relacionó con una disminución de la cobertura vegetal y vientos de mayor velocidad que fueron más efectivos al aumentar el fetch. La conductividad no tuvo marcadas diferencias entre muestreos o estaciones (C.V. 0-11%), registrándose un valor superior al promedio en E1 ($120 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) cuando La Mira se desbordó, probablemente por factores locales que podrían estar afectando esta variable. Los valores de amonio y nitratos tuvieron valores menores a partir del M4 (Tabla 1.5), mientras que el fósforo total tuvo un pico en M4 y valores mayores en general, luego de M9.

El oxígeno disuelto de fondo tuvo los mínimos en M1, M4 y M8-M11 (Tabla 1.5). La concentración de Cl *a* fue $2,98 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ($1,67\text{-}4,47 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$).

Tabla 1.5. Variables del agua para los muestreos durante el período estudiado en la laguna La Mira. Promedios (en negrita) y coeficientes de variación (en cada muestreo $n=3$ para Secchi, temperatura, pH, conductividad y $n= 1$ para nutrientes, oxígeno disuelto de fondo).

	Aislamiento							Conexión subsuperficial		Aislamiento			Gral.
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	
Secchi (m)	0,68	0,97	1,08	0,94	1,18	0,94	1,16	1,26	1,00	0,70	0,96	1,22	0,99
	19	2	10	9	1	4	5	15	13	34	5	32	18
Temp.(°C)	20	17	15	17	13	19	18	25	25	28	28	23	21
	1	2	0	0	2	0	0	0	1	2	1	2	24
pH	7,2	7,2	7,5	7,4	7,3	7,5	7,3	7,2	7,3	7,3	7,3	7,3	7,3
	0	0	2	0	1	2	2	0	2	2	2	3	2
Cond. ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	80	87	93	95	103	102	100	107	100	100	102	103	98
	0	7	3	5	3	10	0	11	0	0	3	6	8
NO_3^- (ppm)	0,917	1,700	0,800	0,250	0,300	0,280	0,200	0,040	0,220	0,400	0,350	0,300	0,474
													106
NO_2^- (ppm)	0,006	0,011	0,005	0,002	0,008	0,009	0,005	0,002	0,003	0,003	0,005	0,007	0,006
													55
NH_4^+ (ppm)	0,430	0,170	0,820	0,300	0,320	0,300	0,150	0,220	0,155	0,090	0,050	0,010	0,264
													88
P total (ppm)	0,603	0,060	0,250	1,500	0,200	0,320	0,100	0,100	1,050	2,000	2,375	2,750	0,809
													125
O_2 (ppm)	4,8	9,6	9,1	6,4	9,6	9,1	8,7	7,0	5,4	3,2	7,5	11,9	8,0
													33

1.4.3 Laguna de conexión indirecta permanente-Laguna Vuelta de Irigoyen (VI)

Este ambiente se conecta a la confluencia de los ríos Colastiné y Paraná, a través de un canal de 1,57 km, denominado Zanjón Blanco (ZB). Si bien en el área de confluencia canal/río, se observaron procesos de colmatación por depósito de sedimentos y retención de materiales orgánicos e inorgánicos por una densa trama de canutillos y camalotales, la profundidad del canal posibilitó una conexión hidrológica permanente, determinando así la sincronización de las fluctuaciones en el nivel hidrométrico del sistema, con un elevado coeficiente de correlación (0,995, $p < 0,0001$) entre la profundidad de la laguna y el nivel hidrométrico del río Paraná. Se registraron fases de conectividad medias y bajas (por debajo de 11,60 m s.n.m.) y altas (por encima de 12,90 m s.n.m.) con oscilaciones relacionadas a la batimetría (Figura 1.15).

Se observó un gradiente de profundidad creciente en el sentido E1-E3, probablemente debido a que E3, se localiza en la zona en que antiguamente se encauzaba el curso activo. Esta laguna, tuvo además una conexión permanente con la laguna La Cacerola, que en aguas altas se encadenó con La Cuarentena. Además se conectó con la laguna El Puesto a través de ZB la mayor parte del período estudiado (Figura 1.16, Tabla 1.6).

Si bien la conexión hidrológica fue permanente, no se produjeron alteraciones morfométricas notorias de las variables (Figura 1.16, Tabla 1.6), con ligeros cambios únicamente cuando el nivel hidrométrico superó los 12,90 m s.n.m. (H_{pp}). Si bien los cambios en el nivel del agua resultaron en modificaciones batimétricas casi instantáneas, las modificaciones de la morfometría fueron escasas sobre todo en niveles bajos y medios, debido a la presencia de costas de relativa elevación. De este modo, dado que el 90% del período estudiado transcurrió en niveles correspondientes a aguas medias y bajas, prevaleció el carácter conservativo de la morfometría. El valor de D_L , corresponde al de un ambiente circular-oval con ligera tendencia a la irregularidad. Presenta un eje de máxima longitud paralelo al eje principal del río Paraná, intermedio en relación con la posición del río Colastiné y transversal a su confluencia, así como al eje principal del ZB (Imagen 1.3 a). Su orientación en dirección de los vientos dominantes, conjuntamente con una elevada área superficial, la escasa cobertura de vegetación perimetral incluso en aguas altas (Imagen 1.3 b y c), determinaron una acción constante y sostenida de los vientos especialmente en el sector central.

Figura 1.15. (a) Profundidad de las estaciones de muestreo en la laguna Vuelta de Irigoyen durante el período de estudio y su promedio y (b) mapa batimétrico. Equidistancia: 0,5 m. Se señala con elipses la localización de las estaciones de muestreo (relevamiento efectuado por Zilli y Creus, 23 de abril de 2009, H_{pp} : 11,05 m s.n.m.).

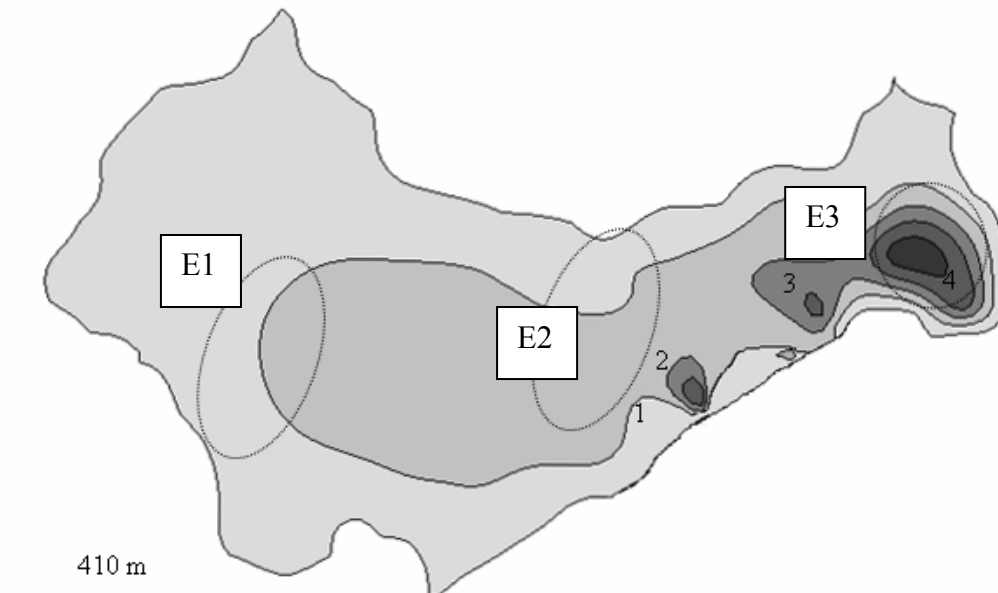
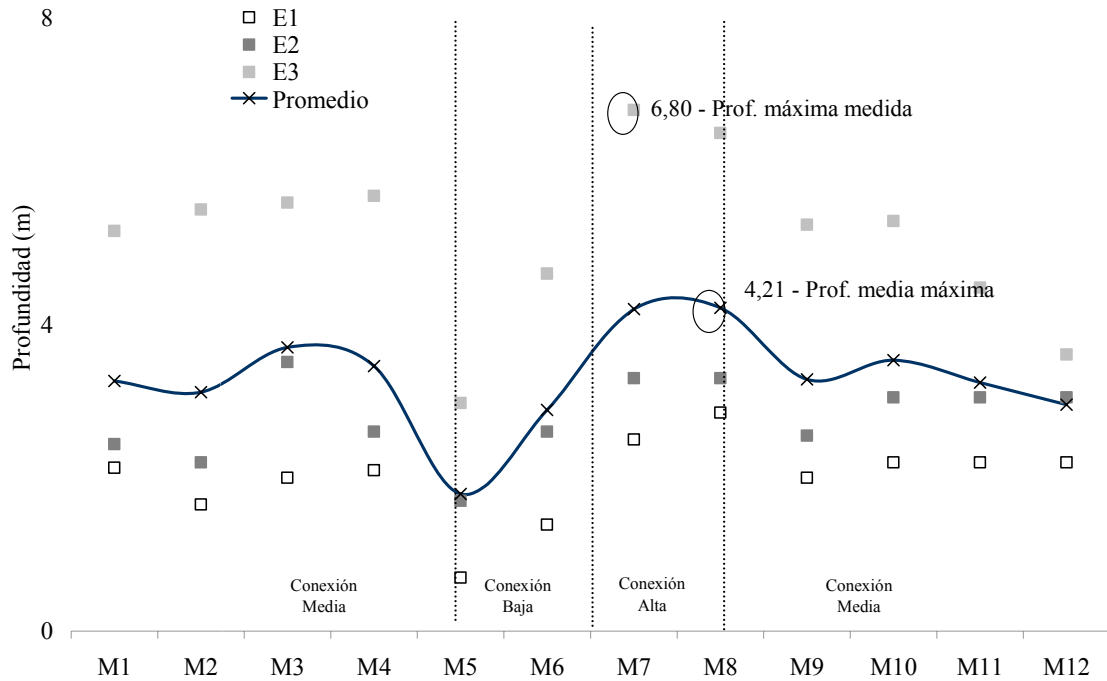


Figura 1.16. Esquema de la laguna Vuelta de Irigoyen y zonas vecinas. Se indican las variaciones morfométricas y localización de las estaciones de muestreo.

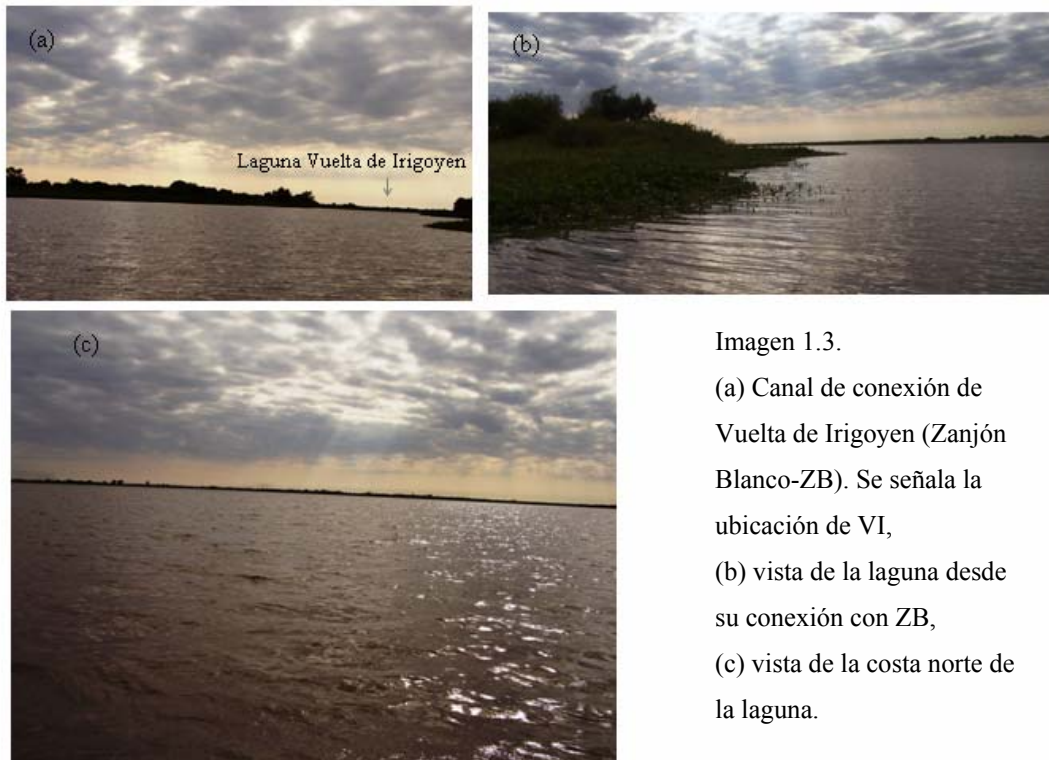
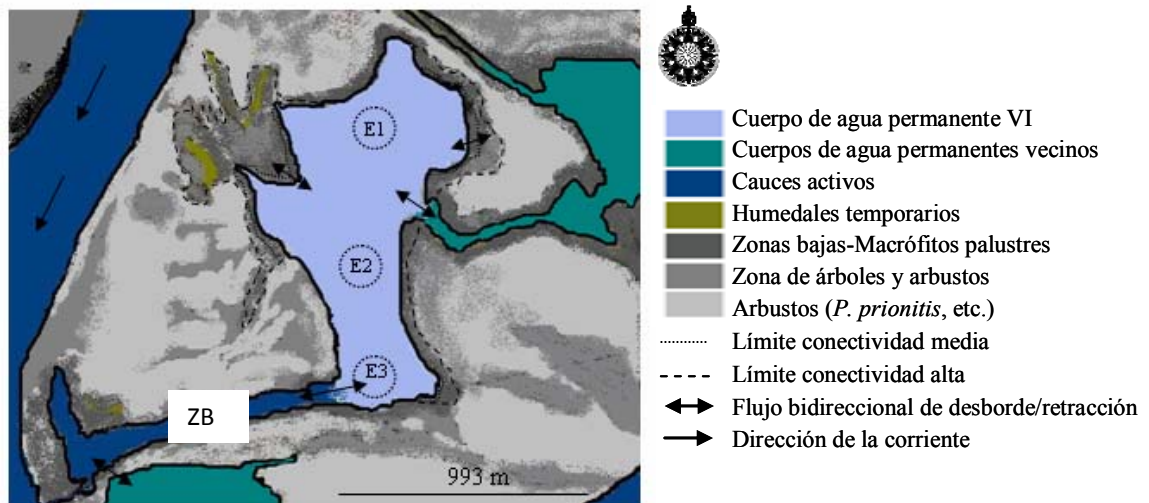


Imagen 1.3.

- (a) Canal de conexión de Vuelta de Irigoyen (Zanjón Blanco-ZB). Se señala la ubicación de VI,
- (b) vista de la laguna desde su conexión con ZB,
- (c) vista de la costa norte de la laguna.

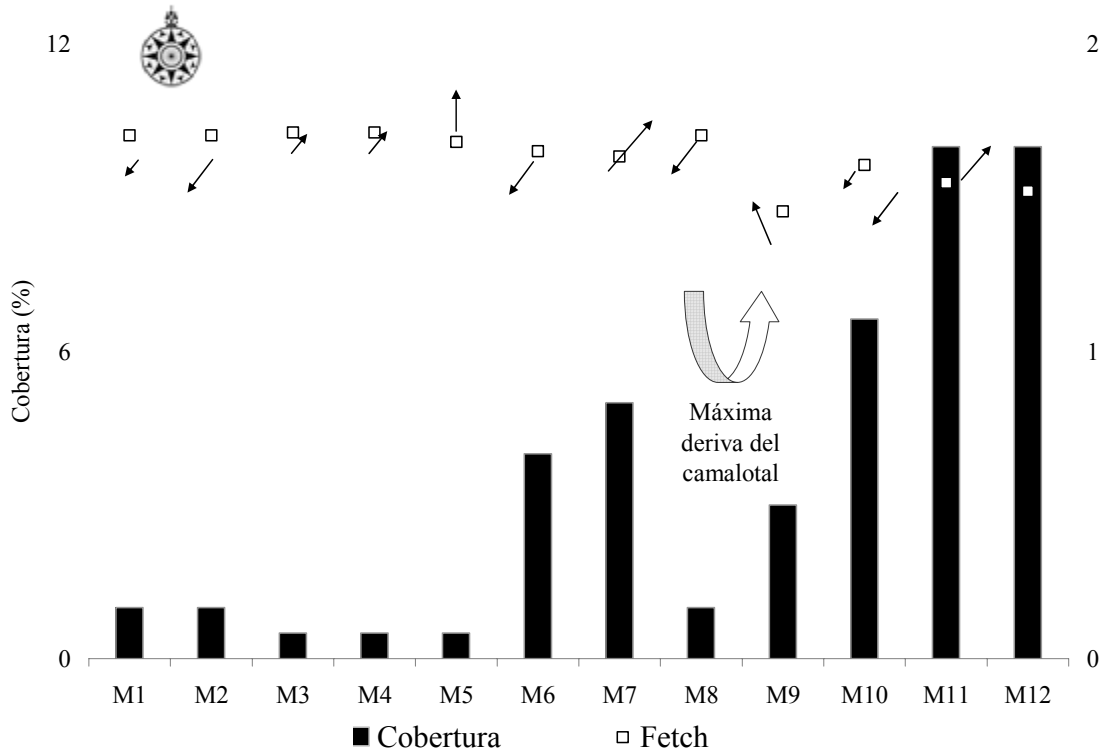
Tabla 1.6. Duración de las fases, conexiones, distancia a otros cuerpos de agua, distribución perimetral arbórea y arbustiva y características morfométricas de la laguna Vuelta de Irigoyen.

	Conexión Baja	Conexión Media	Conexión Alta
Duración de las fases (%)	14	76	10
Conexiones río-lagunas	1	1	1
Conexiones laguna-ambientes leníticos	1	1	2
<i>Distancia mínima a ambientes lóticos y lénticos (km)</i>			
Cauce principal	0,81	0,81	0,74
Cauce secundario (río Colastiné)	0,44	0,43	0,17
Laguna La Cuarentena	0,52	0,51	0,4
*			
<i>Distribución perimetral arbórea y arbustiva (%)</i>	9	9	23
<i>Morfometría</i>			
AS (km ²)	0,78	0,89	1,24
P (km)	5,26	5,87	8,41
LM (km)/ N-S	1,54	1,50	1,89
AM (km)/ E-O	0,81	0,90	1,21
D _L	1,68	1,76	2,13

*Distancia a laguna El Puesto en la Tabla 1.9.

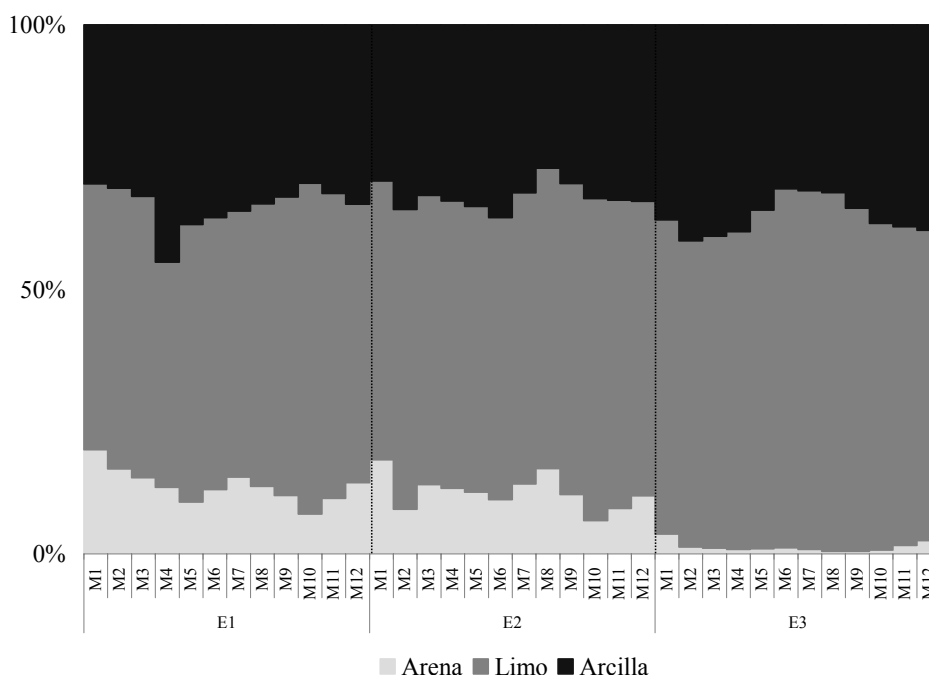
De tal modo, se desarrolló una cubierta relativamente escasa de camalotes únicamente en las zonas donde la elevación de la costa respecto de la superficie del agua actúa como protección del viento evitando la deriva de plantas (Figura 1.17). Asimismo los abundantes canutillos (principalmente *Paspalum repens*) retuvieron los escasos camalotales, sobre todo en las zonas de menor velocidad de la corriente. Así, la deriva del camalotal fue constante con mayor dinámica durante la máxima conectividad (M8). Sin dudas, existe un intercambio de camalotales entre La Cacerola y este ambiente, por lo que su cobertura se encontraría sesgada por esta deriva, aunque en niveles medios y altos, los camalotes derivan rápidamente hacia Zanjón Blanco y luego al río.

Figura 1.17. Cobertura de macrófitas flotantes libres (%) y fetch estimados para los muestreos del período estudiado para la laguna Vuelta de Irigoyen. Las flechas indican dirección y velocidad del viento.



En cuanto a la granulometría de los sedimentos de fondo, la composición tuvo mayor porcentaje de limo y arcilla, mientras que los mayores porcentajes de arena se midieron para E1 y E2 (Figura 1.18).

Figura 1.18. Composición granulométrica de sedimentos de fondo en las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna Vuelta de Irigoyen.



En cuanto a la composición de detritos de los sedimentos de fondo, no se observó una tendencia definida, con oscilaciones en las proporciones de las fracciones para las fases (Figura 1.19). En general en E3, se midió mayor porcentaje de las fracciones finas, principalmente ultrafina mientras que E1 y E2 tuvieron mayor porcentaje de MOPG.

El menor porcentaje de las fracciones finas y de materia orgánica total en E1 y E2, se relacionó con la mayor actividad de transporte en las zonas de menor profundidad, mientras que los materiales más finos, fueron transportados por las corrientes hacia las zonas más profundas (como E3) con alta tasa de sedimentación, lo que determinó una mayor cantidad de detrito acumulado en los sedimentos (Figura 1.20).

Figura 1.19. Composición por fracciones de la materia orgánica en sedimentos de fondo para las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna Vuelta de Irigoyen. (MOPG: materia orgánica particulada gruesa, MOPF: materia orgánica particulada fina, MOPUF: materia orgánica particulada ultrafina).

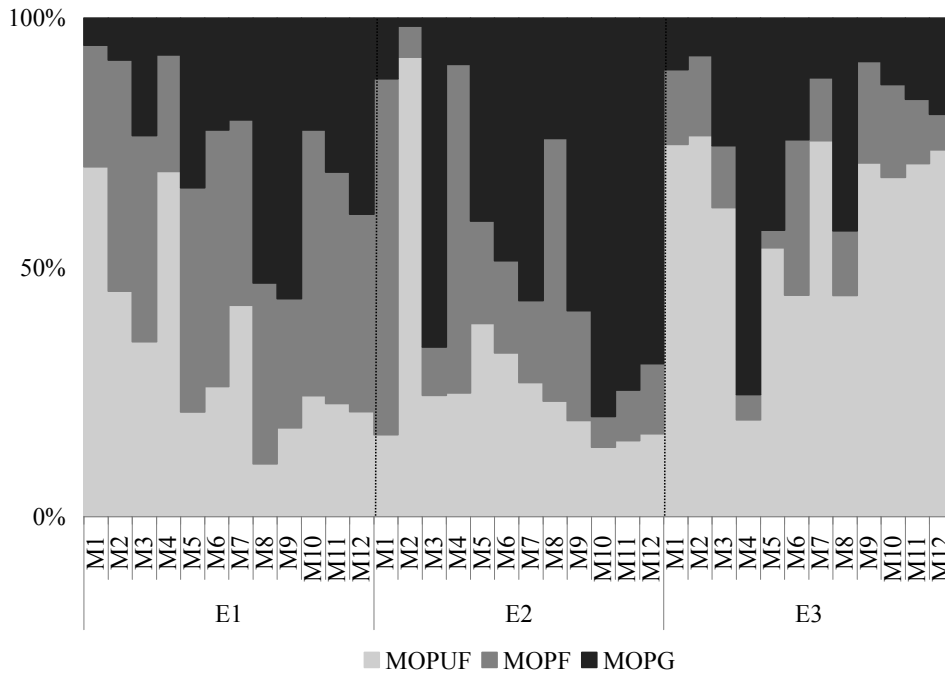
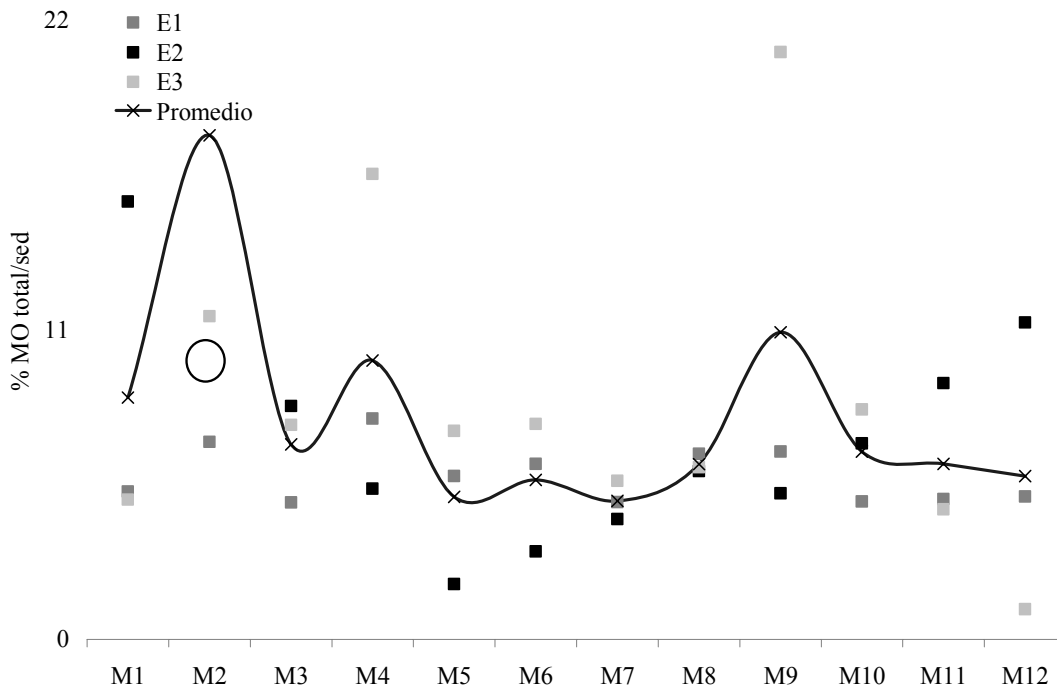


Figura 1.20. Materia orgánica total en los sedimentos de fondo para la laguna Vuelta de Irigoyen.



La transparencia del agua tuvo en general valores bajos y bajo porcentaje de variación (C.V. 26%) y valor promedio mínimo en M1 (Tabla 1.7). Estos valores, se debieron a un componente sestónico importante, principalmente como carga transportada desde los cauces activos, desde otras lagunas y también como consecuencia de la resuspensión constante por efectos de la corriente y la acción del viento. Los máximos valores de transparencia se midieron en todas las estaciones durante la máxima conexión. La conductividad fue mínima durante la conexión baja y máxima en aguas altas, con una variación de solo el 23% (Tabla 1.7).

El pH tuvo valores muy uniformes (C.V. 0-2%) y las máximas concentraciones de nutrientes se obtuvieron en general durante la conexión baja, excepto para el nitrato que tuvo un pico en M10 (Tabla 1.7). Los valores de oxígeno disuelto de fondo, fueron relativamente uniformes a lo largo del período estudiado, con tenores elevados, propios de un ambiente bien oxigenado. La concentración de *Cl a* fue en promedio 2,60 mg.L⁻¹ (1,20-4,43 mg.L⁻¹).

Tabla 1.7. Variables del agua para los muestreos durante el período estudiado en la laguna. Vuelta de Irigoyen. Promedios (en negrita) y coeficientes de variación (en cada muestreo n=3 para Secchi, temperatura, pH, conductividad y n=1 para nutrientes, oxígeno disuelto de fondo).

	Conexión Media				Conexión Baja		Conexión Alta		Conexión Media				Gral.
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	
Secchi (m)	0,17	0,55	0,57	0,57	0,52	0,37	0,51	0,67	0,46	0,50	0,46	0,42	0,48
	9	2	4	18	11	23	3	10	9	13	11	9	26
Temp. (°C)	23	17	15	15	13	19	19	25	26	28	27	25	21
	1	0	0	4	4	0	4	0	0	1	2	2	24
pH	7,2	7,5	7,5	7,5	7,8	7,3	7,4	7,1	7,3	7,4	7,4	7,4	7,4
	0	2	4	2	0	2	1	2	2	1	1	2	2
Cond. (µS.cm ⁻¹)	113	110	95	70	135	138	72	70	117	100	100	100	102
	5	0	0	0	19	6	4	0	17	0	0	0	23
NO ₃ ⁻ (ppm)	0,250	0,300	0,220	0,300	0,300	0,200	0,250	0,080	0,290	0,500	0,350	0,200	0,270
													41
NO ₂ ⁻ (ppm)	0,005	0,005	0,005	0,004	0,030	0,002	0,002	0,002	0,003	0,004	0,004	0,004	0,006
													136
NH ₄ ⁺ (ppm)	0,190	0,350	0,520	0,320	1,200	0,200	0,200	0,120	0,125	0,130	0,080	0,030	0,315
													109
P total (ppm)	0,160	0,120	0,900	0,250	1,400	0,300	0,100	0,100	0,205	0,310	0,255	0,200	0,394
													107
O ₂ (ppm)	7,39	7,39	9,90	6,65	9,80	9,06	8,81	7,67	10,53	9,69	10,11	10,53	8,96
													15

1.4.4. Laguna de conexión directa temporaria- El Puesto (EP)

En este ambiente, si bien la duración de la conexión fue mayor que para la laguna Irupé y su distancia a los cauces mayores fue menor, las oscilaciones batimétricas fueron pulsátiles más que sincrónicas, en relación con la presencia de una doble conexión (únicamente por Zanjón Blanco; por Zanjón Blanco y por el río Paraná). De esta manera, a 11,30 m s.n.m. (H_{pp}), se conectó luego de 0,23 km a través del canal (ZB) a la confluencia Colastiné/Paraná (conexión directa y temporaria). Una vez superado el nivel del agua 12,80 m s.n.m. (H_{pp}), se conectó además directamente al cauce principal por una boca que unos 20 años atrás, constituía la principal conexión de este ambiente. La terrestreización de la misma progresó por colmatación de sedimentos del río y su consolidación por árboles pioneros. Cabe destacar que si bien la conexión a ZB estuvo cubierta por macrófitas -principalmente *Paspalum repens* y camalotales de *Eichhornia crassipes*- durante la mayor parte del período estudiado, el intercambio se mantuvo debido al bajo nivel umbral de aislamiento/conexión de esta laguna. Seguramente posee una conexión subsuperficial importante con el río, incluso aislada, debido a su proximidad respecto de estos cursos de agua.

En función de las oscilaciones batimétricas en los muestreos, se pudieron establecer una fase de aislamiento, fases de conexión media (conectada sólo a Zanjón Blanco) y conexión alta (conectada a ZB y al cauce principal directamente) (Figura 1.21). Para M4 se registró la doble conexión, por lo que dentro de la fase de aguas medias, nos encontramos con un episodio de conexión media/alta. Por otro lado, entre M6 y M7, se observó un salto casi exponencial de las mediciones de profundidad, en relación con la doble conexión. De esta manera, la correlación entre profundidad y nivel hidrométrico del río Paraná fue significativa (r^2 0,748; p 0,005), pero no tan alta como para los otros ambientes, donde se registró una mayor sincronización. La batimetría fue relativamente uniforme en el área correspondiente a E1 y E2, mientras que para E3, se observó una mayor heterogeneidad en el relieve de fondo, dado que se localizó en una antigua zona de confluencia cauce secundario/laguna, que funcionaba como conexión directa al río Paraná (Figura 1.21 b). Incluso en esta zona se pudo observar un pequeño islote (0,0007 km²), originado por depositación de sedimentos, producto de la lentificación de las aguas.

El eje de máxima longitud es paralelo a Zanjón Blanco y a los cauces mayores (Paraná y Colastiné) y transversal a su confluencia y a otras lagunas del subsistema (Figura 1.22, Tabla 1.8). Asimismo es cercana a todos estos ambientes y se ubica en la zona de menor elevación de la isla (Altura: 11,68 m s.n.m.). A pesar de que estas características podrían determinar la existencia de una constante conexión y la pérdida de su identidad morfométrica, la misma se conservó por la topografía relativamente elevada de sus márgenes, que también funcionan en ciertas zonas como albardones del sistema lótico (río Paraná al sur, ZB al norte y confluencia al oeste). A pesar de tener un índice de conectividad alto, las fases con mayor potencial de

modelado morfométrico fueron las de menor duración (Figura 1.22, Tabla 1.8), con prevalencia de la forma circular-oval y D_L cercano a 1. Las mayores irregularidades y las mínimas distancias a los cauces y lagunas cercanas, se midieron para la fase de conexión alta, cuando se produjo el pulso de mayor intensidad. De esta manera, las máximas modificaciones morfológicas se observaron en general entre el aislamiento y la máxima conexión, con cambios importantes en área superficial y de perímetro entre conexión media/alta y alta. En este último caso el incremento se produjo por avance de las aguas de inundación sobre las prolongaciones abandonadas de antiguos cauces de conexión, aumentando D_L .

La progresiva ocupación de las zonas terrestres marginales por desborde de zonas ubicadas principalmente en las costas sur y norte (Figura 1.22, Tabla 1.8), aumentó marcadamente la distribución perimetral arbórea y arbustiva. Si bien el porcentaje se mantuvo aproximadamente constante, las modificaciones de perímetro redujeron la presencia perimetral arbórea, quedando por otro lado incorporados estos estratos dentro del área lagunar. Otra influencia fue la de los abundantes canutillos, catayzales y verdolagales, dispuestos en las zonas costeras.

Además de estos intercambios con zonas marginales, los que se producen con ambientes acuáticos lóticos y lénticos, establecen seguramente un complejo balance de materia y energía, complejizado durante el nivel de conexión mayor por aumento progresivo del número de conexiones (indirectas a Vuelta de Irigoyen a través de Zanjón Blanco y a La Cacerola y La Cuarentena por encadenamiento indirecto a través de Vuelta de Irigoyen).

Figura 1.21 (a) Profundidad de las estaciones de muestreo en la laguna El Puesto durante el período de estudio y su promedio y (b) mapa batimétrico. Equidistancia: 0,5 m. Se señala con elipses la localización de las estaciones de muestreo (relevamiento efectuado por Zilli y Creus, 23 de abril de 2009, H_{PP} : 11,05 m s.n.m.).

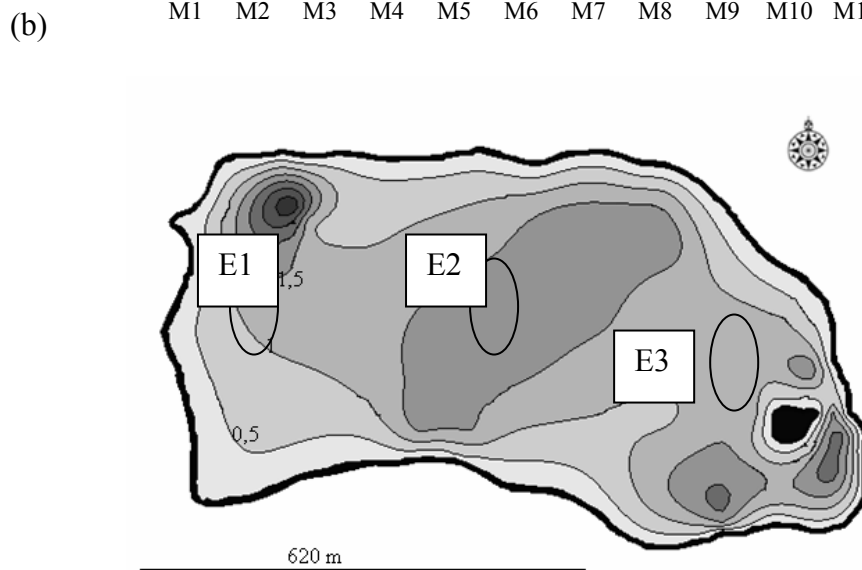
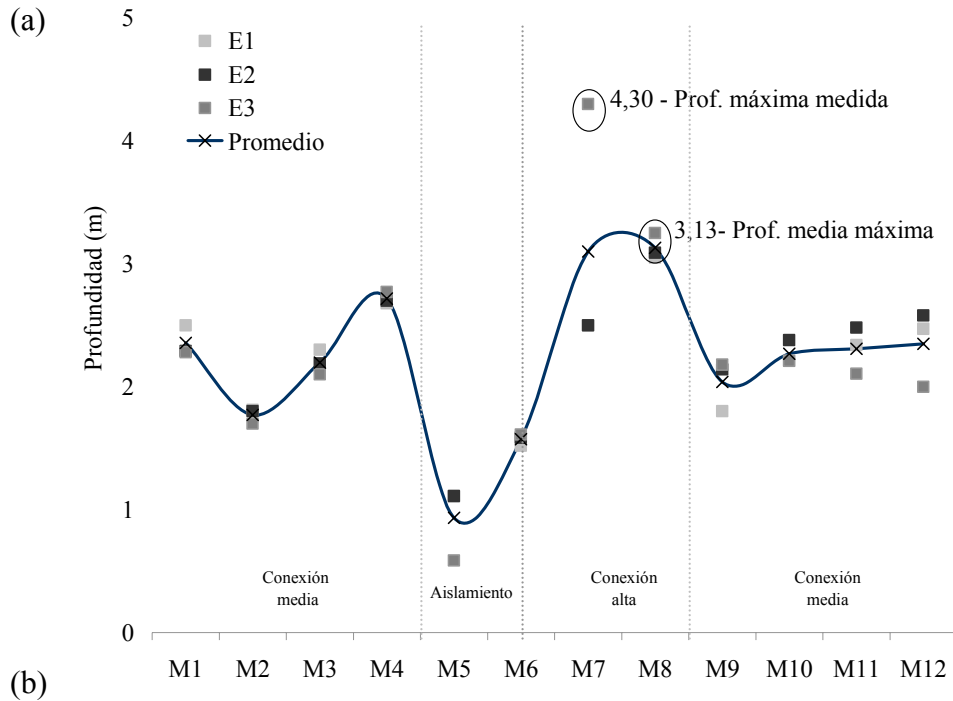


Figura 1.22. Esquema de la laguna El Puesto y zonas vecinas. Se indican las variaciones morfométricas y localización de las estaciones de muestreo.

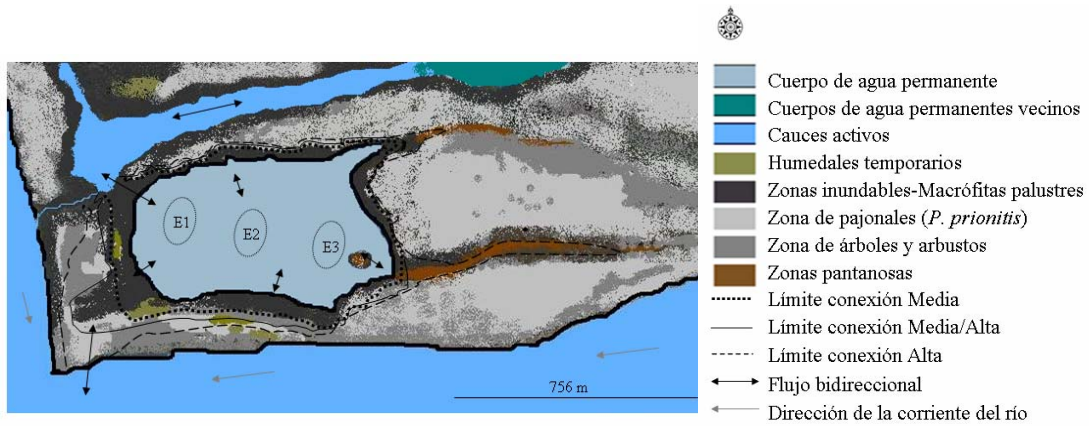


Imagen 1.4.

(a) Vista de la costa sur

desde el interior de la laguna El Puesto,

(b) costa norte,

(c) conexión El Puesto-Zanjón Blanco.

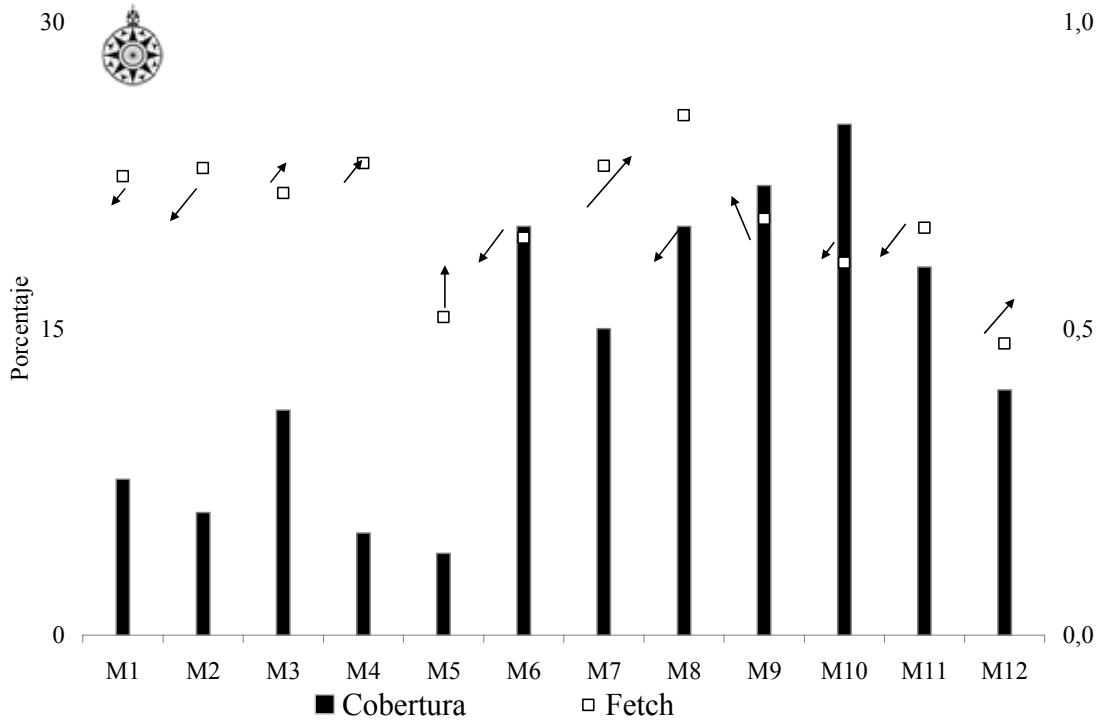


Tabla 1.8. Duración de las fases, tiempo de residencia del agua, cociente de conectividad, conexiones, distancia a otros cuerpos de agua, distribución perimetral arbórea y arbustiva y características morfométricas de la laguna El Puesto. ZB: indica Zanjón Blanco.

	Aislada	Conexión		Conexión Alta
		Media/Alta		
		ZB	ZB+Paraná M4	
Duración de las fases (%)	6	72	9	12
Residencia (días)	22			
Cociente de conectividad	14,41			
Conexiones río-lagunas	0	1	2	2
Conexiones laguna-ambientes leníticos	0	2	2	3
<i>Distancia mínima a ambientes lóticos y leníticos</i>				
Cauce principal	0,10	0,08	0	0
Cauce secundario (río Colastiné)	0,26	0,21	0,07	0,07
Cauce secundario (Zanjón Blanco-ZB)	0,03	0	0	0
Laguna Vuelta de Irigoyen	0,48	0,48	0,48	0,45
<i>Distribución perimetral arbórea y arbustiva (%)</i>	13	45	39	40
<i>Morfometría</i>				
AS (km ²)	0,35	0,48	0,55	0,63
P (km)	3,23	3,48	4,09	5,93
LM (km)/ E-O	0,86	1,00	1,11	1,39
AM (km)/ N-S	0,53	0,54	0,56	0,59
AMd	0,40	0,48	0,49	0,46
LM/AM	1,61	1,85	1,98	2,37
D _L	1,55	1,41	1,56	2,10

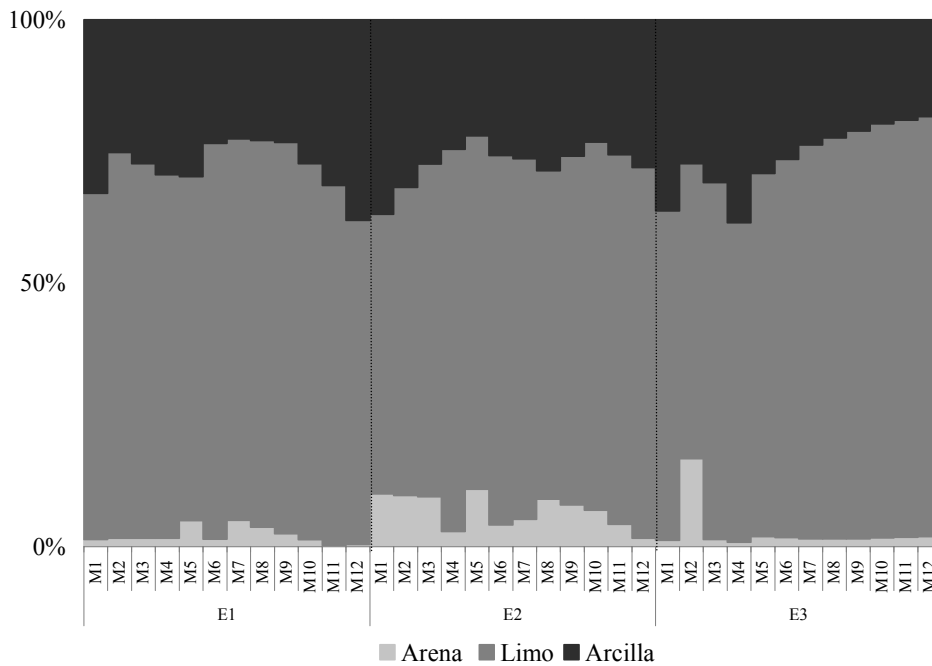
La cobertura de macrófitas flotantes fue máxima durante primavera y verano (Figura 1.23) y su distribución temporal se relacionó con cambios relativos al clima y fenología más que con variaciones hidrológicas. No hubo cambios relacionados con deriva a gran escala, probablemente por la presencia casi constante de una densa trama de canutillos en la zona de conexión con Zanjón Blanco que retuvo los camalotes. El fetch, tuvo valores semejantes entre muestreos, con mayores valores durante la fase de máxima conexión. Debido a la protección proporcionada por los árboles dispuestos en el perímetro, las plantas flotantes se ubicaron en general sobre las costas N y S, aunque se observaron camalotales de escaso tamaño derivando en el espejo de agua todos durante los muestreos.

Figura 1.23. Cobertura de macrófitas flotantes libres y fetch estimados para los muestreos del período estudiado para la laguna El Puesto.



La composición granulométrica de sedimentos de fondo fue uniforme, dominando principalmente el limo con porcentajes bajos de arcilla y muy bajos de arena (Figura 1.24). Los altos porcentajes de limo, podrían deberse al aporte de sedimentos suspendidos, que una vez dentro del ambiente sedimentan por lentificación de la corriente.

Figura 1.24. Composición granulométrica de sedimentos de fondo en las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna El Puesto.



En cuanto a composición de la materia orgánica en sedimentos de fondo, en general estuvieron equitativamente representadas todas las fracciones no pudiéndose distinguir una tendencia marcada entre estaciones o muestreos, excepto por mayores valores de MOPUF en general para E3 (Figura 1.25).

Por otra parte, el porcentaje de materia orgánica en los sedimentos fue muy baja (Figura 1.26).

Figura 1.25. Composición por fracciones de la materia orgánica en sedimentos de fondo para las estaciones de muestreo en los diferentes muestreos para la laguna El Puesto. (MOPG: materia orgánica particulada gruesa, MOPF: materia orgánica particulada fina, MOPUF: materia orgánica particulada ultrafina).

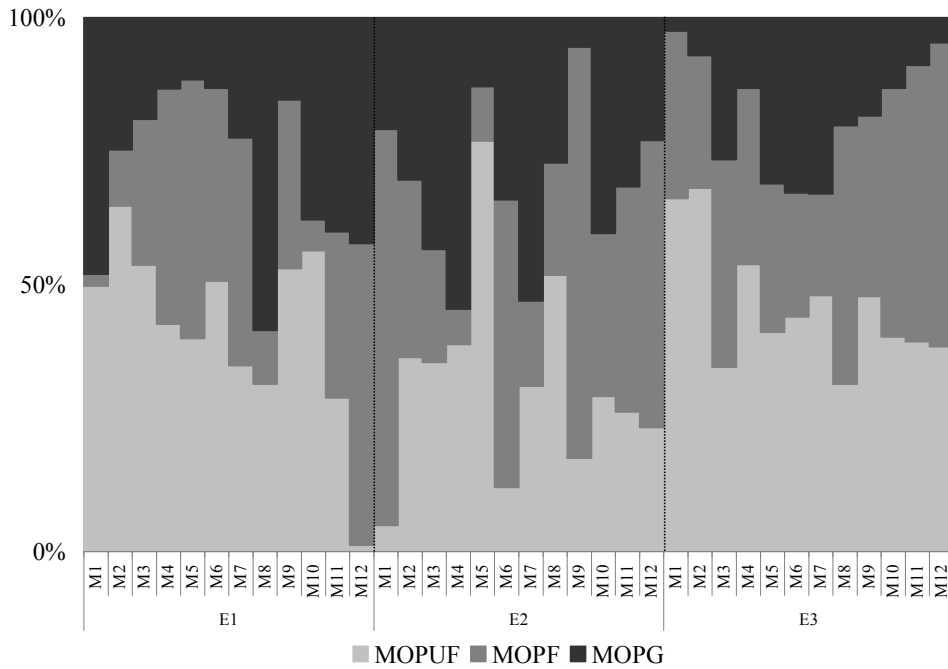
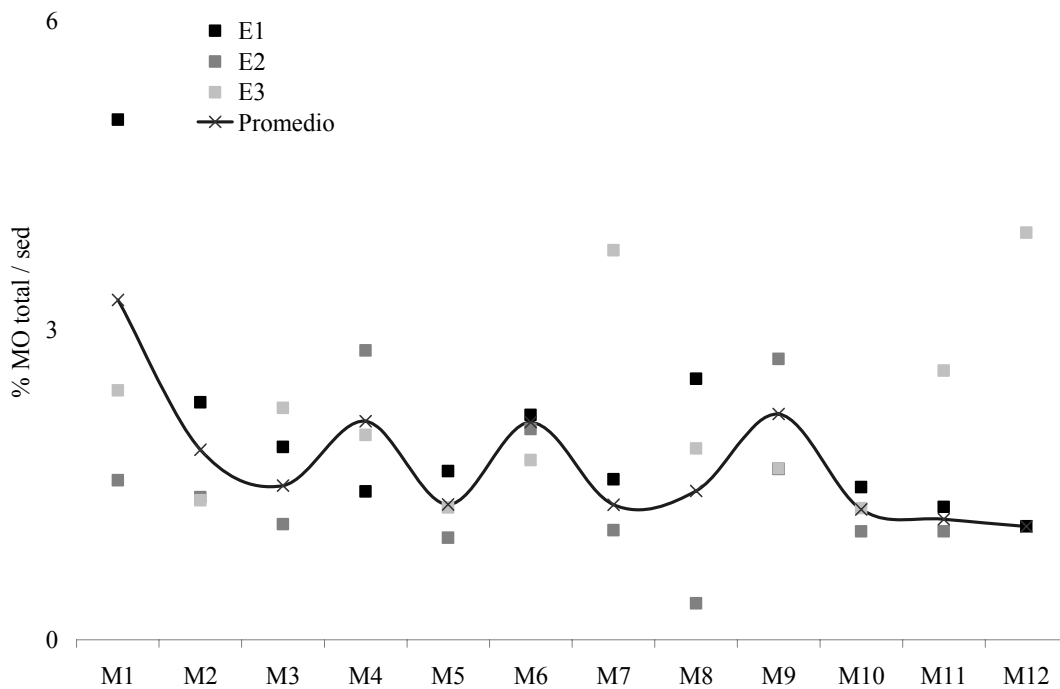


Figura 1.26. Materia orgánica total en los sedimentos de fondo para la laguna El Puesto.



La transparencia tuvo una variación relativamente importante entre muestreos (C.V. 41%). Los mínimos valores se registraron durante M1 y en el aislamiento (Tabla 1.9), quizás por resuspensión del sedimento de fondo, mientras que los máximos se midieron en M8 con disminución en la siguiente fase. La conductividad disminuyó durante la fase de máxima conectividad, respecto de la fase de aislamiento. Asimismo, valores altos en la concentración en agua de nitritos, amonio y fósforo total se registraron durante el aislamiento.

Los altos valores de nutrientes de este ambiente, se deberían sobre todo al aporte desde el sistema acuático y la zona marginal. El alto tenor de oxígeno disuelto de fondo, incluso durante el aislamiento, indica la circulación de agua así como turbulencias generadas por el viento, mientras que el valor mínimo se registró en M8. La concentración promedio de Cl *a* fue 2,18 mg.L⁻¹(0,001-5,26 mg.L⁻¹).

Tabla 1.9. Variables del agua para los muestreos durante el período estudiado en la laguna El Puesto. Promedios (en negrita) y sus coeficientes de variación (en cada muestreo n=3 Secchi, temperatura, pH, conductividad y n=1 para nutrientes, oxígeno disuelto de fondo).

	Conexión Media				Aislamiento		Conexión Alta		Conexión Media				Gral
	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	
Secchi (m)	0,18	0,38	0,46	0,58	0,28	0,23	0,54	0,88	0,53	0,57	0,51	0,45	0,46
	32	6	11	4	43	29	4	9	2	9	14	20	41
Temp. (°C)	25	17	15	15	13	20	18	27	26	29	27	25	21
	2	2	0	2	0	3	2	2	0	1	2	2	26
pH	7,5	7,4	7,8	7,5	7,8	7,2	7,3	7,2	7,1	7,3	7,27	7,2	7
	2	0	0	2	0	0	2	0	2	2	1	0	3
Cond. (µS.cm ⁻¹)	103	107	100	87	105	100	80	78	88	90	93	97	94
	3	5	0	7	0	5	0	4	3	0	1	3	10
NO ₃ ⁻ (ppm)	0,38	0,400	0,350	0,280	0,320	0,300	0,300	0,100	0,150	0,200	0,20	0,200	0,265
													35
NO ₂ ⁻ (ppm)	0,003	0,002	0,004	0,005	0,026	0,008	0,003	0,003	0,002	0,001	0,002	0,002	0,005
													136
NH ₄ ⁺ (ppm)	0,450	0,300	0,600	0,290	1,290	0,210	0,180	0,200	0,105	0,010	0,010	0,010	0,305
													118
P total (ppm)	0,800	0,400	1,200	0,300	1,300	0,380	0,090	0,500	0,290	0,080	0,130	0,180	0,471
													88
O ₂ (ppm)	6,29	10,25	9,93	9,05	11,81	8,36	7,94	5,91	9,57	8,69	10,05	11,40	9,10
													20

1.4.5 Síntesis

Las diferencias entre los ambientes leníticos en función de su dinámica y características físicas, químicas y morfométricas, quedaron claramente evidenciadas en el análisis factorial discriminante (91,89% de la varianza explicada), con las mayores distancias entre el ambiente de conexión permanente (Vuelta de Irigoyen) y el aislado (La Mira) (Figura 1.27) y las menores para las lagunas de conexión temporaria (Lambda de Wilks $p < 0,0001$).

Las mayores diferencias observadas para La Mira se debieron a sus elevados porcentajes de MO/Sed, principalmente MOPG, mayor transparencia y cobertura de macrófitas. A diferencia de los demás ambientes, LM presentó una densa pradera de plantas sumergidas. La constancia de la cubierta de macrófitas (aproximadamente del 100% entre plantas sumergidas y flotantes), aseguró un aporte permanente de materia orgánica para las tramas tróficas bentónicas, con acumulación de MOP (Figura 1.27, Tabla 1.10). Por otra parte, la presencia de camalotes, determinó una menor resuspensión de sedimentos, lo que conjuntamente con la ausencia de aportes del río, determinaron una transparencia elevada en el período estudiado. Si bien los valores promedio de nutrientes no fueron diferentes entre las lagunas (Tabla 1.10), las mayores concentraciones de nitritos y fósforo total, distinguieron a La Mira del resto de los ambientes

El ambiente de conexión permanente (Vuelta de Irigoyen), se diferenció por un mayor tenor de oxígeno disuelto de fondo en todos los muestreos, mayor concentración de amonio y pH, porcentaje de MOPUF y mayor profundidad (Figura 1.27, Tabla 1.10). Los mayores valores batimétricos, se relacionaron no solamente con su origen sino con su permanente conexión. Asimismo, tuvo los máximos valores morfométricos y alta complejidad en cuanto a los tipos de conexión. Los ambientes pertenecientes al sector sur de la Isla Carabajal (Vuelta de Irigoyen y El Puesto) fueron relativamente cercanos en el análisis, debido a concentraciones de oxígeno disuelto de fondo, amonio y pH semejantes. Los ambientes de conexión temporaria (El Puesto e Irupé), tuvieron una composición granulométrica de sedimentos de fondo semejantes con elevados porcentajes de limo (Figura 1.27, Tabla 1.10) y mayor porcentaje de arena en Irupé. Las fracciones finas de materia orgánica caracterizaron a los ambientes conectados, sobre todo los de conexión temporaria (MOPF), aunque Irupé tuvo altos valores promedio de MOPG (Tabla 1.10). En general los ambientes conectados tuvieron valores bajos de transparencia (50% menores que los valores de La Mira), con los mínimos registrados durante el aislamiento.

Los menores cambios en batimetría correspondieron a La Mira (36%) y Vuelta de Irigoyen (135%), mientras que fueron mayores en los ambientes de conexión temporaria (El Puesto 235%; Irupé 158%).

Figura 1.27. Análisis factorial discriminante para las lagunas según las variables ambientales en los diferentes muestreos.

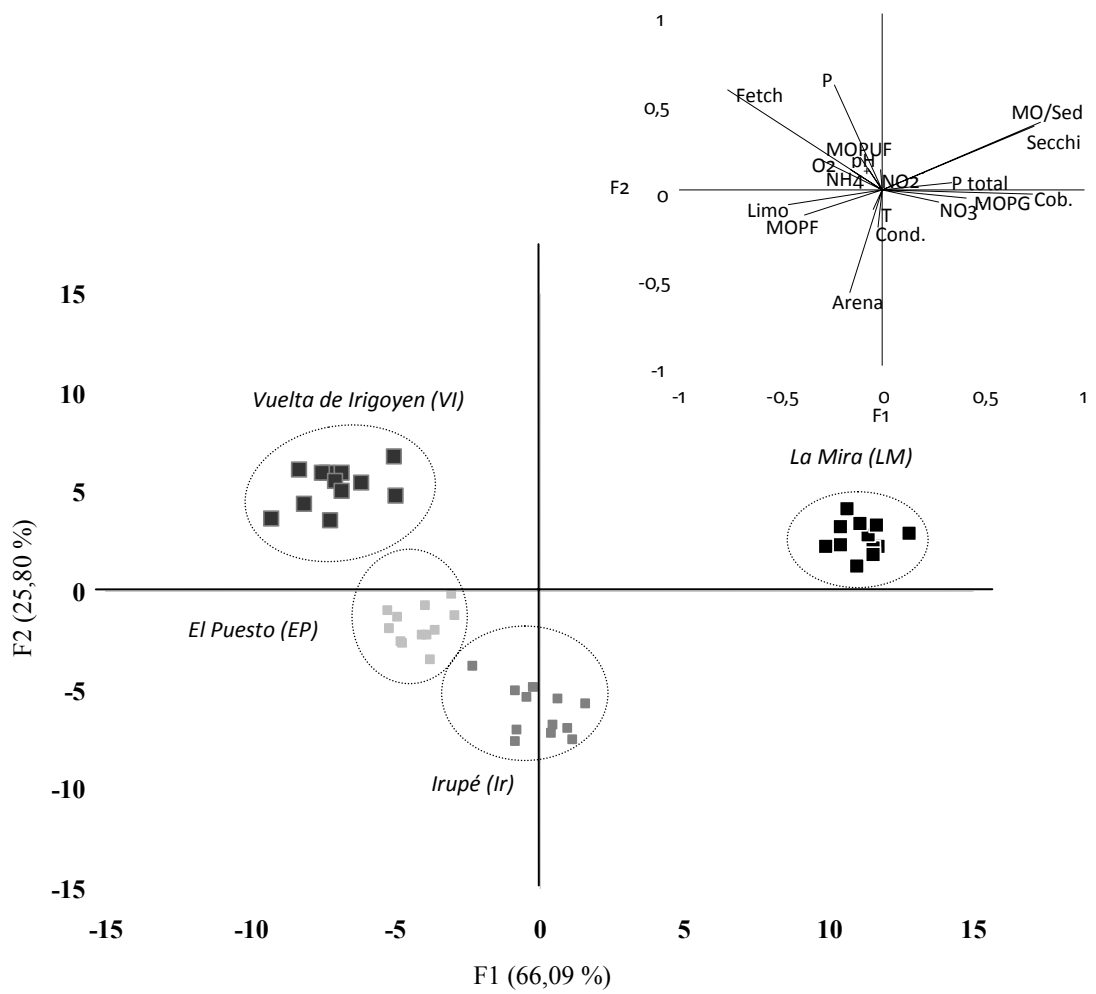


Tabla 1.10. Topografía de la zona en que se localizan los ambientes leníticos. Tiempo de residencia del agua y correlación nivel hidrométrico río Paraná/profundidad para cada ambiente lenítico. Características morfométricas, físicas y químicas de los ambientes leníticos durante el período estudiado (VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto; Ir: Laguna Irupé; LM: Laguna La Mira. Se indican los promedios.

	VI	EP	Ir	LM
Topografía (m s.n.m.)	12	11,68	13	14
Tiempo de residencia (días)	0	22	49	315
Correlación nivel hidrométrico/Profundidad	0,995	0,748	0,881	0,379
Dist. per. arbórea y arbustiva (%)	16	27	50	46
AS (km ²)	1,01	0,49	0,38	0,34
P (km)	6,83	4,58	3,31	3,66
LM (km)	1,71	1,13	0,97	1,36
AM (km)	1,01	0,56	0,51	0,49
D _L	1,91	1,83	1,82	1,71
Fetch (km)	1,64	0,68	0,46	0,27
Cobertura (%)	4	14	17	38
Profundidad (m)	3,30	2,23	2,11	2,50
Secchi (m)	0,48	0,46	0,42	0,99
Temperatura (°C)	21	21	22	21
pH	7,4	7,4	7,3	7,3
Conductividad (μS.cm ⁻¹)	102	94	119	98
NO ₃ ⁻ (ppm)	0,270	0,265	0,451	0,474
NO ₂ ⁻ (ppm)	0,006	0,005	0,004	0,006
NH ₄ ⁺ (ppm)	0,315	0,305	0,227	0,264
P total (ppm)	0,394	0,471	0,574	0,809
O ₂ disuelto de fondo (ppm)	8,96	9,10	7,62	8,00
Cl _a	2,60	2,18	2,42	2,98
MOPG (%)	32	26	41	43
MOPF (%)	26	34	25	19
MOPUF (%)	41	40	34	38
MO/Sed (%)	8	2	7	18
Arena (%)	9	4	19	4

Limo (%)	57	68	53	54
Arcilla (%)	34	28	28	42

Capítulo 2

Diversidad Taxonómica y Funcional

2.1 Introducción

Los macroinvertebrados bentónicos son importantes en densidad, riqueza y diversidad en ambientes lóticos y leníticos del río Paraná Medio (Bonetto y Ezcurra 1964, Ezcurra de Drago 1966, 1980, Bonetto 1976, Marchese 1984, Marchese y Ezcurra de Drago 1983, 1992, 2006, Marchese *et al.* 2002, Bertoldi de Pomar *et al.* 1986, Drago *et al.* 2003, Marchese y Paggi 2004, Ezcurra de Drago *et al.* 2007, Zilli *et al.* 2008 a). El pulso de inundación y la conectividad hidrológica, establecen una gran variedad de condiciones que estructuran los ensambles en sistemas río-llanura aluvial (Bornette *et al.* 1988, Junk *et al.* 1989, Neiff 1990, Poi de Neiff *et al.* 1994, Tockner *et al.* 1999, Ward y Tockner 2001, Marchese *et al.* 2002, Drago *et al.* 2003, Ezcurra de Drago *et al.* 2007).

La diversidad biológica puede ser definida como la variedad y abundancia de especies encontradas en una unidad de estudio específica (Magurran 2003). La unidad bajo estudio puede ser la comunidad, sin embargo establecer sus límites en las lagunas del río Paraná Medio, resulta muchas veces una tarea altamente compleja. En lo que sigue se emplea el término ensamble de invertebrados bentónicos (o macroinvertebrados), para indicar el conjunto de *taxa* interactuantes asociados a los sedimentos de fondo.

La eficiencia en la utilización de los recursos para una especie, se expresa a través de su abundancia, ya sea que se aborde el análisis desde la densidad (ej. N°ind.m⁻²) o a través de la estimación de la biomasa (ej. mg.m⁻²), la que es una medida más directa (Magurran 2003). La perspectiva taxonómica, es adecuada para analizar la biodiversidad y establecer la complejidad de ensambles en un sistema río-llanura aluvial (Ward *et al.* 1999, Amoros y Bornette 2002), mientras que la determinación de los grupos funcionales tróficos como indicativos de la utilización de recursos y de los modos de adquisición, es importante en la evaluación de los patrones de diversidad de ambientes acuáticos (Cummins 1973, 1974, Cummins y Klug 1979, Merrit *et al.* 1996, 2002, Cummins *et al.* 2005). Sin embargo, la utilización de un enfoque integrado resulta lo más apropiado (Walker 1992, Rosenfeld 2002).

Hipótesis

Los ensambles de invertebrados bentónicos son diferentes en ambientes leníticos con distinta conectividad de la llanura aluvial del río Paraná Medio.

2.2 Objetivos

- Determinar si la estructura de los ensambles de invertebrados bentónicos presenta diferencias en las lagunas de distinta morfología y grado de conectividad en la llanura aluvial del río Paraná Medio.
- Establecer la estructura bentónica de los distintos tipos de lagunas en relación con el régimen hidrosedimentológico.
- Comparar los ensambles de macroinvertebrados bentónicos de ambientes leníticos en relación con su conectividad.

2.3 Materiales y Métodos

2.3.1 Recolección y procesamiento- *Ensamblés bentónicos*

Para el estudio de los ensamblés bentónicos, se extrajeron tres unidades muestrales de sedimentos de fondo, con draga Ekman (225 cm²) en cada estación en todos los muestreos. Las mismas fueron tamizadas en campo (tamiz de 200 µm de abertura de malla), fijadas (formol 10%) y transportadas al laboratorio. En el laboratorio fueron coloreadas (solución de Eritrosina) y nuevamente tamizadas, conservándose el total de la muestra retenida. Todos los organismos bentónicos se extrajeron del sedimento manualmente (lupa de 5x) y fueron conservados (alcohol 70%) para su posterior análisis cualitativo y cuantitativo.

2.3.2 Recolección y procesamiento- *Insectos*

Se obtuvieron larvas de quironómidos y efemerópteros para realizar cultivos en laboratorio y obtener los adultos. Para ello se recolectaron muestras de sedimento de los ambientes estudiados, las que fueron suavemente tamizadas en campo y transportadas en recipientes plásticos al laboratorio. Se realizaron además recolecciones de larvas en la zona litoral de los ambientes, mediante el uso de tamices y bandejas plásticas. Asimismo, se recolectaron macrófitas, que fueron transportadas al laboratorio, colocadas en bandejas con agua del ambiente y revisadas bajo microscopio estereoscópico (5x). Las larvas obtenidas (quironómidos y efemerópteros), se cultivaron en recipientes adecuados en el laboratorio de cría del Instituto Nacional de Limnología (Santo Tomé) a temperatura ambiente y con aireamiento permanente en el caso de efemerópteros. Asimismo, se recolectaron masas ovígeras de quironómidos en ambientes leníticos próximos a la ciudad de Santo Tomé (Santa Fe), que se utilizaron para realizar asociaciones con adultos recolectados en las lagunas estudiadas y para análisis de ciclos de vida (como se verá en el Capítulo 4). Se recolectaron adultos de Chironomidae con trampa de luz y red entomológica en los ambientes estudiados.

2.3.3 Identificación

Los organismos fijados, fueron identificados (microscopio estereoscópico y óptico) al máximo nivel de resolución taxonómica posible de acuerdo a claves específicas (Wiederholm 1983, Brinkhurst y Marchese 1992, Lopretto y Tell 1995, Trivinho-Strixino y Strixino 1995, Paggi, 2001, Domínguez *et al.* 2006). Para realizar las asociaciones de Chironomidae, las larvas,

exuvias larvales y pupales y los adultos, fueron procesados y montados según metodología propuesta por Paggi (2001).

2.3.4 Grupos funcionales tróficos

Los organismos fueron clasificados en grupos funcionales tróficos de acuerdo a bibliografía específica (Merrit y Cummins 1996, Cummins *et al.* 2005). Para los quironómidos dominantes, se complementó la información bibliográfica con análisis de contenido intestinal. Las larvas se trataron con solución al 10% de hidróxido de potasio. En el caso de las larvas de mayor tamaño, se realizaron disecciones y extracción del contenido intestinal con microscopio estereoscópico, para su análisis posterior con microscopio óptico. Los contenidos se montaron temporalmente con glicerina y se determinó el porcentaje ocupado por cada ítem alimentario: material amorfo, material vegetal, granos de arena, algas, material animal, etc.

2.3.5 Ensamblés bentónicos

Se realizaron los recuentos de los organismos de cada *taxon* (en microscopio estereoscópico, óptico) en el total de las muestras. Se determinó la densidad (ind.m^{-2}). Se establecieron los porcentajes de presencia para cada *taxon*, así como los *taxa* recolectados solo en uno y en dos muestreos y de presencia única (recolectados exclusivamente en cada ambiente). Para determinar los *taxa* comunes, se combinó la frecuencia en los muestreos (temporal) y su densidad.

Se calculó diversidad α para cada ambiente, β entre ambientes leníticos, diversidad γ regional e índices de diversidad y equitatividad de Shannon-Wiener y de Simpson (1949). Se calculó el reemplazo (Brown y Kodric-Brown 1977) para analizar la dinámica temporal de los *taxa* en cada ambiente.

Se determinó la biomasa en peso húmedo (oligoquetos, hirudíneos, bivalvos, gasterópodos, quironómidos y efemerópteros) en cada muestreo para todos los ambientes, en balanza OHAUS (10^{-5} g de precisión) (Bonomi 1962). Para bivalvos y gasterópodos se realizaron correcciones para peso húmedo sin valvas. En el análisis comparativo de biomasa, el valor correspondiente a almejas de mayor tamaño, se menciona en el texto. Los pesos secos se estimaron como el 20% de los pesajes húmedos (Waters 1977, Benke 1984, 1993).

2.3.6 Tratamiento estadístico-Ensamblés

Se compararon los datos de densidad y biomasa (transformación $\log x+1$), con análisis de posicionamiento multidimensional no paramétrico (MDS, Bray Curtis) y se complementaron con análisis de similitud (ANOSIM). Se determinaron los porcentajes aportados a la similitud y disimilitud por las unidades taxonómicas (SIMPER) y las variables ambientales que mayor contribución realizaron a la diferencia entre grupos (BEST, matrices de distancias Euclidianas y de Bray Curtis). Los análisis se efectuaron con el software PRIMER Software vs. 6.1.11.

2.4 Resultados

2.4.1 Identificación de especies

Los oligoquetos se identificaron hasta especie en todos los casos. Para algunos Tubificinae con inmaduros no identificables al nivel de especie, la asignación en cada caso se realizó por los porcentajes presentes de los organismos maduros. En el caso de los bivalvos, se identificaron *Pisidium sterkianum* Pilsbry, 1897 y *P. aff. dorbignyi* Clessin, 1879. El elevado nivel de descalcificación de los bivalvos impidió la identificación de muchos organismos a niveles menores y la elaboración de una colección de referencia (Ituarte com. pers.), por lo que se supone que existe una riqueza superior a la calculada. Se identificó *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) y *C. largillierti* (Philippi, 1844) y en los ejemplares de mayor tamaño se identificaron *Castalia inflata* d'Orbigny, 1935 y *Diplodon parallelopipedon* (Lea) 1834. Entre los gasterópodos se identificó *Heleobia guaranítica* (Doering, 1884), *H. parchappii* (d'Orbigny, 1835) y *Pomacea canaliculata* (Lamarck, 1822). Entre los insectos se identificaron *Campsurus violaceus* Needham et Murphy, 1924, *Chironomus calligraphus* Goeldi, 1905, *C. xanthus* Rempel, 1939, *Goeldichironomus holoprasinus* (Goeldi, 1905), *Parachironomus longistilus* Paggi, 1977, *Coelotanypus delpontei* Edwards 1931 y *Ablabesmyia aff. bianulata* Paggi, 1988 a partir de las asociaciones con adultos. Asimismo algunas larvas pudieron identificarse hasta especie o subgénero o ser asignadas a especies afines de acuerdo a las descripciones (Anexo, Tablas 1-4).

2.4.2 Contenido Intestinal y grupos funcionales tróficos de Diptera Chironomidae.

Los Chironomini estudiados consumieron ítems alimentarios que los definen principalmente como detritívoros, predominantemente colectores-recolectores (Tabla 2.1). En *Chironomus* Meigen, 1803 spp. se registraron fragmentos vegetales de tamaños correspondientes a la fracción MOPG. La frecuencia de consumo de este ítem fue relativamente baja, por lo que se considera que este *taxon*, fue principalmente colector-recolector y ocasionalmente triturador (principalmente en el último estadio larval). Otros Chironomini, como *Harnischia* Kieffer, 1921 spp. y *Cladopelma* Kieffer, 1921 sp., consumieron oligoquetos. En el contenido intestinal de *Cladopelma* sp. se hallaron además raíces y pelos radiculares de algunas especies vegetales (Tabla 2.1).

Las larvas de Tanypodinae, fueron predominantemente depredadoras. Las larvas de *Procladius* Skuse, 1889, *Ablabesmyia aff. gr. annulata* (Fittkau y Roback, 1983) y *Coelotanypus* Kieffer, 1913 se alimentaron principalmente de oligoquetos. Las larvas de *Tanypus punctipennis*

Meigen, 1818, se alimentaron principalmente de diatomeas. La presencia de restos de otros quironómidos en el contenido intestinal de *Ablabesmyia* aff. gr. *annulata* puede señalar canibalismo dentro del grupo.

Además (no presente en la tabla) se estudiaron los contenidos de larvas de *Cricotopus* Van der Wulp, 1874 sp., las que sólo se registraron en La Mira. Éstas consumieron 25% de material amorfo y un 75% aproximadamente de raíces y pelos radiculares (*Salvinia* y *Azolla*), en algunos casos con conidios y diatomeas adheridas a las mismas. Por esto, se puede inferir que este *taxon* fue principalmente herbívoro.

En líneas generales los organismos consumieron en mayor o menor medida, ocasional o permanentemente detritos y diatomeas (muchas de las cuales se encontraban vacías). Asimismo, resultó evidente por la presencia de restos de hojas, pecíolos y raíces que estos organismos se alimentaron indirecta o directamente de las macrófitas flotantes, al menos ocasionalmente. Además, la presencia en el contenido intestinal de organismos que estarían asociados al perifiton (algas adheridas a pelos radiculares), señala la selección de soportes enriquecidos, integrando de esta manera al bentos y al perifiton de las lagunas.

Tabla 2.1. Contenido intestinal de larvas de Diptera Chironomidae más abundantes. (n=30 para cada *taxon*).

<i>Taxon</i>	Contenido Intestinal
<i>Chironomus</i> spp.	Material amorfo 82%-Arena 3% Material vegetal * y madera 15% Otros (porcentajes inferiores al 0,01%) Pólen, conidios, algas unicelulares y coloniales, rotíferos, ciliados, flagelados, fragmentos de artrópodos, quetas de oligoquetos, bacterias, espículas. Larva de Psychodidae (1 ejemplar).
<i>Cladopelma</i> sp.	Material amorfo 58%-Arena 0,02% Diatomeas 19% Oligoquetos 6% Restos de raíces y pelos radiculares (<i>Salvinia</i> y <i>Azolla</i>) 17% Otros (porcentajes inferiores al 0,01%): Restos de artrópodos, pólen, ostrácodos, espículas.
<i>Harnischia</i> spp.	Material amorfo 43%-Arena 0,05% Oligoquetos 31% Diatomeas 25% Otros (porcentajes inferiores al 0,01%): Conidios, algas unicelulares y coloniales, espículas, pólen, ciliados, pelos radiculares (frecuentemente como sustrato de diatomeas).
<i>Procladius</i> sp.	Material amorfo 9%-Arena 1% Oligoquetos 50% Diatomeas 40% Otros (porcentajes inferiores al 0,01%): Rotíferos, ciliados.
<i>Tanytus punctipennis</i>	Material amorfo 14% -Arena 1% Diatomeas 85% Otros: Espículas, restos de artrópodos, algas unicelulares.
<i>Ablabesmyia</i> aff. gr. <i>annulata</i>	Material amorfo- Arena 45% Oligoquetos 31% Diatomeas 24% Otros (porcentajes inferiores al 0,01%): Pólen, algas unicelulares, material vegetal*, restos de cladóceros y quironómidos.
<i>Coelotanytus</i> spp.	Material amorfo 20%-Arena 0.5% Oligoquetos 65% Diatomeas 9% Otros (porcentajes inferiores al 0,01%): Cladóceros, fragmentos de otros quironómidos, ciliados, algas unicelulares y coloniales, rotíferos, espículas, pólen.

*Fragmentos de hojas, pecíolos y raíces de *Eichhornia crassipes*, raíces de *Azolla*, pelos radiculares de *Salvinia*, hoja de *Ludwigia* (identificados a partir de la colección fotográfica de preparados histológicos de la Lic. Soledad Capello-INALI).

2.4.3 Ensamblados de invertebrados bentónicos

2.4.3.1 Laguna de conexión directa temporaria-Laguna Irupé (Ir)

Los *taxa* dominantes en densidad en todos los muestreos fueron los oligoquetos de mayor tamaño (Anexo, Tabla 1), principalmente *Tubifex tubifex* (Müller, 1744), *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862, *Aulodrilus pigueti* Kowalewski, 1914, *Trieminentia corderoi* (Harman, 1969) con un promedio importante de *Pristina synclites* Stephenson, 1925, que se registró en los meses de mayor temperatura (presencia en el 58% de los muestreos). Por otro lado, *Dero* (7 especies), *Slavina evelinae* (Marcus, 1942) y *Paranadrilus descolei* Gavrilov, 1955 tuvieron bajas densidades y presencia menor al 50%. En el caso de *L. udekemianus* Claparede, 1862, si bien se recolectó en todos los muestreos, su densidad fue siempre muy baja. Muy importantes en densidad y frecuencia fueron los esféridos, principalmente *Pisidium* Pfeiffer spp., 1821 y *Musculium* Link, 1807 spp. (?). Se registraron escasos individuos de *Castalia inflata* (M4) y *Diplodon parallelipedon* (M10). Los gasterópodos tuvieron baja densidad y riqueza de unidades taxonómicas (17% de presencia).

Entre los insectos, la mayor densidad fue de *Chironomus* spp. y *Campsurus violaceus* (Anexo, Tabla 1) y su presencia estuvo concentrada mayormente en algunos meses (66% efemerópteros, 42% *Chironomus* spp.). Las larvas de *Cryptochironomus* Kieffer, 1918 sp. fueron las más frecuentes (58% de los muestreos), con menor presencia para *Ablabesmyia* aff. gr *annulata* (42%), *Coelotanypus* spp. (33%) y *Dicrotendipes* Kieffer 1913 (25%) spp.. Se registraron larvas de ceratopogónidos, blefaricéridos, caobóridos, y otros insectos en menos del 17% de los muestreos (Anexo, Tabla 1).

Asimismo, se registraron hirudíneos con densidad relativamente elevada en todos los muestreos (100% de presencia) y crustáceos con escasa densidad (ostrácodos 58% y anfípodos 8% de presencia). Los nemátodos fueron frecuentes (75% de presencia) aunque poco importantes en densidad. Los turbelarios tuvieron escasa densidad y frecuencia.

La densidad fue mínima en invierno y los máximos se registraron durante la época estival y principalmente en primavera, conjuntamente con la máxima riqueza de unidades taxonómicas y diversidad (Anexo Tabla 1 y Tabla 2.2), principalmente en relación con la bionomía de insectos. Una elevada densidad (Tabla 2.2), se registró durante el aislamiento del ambiente (M6) en relación con una mayor representación de bivalvos, oligoquetos y quironómidos.

En cuanto a la biomasa, se observó una tendencia semejante con valores elevados durante los meses cálidos en todos los grupos taxonómicos y máximos durante el aislamiento, para bivalvos, oligoquetos y quironómidos (principalmente *Chironomus* spp.) (Tabla 2.3). La composición en biomasa fue uniforme durante el período muestreado, con buena representación de oligoquetos y bivalvos. En M4 se recolectó un ejemplar de *C. inflata* de gran tamaño

(biomasa individual de 2894 mg en Estación 2). Los insectos no tuvieron biomasa relativa importantes, con mayores valores durante primavera (quironómidos) y verano (*Campsurus violaceus*) (Tabla 2.3).

Tabla 2.2. Promedio y desvío estándar de la densidad de macroinvertebrados, riqueza de unidades taxonómicas, índice de diversidad y equitatividad de Shannon-Wiener para los diferentes muestreos en la laguna Irupé. Para los datos de densidad n=3.

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12
Dens.(ind.m ⁻²)	1388	1101	435	563	425	1309	1032	1333	1249	825	938	667
D.E.	851	723	188	367	172	454	557	141	673	289	395	90
S	19	21	15	18	16	30	21	27	16	18	18	15
H'	2,34	2,32	2,2	2,34	2,07	2,65	2,39	2,66	2,08	2,23	2,32	2,3
E	0,79	0,76	0,81	0,81	0,75	0,79	0,79	0,81	0,75	0,77	0,8	0,85

Tabla 2.3. Biomasa en peso seco estimada para los macroinvertebrados para los diferentes muestreos en la laguna Irupé. Promedio (en negrita) y desvío estándar (n=3). Biomasa expresada en mg.m⁻².

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	Total
Oligochaeta	60	120	102	103	129	300	155	197	163	97	35	41	125
	61	85	74	86	93	146	20	189	118	29	18	18	74
Hirudinea	17	30	8	9	56	37	80	283	28	157	35	86	69
	27	52	3	12	63	39	64	280	20	101	46	36	80
Bivalvia	34	68	32	60	298	514	97	112	44	54	62	57	119
	32	62	34	62	272	498	114	97	40	51	59	79	143
Gastropoda		2					1						0,2
		4					1						0,6
Ephemeroptera	11	3		0,49				1	1	21	65	77	15
	20	3		1				1	1	19	83	123	27
Chironomidae	7	0,47	1	0,42	0,04	20	8	5	6	2	0,24	0,24	4
	9	0,41	1	0,38	0,05	8	11	6	6	3	0,41	0,41	6

La disminución de la densidad y biomasa en invierno, se registró en todas las estaciones de muestreo (Figura 2.1 a y b). La biomasa fue mayor en las estaciones más alejadas de la conexión (E1 y E2), debido a la importancia relativa superior de los bivalvos (Figura 2.1 b).

La mayor riqueza en primavera para la estación cercana a la conexión (E3) se debió a la presencia de estadios preimaginales de distintos quironómidos, mientras que E1 tuvo la mayor cantidad de insectos no quironómidos (Anexo, Tabla 1). Por su parte, E3 tuvo la mayor

fluctuación temporal en riqueza y diversidad taxonómica y de grupos funcionales tróficos, con mayor presencia de trituradores y raspadores (Figura 2.2 a y b).

Los grupos funcionales tróficos dominantes fueron los colectores-recolectores (oligoquetos, Chironomini y *Campsurus violaceus*) y los colectores-filtradores (bivalvos) (Figura 2.2 b). La mayor riqueza de unidades taxonómicas se obtuvo para colectores-recolectores, colectores-filtradores y depredadores (Figura 2.2 a), en este último caso principalmente en relación con Tanypodinae durante M6-M8.

Figura 2.1. (a) Densidad y (b) biomasa relativa y absoluta de macroinvertebrados para cada estación de muestreo durante el período analizado para la laguna Irupé. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3. Densidad expresada en ind.m⁻² y biomasa expresada en mg.m⁻².

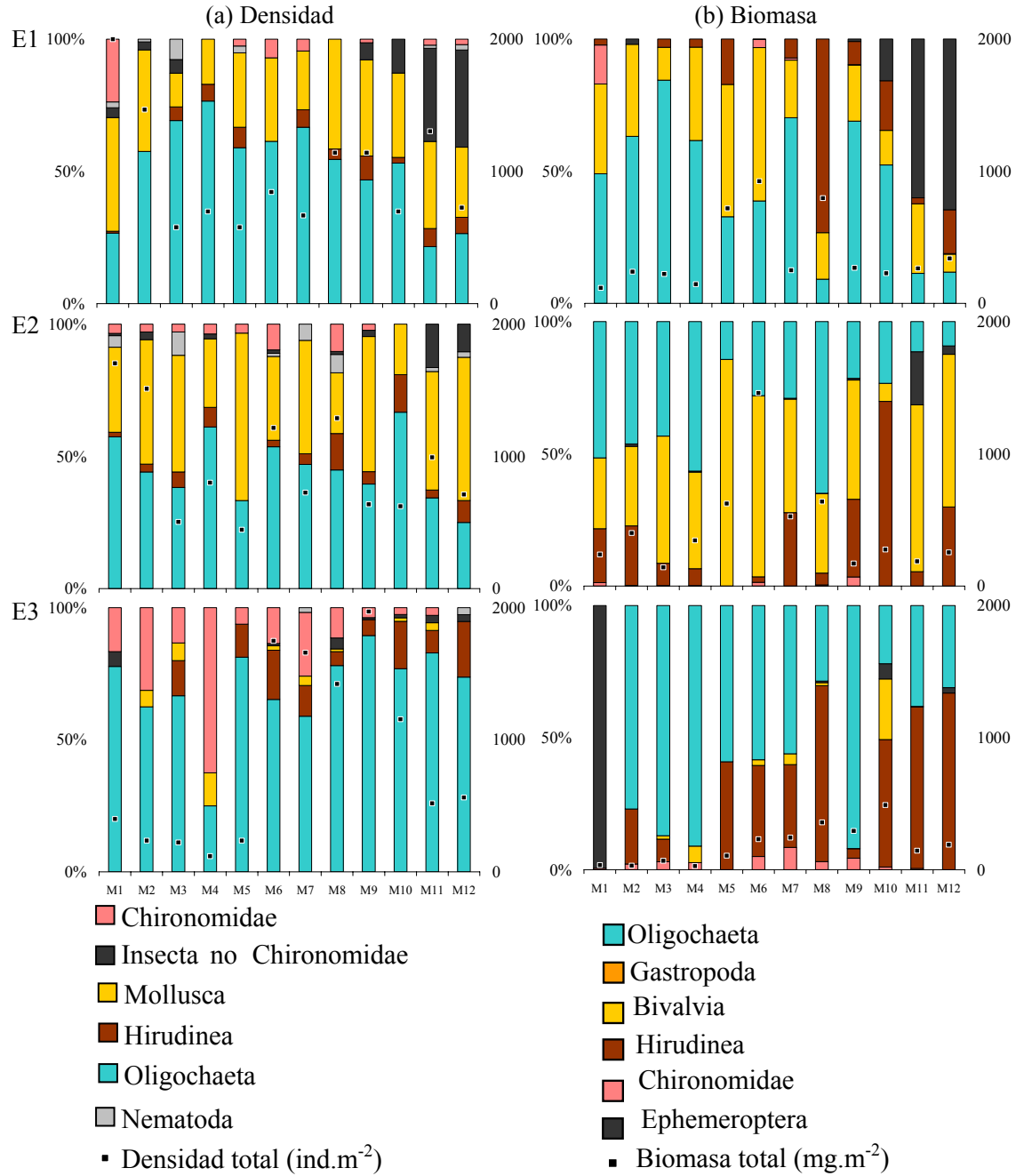
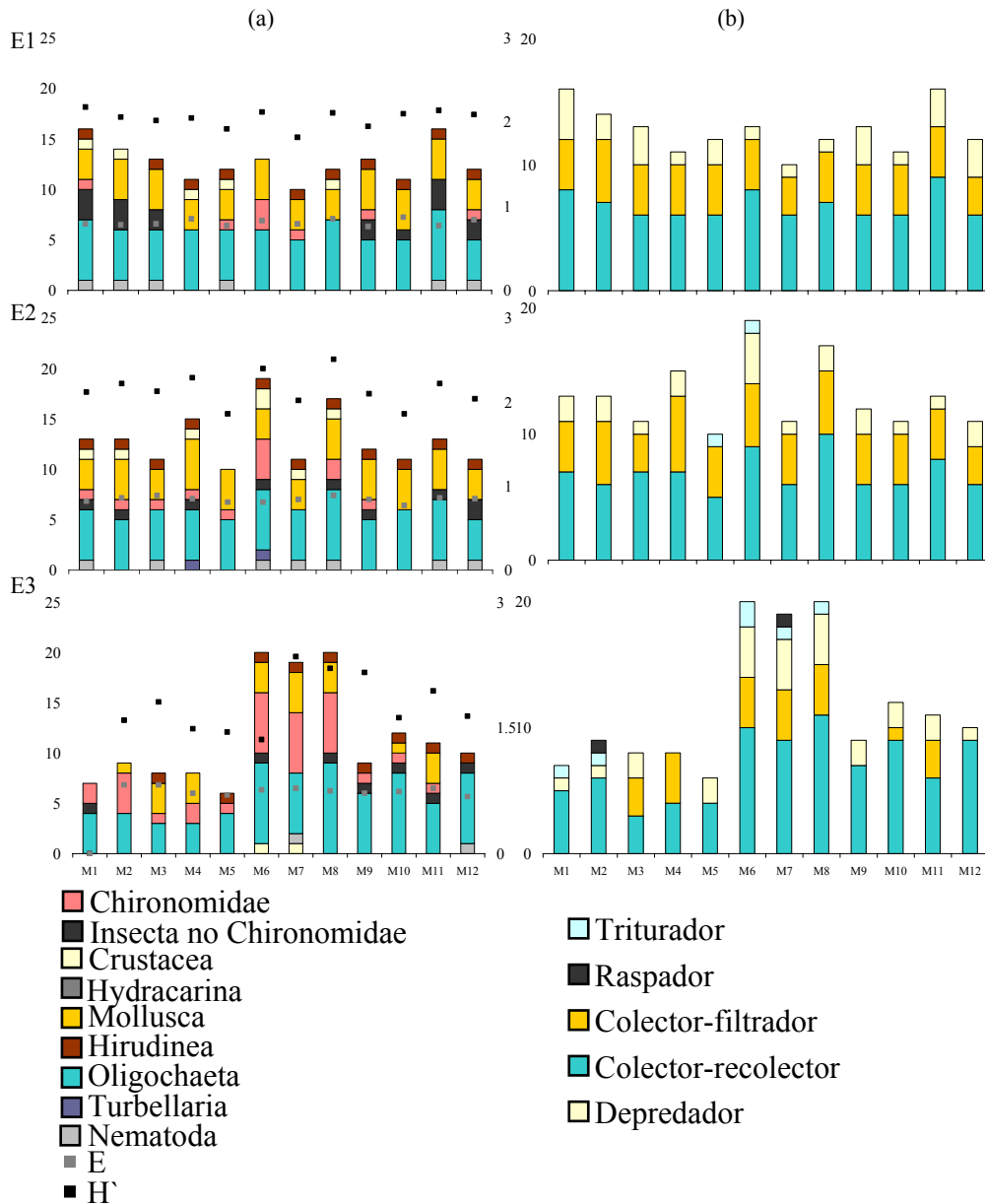
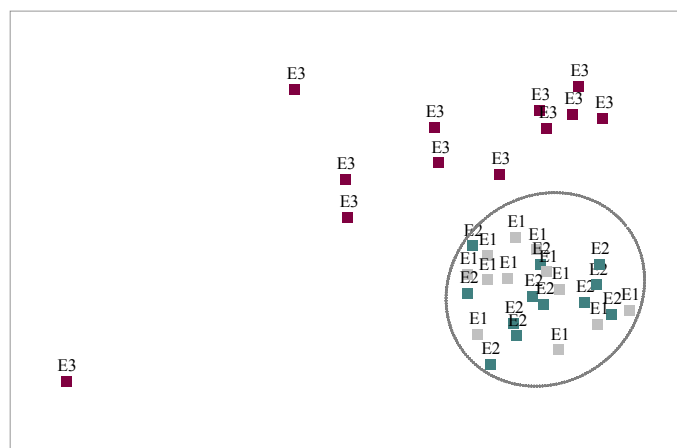


Figura 2.2 (a) Riqueza de unidades taxonómicas, diversidad y equitatividad para los grupos taxonómicos y (b) riqueza de unidades taxonómicas para los grupos funcionales tróficos de macroinvertebrados en las estaciones de muestreo para la laguna Irupé durante el período analizado. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.



En el análisis multidimensional se obtuvo una diferenciación significativa de los datos de densidad (MDS: stress 0,11) (Figura 2.3). Las mayores disimilitudes fueron explicadas por la densidad de los ensambles bentónicos en las estaciones de muestreo ($R=0,34$). La estación más cercana a la conexión tuvo la menor similitud entre muestreos (E3: 49%). Las estaciones más alejadas de la conexión tuvieron una mayor similitud entre muestreos (E2: 70%, E3: 68%). La estación cercana a la conexión (E3), tuvo las mayores disimilitudes respecto de E1 y E2, las cuales conformaron un grupo con alta similitud (Figura 2.3, Tabla 2.4).

Figura 2.3. Análisis multidimensional para datos de densidad de macroinvertebrados en la laguna Irupé. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.



Las disimilitudes entre las estaciones localizadas a mayor distancia de la conexión (E1 y E2) estuvieron determinadas por *taxa* diferentes de aquéllos que establecieron las diferencias entre éstas y E3 (Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Disimilitud para datos de densidad de macroinvertebrados entre las estaciones de muestreo para la laguna Irupé y aporte de cada *taxon* a la disimilitud. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.

	E1-E3	E2-E3	E1-E2
Disimilitud (%)	53	54	30
Sphaeriidae spp.	8	8	
Pisidium spp.	8	8	
Musculium spp. (?)	6	6	
Pristina synclites	6	5	
Trieminentia corderoi	6	5	6
Aulodrilus pigueti	5	5	6
Campsurus violaceus	5		8
Hirudinea spp.	5	4	5
Cryptochironomus	4		
Nematoda spp.		4	6
Eupera spp. (?)		4	7
Ostracoda spp.			6
Chaoborus (?)			4
Ablabesmyia aff. gr. annulata			4
% acumulado	51	51	51

En el análisis multidimensional se obtuvo una diferenciación significativa de los datos de biomasa (MDS: stress 0,14) (Figura 2.4), con tendencias semejantes a las observadas en el análisis multidimensional para los datos de densidad. Las mayores disimilitudes fueron explicadas por la biomasa de los invertebrados en las estaciones de muestreo ($R= 0,24$). La estación más cercana a la conexión tuvo la menor similitud entre muestreos (E3: 55%). Las estaciones más alejadas de la conexión tuvieron una mayor similitud entre muestreos (E2: 74%, E3: 78%). Las disimilitudes fueron mayormente explicadas por la biomasa de bivalvos e hirudíneos (Tabla 2.5).

Figura 2.4. Análisis multidimensional para datos de biomasa de macroinvertebrados en la laguna Irupé. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.

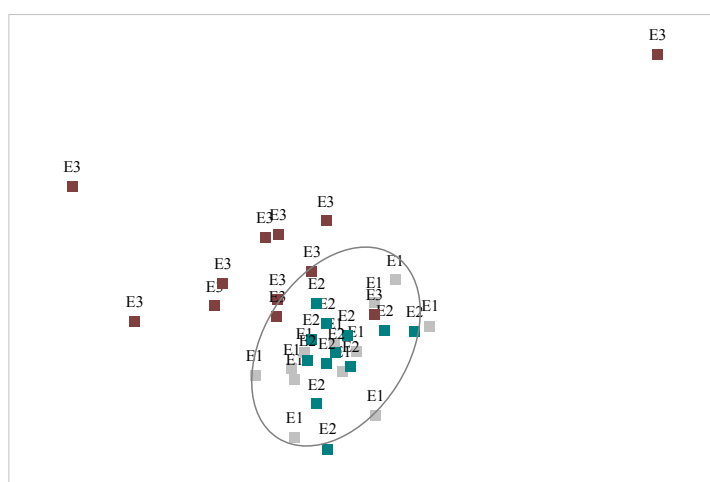


Tabla 2.5. Disimilitud para datos de biomasa de macroinvertebrados entre las estaciones de muestreo para la laguna Irupé y aporte de cada *taxon* a la disimilitud. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.

	E1-E3	E2-E3	E1-E2
Disimilitud (%)	44	42	24
Bivalvia	35	40	18
Hirudinea	22	21	29
Ephemeroptera	16	12	24
Oligochaeta	13	14	14
Chironomidae	12	11	15
% acumulado	98	97	99

Las variables que mejor se correlacionaron con las tendencias observadas para los datos de densidad fueron %MOPG y composición granulométrica de sedimentos de fondo (principalmente % de arena) ($\rho=0,62$), mientras que en el caso de los datos de biomasa fue la composición por fracciones de materia orgánica ($\rho=0,13$).

2.4.3.2 Laguna aislada-La Mira (LM)

Si bien todos los grupos taxonómicos estuvieron muy bien representados en términos de densidad y frecuencia, los oligoquetos dominaron en todos los muestreos (Anexo, Tabla 2). Entre estos anélidos *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Aulodrilus pigueti*, *Trieminentia corderoi* y *Dero sawayai* Marcus, 1943 tuvieron la mayor densidad y se registraron durante todo el período. Por otro lado, tuvieron menor frecuencia *D. obtusa* d'Udekem, 1885 (92%), *D. nivea* Aiyer, 1929 (75%) y *D. righii* Varela, 1990 (58%). *D. digitata* (Müller, 1773) y *D. multibranchiata* Steiren, 1892 que no tuvieron densidades altas pero fueron relativamente frecuentes (75%, 58% respectivamente). Otros oligoquetos tuvieron densidad y frecuencia relativamente bajas.

Los bivalvos e hirudíneos tuvieron densidades importantes con ejemplares recolectados en todo el período analizado. Se registraron además gasterópodos con escasa densidad sólo en algunos muestreos.

Los nemátodos (66% de presencia) tuvieron densidades importantes, mientras que turbelarios (50% de presencia) e hidracáridos (42% de presencia) tuvieron densidades relativamente poco importantes. Los crustáceos tuvieron densidades importantes y fueron frecuentes los harpacticoides (75%) y ostrácodos (50%).

Los insectos presentaron densidades importantes, sobre todo *Campsurus violaceus* (83% de presencia), *Chaoborus* (?) Lichtenstein, 1800 (83%), *Coelotanypus* spp. (92%), *Procladius* (50%), *Chironomus* spp. (66%), *Cladopelma* sp. (33%) y *Harnischia* spp. (25-50%). Asimismo, si bien no fue abundante como los anteriormente mencionados, *Ablabesmyia* spp. tuvo una frecuencia importante (66%), mientras que una frecuencia moderada se calculó para *Dicrotendipes* sp. 2 (42%), ceratopogónidos (33%) y *Tanypus punctipennis* (33%). Muchos otros *taxa* de insectos tuvieron densidades bajas y frecuencias menores al 25%.

Se registraron dos picos de densidad, el primero durante M3/M4 y el segundo durante M6/M8, principalmente como consecuencia de las oscilaciones de densidad de oligoquetos, *Campsurus violaceus*, *Chaoborus* (?) (M3) y quironómidos (M6), mientras que el mínimo valor de densidad se calculó en M11 (Tabla 2.6).

La mayor riqueza se registró en primavera (M6) principalmente debido al aumento del número de *taxa* de insectos. Se observó una disminución de riqueza durante los muestreos de verano de 2006, probablemente relacionada con la rápida emergencia de insectos y reducción de la representación y densidad de sus estadios preimaginales.

Para oligoquetos, bivalvos e hirudíneos, la biomasa tuvo fluctuaciones, pero se mantuvo en valores relativamente elevados a lo largo del período muestreado (Tabla 2.7). Ejemplares de gran tamaño de *Diplodon parallelopipedon* se recolectaron en M2 (11715 mg en la estación de muestreo 3), M4 (13957 mg en la estación de muestreo 2) y M8 (8129 mg en la estación de muestreo 1). Los insectos fueron importantes en términos de biomasa, principalmente los

efemerópteros (Tabla 2.7). Si bien la mayor riqueza de quironómidos en primavera, se reflejó en una mayor biomasa en M6/M8 (quironómidos menores), este valor no fue tan elevado como en M1/M2 (*Chironomus* spp. y *Coelotanypus* spp.), debido al tamaño y densidad de los organismos involucrados en cada caso.

Tabla 2.6. Promedio y desvío estándar de la densidad de macroinvertebrados, riqueza de unidades taxonómicas, índice de diversidad y equitatividad de Shannon-Wiener para los diferentes muestreos en la laguna La Mira. Para los datos de densidad n=3.

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12
Dens.(ind.m ⁻²)	2909	3669	10217	7758	3235	9790	3131	8420	3956	2277	1541	2993
D.E.	542	1659	6361	4803	3426	1254	1082	5038	2146	535	733	952
S	29	22	25	27	28	40	31	30	23	21	19	24
H'	2,4	1,67	1,9	1,72	1,76	2,38	2,18	2,26	1,82	2,05	2,22	2,02
E	0,69	0,55	0,58	0,51	0,53	0,64	0,63	0,66	0,59	0,7	0,75	0,64

Tabla 2.7. Biomasa en peso seco estimada para los macroinvertebrados para los diferentes muestreos en la laguna La Mira. Promedio (en negrita) y desvío estándar (n=3). Biomasa expresada en mg.m⁻².

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	Total
Oligochaeta	73	178	283	329	315	470	299	437	205	200	98	385	273
	85	103	276	371	405	507	179	275	110	114	44	213	126
Hirudinea	11	24	74	89	56	164	172	107	145	136	81	86	95
	19	26	60	40	26	98	64	26	45	65	59	20	52
Bivalvia	49	38	112	57	51	70	30	83	77	114	99	94	73
	62	65	67	81	32	46	18	9	51	77	87	51	29
Gastropoda	2	15		4				4					2
	3	20		3				7					4
Ephemeroptera	0,35	13	187	108	154	93	123	0,10			4	3	57
	0,55	21	320	186	266	162	214	0,17			6	3	71
Chironomidae	96	36	14	8	4	30	6	14	5	3	4	3	19
	167	61	12	8	5	18	5	12	4	5	7	3	27

En la estación de muestreo 1 (E1) tuvieron importancia relativa mayor en densidad y biomasa los oligoquetos, e insectos en M1, mientras que los bivalvos e hirudíneos en E2 y E3 (Figura 2.5 a y b), aunque la composición taxonómica y funcional trófica fue similar entre las estaciones de muestreo (Figura 2.6 a y b). En todas las estaciones de muestro se registraron incrementos en

primavera y disminuciones en verano para la riqueza de unidades taxonómicas. Los oligoquetos fueron el grupo de mayor riqueza de especies, con importantes valores para los insectos sobre todo en E1 (Figura 2.6 a).

Los colectores-recolectores fueron los más abundantes en biomasa, densidad y riqueza, con importante representación de los depredadores y colectores-filtradores mientras que los raspadores (mayormente representados en E2 y E3) y trituradores (principalmente representados en E1 y E3), se recolectaron sólo en algunos muestreos y con escasa densidad.

Figura 2.5. (a) Densidad y (b) biomasa relativa y absoluta de macroinvertebrados para cada estación de muestreo. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3. Densidad expresada en ind.m⁻² y biomasa expresada en mg.m⁻².

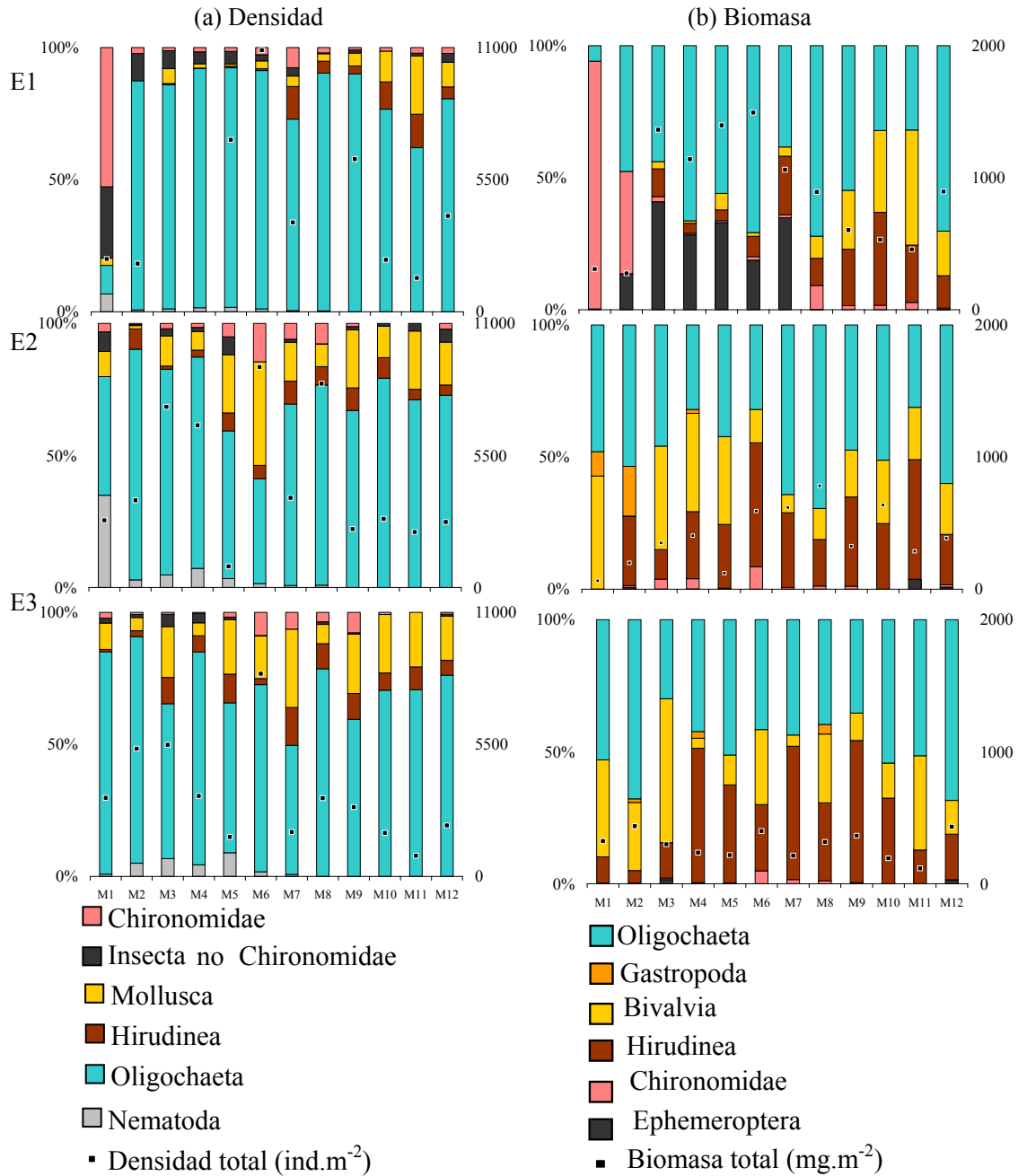
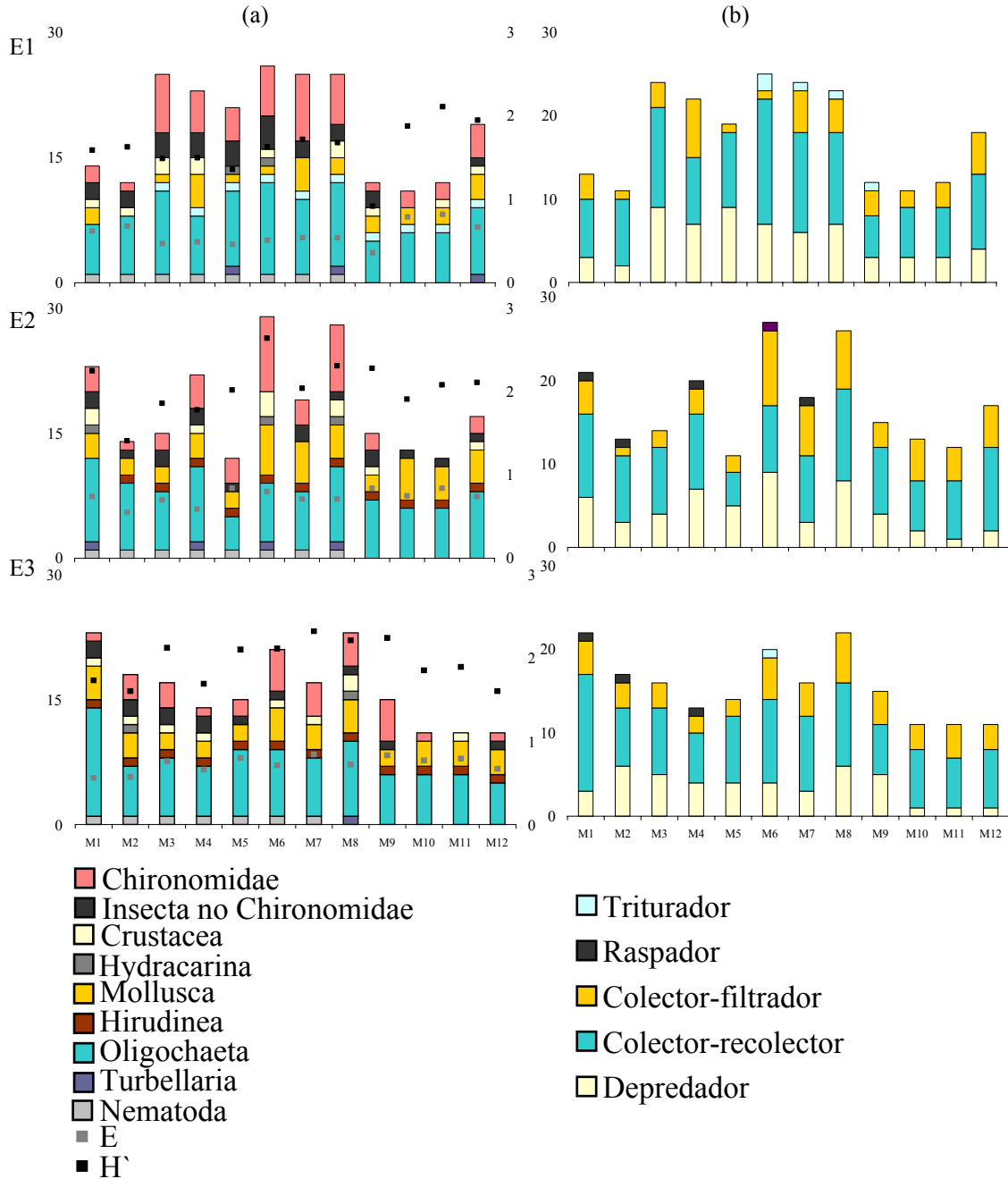


Figura 2.6. (a) Riqueza de unidades taxonómicas, diversidad y equitatividad para los grupos taxonómicos y (b) riqueza de unidades taxonómicas para los grupos funcionales tróficos de macroinvertebrados en las estaciones de muestreo en la laguna La Mira durante el período analizado. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.



Se encontraron diferencias significativas en densidad de macroinvertebrados para este ambiente (MDS: stress 0,18). Las disimilitudes estuvieron determinadas principalmente por la estacionalidad climática (muestrros como factor anidado $R=0,63$) (Figura 2.7). La separación más marcada se observó entre los meses de menor temperatura (Otoño/Invierno) y los más cálidos (Primavera/Verano). Durante las estaciones más cálidas, la laguna tuvo una composición de macroinvertebrados más uniforme (Tabla 2.8).

Las diferencias estacionales en densidad se relacionaron con las fluctuaciones de oligoquetos (tubicínicos, opistocístidos y naidíneos), crustáceos, hirudíneos, bivalvos e insectos dominantes (Tabla 2.8).

Figura 2.7. Análisis multidimensional para datos de densidad de invertebrados bentónicos en la laguna La Mira. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.

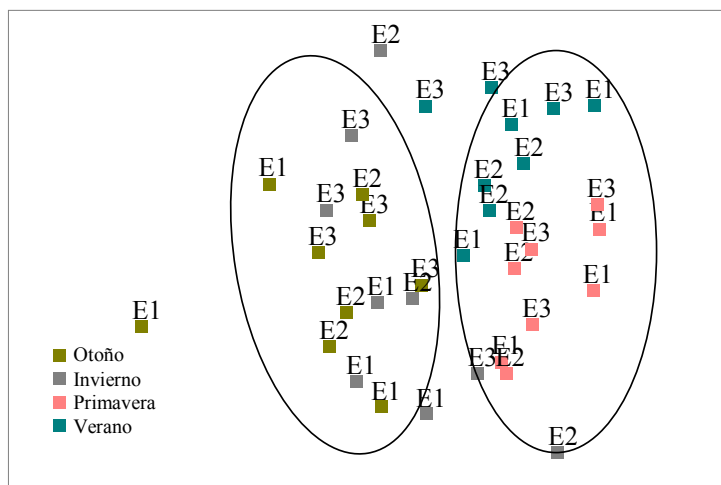


Tabla 2.8. Disimilitud entre las estaciones climáticas para la densidad de macroinvertebrados y aporte de cada *taxon* a la disimilitud para la laguna La Mira. O: Otoño, I: Invierno, P: Primavera, V: Verano.

Disimilitud (%)	O-I	I-P	P-V	V-O
	49	49	46	53
Nematoda spp.		4		7
<i>Aulodrilus pigueti</i>	3	4		
<i>Trieminentia corderoi</i>	3			3
<i>Dero digitata</i>		3	3	
<i>D. nivea</i>	2	5	5	
<i>D. obtusa</i>	4	4	5	3
<i>D. righii</i>	3	3		5
<i>D. sawayai</i>	3	3	3	
<i>D. multibranchiata</i>				3
<i>Limnodrilus hofmeisteri</i>	4	3	5	
Hirudinea spp.	3			4
Sphaeriidae	4	4	5	5
<i>Musculium</i> spp. (?)			3	
<i>Pisidium</i> spp.	4		3	4
Harpacticoida spp.	2	3	4	
Ostracoda spp.	3	3		3
<i>Chironomus</i> spp.	3			4
<i>Campsurus violaceus</i>	4	3		4
<i>Chaoborus</i> (?)			4	6
<i>Cladopelma</i> sp.	3	4		
<i>Harnischia</i> spp.	3	3		
<i>Procladius</i> sp.			4	
% acumulado	50	47	47	48

En el análisis multidimensional se obtuvo una diferenciación significativa de los datos de biomasa (MDS: stress 0,09) (Figura 2.8). Las mayores disimilitudes fueron explicadas por la biomasa de los invertebrados en las estaciones de muestreo ($R=0,14$). La máxima disimilitud se estimó entre la estación de muestreo E1 y las otras dos estaciones de muestreo (E2 y E3) (Tabla 2.9). Las disimilitudes fueron mayormente explicadas por la biomasa de bivalvos y oligoquetos (Tabla 2.9).

Figura 2.8. Análisis multidimensional para datos de biomasa de invertebrados bentónicos en la laguna La Mira. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.

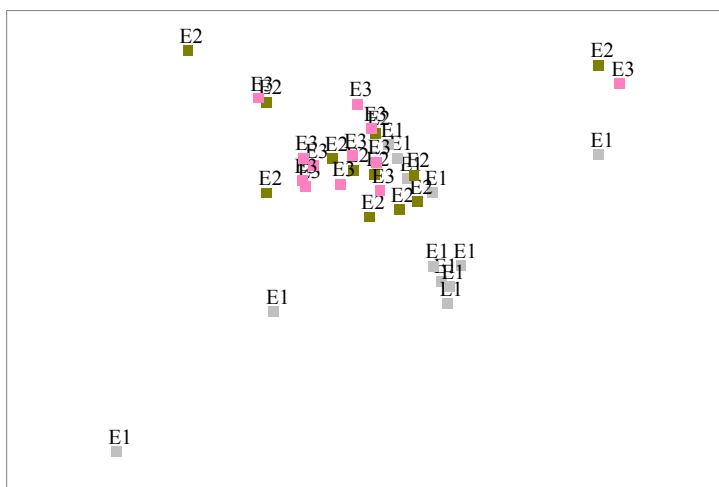


Tabla 2.9. Disimilitud entre las estaciones de muestreo para los datos de biomasa de macroinvertebrados entre las estaciones de muestreo y aporte de cada *taxon* a la disimilitud para la laguna La Mira. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.

	E1-E2	E2-E3	E1-E3
Disimilitud (%)	55	41	56
Bivalvia	29	43	29
Oligochaeta	28	28	29
Ephemeroptera	18	22	19
Hirudinea	13		12
Chironomidae	10		11
% acumulado	99	93	99,6

Las variables ambientales que mejor explicaron la tendencia para los datos de densidad fueron la temperatura del agua (temporal), composición granulométrica de sedimentos de fondo y profundidad (espacial)($\rho=0,32$). La tendencia para datos de biomasa se correlacionó con la conductividad y granulometría ($\rho=0,41$).

2.4.3.3 Laguna de conexión indirecta permanente-Laguna Vuelta de Irigoyen (VI)

En este ambiente dominaron en densidad los oligoquetos, principalmente *Aulodrilus pigueti*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex* (75%) y *Trieminentia corderoi* (Anexo, Tabla 3), con presencia en todos los muestreos. Asimismo fueron frecuentes *Pristina synclites* (92% de presencia) y *Dero obtusa* (58% de presencia) y se registraron otros oligoquetos con menor densidad y frecuencia. También fueron importantes los esféridos, así como *Corbicula fluminea* Müller, 1774 (en densidad y frecuencia) y los gasterópodos del género *Heleobia* Stimpson, 1986.

Entre los insectos, *Campsurus violaceus* tuvo la mayor densidad y frecuencia en los muestreos, mientras que entre los quironómidos dominaron los Tanypodinae del género *Ablabesmyia*, *Coelotanypus* spp. (83 y 92% de presencia respectivamente) y *Procladius* sp. (66% de presencia). Los restantes *taxa* tuvieron escasa densidad y sólo *Saetheria* Jackson, 1977 sp. fue frecuente en los muestreos (83%).

Los nemátodos fueron importantes en densidad y frecuencia (92%), mientras que los turbelarios tuvieron una densidad y frecuencia (75%) relativamente importantes. Los hidracáridos fueron frecuentes (75%), así como los ostrácodos (75%) que además tuvieron una buena representación en densidad. Los hirudíneos se registraron en todo el período analizado y tuvieron una densidad alta.

La densidad disminuyó en el sentido M1-M12 (máximo de densidad M2 y mínimo en M8), con un pico en M6 (fase de aguas bajas), principalmente como consecuencia de fluctuaciones en la densidad de oligoquetos, moluscos y nemátodos, mientras que una tendencia opuesta se observó para hirudíneos (Tabla 2.10).

La riqueza de unidades taxonómicas fue mayor durante M2/M3, aunque debido a una baja equitatividad, la diversidad no fue máxima en estos muestreos. Contrariamente los máximos valores de diversidad se registraron durante la primavera, debido a una menor dominancia (Tabla 2.10). Esta particularidad coincidió con un cambio en densidad –como ya se explicó– probablemente como consecuencia de los efectos de elevación del nivel hidrométrico que actúa a modo de bisagra entre un momento previo con dominancia (oligoquetos y moluscos) y uno posterior con aumento en equidad del ensamble.

Los bivalvos dominaron en términos de biomasa en todos los muestreos (Tabla 2.11), principalmente por la presencia en las estaciones alejadas de la conexión con Zanjón Blanco (E1 y E2) de individuos de mayor tamaño del género *Corbicula*. Se recolectó un ejemplar de *Castalia inflata* de biomasa alta en M3 (2507 mg en E1). Asimismo fueron importantes los gasterópodos con máximos para los meses de mayor temperatura.

Tabla 2.10. Promedio y desvío estándar de la densidad de macroinvertebrados, riqueza de unidades taxonómicas, índice de diversidad y equitatividad de Shannon-Wiener para los diferentes muestreos en la laguna Vuelta de Irigoyen. Para los datos de densidad n=3.

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12
Dens. (ind.m ⁻²)	2410	4637	3111	1472	1877	3230	1956	1007	1284	1160	1091	1022
D.E.	1764	1351	692	674	560	1027	558	473	583	327	353	661
S	27	31	30	24	25	26	24	24	23	20	29	26
H'	2,42	2,04	2,37	2,25	2,43	2,64	2,61	2,7	2,51	2,37	2,55	2,54
E	0,74	0,59	0,7	0,71	0,76	0,81	0,82	0,85	0,8	0,79	0,76	0,78

Tabla 2.11. Biomasa en peso seco estimada para los macroinvertebrados para los diferentes muestreos en la laguna Vuelta de Irigoyen. Promedio (en negrita) y desvío estándar (n=3). Biomasa expresada en mg.m⁻².

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	Total
Oligochaeta	53	73	135	41	44	67	73	23	109	40	24	8	66
	20	14	47	31	25	30	39	18	163	6	24	6	32
Hirudinea	8	6	40	7	22	183	98	27	82	79	41	3	55
	10	10	40	6	14	242	55	31	67	5	48	5	53
Bivalvia	4788	17709	21517	9854	25723	19970	19397	8181	10527	21346	13569	5791	15901
	4712	12561	21003	14868	34722	23844	21973	7474	11109	9991	19964	9991	6396
Gastropoda	43	26	20	5	10	9	20	4	924	26			109
	41	13	4	3	17	9	13	6	1541				261
Ephemeroptera	33	15	102	22	24	74	30	4	0,29	55	13		36
	29	7	93	20	41	77	27	5	0,50		13		30
Chironomidae	11	2	1						6		27		2
	7	4	2						8		47		3

La densidad no tuvo variaciones importantes entre las estaciones de muestreo. Por otro lado, si hubo diferencias en términos de biomasa (relativa y absoluta) entre ellas (Figura 2.9 a y b).

Los oligoquetos fueron relativamente importantes en densidad en todas las estaciones de muestreo, con mayor porcentaje relativo de moluscos en E1 y E3. Los nemátodos tuvieron mayor importancia en densidad durante el primer semestre del período estudiado (principalmente en E2) y los hirudíneos en el segundo (principalmente en E1 y E3), mientras que los insectos (no quironómidos) fueron más importantes en E2 y E3, con mayor relevancia en E1 sólo en los meses de mayor temperatura (Figura 2.9 a).

La composición en términos de biomasa se simplificó en las estaciones alejadas de la conexión con el Zanjón Blanco (E1 y E2) debido a la dominancia relativa de *C. fluminea* (Figura 2.9 b). En el caso de la estación más cercana a la conexión (E3), tuvo biomasa mejor distribuída entre

diferentes *taxa* en términos relativos (esféridos, gasterópodos, oligoquetos, hirudíneos, efemerópteros, etc.). Cabe aclarar, que si bien no se observan en las gráficas de E1 y E2 los aportes de otros *taxa* fueron importantes en términos absolutos, como en el caso de hirudíneos, oligoquetos y gasterópodos (principalmente *Heleobia* spp.). Si bien la biomasa estuvo más equitativamente distribuída entre los diferentes *taxa* en E3, los valores de riqueza fueron en general ligeramente mayores en las otras estaciones (Figura 2.10).

Los colectores-recolectores dominaron en densidad y los colectores-filtradores en biomasa. Los depredadores fueron importantes en densidad y riqueza de unidades taxonómicas en todas las estaciones de muestreo (Figuras 2.9, 2.10). Los raspadores fueron importantes en densidad y biomasa sobre todo en las estaciones alejadas de la conexión a Zanjón Blanco (E1 y E2), mientras que los trituradores estuvieron escasamente representados.

Figura 2.9. (a) Densidad y (b) biomasa relativa y absoluta de macroinvertebrados para cada estación de muestreo para la laguna Vuelta de Irigoyen durante el período analizado. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3. Densidad expresada en ind.m⁻² y biomasa expresada en mg.m⁻².

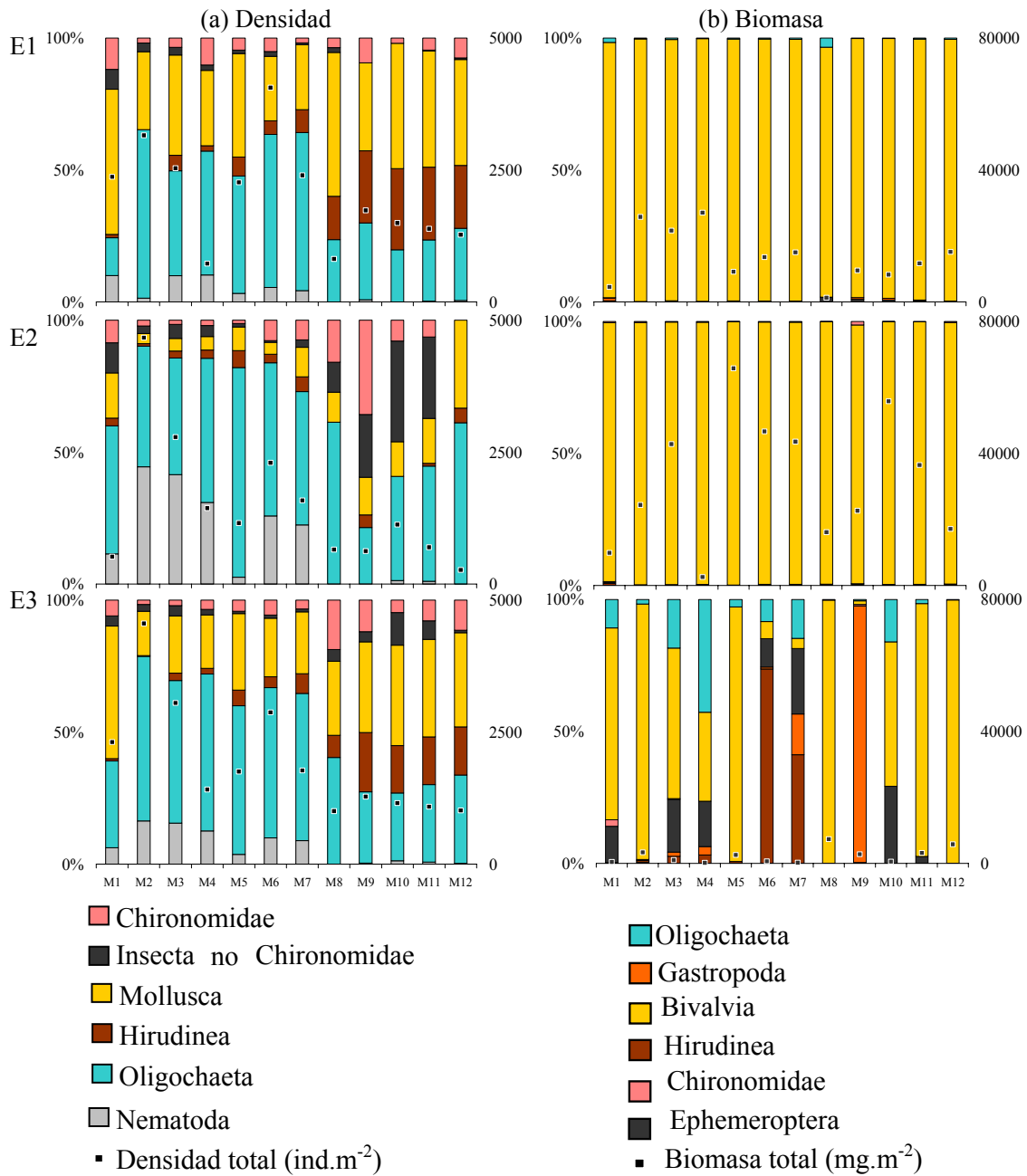
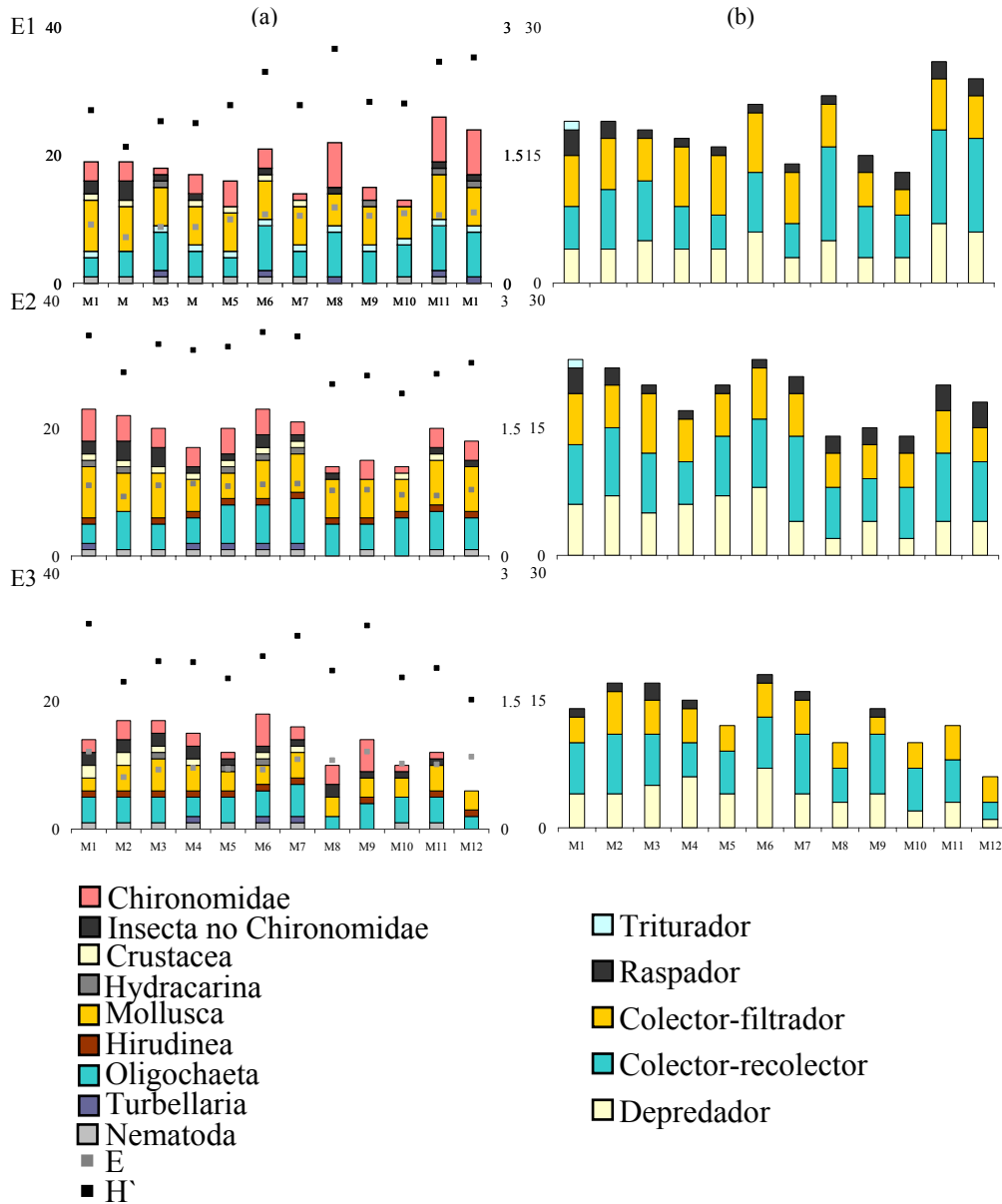
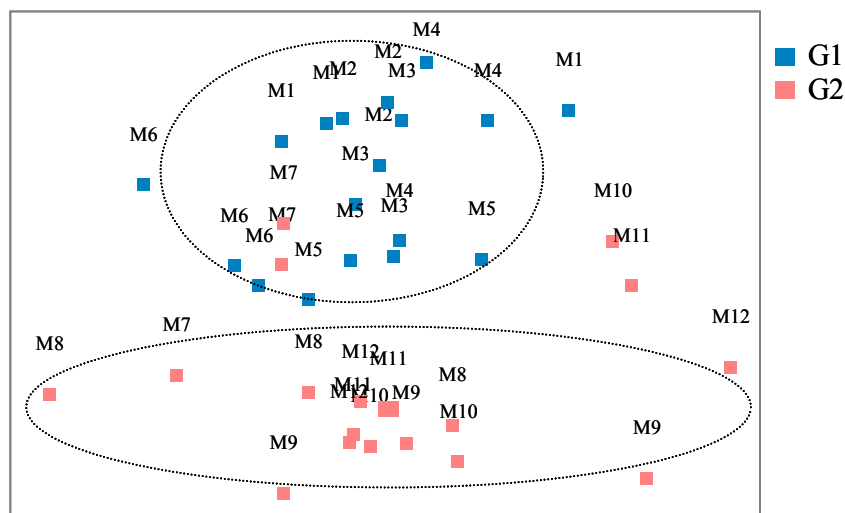


Figura 2.10. (a) Riqueza de unidades taxonómicas, diversidad y equitatividad para los grupos taxonómicos de macroinvertebrados y (b) riqueza de unidades taxonómicas para los grupos funcionales tróficos en las estaciones de muestreo para la laguna Vuelta de Irigoyen durante el período analizado. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.



La densidad de invertebrados en los ensambles bentónicos presentó diferencias significativas (MDS: stress 0,18) (Figura 2.11). Las mayores disimilitudes se calcularon entre los muestreos previos y posteriores a la máxima conexión ($R=0,61$)(Figura 2.11).

Figura 2.11. Análisis multidimensional para datos de densidad de macroinvertebrados de la laguna Vuelta de Irigoyen. G1: muestreos previos a la máxima conexión, G2: muestreos posteriores a la máxima conexión.



Las disimilitudes, estuvieron determinadas por las fluctuaciones de densidad de los oligoquetos dominantes y nemátodos principalmente, con contribuciones menores de crustáceos, esféridos, insectos depredadores y gasterópodos (Tabla 2.12).

Tabla 2.12. Disimilitud para datos de densidad de macroinvertebrados entre los muestreos previos y posteriores al momento de mayor conexión para la laguna Vuelta de Irigoyen y aporte de cada *taxon*. G1: muestreos previos a la máxima conexión; G2: muestreos posteriores a la máxima conexión.

	G1-G2
Disimilitud (%)	48
<i>Aulodrilus pigueti</i>	6
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	4
Nematodo spp.	6
Hirudinea spp.	3
<i>Tubifex tubifex</i>	5
Ostracoda spp.	5
<i>Campsurus violaceus</i>	3
<i>Pisidium</i> spp.	3
Sphaeriinae spp.	3
<i>Procladius</i> sp.	3
<i>Coelotanypus</i> spp.	3
<i>Pristina synclites</i>	3
<i>Heleobia guaranitica</i>	3
% acumulado	50

Se estimaron diferencias significativas para la biomasa de macroinvertebrados (MDS: stress 0,17) (Figura 2.12). Las mayores disimilitudes se calcularon entre las estaciones de muestreo (R=0,30). Las estaciones de muestreo más alejadas del la conexión con el Zanjón Blanco (E1 y E2), tuvieron una mayor similitud entre sí (Tabla 2.13). La similitud entre muestreos fue mayor para E1 (83%) y E2 (81%), con un menor porcentaje de similitud temporal para la estación de muestro cercana a la conexión (E3=66%). Estas tendencias se relacionaron principalmente con la biomasa de bivalvos (Tabla 2.13).

Figura 2.12. Análisis multidimensional para datos de biomasa de macroinvertebrados de la laguna Vuelta de Irigoyen. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.

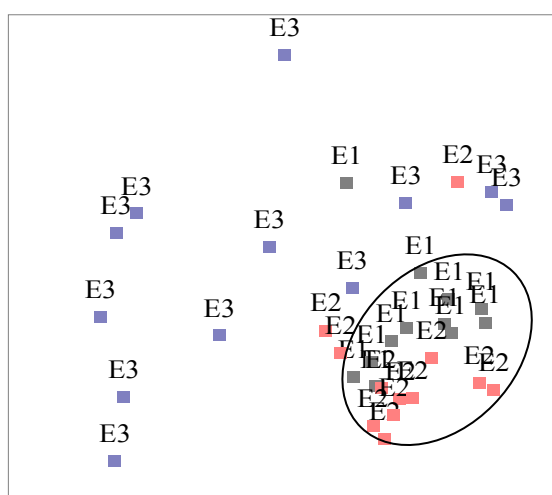


Tabla 2.13. Disimilitud para datos de biomasa de macroinvertebrados entre las estaciones de muestreo para la laguna Vuelta de Irigoyen y aporte de cada *taxon*. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.

	E1-E2	E1-E3	E2-E3
Disimilitud %	19	30	32
Ephemeroptera	26	21	17
Hirudinea	22	16	18
Gastropoda	16	21	18
Bivalvia	15	28	31
Oligochaeta	12	7	8
%acumulado	90	93	92

Las variables ambientales que tuvieron mayor correlación con las tendencias de densidad fueron la temperatura del agua, %Mo/Sed, %MOPUF, % arena y profundidad ($\rho=0,43$). Para los datos de biomasa, la tendencia se correlacionó con la temperatura, %MOPUF y %MOPG ($\rho=0,15$).

2.4.3.4 Laguna de conexión directa temporaria-Laguna El Puesto (EP)

Tanto los oligoquetos como los bivalvos fueron abundantes y presentaron elevada frecuencia (Anexo, Tabla 4). Entre los oligoquetos, los más abundantes y frecuentes fueron *Limnodrilus hoffmeisteri* y *Aulodrilus pigueti*. Asimismo *Trieminentia corderoi* tuvo una densidad y frecuencia (92%) importantes, *Pristina synclites* fue frecuente (58%) aunque poco abundante y se recolectaron otras especies de escasa frecuencia y densidad. Los moluscos dominantes fueron los esféridos, principalmente *Eupera* spp. (?), *Musculium* spp. (?) y gasterópodos. En cuanto a los insectos, a pesar de encontrarse representados en la mayoría de los muestreos tuvieron baja densidad. Las larvas de *Campsurus violaceus* fueron las más frecuente y tuvieron la mayor densidad, mientras entre las larvas de quironómidos las mayores densidades se registraron para *Procladius* sp., *Ablabesmyia* aff. gr. *annulata* (75% y 83% de presencia, respectivamente) y *Coelotanytus* spp. (83%), con escasa representación de otros *taxa*. Por otro lado, fueron frecuentes, los nemátodos, hirudíneos y crustáceos (registrados en todos los muestreos). Los harpacticoides y ostrácodos tuvieron densidades relativamente importantes. Los turbelarios e hidracáridos tuvieron baja densidad y frecuencia.

La densidad presentó fluctuaciones, con disminución progresiva entre M1/M4 (mínimo promedio), aumentos en M5/M6 (máximo durante el aislamiento) y descenso posterior (Tabla 2.14). Esta tendencia, se observó para todos los invertebrados bentónicos, excepto para algunos insectos (Anexo, Tabla 4).

Los picos de densidad, coincidieron con aumentos en la riqueza de unidades taxonómica (Tabla 2.14). La riqueza de unidades taxonómicas y diversidad fueron máximas en M1, principalmente por la presencia de diferentes insectos y oligoquetos, con un aumento durante el aislamiento/primavera (Anexo Tabla 4, Tabla 2.14).

Las mayores densidades de macroinvertebrados se registraron para M1, M5 y M6 (Tabla 2.14). En todas las estaciones de muestreo dominaron los oligoquetos y moluscos con mayor representación relativa de insectos, principalmente efemerópteros en E1 y E3 (Figura 2.13 a).

La biomasa fue relativamente mayor para bivalvos en general (Tabla 2.15), con menor porcentaje en E3 (Figura 2.13 b). Los efemerópteros (*Campsurus violaceus*) tuvieron un promedio de biomasa superior a la de oligoquetos (Tabla 2.15).

Tabla 2.14. Promedio y desvío estándar de la densidad de macroinvertebrados, riqueza de unidades taxonómicas, índice de diversidad y equitatividad de Shannon-Wiener para los diferentes muestreos en la laguna El Puesto. Para los datos de densidad n=3.

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12
Dens. (ind.m ⁻²)	2400	1812	1472	933	2133	2499	1274	1111	978	1328	1383	973
D.E.	689	698	179	283	891	832	695	527	244	773	146	483
S	33	19	18	16	22	24	20	19	19	19	22	19
H'	2,6	2,1	2,1	2,1	2,1	2,2	2,1	2,0	2,3	1,7	2,2	2,1
E	0,73	0,73	0,74	0,74	0,68	0,71	0,7	0,67	0,77	0,57	0,7	0,7

Tabla 2.15. Biomasa en peso seco estimada para los macroinvertebrados para los diferentes muestreos en la laguna El Puesto. Promedio (en negrita) y desvío estándar (n=3). Biomasa expresada en mg.m⁻².

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	Total
Oligochaeta	39	42	24	20	50	48	30	17	24	29	20	10	30
	7	31	15	13	21	24	24	11	18	37	20	2	13
Hirudinea	11	12	18	18	15	168	20	33	21	14	24	33	33
	9	5	17	16	10	238	14	14	24	14	22	29	45
Bivalvia	993	783	818	167	1014	261	294	2724	250	202	248	293	709
	1635	1130	621	146	803	206	453	2234	202	140	203	265	746
Gastropoda	4		0,6		0,3	0,3	0,3	1,7	0,6	0,4	2	2,7	1,2
	4		1		0,4	0,4	0,4	2	1	1	2	3	1,4
Ephemeroptera	26	90	208	65	66	153	73		14	47	35	23	70
	17	64	54	21	73	50	127		17	42	33	24	62
Chironomidae	28	3	5	2	3	14	5	1	2	1	1	1	6
	27	3	2	3	2	5	3	1	4	0,4	2	2	8

Los valores de riqueza y diversidad, fueron similares entre las estaciones de muestreo con tendencias temporales poco definidas a excepción de una mayor riqueza de unidades taxonómicas y grupos funcionales tróficos durante el aislamiento; el mayor valor de riqueza y diversidad en M1 se debió a la presencia de insectos y oligoquetos en E1 (Figuras 2.14 a).

En cuanto a la composición de los grupos funcionales tróficos, los colectores-recolectores y colectores-filtradores fueron codominantes en términos de densidad, frecuencia y riqueza de unidades taxonómicas en todas las estaciones y muestreos (Anexo Tabla 4, Figuras 2.13, 2.14 b). Los recolectores detritívoros estuvieron mayormente representados por oligoquetos, con importantes contribuciones en términos de biomasa de *Campsurus violaceus* (según su bionomía) y fluctuaciones de composición determinadas por los quironómidos. Los

depredadores tuvieron densidades y biomasa moderadas. Los raspadores y trituradores tuvieron escasa representación.

Figura 2.13. (a) Densidad y (b) biomasa relativa y absoluta de macroinvertebrados para cada estación de muestreo durante el período analizado en la laguna El Puesto. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3. Densidad expresada en ind.m⁻² y biomasa expresada en mg.m⁻².

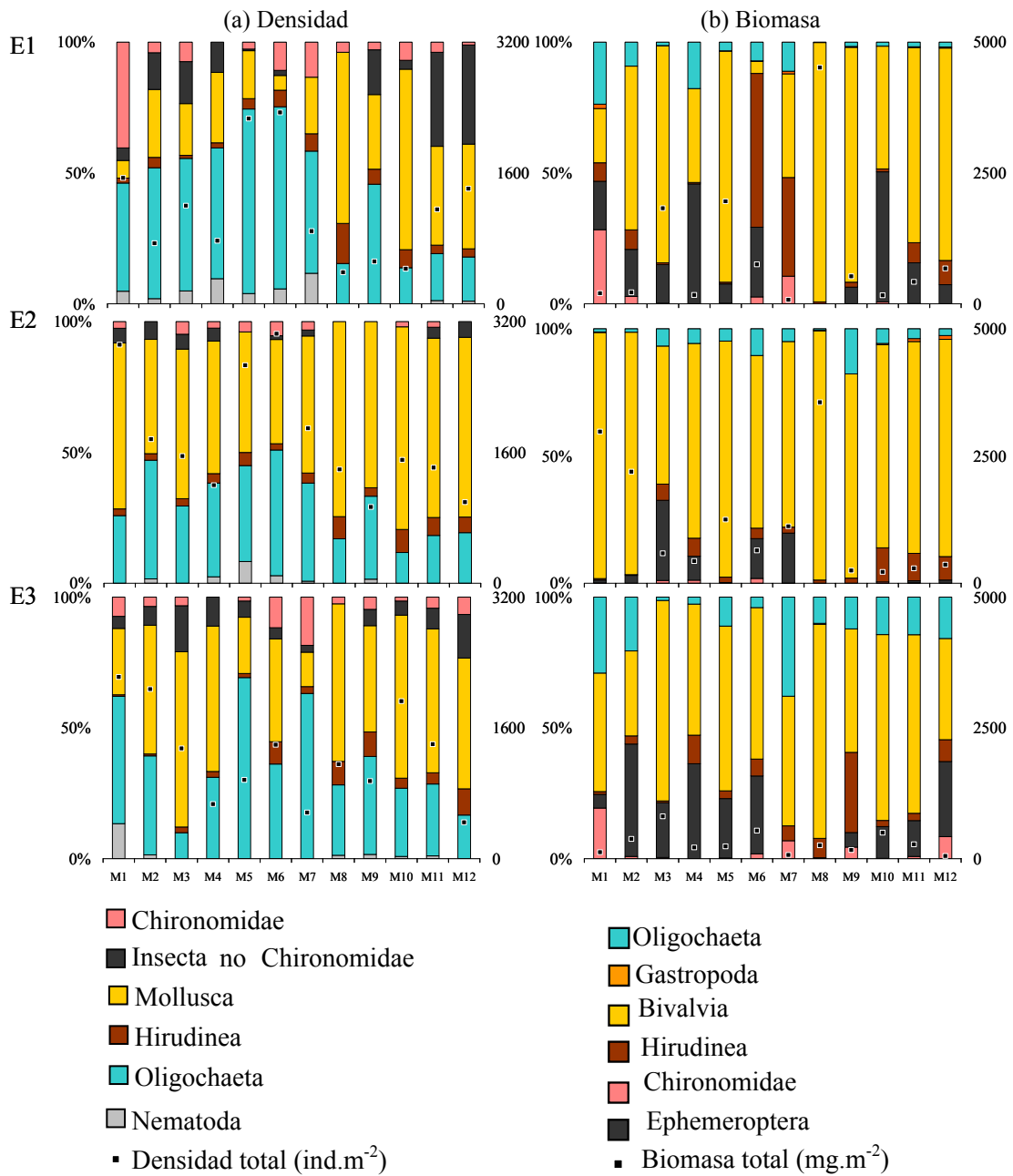
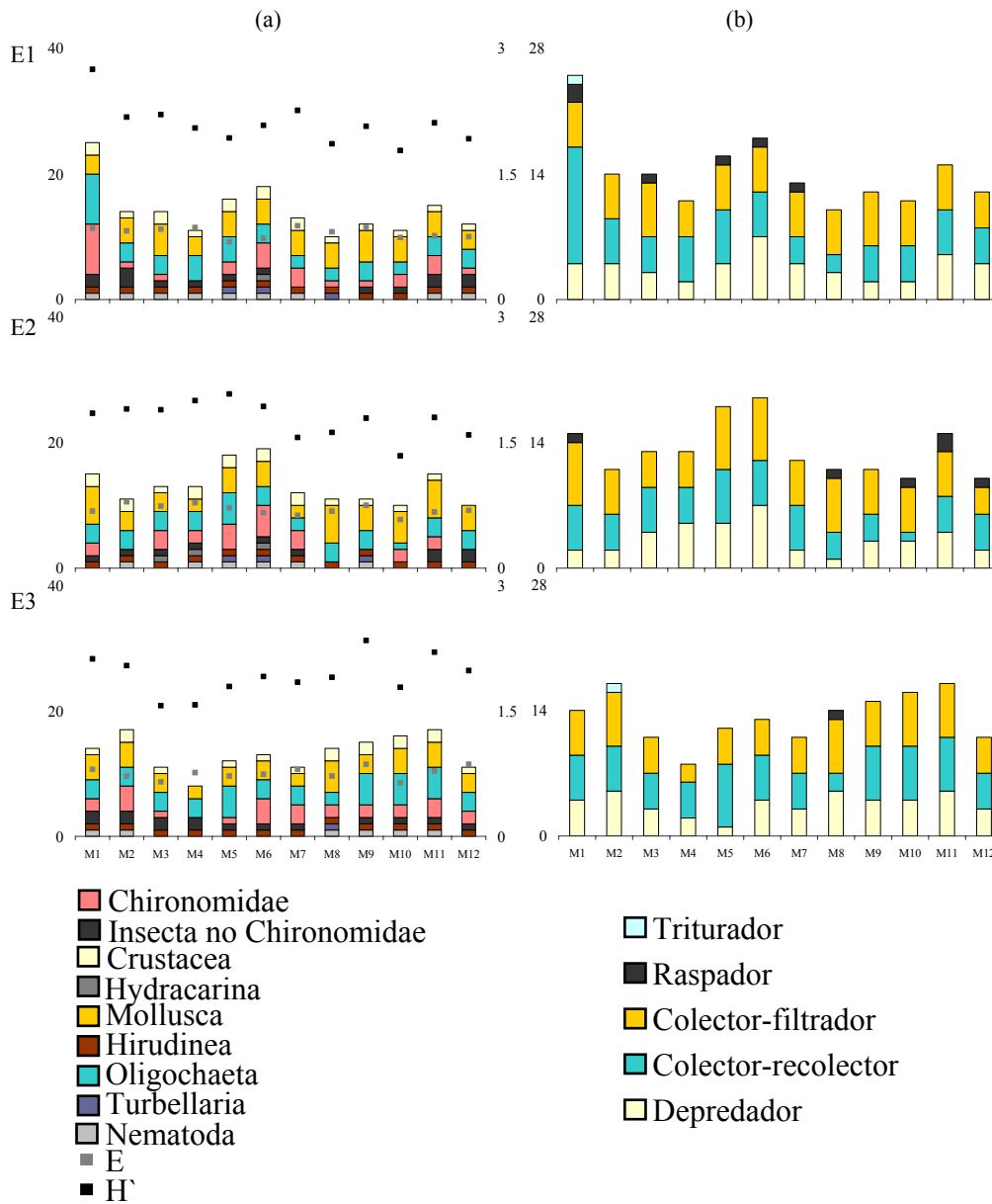
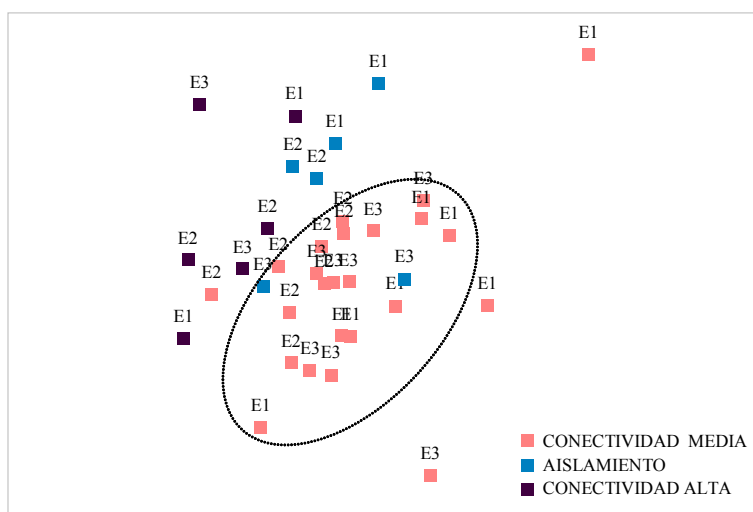


Figura 2.14. (a) Riqueza de unidades taxonómicas, diversidad y equitatividad para los grupos taxonómicos de macroinvertebrados y (b) riqueza de unidades taxonómicas para los grupos funcionales tróficos en las estaciones de muestreo en la laguna El Puesto durante el período analizado. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.



La densidad de macroinvertebrados tuvo diferencias significativas (MDS: stress 0,19). Las disimilitudes estuvieron determinadas principalmente por la alternancia de las fases hidrométricas ($R=0,69$) (Figura 2.15).

Figura 2.15. Análisis multidimensional para datos de densidad de invertebrados bentónicos en la laguna El Puesto. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.



La variación temporal de los ensambles se relacionó principalmente con la densidad de oligoquetos así como de *Campsurus violaceus* (Tabla 2.16). Asimismo fueron importantes los bivalvos, crustáceos y quironómidos.

Tabla 2.16. Disimilitud entre las fases hidrométricas para la densidad de macroinvertebrados y aporte de cada *taxon* para la laguna El Puesto. CM: conectividad media; CA: conectividad alta; A: aislamiento.

	CM-A	CM-CA	A-CA
Disimilitud (%)	38	44	42
Nematoda spp.	6	5	5
Turbellaria spp. (?)			4
<i>Aulodrilus pigueti</i>	6	5	6
<i>Trieminentia corderoi</i>	5	8	4
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	5		
<i>Pristina synclites</i>	5		5
<i>Eupera</i> spp. (?)		5	5
<i>Pisidium</i> spp.	4	5	
Ostracoda spp.	5	4	5
Harpacticoida spp.	4	4	
<i>Campsurus violaceus</i>		9	6
<i>Procladius</i> sp.	5	5	5
<i>Ablabesmyia</i> aff. gr. annulata.	4		
<i>Coelotanypus</i> spp.			5
<i>Cladopelma</i> sp.			
% acumulado	49	49	50

En el análisis multidimensional se obtuvo una diferenciación significativa de los datos de biomasa (MDS: stress 0,1) (Figura 2.16). Las mayores disimilitudes fueron explicadas por la biomasa de los invertebrados en las estaciones de muestreo ($R= 0,09$). La estación ubicada en la zona central de la laguna (E2), tuvo la mayor semejanza entre muestreos (65%) con menor semejanza entre muestreos para las otras estaciones de muestreo (E1=46%, E3=54%). Estas tendencias se correlacionaron principalmente con la biomasa de bivalvos (Tabla 2.17).

Figura 2.16. Análisis multidimensional para datos de biomasa de invertebrados bentónicos en la laguna El Puesto. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.

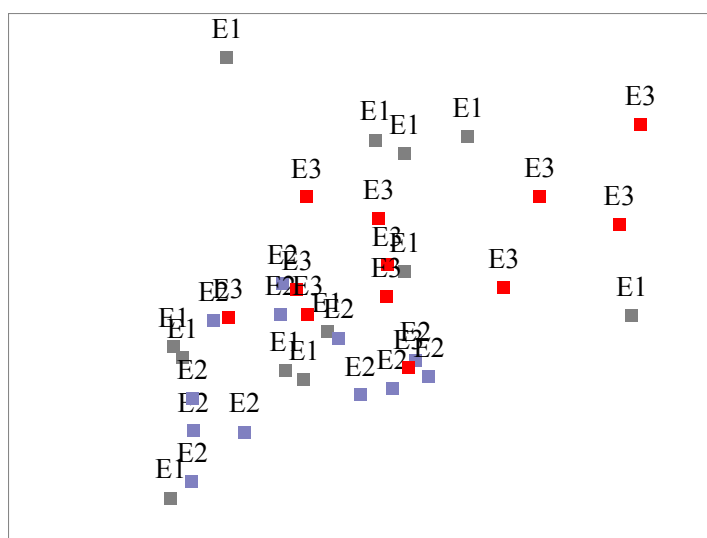


Tabla 2.17. Disimilitud entre las estaciones de muestreo para biomasa de macroinvertebrados y aporte de cada *taxon* para la laguna El Puesto. E1: estación de muestreo 1, E2: estación de muestreo 2, E3: estación de muestreo 3.

	E1-E2	E2-E3	E1-E3
Disimilitud (%)	47	48	51
Bivalvia	63	65	54
Ephemeroptera	18	19	21
Hirudinea	9		12
Oligochaeta	7	7	8
% acumulado	96	91	95

Las variables que se correlacionaron con las tendencias observadas para los atributos de densidad, fueron la profundidad, transparencia y %MO/Sed en relación con la conectividad y temperatura en relación con la estacionalidad, en menor medida ($\rho= 0,49$). En el caso de la

biomasa, las tendencias se correlacionaron con la temperatura, %MO/Sed, %MOPG y %Arena ($\rho= 0,24$).

2.4.4 Análisis Comparativo

En todos los ambientes, los ensambles de macroinvertebrados bentónicos tuvieron una rápida acumulación de densidad y biomasa a medida que aumentó el número de unidades muestrales (Figura 2.17). La tendencia en la distribución de acumulación de biomasa, fue mayor en Vuelta de Irigoyen y en El Puesto principalmente por los bivalvos (98% y 83% respectivamente), mientras que en Irupé (94% oligoquetos, bivalvos e hirudíneos) y en La Mira (96% oligoquetos, bivalvos, hirudíneos y *Campsurus violaceus*) se obtuvieron curvas más suavizadas, con una distribución de biomasa más uniforme entre los grupos taxonómicos. El 90% de la densidad, estuvo comprendido por 15 *taxa* en el ambiente de conexión permanente (Vuelta de Irigoyen), mientras que en las restantes lagunas el mismo porcentaje fue acumulado por 11 (La Mira, El Puesto) y 12 *taxa* (Irupé).

El mayor número de *taxa* raros se registró en la laguna de conexión temporaria ubicada a mayor distancia del cauce principal (Ir) y en el ambiente aislado (LM), con menor número en las otras lagunas, en general representados por quironómidos y oligoquetos Naidinae y Pristininae (Figura 2.18). Los *taxa* comunes a las diferentes lagunas, fueron oligoquetos tubificinos y opistocistidos, hirudíneos, bivalvos y *Campsurus violaceus*. Asimismo, en El Puesto fueron comunes los esféridos y en Vuelta de Irigoyen (VI) los moluscos en general, mientras que en los demás ambientes los organismos de mayor constancia y densidad fueron diferentes especies de oligoquetos. En La Mira, Irupé y Vuelta de Irigoyen fueron característicos los quironómidos, principalmente depredadores, con *taxa* abundantes compartidos. En La Mira e Irupé fueron comunes *Chironomus*, diferentes especies de Naidinae y en el ambiente de conexión permanente *Cryptochironomus* y *Pristina synclites*. En general, hubo una buena representación de *taxa* frecuentes exclusivos de cada laguna, excepto para el ambiente de conexión temporaria cercano al cauce principal. Por otra parte, el mayor número de entidades taxonómicas únicas (en general también raras) se observó en La Mira, con el 50% correspondiente a quironómidos (principalmente Tanytarsini y Orthocladiinae) y un 30% a oligoquetos. En todos los ambientes conectados, se observó menor cantidad de *taxa* únicos.

Figura 2.17. Distribución de frecuencias relativas acumuladas para la biomasa y densidad de las unidades taxonómicas en cada laguna (Ir: Laguna Irupé, LM: Laguna La Mira; EP: Laguna El Puesto, VI: Laguna Vuelta de Irigoyen).

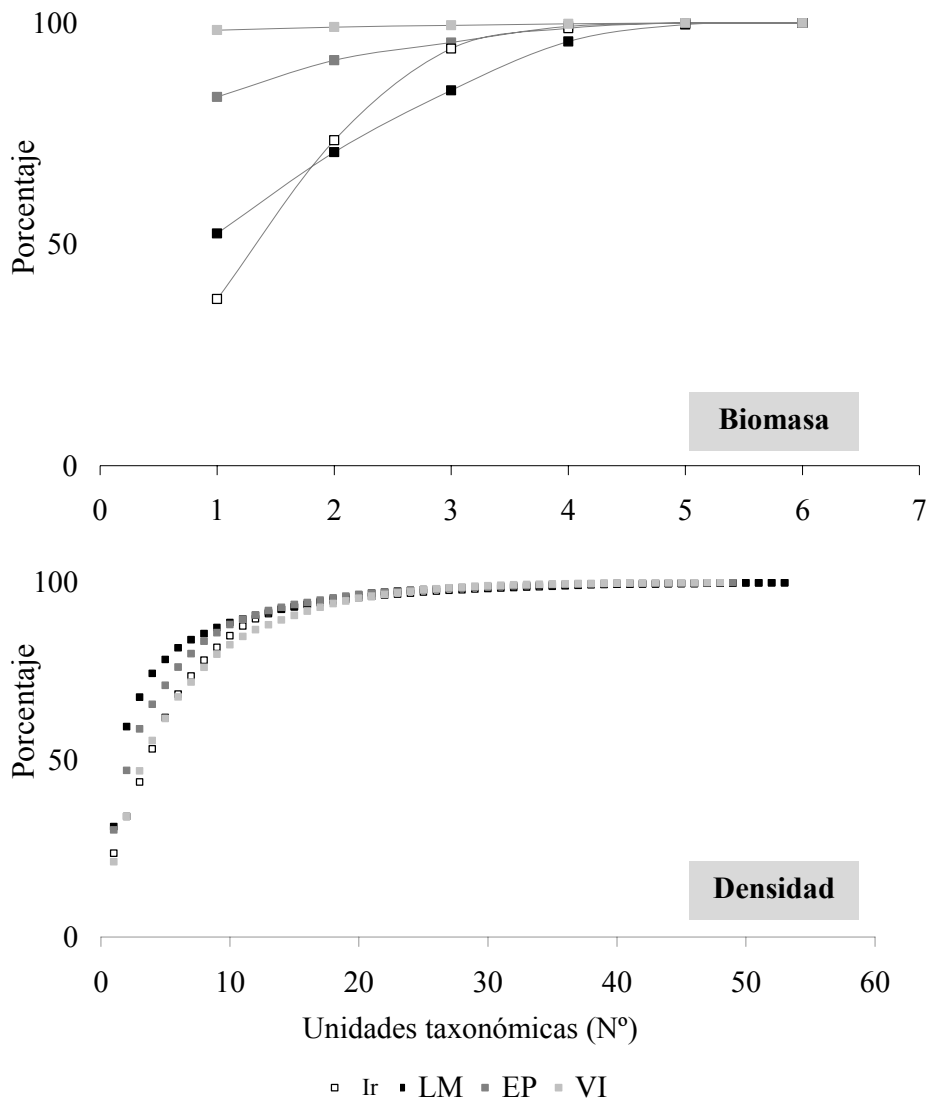
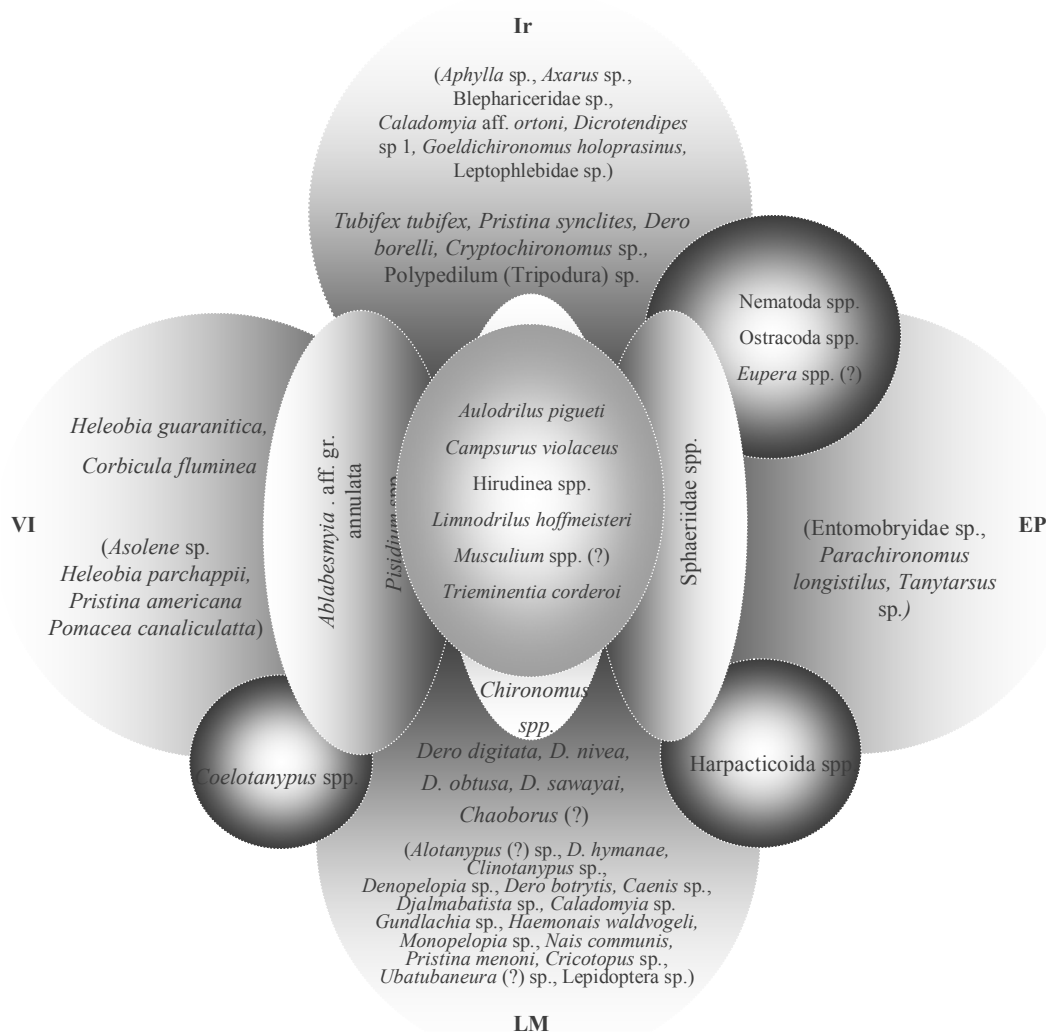


Figura 2.18. Esquema de los *taxa* comunes, compartidos y exclusivos, para los ambientes leníticos estudiados. Se señalan los *taxa* exclusivos de cada ambiente entre paréntesis (Ir: Laguna Irupé, LM: Laguna La Mira; EP: Laguna El Puesto, VI: Laguna Vuelta de Irigoyen).



El ambiente aislado tuvo una mayor densidad para todos los grupos taxonómicos, luego Vuelta de Irigoyen, El Puesto y finalmente Irupé (Tabla 2.18). Asimismo, la riqueza de unidades taxonómicas fue mayor en La Mira. Sin embargo, debido a la dominancia numérica –sobre todo de oligoquetos- los valores de diversidad (H' , Simpson) para este ambiente fueron mínimos. Estos índices fueron ligeramente superiores para El Puesto, ya que a pesar de tener una riqueza menor a La Mira, el ensamble fue más equitativo. En Irupé y Vuelta de Irigoyen se obtuvieron los mayores valores de diversidad.

Los ambientes con conexión al río presentaron valores de riqueza bastante semejantes, constituyendo entre el 52 y 58% de la diversidad regional. Los mayores valores estimados para la riqueza potencial (Chao 1) correspondieron a La Mira e Irupé (Tabla 2.18). En el primer caso, el valor estimado fue 126% veces mayor que el observado, mientras que para el ambiente de

conexión temporaria fue de 136%. Los valores de las estimaciones de Chao 1 para los ambientes del sector sur de la Isla Carabajal fueron relativamente semejantes a los correspondientes para la diversidad α (Vuelta de Irigoyen 41% y El Puesto 13% superiores). En cuanto a Chao 2, el mayor porcentaje de incremento se estimó en El Puesto (44%), luego en La Mira (20%) y finalmente en Irupé (15%) y Vuelta de Irigoyen (10%)

Tabla 2.18. Atributos de los ensambles de macroinvertebrados bentónicos para los ambientes leníticos estudiados (Ir: Laguna Irupé, LM: Laguna La Mira; EP: Laguna El Puesto, VI: Laguna Vuelta de Irigoyen).

	Ir	LM	VI	EP
Densidad promedio (ind.m ⁻²)	939	4991	2021	1525
Diversidad α	53	64	48	48
H' (Shannon-Wiener)	2,68	2,24	2,67	2,44
E (Shannon-Wiener)	0,68	0,54	0,77	0,63
1/D (Simpson)	9,5	5,5	10,0	6,6
Chao 1	125	145	68	54
Chao 2	61	77	53	69
Biomasa promedio (mg.m ⁻²)				
(+almejas de mayor tamaño)	337 (452)	530 (991)	15100 (15201)	806 -

La biomasa promedio fue superior en Vuelta de Irigoyen y El Puesto, con menores valores en Irupé y La Mira (Tabla 2.18), fundamentalmente en relación con el tamaño y densidad de los grupos taxonómicos dominantes en cada caso. Cabe destacar que las almejas de mayor tamaño, incrementaron el promedio de biomasa sobre todo de La Mira, en que se registró un mayor número de ejemplares.

El reemplazo regional fue del 50%, con mayores valores de diversidad beta entre el ambiente aislado y los conectados (Tabla 2.19). Las mayores diferencias se registraron respecto del subsistema de mayor conexión, principalmente con el de conexión permanente. Entre los ambientes conectados, las mayores semejanzas se observaron entre las lagunas más cercanas al cauce principal. A pesar de ser ambientes geográficamente muy cercanos, la heterogeneidad espacial en función de la conectividad (variabilidad espacial y temporal) determinó un reemplazo de unidades taxonómicas, relativamente elevado.

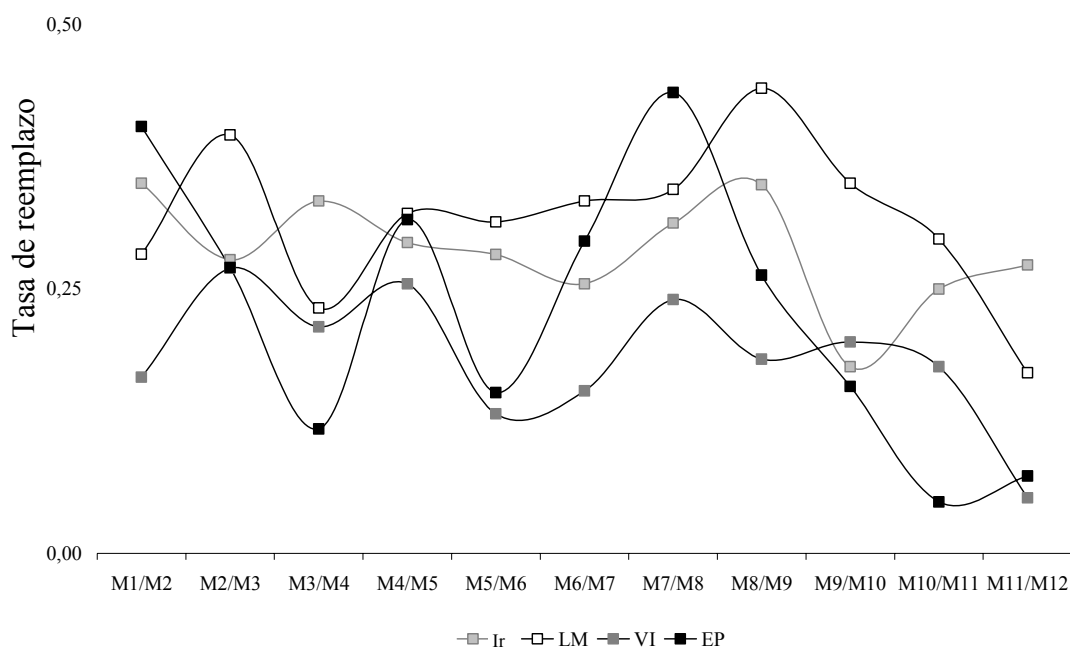
Tabla 2.19. Diversidad beta calculada entre los diferentes ambientes leníticos. Reemplazo y diversidad gama (Ir: Laguna Irupé, LM: Laguna La Mira; EP: Laguna El Puesto, VI: Laguna Vuelta de Irigoyen).

	Ir	VI	EP
LM	0,37	0,42	0,39
Ir		0,34	0,31
VI			0,20

Reemplazo 0,50
 γ 92

En cuanto al reemplazo temporal, el mayor valor promedio se registró en La Mira ($0,32 \pm 0,07$ D.E.), con menores valores en general en los demás ambientes (Ir $0,29 \pm 0,05$ D.E.; VI $0,19 \pm 0,06$ D.E.; EP $0,23 \pm 0,13$ D.E.). Los mayores valores se estimaron en general M7/M9, excepto para VI (Figura 2.19). El mayor reemplazo general en el ambiente aislado, señaló una mayor presencia de *taxa* ocasionales (insectos) sobre todo durante primavera. Por otro lado, los aumentos en el reemplazo entre los meses correspondientes al pico de nivel hidrométrico, sugiere efectos relacionados con la máxima conectividad (principalmente para El Puesto).

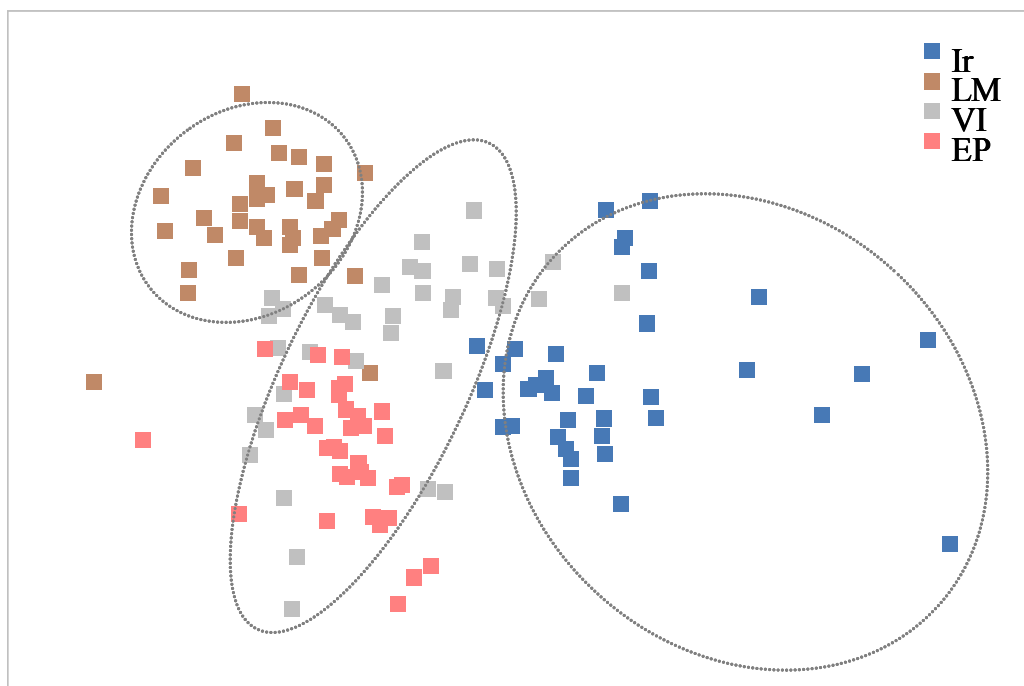
Figura 2.19. Reemplazo temporal de unidades taxonómicas en los ambientes leníticos estudiados (Ir: Laguna Irupé, LM: Laguna La Mira; EP: Laguna El Puesto, VI: Laguna Vuelta de Irigoyen).



Los *taxa* determinantes del reemplazo temporal fueron principalmente los insectos (frecuentes como *Campsurus violaceus* u ocasionales). Las disminuciones de reemplazo en verano, se deberían a una actividad reproductiva incrementada con frecuentes emergencias y disminución de larvas en los ambientes acuáticos.

Los ensambles bentónicos fueron diferentes en relación con la densidad y biomasa (MDS: stress 0,19 y 0,12 respectivamente), con las lagunas como el factor más importante de estas diferencias ($R=0,70$ y $0,44$ respectivamente). La mayor disimilitud se observó en cuanto a densidad de macroinvertebrados entre La Mira y los ambientes conectados y las mínimas entre Vuelta de Irigoyen y El Puesto (Figura 2.20). Estas últimas presentaron una mayor similitud con el ambiente conectado de la Isla Berduc (Irupé). El ambiente aislado tuvo mayor uniformidad en relación con la densidad de invertebrados bentónicos, mientras que los ambientes conectados tuvieron mayor variabilidad.

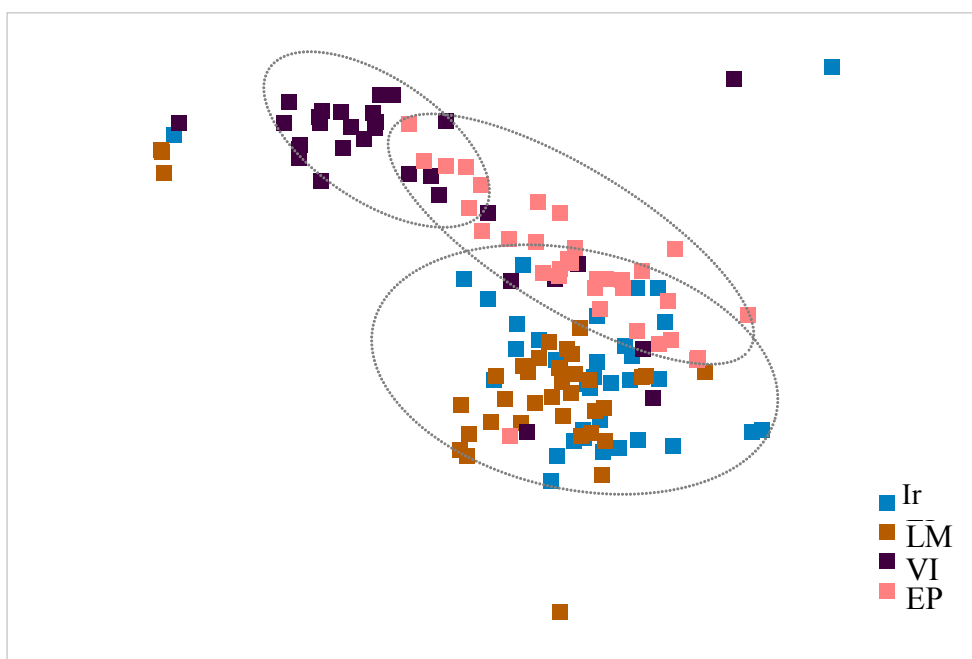
Figura 2.20. Análisis multidimensional para datos de densidad (a) y presencia/ausencia (b) para los ensambles de invertebrados bentónicos de los ambientes leníticos estudiados (Ir: Laguna Irupé, LM: Laguna La Mira; EP: Laguna El Puesto, VI: Laguna Vuelta de Irigoyen).



En cuanto a la biomasa, las mayores disimilitudes se registraron entre el ambiente de conexión permanente (VI) y las otras lagunas (Figura 2.21), en relación con la biomasa de *Corbicula*

fluminea principalmente. Las lagunas Irupé y La Mira fueron muy semejantes y en conjunto hubo mayores similitudes entre los ambientes con algún grado de aislamiento. Cabe destacar que la biomasa de *Diplodon parallelipedon* y *Castalia inflata* alejaron algunas estaciones y muestreos de los grupos conformados (Figura 2.21).

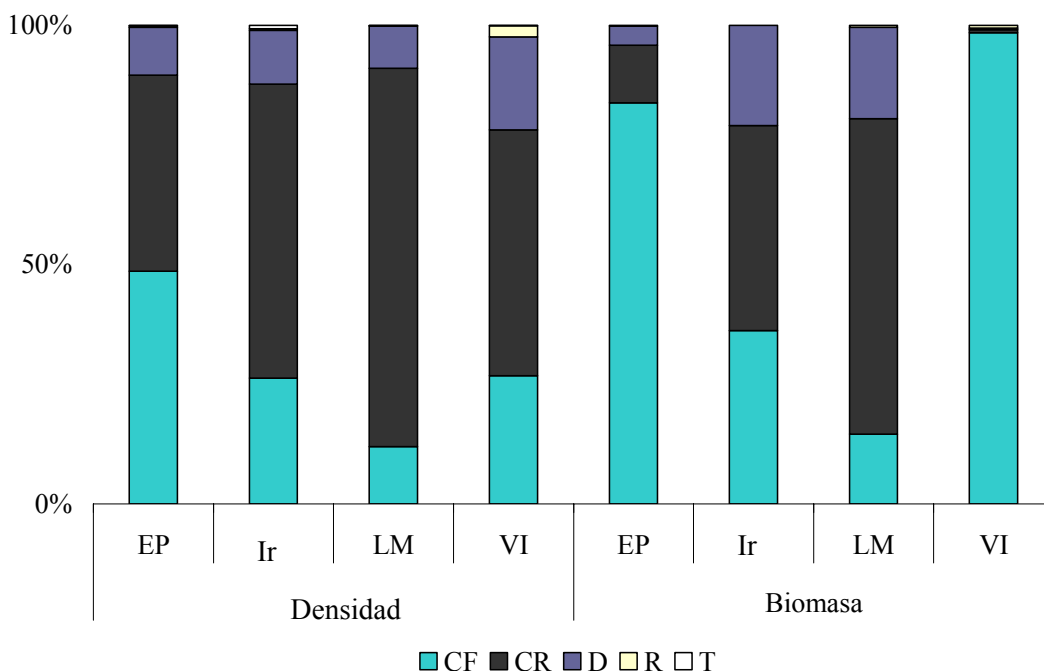
Figura 2.21. Análisis multidimensional para datos de biomasa de los ensambles de invertebrados bentónicos en los ambientes leníticos estudiados (Ir: Laguna Irupé, LM: Laguna La Mira; EP: Laguna El Puesto, VI: Laguna Vuelta de Irigoyen).



Las variables ambientales que mejor se correlacionaron con las tendencias de densidad fueron la transparencia, %MO/Sed (principalmente MOPG) y composición granulométrica (principalmente % de arena) ($\rho=0,51$). Las variables relacionadas con la composición de los sedimentos de fondo y conductividad, se correlacionaron con las tendencias observadas en la distribución de biomasa ($\rho=0,20$).

En todos los ambientes se encontraron representados en menor o mayor medida todos los grupos funcionales tróficos, con dominancia en general los consumidores primarios detritívoros en términos de densidad y frecuencia (Figura 2.22). Los trituradores fueron muy poco abundantes. Los modos de adquisición de alimento predominante fueron los de recolección (de depósito) y filtración. Desde el punto de vista de la biomasa, fueron más abundantes los bivalvos filtradores en los ambientes de mayor conectividad, con dominancia en Vuelta de Irigoyen, mientras que los recolectores dominaron en el ambiente aislado (La Mira). Sin embargo, también presentaron elevadas biomásas individuales (*Diplodon parallelopipedon* y *Castalia inflata*) en La Mira e Irupé. Los depredadores, tuvieron mayor densidad relativa en el ambiente de conexión permanente y biomasa en Ir y LM. La estructura funcional trófica de los ensamblajes estuvo mejor distribuída en promedio para los ambientes de conexión temporaria, sobre todo en Ir.

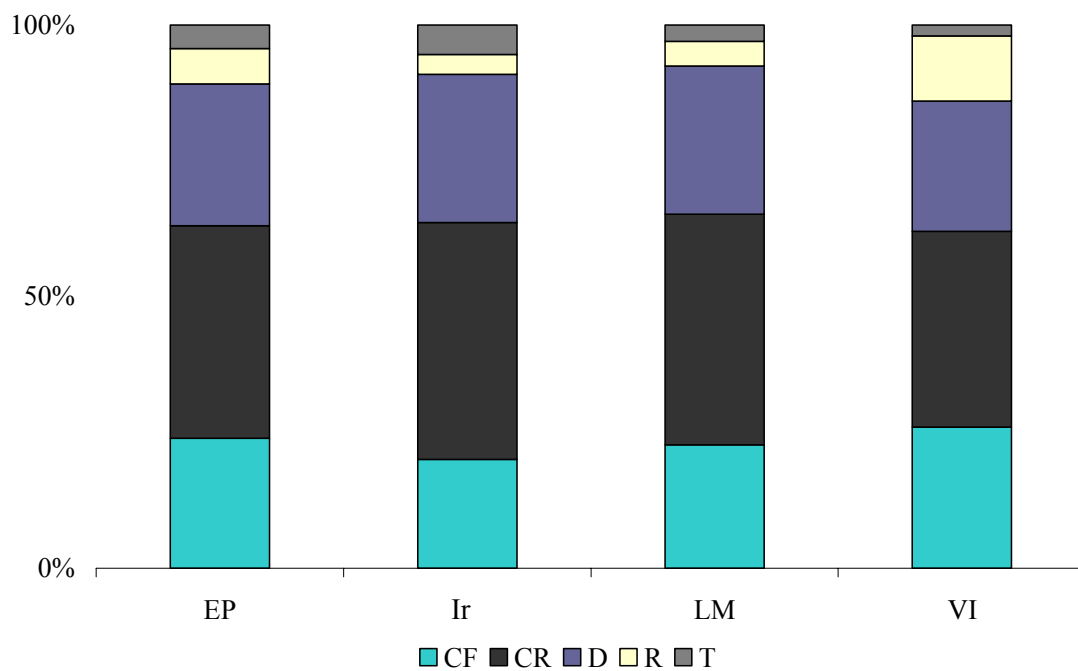
Figura 2.22. Densidad relativa de los grupos funcionales tróficos de macroinvertebrados en los ambientes leníticos estudiados (CF: colector-filtrador; CR: colector-recolector; D: depredador; R: raspador; T. triturador) (Ir: Laguna Irupé, LM: Laguna La Mira; EP: Laguna El Puesto, VI: Laguna Vuelta de Irigoyen).



La composición en riqueza de unidades taxonómicas de los grupos funcionales, fue muy semejante en todos los ambientes, con mayor representación taxonómica de los recolectores y depredadores, mientras que los filtradores fueron relativamente más importantes en los ambientes conectados cercanos al cauce (Figura 2.23). Los raspadores tuvieron mayor

importancia relativa en Vuelta de Irigoyen y los trituradores en Irupé. Los valores absolutos fueron mayores en el ambiente aislado –como ya se analizó- excepto para los raspadores, que tuvieron mayor cantidad de unidades taxonómicas en VI.

Figura 2.23. Importancia relativa de unidades taxonómicas en los grupos funcionales tróficos de macroinvertebrados en los ambientes leníticos estudiados (CF: colector-filtrador; CR: colector-recolector; D: depredador; R: raspador; T. triturador) (Ir: Laguna Irupé, LM: Laguna La Mira; EP: Laguna El Puesto, VI: Laguna Vuelta de Irigoyen).



ANEXO

Tabla 1. Densidad de cada unidad taxonómica en los muestreos para el ambiente de conexión directa temporaria, Irupé. Se indican los grupos funcionales tróficos (D depredador; CR colector-recolector; CF colector-filtrador; T triturador; R raspador; f: facultativo). Promedios (en negrita) y desvíos estándar. La densidad se expresa en ind.m⁻².

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	Gral.	GFT
Nematoda spp.	40	5	30		5	5	25	30			10	15	14	D
	37	9	26		9	9	23	51			9	0	14	
Turbellaria spp. (?)				10		5							1	D
				17		9							3	
Oligochaeta														
Opistocystidae														
<i>Trieminentia corderoi</i> (Harman, 1969)	153	123	25	59	10	40	10	59	15	20	44	15	48	CR
	183	119	23	53	9	23	9	30	26	17	44	0	46	
Naididae														
Pristininae														
<i>Pristina synclites</i> Stephenson, 1925						79	74	148	128	35	35	5	42	CR
						137	128	257	222	60	34	9	53	
Naidinae														
<i>Dero digitata</i> (Müller, 1773)								10		5			1	CR
								17		9			3	
<i>D. obtusa</i> d'Udekem, 1885								20	10	10			3	CR
								23	9	17			6	
<i>D. sawayai</i> Marcus, 1943												5	0,4	CR
												9	1	
<i>D. nivea</i> Aiyer, 1929								20					2	CR
								23					6	
<i>D. righii</i> Varela, 1990	5												0,4	CR
	9												1	
<i>D. borellii</i> Michaelsen, 1900				5	10	35		5		15		5	6	CR
				9	17	48		9		26		9	10	
<i>D. furcatus</i> (Müller, 1773)												5	0,4	CR
												9	1	
<i>Slavina evelinae</i> (Marcus, 1942)						25	5	5					3	CR
						31	9	9					7	
Tubificinae														
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1744)	195	169	143	143	156	290	271	297	442	274	157	126	222	CR
	36	116	77	110	83	57	62	18	342	83	73	68	94	
<i>Limnodrilus udekemianus</i> Claparede, 1862	2	1	1	1	1	3	3	4	5	9	2	2	3	CR
	0,5	1	0,4	1	0,5	1	2	1	4	8	1	1	2	
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	60	66	39	48	36	157	136	143	195	127	68	84	97	CR
	18	23	15	38	12	119	72	49	175	56	32	13	53	
<i>Aulodrilus pigueti</i> Kowalewski, 1914	193	193	40	94	15	143	89	59	54	59	35	25	83	CR
	155	171	37	89	15	23	90	15	56	65	37	43	62	
<i>Paranadrilus descolei</i> Gavrillov, 1955										5			0,4	CR
										9			1	
Hirudinea spp.	15	15	30	35	25	119	89	99	84	104	54	74	62	D
	15	26	0	31	23	180	90	70	48	97	31	39	37	
Mollusca														
Bivalvia														
Hyriidae														
Hyriinae														
<i>Castalia inflata</i> d'Orbigny, 1935				5									0,4	CF
				9									1	
<i>Diplodon parallelopedon</i> (Lea)										5			0,4	CF
										9			1	
Sphaeriidae spp.	196	162	44	47	64	100	71	116	47	36	127	87	91	CF
	178	151	49	37	60	81	67	104	41	32	104	87	51	
Euperinae														
<i>Eupera</i> Bourguignat, 1854 spp. (?)	20	5	5	5	5			5	143	35	15		20	CF
	23	9	9	9	9			9	134	48	15		40	
Pisidiinae														

<i>Pisidium</i> Pfeiffer, 1821 spp.	208	189	40	41	57	89	63	103	41	32	113	77	88	CF
	199	164	44	33	54	72	59	92	36	28	92	77	58	
Sphaeriinae														
<i>Musculium</i> Link, 1807 spp. (?)	65	54	15	16	21	33	24	39	16	12	42	29	30	CF
	59	50	16	12	20	27	22	35	14	11	35	29	17	
Gastropoda														
Hydrobiidae														
<i>Heleobia guaranítica</i> (Doering, 1884)	5					15							2	R
	9					26							4	
Crustacea														
Ostracoda spp.	20	30	15	5	10	15	49						12	CF
	17	26	15	9	17	15	73						15	
Dogielinotidae														
Hyaellinae														
<i>Hyaella curvispina</i> Shoemaker 1942						20							2	T
						23							6	
Insecta														
Ephemeroptera														
Polimitarcyidae														
Campsurinae														
<i>Campsurus violaceus</i>	7	20	5			25	30	35	202	84			34	CR
Needham y Murphy, 1924	13	23	9			31	26	48	210	120			58	
Leptophlebiidae sp.					5								0,4	CR
					9								1	
Odonata														
Coenagrionidae sp.	5												0,4	D
	9												1	
Gomphidae														
Gomphoidinae														
<i>Aphylla</i> Selys, 1854 sp.									5				0,4	D
									9				1	
Trichoptera														
Polycentropodidae sp.	5												0,4	CF
	9												1	
Diptera														
Ceratopogonidae spp.	5							5		5			1	D
	9							9		9			2	
Chaoboridae														
Chaoborinae														
<i>Chaoborus</i> (?) Lichtenstein, 1800	20	5										35	5	D
	23	9										31	11	
Blephariceridae	5	5			5								1	R
	9	9			9								2	
Chironomidae														
Tanypodinae														
<i>Ablabesmyia</i> aff. gr. annulata (Fittkau y Roback, 1983)	15	10	20			5					5		5	D
	26	17	34			9					9		7	
<i>Coelotanypus</i> Kieffer, 1913 spp.						10	30	10	5				5	D
						17	39	17	9				9	
<i>Tanypus punctipennis</i> Meigen, 1818					5	10							1	D
					9	17							3	
<i>Procladius</i> Skuse, 1889 sp.					5	25							2	D
					9	43							4	
Chironominae														
<i>Axarus</i> Roback, 1980 sp.	10												1	CR
	17												3	
<i>Chironomus</i> Meigen, 1803 spp.	178	5	15	104	5								26	CR
	258	9	15	180	9								56	Tf
<i>Cladopelma</i> Kieffer, 1921 sp.			10	20									3	CR
			9	34									6	
<i>Cryptochironomus</i> Kieffer, 1918 sp.	15	5	10	5	15	5	15						6	D
	26	9	17	9	26	9	26						6	

<i>Dicrotendipes</i> Kieffer 1913 sp 1					5			0,4	D	
					9			1		
<i>Dicrotendipes</i> Kieffer 1913 sp 2						20	5	10	3	D
						23	9	17	6	
<i>Goeldichironomus holoprasinus</i> (Goeldi, 1905)	5								0,4	CR
	9								1	
<i>Harnischia</i> Kieffer, 1921 sp 2		5					10		1	CR
		9					17		3	
<i>Polypedilum</i> Kieffer, 1912 (<i>Polypedilum</i>) sp.		5						10	1	T
		9						17	3	
<i>Polypedilum</i> (<i>Tripodura</i>) sp.	7		5	35	5				4	T
	13		9	60	9				10	
<i>Saetheria</i> Jackson, 1977 sp.							5		0,4	CR
							9		1	
<i>Tanytarsus</i> aff. <i>rhabdomantis</i> (Trivinho-Strixino y Strixino, 1991)						10		5	1	CF
						17		9	3	
<i>Caladomyia</i> aff. <i>ortoni</i> Säwedal, 1981						5			0,4	CF
						9			1	
<i>Rheotanytarsus</i> Thienemann y Bause, 1913 sp.		20	5						2	CF
		34	9						6	
Pupa de Chironominae								10	1	-
								17	3	

Tabla 2. Densidad de cada unidad taxonómica en los muestreos para el ambiente aislado, La Mira. Se indican los grupos funcionales tróficos (D depredador; CR colector-recolector; CF colector-filtrador; T triturador; R raspador; f: facultativo). Promedios (en negrita) y desvío estándar. La densidad se expresa en ind.m⁻².

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	Gral.	GFT
Nematoda spp.	385	128	306	277	99	133	20	84					119	D
	517	128	99	185	62	15	9	89					135	
Turbellaria spp.(?)	15			5	5	96		30				20	14	D
	26			9	9	167		15				34	28	
Oligochaeta														
Opistocystidae														
<i>Trieminentia corderoi</i>	716	1230	375	286	183	390	99	365	291	316	294	459	417	CR
	983	1072	225	60	82	232	70	68	31	115	268	82	297	
Naididae														
Pristininae														
<i>Pristina proboscidea</i> Beddard, 1896				54									5	CR
				52									16	
<i>P. menoni</i> (Aiyer, 1929)	5				15								2	CR
	9				15								4	
Naidinae														
<i>Haemonais waldvogeli</i> Bretscher, 1900	5					5							1	CR
	9					9							2	
<i>Dero botrytis</i> Marcus, 1943	5					81							7	CR
	9					78							23	
<i>D. digitata</i>	5	5				30	15	30	40	35	20	10	16	CR
	9	9				51	26	51	34	37	23	9	15	
<i>D. hymanae</i> Naidu, 1962	10				5								1	CR
	17				9								3	
<i>D. lodeni</i> Brinkhurst, 1986	10				20	10							3	CR
	17				34	17							6	
<i>D. multibranchiata</i> Steiren, 1892	5	25	40	10		10		40				15	12	CR
	9	31	56	17		17		37				26	15	
<i>D. nivea</i>	40	25	5				54	168	109	84	22	5	43	CR
	45	31	9				45	278	111	89	38	9	53	
<i>D. borellii</i>							15						1	CR
							26						4	
<i>D. righii</i>	25	35	247	69	10	10		5					33	CR
	17	37	23	45	17	9		9					70	
<i>D. furcatus</i>										25	5	25	5	CR
										43	9	31	10	
<i>D. obtusa</i>	20		138	10	30	704	74	978	173	35	27	44	186	CR
	34		177	17	39	486	39	481	43	48	35	53	316	
<i>D. sawayai</i>	20	10	133	291	25	35	89	89	15	25	62	109	75	CR
	9	9	206	442	43	48	103	89	15	43	57	87	79	
<i>Nais communis</i> Piguet, 1906										5	5		1	CR
										9	9		2	
Tubificinae														
<i>Limnodrilus. udekemianus</i>			5										0,4	CR
			9										1	
<i>L. hoffmeisteri</i>	79	405	3635	2326	1457	2726	1274	2420	2123	756	200	296	1475	CR
	48	148	4187	1649	2165	2555	937	1854	2666	200	137	150	1165	
<i>Aulodrilus pigueti</i>	459	1422	3363	3526	894	2484	435	2173	272	454	407	1309	1433	CR
	286	406	1891	2544	1000	549	304	1210	220	185	73	510	1182	
Hirudinea spp.	10	133	242	138	94	244	351	435	227	188	114	133	192	D
	17	141	265	95	73	201	99	144	48	60	56	39	116	
Mollusca														

Bivalvia																								
Hyriidae spp.											50	CF												
Hyriinae											635	175												
<i>Castalia inflata</i>											9	CF												
				5	15	74				10	9													
				9	26	128					17	21												
<i>Diplodon parallelopedon</i>											34	CF												
	25					370		15																
	43					339		26				106												
Sphaeriidae spp.											183													
	62		815	143		565	311	212	444	153	247	148												
			395	124		324	85	45	132	97	99	74												
Euperinae																								
<i>Eupera</i> spp. (?)											5	CF												
										15		2												
										9		4												
Pisidiinae																								
<i>Pisidium</i> spp.											20	69		114	128	148	74	133	54	49	72	168	86	CF
	34	95		31	146	128	68	107	94	73	79	111	52											
Sphaeriinae spp.																								
					54			301			15	64	36	CF										
					94			333			26	87	86											
<i>Musculium</i> spp. (?)											5		143	10		15	44	104	10	28	CF			
	9		248	17			26	44		107		17	47											
Gastropoda																								
Planorbidae spp.											10	10		10							3	R		
	9	9		9									2											
Ancylidae																								
<i>Gundlachia</i> Pfeiffer, 1849																10				1	R			
sp.																17				3				
Hydracarina spp.											5	5		5	12		54					7	D	
	9	9		9	11			37					15											
Crustacea																								
Ostracoda spp.											94	15	25	69		74		163				37	CF	
	137	15	43	52		128		68					53											
Harpacticoida spp.											54		64	44		84	30	25	64		20	30	35	CF
	94		76	77		89	51	23	60		23	39	28											
Dogielinotidae																								
Hyaellinae																								
<i>Hyaella curvispina</i>																20				2	T			
													6											
Insecta																								
Ephemeroptera																								
Polimitarcyidae																								
Campsurinae																								
<i>Campsurus violaceus</i>											54	44	405	163	104	59	35		5		22	94	82	CR
	68	51	599	257	180	103	60		9		38	68	113											
Caenidae																								
<i>Caenis</i> Stephens, 1835															5	5					1	CR		
							9	9					2											
Trichoptera																								
Polycentropodidae sp.																5					0,4	CF		
							9						1											
Lepidoptera sp.																	5				0,4	T		
													1											
Diptera																								
Ceratopogonidae spp.													15	5	5	5						3	D	
Chaoboridae													26	9	9	9						4		
Chaoborinae																								
<i>Chaoborus</i> (?)											232	49	128	94	30	20	10	30	30	10			53	D
	210	52	73	17	26	23	17	15	26	17			68											
Chironomidae																								
Tanypodinae																								
<i>Ablabesmyia</i> aff. gr. annulata												5	15	35	5	7	20				5	5	8	D
		9	15	60	9	13	17					9	9	10										
<i>Ablabesmyia</i> (Karelia) Roback, 1971 sp.													5			25	5	5				3	D	

			9			43	9	9					7	
<i>Monopelopia</i>														
Fittkau, 1962 sp.								5					0,4	D
								9					1	
<i>Denopelopia</i>														
Roback y Rutter, 1988			10										1	D
sp.														
													3	
<i>Coelotanypus</i> spp.	15	5	30	5	5	7			20	5	5	5	25	10
	15	9	39	9	9	13			23	9	9	9	23	9
<i>Clinotanypus</i>														
Kieffer, 1913 sp.	5	5												1
	9	9												2
<i>T. punctipennis</i>				20	25	10	30							7
				23	31	17	51							11
<i>Djalmabatista</i>			5		5									1
Fittkau 1968 sp.														2
			9		9									
<i>Procladius</i> sp.				15	5	25	5	104	35					16
				26	9	23	9	68	17					30
<i>Alotanypus</i> (?)												5		0,4
Roback, 1971												9		1
Chironominae														
<i>Chironomus</i> spp.	420	20		5	32	10	5			5			10	42
	612	23		9	24	9	9			9			9	119
<i>Cladopelma</i> sp.				5	217	74	277							48
				9	138	53	259							96
<i>Cryptochironomus</i> sp.					7									1
					13									2
<i>Dicrotendipes</i> sp 2		5	10		30					5	5			5
		9	9		51					9	9			9
<i>Harnischia</i> sp 1		15	20	5	360	35	114							46
		26	17	9	311	37	95							104
<i>Harnischia</i> sp 2				44						25		5		6
			30									9		14
<i>Polypedilum (Tripodura)</i>														
sp.					20	10								2
					17	17								6
<i>Rheotanytarsus</i> sp.						5								0,4
						9								1
<i>Tanytarsus</i> Van der					15	5	59							7
Wulp 1874 sp 1					26	9	68							17
<i>Caladomyia</i> Säwedal				5										0,4
1981 sp.				9										1
Pupa de Chironominae		5			35	5	20	5						6
		9			48	9	23	9						11
Orthocladiinae														
<i>Cricotopus</i> Van der										44		10		5
Wulp, 1874 sp.													17	13
										77				
<i>Ubatubaneura</i> (?)														
Wiedenbrug y Trivinho-										5				0,4
Strixino, 2009 sp.														CF
										9				1

Tabla 3. Densidad de cada unidad taxonómica en los muestreos para el ambiente de conexión indirecta permanente, Vuelta de Irigoyen. Se indican los grupos funcionales tróficos (D depredador; CR colector-recolector; CF colector-filtrador; T triturador; R raspador, f: facultativo). Promedios (en negrita) y desvíos estándar. La densidad se expresa en ind.m⁻².

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	Gral.	GFT
Nematoda spp.	143	746	474	178	64	286	158		5	15	9	2	173	D
	89	1151	602	233	31	280	177		9	15	6	4	230	
Turbellaria spp. (?)	5		5	10	64	178	20	5			1	2	24	D
	9		9	9	111	112	23	9			2	4	52	
Oligochaeta														
Opistocystidae														
<i>Trieminentia corderoi</i>	64	380	168	64	35	35	30	15	74	44	49	54	84	CR
	45	179	23	73	48	23	39	15	39	39	15	9	101	
Naididae														
Pristiniinae														
<i>Pristina proboscidea</i>		25											2	CR
		43											7	
<i>P. synclites</i>	10	10	10	35	109	25	20	44	15	23	32		28	
	9	17	17	37	175	43	23	44	15	21	28		28	
<i>P. americana</i> Cernosvitov, 1937		5											0,4	CR
		9											1	
Naidinae														
<i>Dero obtusa</i>			5		74	59	20	5		5	10		15	CR
			9		26	15	34	9		9	17		25	
<i>D. nivea</i>					10	5				1	2		2	CR
					17	9				2	4		3	
<i>D. furcatus</i>	5	5			15					10	5		3	CR
	9	9			15					9	4		5	
<i>D. lodeni</i>			5	5									1	CR
			9	9									2	
Tubificinae														
<i>Tubifex tubifex</i>			178	40	607	257	133	119	30	59	89		126	CR
			157	68	415	179	107	157	39	57	80		171	
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	138	568	395	281	494	351	217	128	89	163	149	136	259	CR
	91	126	216	178	225	304	197	126	97	104	54	79	159	
<i>Aulodrilus pigueti</i>	553	1847	889	479	370	449	375	84	15	35	26	17	428	CR
	690	1354	654	350	143	168	208	84	0	23	4	19	524	
<i>Paranadrilus descolei</i>						25							2	CR
						31							7	
Hirudinea spp.	20	15	84	30	104	119	133	84	286	207	196	185	122	D
	9	26	60	15	51	77	65	73	230	233	187	151	84	
Mollusca														
Bivalvia														
Hyriidae														
Hyriinae														
<i>Castalia inflata</i>				5									0,4	CF
				9									1	
Corbiculidae														
<i>Corbicula fluminea</i> Müller, 1774	64	123	143	84	133	109	44	40	44	99	73	47	84	CF
	67	68	111	120	180	140	39	17	53	95	62	30	37	
<i>C. largillierti</i> Philippi, 1844			5	5									1	CF
			9	9									2	
Sphaeriidae spp.			79	5									7	CF
			137	9									23	
Euperinae														
<i>Eupera</i> spp. (?)	49	40	25	35	20	15	30	40	25		15	30	27	CF

	52	37	23	37	34	15	15	45	17		10	20	13	
Pisidiinae														
<i>Pisidium</i> spp.	291	69	15	20	69	202	89	25	49	15	25	35	75	CF
	289	70	26	23	70	144	78	17	62	15	21	33	86	
Sphaeriinae spp.	128	94	40	5	44	15	10			25	12		31	CF
	152	163	45	9	77	15	17			43	21		41	
<i>Musculium</i> spp. (?)	548	375	311	89	222	232	193	158	257	257	235	212	257	CF
	447	241	260	107	156	165	119	134	205	185	160	146	116	
Gastropoda														
Ampullariidae														
<i>Asolene</i> d'Orbigny, 1837 sp.									5				0,4	R
									9				1	
<i>Pomacea canaliculata</i> Lamarck, 1822			5										0,4	R
			9										1	
Hydrobiidae														
<i>Heleobia guaranitica</i>	30	40	35	44	5	5		10	20	30	22	15	21	R
	15	31	9	15	9	9		9	34	51	35	20	15	
<i>H. parchappii</i> d'Orbigny, 1835	15				15		20		35	10	14	17	10	R
	15				26		34		48	9	15	24	11	
<i>Heleobia</i> Stimpson, 1865 spp. (?)	35	20				59	30	10	5	5	6	7	15	R
	30	17				27	13	9	4	4	5	6	11	
Planorbidae spp.		5											0,4	R
		9											1	
Hydracarina spp.	10	5	10		44	10	10		5		1	2	8	D
	17	9	9		39	9	17		9		2	4	12	
Crustacea														
Ostracoda spp.	79	69	44	49	15	168	153			5	2	0	49	CF
	9	68	39	9	15	138	138			9	4	0	59	
Harpacticoida spp.	5	5											1	CF
	9	9											2	
Insecta														
Ephemeroptera														
Polymitarcyidae														
Campsurinae														
<i>Campsurus violaceus</i>	74	69	99	15	15	25	20	40	49	143	77	10	53	CR
	78	23	48	15	15	31	23	23	86	248	120	11	41	
Diptera														
Ceratopogonidae spp.	5	10	5			10		5					3	D
	9	9	9			9		9					4	
Chaoboridae														
Chaoborinae														
<i>Chaoborus</i> (?)	10	40	15	15									7	D
	9	43	15	15									12	
Chironomidae														
Tanypodinae														
<i>Ablabesmyia</i> gr. annulata	10	10	30		5	15		5	15	30	16	2	11	D
	9	9	30		9	15		9	26	51	25	4	10	
<i>Ablabesmyia</i> (Karelia) sp.				20									2	D
				23									6	
<i>Coelotanypus</i> spp.		25	10	15	25	25	5	44	84	15	30	44	27	D
		43	17	0	31	17	9	44	45	26	28	38	23	
<i>Tanypus punctipennis</i>	5	5		5									1	D
	9	9		9									2	
<i>Procladius</i> sp.					30	74	30	59	20	10	19	27	22	D
					26	51	51	51	23	17	16	30	24	
Chironominae														
<i>Chironomus</i> spp.		5	5										1	CR- Tf
		9	9										2	
<i>Cladopelma</i> sp.						5	5	30		5	10		5	CR-D
						9	9	15		6	11		9	

<i>Cryptochironomus</i> sp.	5								0,4	D		
	9								1			
<i>Harnischia</i> sp. 1	30	5			10	5	2	5	5	CR-D		
	51	9			17	9	4	9	8			
<i>Harnischia</i> sp 2	44	5	5						5	CR-D		
	15	9	9						13			
<i>Polypedilum (Tripodura)</i> sp.	10								1	T		
	9								3			
<i>Saetheria</i> sp.	15	15	15	5	5	20	20	15	1	2	9	CR
	26	17	26	9	9	17	17	15	2	4	8	
<i>Tanytarsus</i> aff. <i>rhabdomantis</i>				5	5	15	44		11	22	9	CF
				9	9	15	77		19	38	13	
<i>Tanytarsus</i> sp 1				5							0,4	CF
				9							1	
Pupa de Chironominae	25					15	5		1	2	4	-
	43					26	9		2	4	8	

Tabla 4. Densidad de cada unidad taxonómica en los muestreos para el ambiente de conexión directa temporaria, El Puesto. Se indican los grupos funcionales tróficos (D depredador; CR colector-recolector; CF colector-filtrador; T triturador; R raspador; f: facultativo). Promedios (en negrita) y desvío estándar. La densidad se expresa en ind.m⁻².

	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8	M9	M10	M11	M12	Gral.	GFT
Nematoda spp.	123	25	20	35	104	74	40	5	10	5	10	5	38	D
	154	9	34	37	112	68	56	9	9	9	9	9	41	
Turbellaria spp. (?)					10	15		40	5				6	D
					9	15		45	9				12	
Oligochaeta														
Opistocystidae														
<i>Trieminentia corderoi</i>	123	54	64	59	20	10		15	54	44	114	79	53	CR
	111	31	45	30	9	17		26	60	65	9	68	39	
Naididae														
Pristininae														
<i>Pristina synclites</i>				5	35	30		15	5	10	5		9	CR
				9	23	51		15	9	17	9		12	
Naidinae														
<i>Dero multibranchiata</i>	30												2	CR
	51												9	
<i>D. obtusa</i>	5						10	5					2	CR
	9						17	9					3	
<i>D. sawayai</i>										5	5	5	1	CR
										9	9	9	3	
<i>D. nivea</i>	10								15				2	CR
	17								26				5	
<i>D. borellii</i>						5							0,4	CR
						9							1	
<i>D. furcatus</i>	44			5									5	CR
	77			9									13	
<i>Slavina evelinae</i>	30												2	CR
	51												9	
Tubificinae														
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	158	168	153	193	622	721	395	168	188	178	116	54	259	CR
	62	104	96	53	178	453	197	123	45	133	59	17	213	
<i>Aulodrilus pigueti</i>	425	430	183	84	395	435	89	15	25	15	40	25	180	CR
	349	185	177	68	291	566	30	15	9	26	9	23	184	
Hirudinea spp.	40	30	30	25	79	114	49	94	49	79	64	49	58	D
	31	15	15	17	60	37	31	31	34	52	30	9	31	
Molusca														
Bivalvia														
Hyriidae														
Hyriinae														
<i>Castalia inflata</i>						5	5	5					1	CF
						9	9	9					2	
Corbiculidae														
<i>Corbicula fluminea</i>	15	5	5					10					3	CF
	26	9	9					9					5	
<i>C. largillierti</i>									5				0,4	CF
									9				1	
Sphaeriidae														
Euperinae														
<i>Eupera spp. (?)</i>	54	79	40	10	20	40		15	25	15	62	59	35	CF
	34	101	23	17	17	9		15	23	0	58	65	25	
Pisidiinae														
<i>Pisidium spp.</i>	20	30			15			64	59	20	20		19	CF
	23	15			26			99	15	9	9		23	
Sphaeriinae spp.	625	470	533	327	487	495	348	474	243	722	541	361	469	CF
	761	332	343	183	438	457	431	258	209	430	198	250	145	
<i>Musculium spp. (?)</i>	110	83	94	58	86	87	61	84	43	127	96	64	83	CF

	134	59	60	32	77	81	76	46	37	76	35	44	26	
Gastropoda														
Hydrobiidae														
<i>Heleobia guaranitica</i>	5						5			5	2		1	R
	9						9			9	4		2	
<i>Heleobia</i> spp. (?)	5	5		5	5		5			5	5		3	R
	9	9		9	9		9			9	9		3	
Planorbidae spp.	5						5						1	R
	9						9						2	
Hydracarina spp.			5	10		25							3	D
			9	17		23							7	
Crustacea														
Ostracoda spp.	25	10	10	25	74	54	54	10	5	5	5	5	23	CF
	31	9	9	43	65	52	82	17	9	9	9	9	24	
Harpacticoida spp.	153	277	89	20	89	143	104	84	168	35	54	20	103	CF
	115	87	129	23	53	128	53	94	17	23	23	34	73	
Insecta														
Entomobryidae sp.											5	5	1	
											9	9	3	
Ephemeroptera														
Polimitarcyidae														
Campsurinae														
<i>Campsurus violaceus</i>	99	94	158	69	25	49	15		49	40	165	193	80	CR
	56	56	60	17	31	9	26		45	56	155	231	70	
Odonata														
Coenagrionidae sp.	5												0,4	D
	9												1	
Diptera														
Ceratopogonidae spp.		10	15	5									2	D
Chaoboridae		9	26	9									5	
Chaoborinae														
<i>Chaoborus</i> (?)	5	20					5				25	25	7	D
	9	34					9				31	31	11	
Chironomidae														
Tanypodinae														
<i>Ablabesmyia</i> aff. gr. annulata	5	5	49	5		44		5	5	5	10	5	12	D
	9	9	37	9		15		9	9	9	9	9	17	
<i>Ablabesmyia</i> (Karelia) sp.						5							0,4	D
						9							1	
<i>Coelotanypus</i> spp.	10		15	5	15	25	10		10	10	15	5	10	D
	17		26	9	15	17	17		17	9	0	9	7	
<i>Tanypus punctipennis</i>		5											0,4	D
		9											1	
<i>Procladius</i> sp.	5				20	74	35	10	5	10	15	5	15	D
	9				34	74	31	9	9	9	15	9	21	
Pupa de Tanypodinae	5												0,4	-
	9												1	
Chironominae														
<i>Chironomus</i> spp.	99						15						9	CR- Tf
	171						26						28	
<i>Cladopelma</i> sp.					5	20	5		5	5			3	CR-D
					9	23	9		9	9			6	
<i>Harnischia</i> sp. 1	15		5				10						2	CR-D
	26		9				17						5	
<i>Harnischia</i> sp 2	109	5											9	CR-D
	60	9											31	
<i>Parachironomus longistilus</i> Paggi, 1977	5												0,4	CR
	9												1	
<i>Polypedilum</i> (<i>Polypedilum</i>) sp.		10											1	T
		17											3	
<i>Polypedilum</i> (<i>Tripodura</i>) sp.	5												0,4	T
	9												1	
<i>Saetheria</i> sp.		10			10	10	5						3	CR
		17			9	17	9						4	

<i>Tanytarsus</i> aff. <i>rhabdomantis</i>	5			0,4	CF
	9			1	
<i>Tanytarsus</i> sp 1		5	10	15	CF
		9	17	15	
<i>Tanytarsus</i> sp 2	5			0,4	CF
	9			1	
Pupa de Chirominae	20	5	5	2	
	9	9	9	2	

Capítulo 3

Comparación Histórica

3.1 Introducción

La conectividad cauce principal-llanura aluvial, está condicionada por los caudales del río, que están principalmente determinados en función de la mayor o menor humedad climática. En el río Paraná, estas diferentes condiciones climáticas se han expresado en aumentos o disminuciones cíclicas, alternadas y sostenidas de caudales. De tal manera, durante el período 1900-1930/40 predominaron los caudales medios, con una tendencia ligeramente positiva y algunos picos de creciente importantes (Giacosa *et al.* 2000, Paoli y Cacik 2000) (Figura 3.1 a), mientras que en 1940/1970 se presentó un período muy seco de baja actividad hidrológica, con los caudales anuales más bajos de todo el siglo (García y Vargas 1998, Ramonell *et al.* 2000). A partir de 1970, la tendencia se invirtió, con caudales altos en general (Paoli y Cacik 2000), pudiendo relacionarse más que a fluctuaciones sostenidas, a cambios climáticos a escala regional (García y Vargas 1998). Sin embargo, desde los últimos años de la década del 90 y hasta la actualidad, excepto por la creciente ordinaria registrada en el año 2007, el río Paraná ha presentado una tendencia de caudales decreciente (Drago 2007). Cabe mencionar además, la influencia del fenómeno ENSO (El Niño South Oscillation), con incrementos (El Niño) o disminuciones (La Niña) de las precipitaciones desde el sur de Brasil hasta el centro de Argentina, cuyos efectos alteran el régimen de caudales del río.

El período correspondiente a principios de la década del 80 se enmarcó en una fase hiperhúmeda, para la que se produjo la creciente más importante del río Paraná en el siglo XX, con cinco picos que superaron los $50000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en Puerto Corrientes entre diciembre de 1982 y julio de 1983 debido a un evento El Niño muy fuerte con pulsos de gran intensidad entre 1983/1984 (Giacosa *et al.* 2000, Paoli y Cacik 2000) (Figura 3.1 b). La tendencia húmeda se prolongó hasta finales de la década del 90, registrándose para 1997/1998 (Figura 3.1 c), un evento El Niño, que ocasionó una creciente de importante magnitud del río Paraná (Giacosa *et al.* 2000). Estos eventos se categorizan dentro de las crecidas de gran volumen y duración con subidas lentas y picos máximos en mayo/julio, mientras que en 1996/97 se registró un pico importante de escasa duración con máximos en febrero/marzo (Paoli y Cacik 2000), que podría tener algún efecto en la conectividad en períodos posteriores. Durante estos eventos, los ambientes leníticos perdieron temporalmente su identidad, por el desborde generalizado de las aguas sobre la llanura aluvial, predominando en el modelaje de la llanura procesos de tipo erosivo (Ramonell *et al.* 2000). Por otra parte, 2005/2006 fue principalmente un período de neutralidad ENSO, con transición desde un episodio atenuado El Niño para los

meses estivales de 2005 hasta un episodio leve La Niña a partir de principios de 2006 (Centro de Predicción del Clima del NOAA), continuando la tendencia seca comenzada con posterioridad a 1999. De tal modo, los niveles hidrométricos generales fueron bajos (Figura 3.1 d) con conexiones contrastadamente inferiores a las del período hiperhúmedo y predominancia de mecanismos de depositación de sedimentos y terrestrialización como modeladores geomorfológicos de la llanura aluvial (Amsler, comunicación personal). El régimen hidrométrico del río fue regular, con valores máximos para febrero/marzo de 2005, y dos repuntes, uno en junio/julio y otro en octubre/noviembre del mismo año. El estiaje se produjo en agosto/septiembre de 2005, repitiéndose con valores semejantes para igual período en 2006.

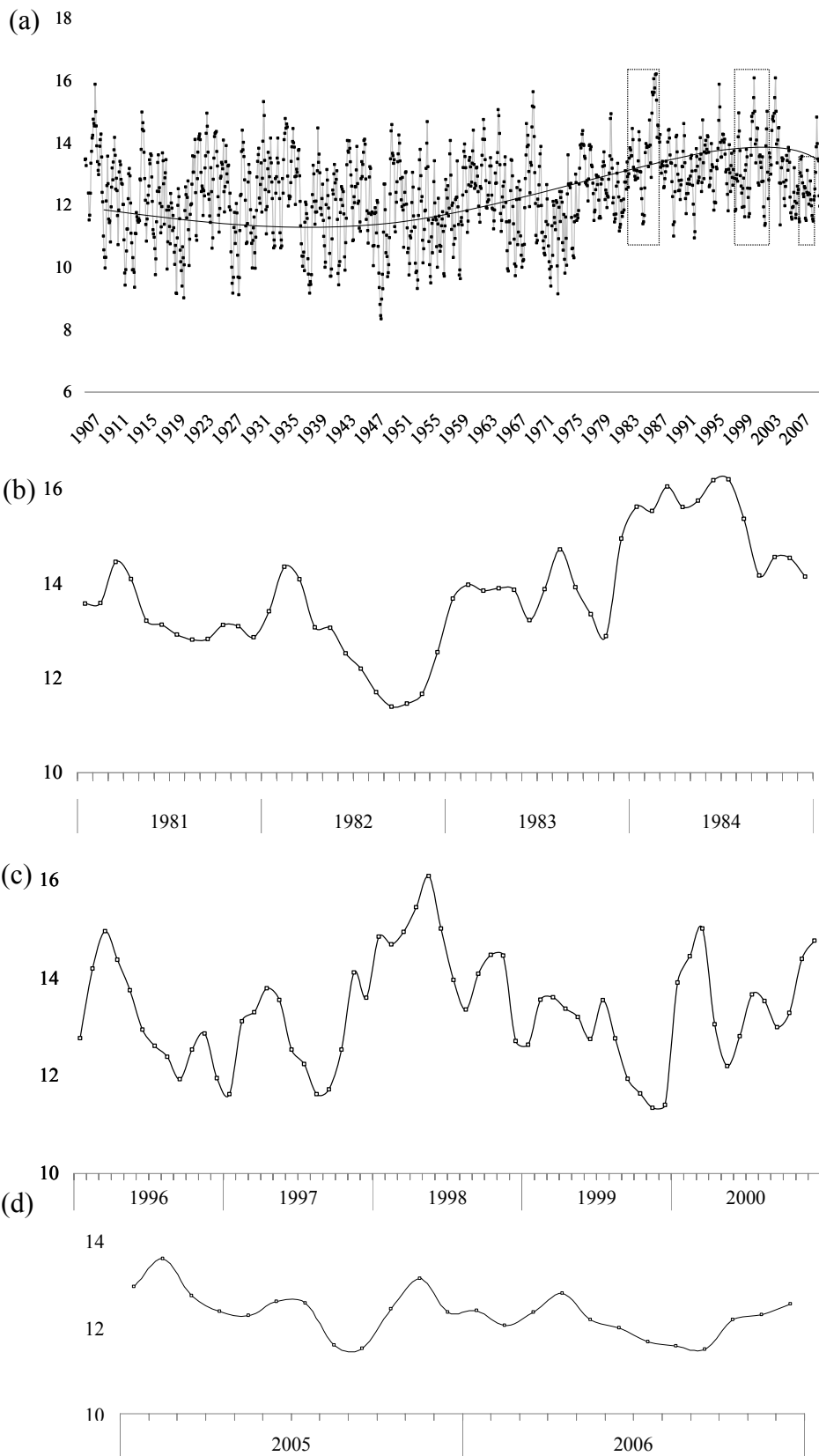
Hipótesis

Los ensambles de invertebrados bentónicos son diferentes en ambientes leníticos de la llanura aluvial en diferentes períodos hidrosedimentológicos del río Paraná Medio.

3.2 Objetivo

Comparar los ensambles de macroinvertebrados bentónicos de ambientes leníticos en relación con su conectividad en diferentes períodos hidrosedimentológicos.

Figura 3.1. Nivel hidrométrico (m.s.n.m.) del río Paraná (H_{pp}) en diferentes períodos hidrosedimentológicos. (a) Años 1905/2007. Dentro de rectángulos se señalan los períodos estudiados. (b) Años 1981/1984, (c) años 1996/2000 (d) años 2005/2006.



3.3 Materiales y métodos

Con el fin de realizar comparaciones entre períodos hidrológicos históricamente diferentes (El Niño 1982/1983, 1998/1999 y La Niña 2005/2006) y analizar las tendencias sucesionales y procesos de evolución de ambientes leníticos de la planicie aluvial del río Paraná, se realizaron dos muestreos de bentos (Aguas altas: Noviembre de 2005 y Aguas bajas: Agosto de 2006) en la laguna La Cuarentena (LC). Las muestras de bentos fueron recolectadas y procesadas, según la metodología descrita en el Capítulo 2. Se tomaron muestras en 5 estaciones de muestreo localizadas en la misma ubicación de las correspondientes a períodos previos. Se revisaron las muestras recolectadas en los años 1982/1983 (La Cuarentena) y para el período 1998/1999 (La Mira, El Puesto) y 1983 (El Puesto) se trabajó con datos aportados por la Prof. Inés Ezcurra de Drago. Se tuvieron en cuenta datos de composición para fechas semejantes.

Se describió la evolución morfométrica de las lagunas en base a imágenes satelitales, fotografías aéreas y observaciones de campo. A las descripciones de las lagunas El Puesto y La Mira (realizadas en el Capítulo 1), se añadió en este Capítulo la correspondiente a la laguna La Cuarentena.

3.4 Resultados

En relación con las fluctuaciones hidrométricas y climáticas, los ambientes leníticos han evolucionado geomorfológicamente hacia la desconexión condicionando la sucesión de los ensamblajes de invertebrados bentónicos. Así por ejemplo, la laguna La Cuarentena (LC) durante un período de más de 20 años (1982-2006), evolucionó desde un ambiente con conexión directa permanente al río Paraná a través de un canal (0,92 km) y secundariamente encadenada con otras lagunas, hasta un ambiente que en la actualidad mantiene sólo la conexión indirecta para niveles hidrométricos altos (Imagen 3.1). Esta evolución se debió principalmente a procesos de depositación de sedimentos en el canal de conexión y desarrollo de un islote en la confluencia canal-cauce principal, en relación con la tendencia de menores caudales. En el período hiperhúmedo de principios de la década del 80 y durante la década del 90 el agua ingresaba desde el río Paraná y desbordaba por la margen sudoeste, desaguando en creciente por el canal y desconectándose solo excepcionalmente. En la actualidad los ingresos/egresos se producen exclusivamente por la conexión con los ambientes leníticos ubicados al sur (incluida Vuelta de Irigoyen y El Puesto), así como por desbordes ocasionales desde La Cacerola. Debido a su estado actual, los niveles hidrométricos alcanzados por el Paraná, no fueron suficientes durante el período 2005/06 para restablecer la conexión directa, lo que quizás ocurra nuevamente solo con un evento El Niño pronunciado.

Durante el período húmedo, La Cuarentena se constituía como un ambiente dendrítico complejo (Imagen 3.1 a-c), con cubetas central y secundaria (50% menor respecto de la primera) así como bahías estrechas y alargadas, en general con un área superficial de 2,7 km² que para 2005/06 se redujo hasta 2,4 km². Debido a los procesos de depositación marginal, progresivamente se transformó en un ambiente mucho más uniforme aunque irregular; el perímetro se modificó en un 50% (desde 20 a 10 km), el DL de 3,4 a 1,8 y en general se redujeron los valores de todas las características morfométricas (longitud máxima de 2,7 a 2,2 km en la cubeta principal, 1,7 a 1,5 km en la cubeta secundaria; Ancho máximo de 1,3 a 1 en la cubeta principal, 0,6 a 0,5 en la cubeta secundaria) (Imagen 3.1 d). Las oscilaciones de profundidad se relacionaron con el tipo y nivel de conectividad y las oscilaciones de nivel hidrométrico, con el valor máximo durante 1983 (3,39 m) y el mínimo para la fase de desconexión total del período 2005/06 (2,02 m). Por otro lado, el porcentaje perimetral ocupado por árboles y arbustos fue bajo, aunque mayor durante el período húmedo, debido a la presencia de árboles en las bahías, lo que conjuntamente con un fetch elevado, superficie en su mayor parte libre de macrófitas (*Salvinia* y *Azolla*) y escasa profundidad, determinaron una gran efectividad de la acción del viento. El sedimento de fondo tuvo mayores porcentajes de MOPUF (76%) y menores de MOPG (20%) y MOPUF (5%). En cuanto a la composición granulométrica se registraron porcentajes de arena muy bajos (0,9%-8%), con predominancia

de limos (58-63%) y arcillas (31-40%). La transparencia osciló entre 0,22 m y 1,52 m, con mayor valor durante los períodos de máxima conexión, mientras que el pH tuvo su mínimo (6,8) durante 1983 y el máximo (8,3) en 2006, cuando se produjo el aislamiento total del ambiente. La conductividad fue mínima en 1983 ($73 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) y máxima en 2006 ($134 \mu\cdot\text{Scm}^{-1}$), mientras que la concentración de oxígeno disuelto de fondo fue relativamente elevada (7,65 ppm en 1983 y 11,60 ppm en 2006), debido a la buena oxigenación del ambiente.

Las características morfométricas, variables físico-químicas y características del sedimento de fondo de las lagunas La Mira y El Puesto, fueron descritas en el Capítulo 1. Los procesos involucrados en la evolución geomorfológica, sus causas y efectos, fueron en general los mismos que en el caso de La Cuarentena, con el consecuente redondeamiento, disminución de los valores en las características morfométricas, tendencia a la disminución en la conexión hidrológica y aumento del tiempo de residencia del agua (Imagen 3.2 y 3.3). Solamente cabe mencionar que durante el período húmedo La Mira se conectaba en niveles hidrométricos altos por los ambientes leníticos circundantes, mientras que El Puesto presentaba además de la conexión al Sanjón Blanco, conexiones directas y permanentes al cauce principal, menor desarrollo topográfico y escasa terrestreización de sus regiones marginales.

Imagen 3.1. Laguna La Cuarentena (a), (b), (c) Año 1979/1980 (Fotografías aéreas, Laboratorio de Macrófitas, Instituto Nacional de Limnología), (d) enero de 2006 (en círculos se observa la ubicación de las estaciones de muestreo) (Imagen satelital Google Earth Software), (e) zona de conexión laguna/cauce principal, (f) canal de conexión, agosto de 2006 (se indica la ubicación de la laguna La Cuarentena).

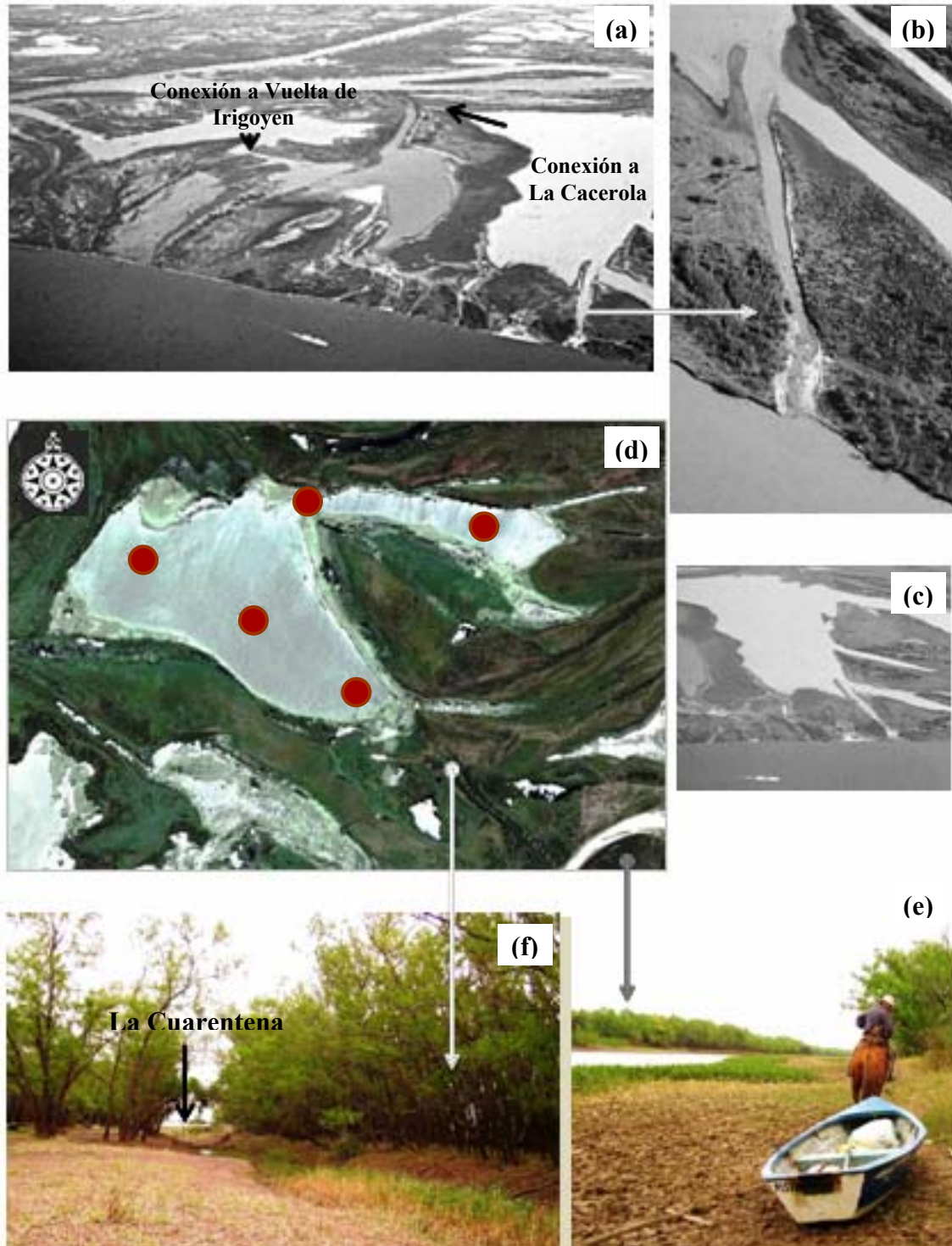


Imagen 3.2. Laguna El Puesto (a) Año 1979/1980 aguas altas, (b) aguas bajas, (c) años 2005/2006. Cd: Conexión directa, Cdt: Conexión directa temporaria.

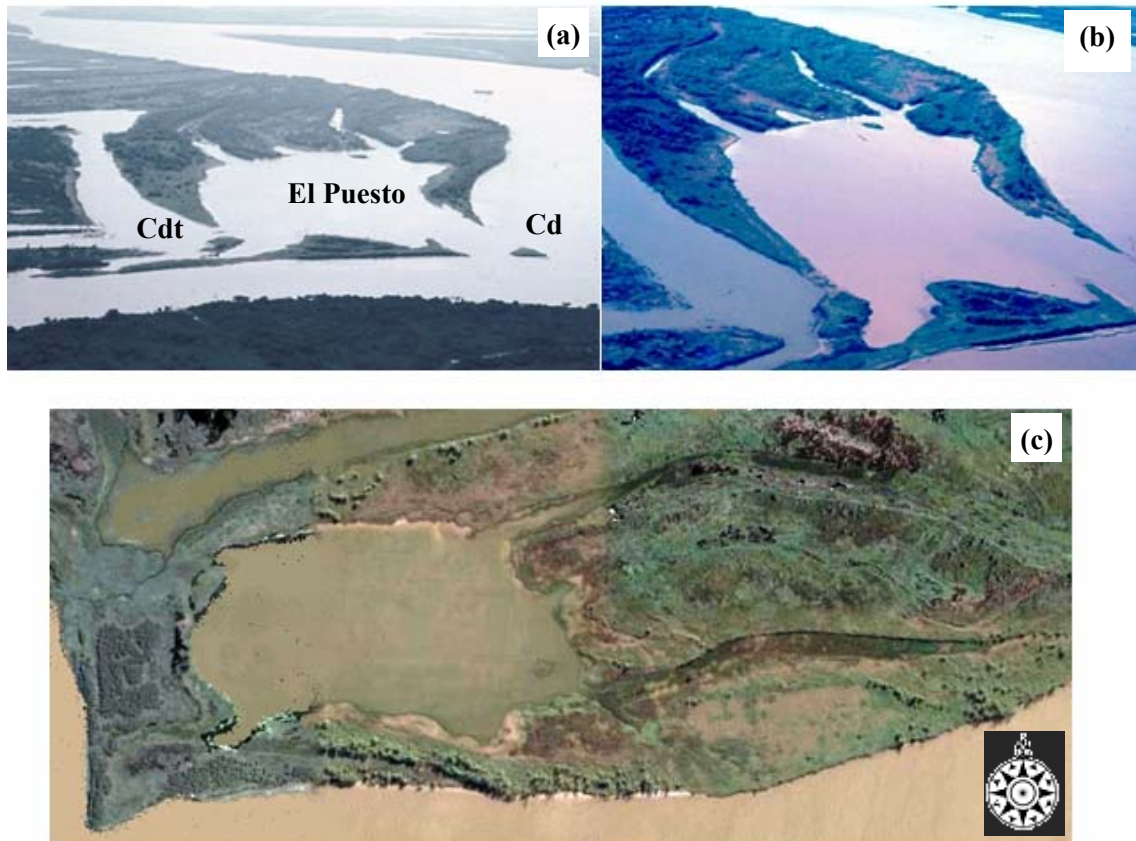
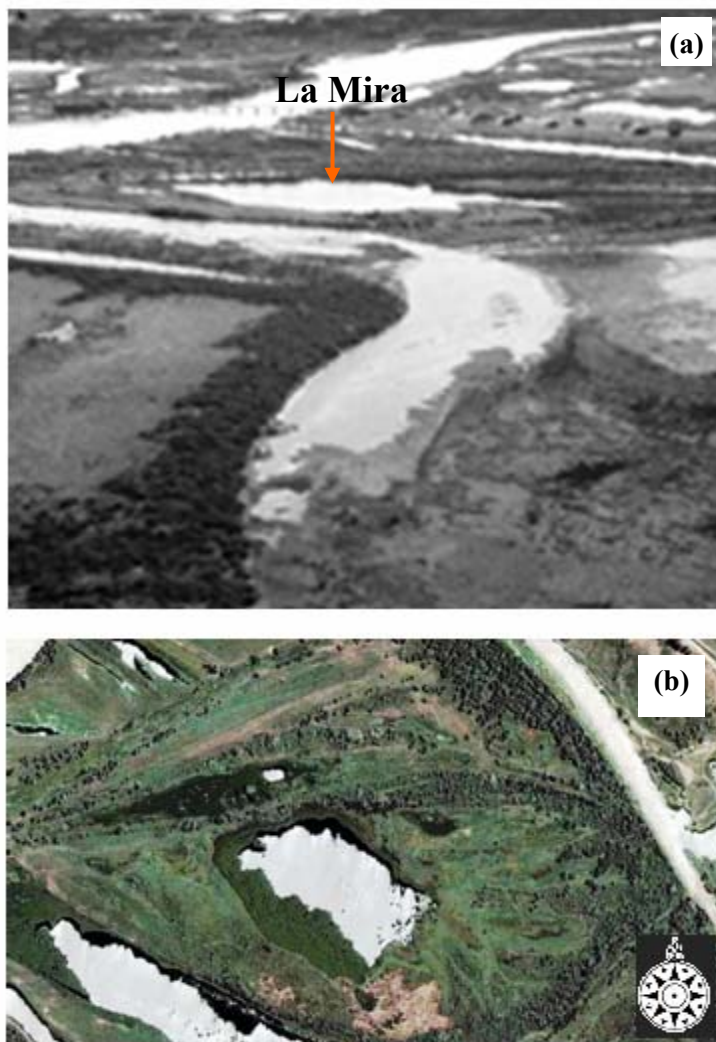


Imagen 3.3. Laguna La Mira (a) año 1979/1980 aguas altas, (b) enero de 2006.



Los ensambles de invertebrados bentónicos fueron diferentes en términos de presencia/ausencia para las lagunas (MDS: stress 0,14), con las mayores disimilitudes en relación a los períodos hidrológicos (R: 0,31).

Si bien en el período seco La Mira se distinguió claramente de los demás ambientes leníticos (como se explicó previamente en el Capítulo 2), en el análisis para diferentes períodos hidrológicos conformó conjuntamente con El Puesto en 2005/06 un grupo bien definido (Figura 3.1), que se diferenció de los muestreos en los otros períodos (1999 y 1983) por una mayor riqueza de unidades taxonómicas (Tabla 3.1). Las disimilitudes se estimaron incluso entre la fase conectada de El Puesto (2005) y los períodos húmedos (1999, 1983) para la misma laguna, lo que señala la importancia de los efectos modificadores de inundaciones de gran magnitud en ambientes cercanos al cauce principal.

Se registraron semejanzas entre los *taxa* de El Puesto y La Mira del período 2005/06 y los presentes en La Cuarentena durante la fase de aislamiento (2006). Por otro lado, los ensambles de macroinvertebrados de La Cuarentena tuvieron similitudes entre el período hiperhúmedo 1982/83 y la fase de conexión 2005, con diferencias menores de los muestreos 1999. Estos últimos fueron más semejantes a los correspondientes a las lagunas El Puesto y La Mira.

Figura 3.2. Análisis multidimensional para datos de presencia/ausencia de los ensambles de invertebrados bentónicos en las lagunas (LC: Laguna La Cuarentena; EP: Laguna El Puesto; LM: Laguna La Mira) para diferentes períodos hidrológicos (PS: Período seco y PH: Período húmedo) en los diferentes años (82: 1982; 83: 1983; 99: 1999; 05: 2005; 06: 2006).

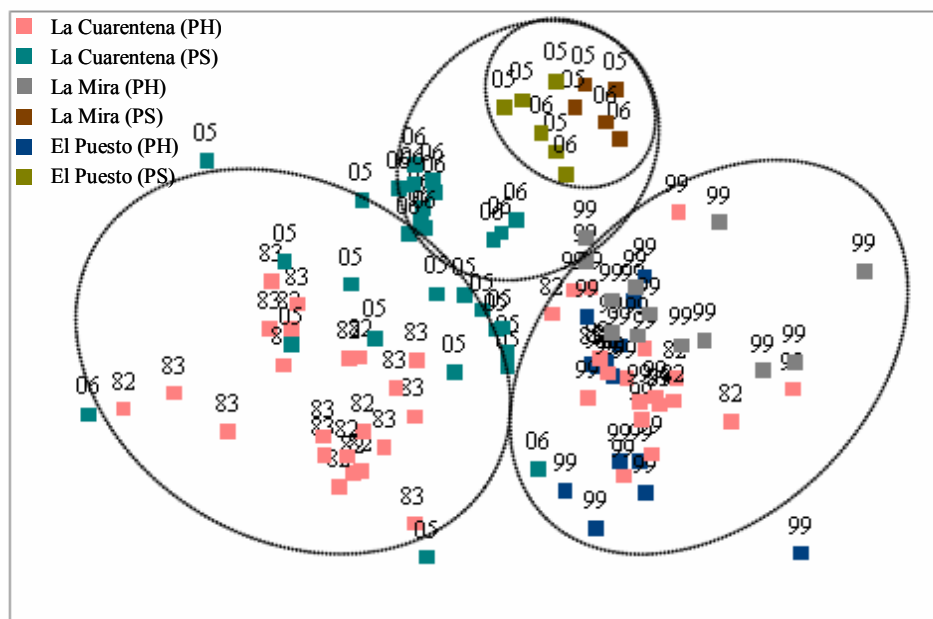


Tabla 3.1. Presencia/ausencia de macroinvertebrados bentónicos en los diferentes períodos hidrosedimentológicos para cada laguna analizada. Para los *taxa* mencionados en el Capítulo 2, los autores no se repiten en la presente tabla.

	La Cuarentena				El Puesto					La Mira		
	1982	1983	2005	2006	1983	1999	2000	2005	2006	1999	2005	2006
Nematoda spp.	X	X	X	X		X		X	X	X	X	
Turbellaria spp.	X			X				X			X	X
Oligochaeta												
Opisthocyttidae												
<i>Trieminentia corderoi</i>	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X
Naididae												
Pristininae												
<i>Pristina americana</i>		X				X						
<i>P. menoni</i>											X	
<i>P. osborni</i>										X	X	
<i>P. proboscidea</i>												
<i>P. synclites</i>				X	X							
<i>Haemonais waldvogeli</i>				X							X	
<i>Dero furcatus</i>								X				X
<i>D. hymanae</i>											X	
<i>D. lodeni</i>										X	X	
<i>D. borelli</i>								X		X	X	
<i>D. botrytis</i>											X	
<i>D. digitata</i>				X							X	X
<i>D. multibranchiata</i>								X			X	X
<i>D. nivea</i>		X				X		X			X	X
<i>D. obtusa</i>		X						X			X	X
<i>D. righii</i>											X	
<i>D. sawayai</i>				X					X		X	X
<i>Slavina evelinae</i>		X				X		X				
<i>Nais communis</i>												X
Tubificinae												
<i>Tubifex tubifex</i>	X	X										
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>L. udekemeianus</i>						X						
<i>Aulodrilus pigueti</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Paranadrilus descolei</i>						X						
Rhyacodrilinae												
<i>Bothrioneurum americanum</i> Beddard, 1894		X									X	
<i>Branchiura sowerbyi</i> Beddard, 1892		X				X						
Hirudinea spp.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Mollusca												
Bivalvia												
Mycetopodidae												
Anodontitinae												
<i>Anodontites</i> Bruguière, 1792 sp.				X								
Hyriidae												
Hyriinae												
<i>Castalia inflata</i>		X	X	X				X			X	X
<i>Diplodon parallelopipedon</i>				X								
Corbiculidae												
<i>Corbicula fluminea</i>				X	X			X				
<i>C. largillierti</i>				X								
<i>Cyanocyclus</i> Blainville, 1818 sp.							X			X		

Sphaeriidae spp.	X	X						X	X
Euperinae									
<i>Eupera</i> spp. (?)						X	X	X	X
Pisidiinae									
<i>Pisidium</i> spp.		X	X	X	X	X	X	X	X
Sphaeriinae spp.						X	X		X
<i>Musculium</i> spp. (?)						X	X	X	X
Gastropoda									
Ampullariidae									
<i>Asolene</i> sp. (?)		X	X						
Hydrobiidae									
<i>Heleobia guaranitica</i>		X	X			X	X		
<i>H. parchappei</i>		X	X						
<i>Heleobia</i> spp. (?)	X	X	X			X	X		
Ancylidae									
<i>Gundlachia</i> sp.								X	
Planorbidae						X		X	
Crustacea									
Ostracoda spp.		X	X			X	X	X	
Harpacticoida spp.	X					X	X	X	X
Hydracarina spp.	X	X				X		X	
Insecta									
Entomobryidae sp.							X		
Ephemeroptera									
Polymitarcidae									
Campsurinae									
<i>Campsurus violaceus</i>	X	X	X			X	X	X	X
Caenidae									
<i>Caenis</i> sp.								X	
Odonata									
Coenagrionidae spp. (?)		X				X			
Trichoptera									
Polycentropodidae sp.								X	
Diptera									
Ceratopogonidae spp.						X		X	
Chaoboridae									
Chaoborinae									
<i>Chaoborus</i> (?)			X			X	X	X	X
Chironomidae									
Tanypodinae									
<i>Ablabesmyia</i> aff. gr. annulata		X			X	X	X	X	X
<i>Ablabesmyia</i> (Karelia)						X		X	
<i>Coelotanypus</i> spp.	X		X	X		X	X	X	X
<i>Clinotanypus</i> sp.			X					X	
<i>Djalmabatista</i> sp.	X								
<i>Monopelopia</i> sp.								X	
<i>Procladius</i> sp.	X		X			X	X	X	
<i>Tanypus punctipennis</i>								X	X
Chironominae									
<i>Axarus</i> sp.					X				
<i>Beardius</i> sp.	X	X							
<i>Chironomus</i> spp.						X		X	X
<i>Cladopelma</i> sp.						X	X	X	
<i>Cryptochironomus</i> sp.		X							
<i>Dicrotendipes</i> sp.								X	X
<i>Harnischia</i> sp 1						X		X	
<i>Harnischia</i> sp 2						X			X
<i>Parachironomus longistilus</i>						X			
<i>Polypedilum</i> (<i>Tripodura</i>) sp.		X				X		X	
<i>Saetheria</i> sp.				X		X			
<i>Caladomyia</i> sp.								X	

<i>Rheotanytarsus</i> sp.		X
<i>Tanytarsus</i> aff. <i>rhabdomantis</i>	X	
<i>Tanytarsus</i> sp 1	X	
<i>Tanytarsus</i> sp 2	X	X
Orthoclaadiinae		
<i>Cricotopus</i> sp.		X
Pupa de Chironomidae	X	

Capítulo 4

Producción secundaria

4.1 Introducción

Los invertebrados bentónicos son importantes en el metabolismo energético de los ambientes, ya que participan en el procesamiento de los recursos de base que por su intermedio son transferidos a niveles tróficos superiores (Benke 1984, 1993, 1998, Benke *et al.* 1988, Rasmussen 1988, Benke y Wallace 1997).

La biomasa es una medida de acumulación que expresa la eficiencia en la utilización de recursos a través de la cantidad de masa viva presente en un momento determinado. La producción secundaria representa un flujo de masa o energía, con formación de biomasa heterotrófica a través de un período de tiempo (Benke 1984). En consecuencia, el cociente entre ambas medidas (P/B) representa una verdadera tasa que indica la fracción de biomasa transferida en el tiempo (Benke 1984, 1993). Desde una perspectiva bioenergética, la producción secundaria, engloba muchos componentes del éxito de cada *taxon* tales como densidad, biomasa, tasa de crecimiento individual, supervivencia, tiempo de desarrollo, etc. Asimismo, es una herramienta útil para la comprobación de hipótesis ecológicas generales y en la comprensión de la dinámica de los ecosistemas acuáticos a través del análisis de los flujos energéticos y transferencia de materia orgánica (Fisher y Gray 1983, Benke 1984, 1993) y como herramienta para el manejo racional de los recursos acuáticos (Edmonson y Wingler 1971).

El método de Hynes (Hynes 1961, Hynes y Coleman 1968, Hamilton 1969, Benke 1979) o de frecuencia de tamaños (Waters y Hokenstrom 1980) ha sido ampliamente utilizado, dado que permite analizar especies de modo simultáneo (Benke *et al.* 1984, Huryn y Wallace 1987) y es útil aún cuando datos de crecimiento específicos no se encuentran disponibles (Hamilton 1969, Benke y Waide 1977). Por otra parte, es aplicable al análisis de *taxa* multivoltinos incluso con escasa sincronización (Hamilton 1969, Benke 1979). Originariamente se desarrolló para el estudio a nivel de la comunidad de invertebrados (Hynes y Coleman 1968), sin embargo, el análisis poblacional o a nivel de grupos relacionados, permite estimar respuestas particulares a variables ambientales e interacciones potenciales intergrupos (Benke *et al.* 1984).

Las Díptera de la Familia Chironomidae, constituyen uno de los grupos de insectos más abundante en sistemas acuáticos en todas las regiones zoogeográficas (Oliver 1971, Pinder 1983, 1986). Los estados preimaginales se distribuyen en ambientes lóticos de distinto orden, lagos, lagunas y ambientes efímeros y colonizan los sedimentos de fondo, macrófitas (Cranston *et al.* 1989, Trivinho-Strixino y Strixino, 1991, 1999, Trivinho-Strixino *et al.* 1998 Marchese y Paggi 2004, Poi de Neiff y Neiff 2006), fitotelmatas (Ospina-Bautista *et al.* 2004, Liria 2007), e

incluso ambientes con bajas tasas de oxígeno o anóxicos, lo que refleja su amplia gama de estrategias adaptativas (Trivinho-Strixino y Strixino 1999). Asimismo, su importancia en el metabolismo energético de los ecosistemas, ha sido ampliamente documentada (Mackey 1977, Jackson y Fisher 1986, Stites y Benke 1989, Hauer y Benke 1991, Masaferró *et al.* 1991, Benke 1998, Paggi 1998, 1999, Reynolds y Benke 2005).

Otros insectos de gran importancia en los ambientes leníticos del río Paraná Medio, son los Ephemeroptera. Este grupo de insectos hemimetábolo es muy conspicuo y presenta una gran bioproductividad en ambientes tropicales (Junk 1973, Fonseca Leal y De Assis Esteves 2000) y templados (Fisher y Gray 1983, Benke y Jacobi 1986). Por su parte, *Campsurus violaceus* ha sido citada para el río Paraná en Brasil y Argentina (Domínguez *et al.* 2006).

Hipótesis

El bentos responde a un gradiente de mayor producción desde lagunas con conexión permanente a indirectamente conectadas o aisladas.

4.2 Objetivos

- Establecer los atributos bionómicos de diferentes *taxa* de Chironomidae y *Campsurus violaceus* que permitan la inferencia de su producción secundaria y tasa de reemplazo anual.
- Determinar si la producción secundaria de los macroinvertebrados bentónicos presenta diferencias entre las lagunas de distinto grado de conectividad.

4.3 Materiales y métodos

4.3.1 Bionomía

4.3.1.1 Análisis de material obtenido en campo

Las muestras de larvas de Chironomidae y *Campsurus violaceus* de las diferentes lagunas, se obtuvieron mensualmente durante un hidropériodo en 2005/2006 según metodología descripta en el Capítulo 2.

Para la determinación de los estadios larvales, se midió ancho de cápsula cefálica (ACC: en sentido transversal al eje mayor del soma, en la región mayor de la cápsula cefálica) para todos los quironómidos recolectados. En el caso de *Campsurus violaceus*, debido a la deformación observada en las cápsulas cefálicas al momento de realizar las mediciones, se optó por medir el largo del fémur de la pata I (LF). Para esto se realizó la extracción y montaje en microscopio estereoscópico de los fémures de ambas patas anteriores, en todos los organismos, determinándose el valor promedio. En todos los casos se midió además el largo total de los individuos (LT: desde el extremo anterior de la cápsula cefálica hasta la región terminal del último segmento abdominal), que se empleó en la estimación de los pesos individuales. Con los valores de ACC/LT y las frecuencias relativas en cada muestreo, se elaboraron diagramas de distribución de frecuencias para diferentes *taxa*, en función de su ocurrencia y densidad en los diferentes ambientes. Todas las mediciones se realizaron en microscopio con escala micrométrica.

4.3.1.2 Cultivo de Chironomidae

El desarrollo de las experiencias en laboratorio de *C. calligraphus* y *G. holoprasinus* permitió evaluar el efecto de las mayores temperaturas y complementar las estimaciones respecto del tiempo de desarrollo y atributos del ciclo vital para los datos de campo.

Las masas ovígeras de *C. calligraphus* y *G. holoprasinus* se recolectaron en ambientes cercanos a la ciudad de Santo Tomé (Santa Fe, Argentina) en el año 2007. Las mismas se colocaron en cajas de Petri con agua del ambiente filtrada hasta el momento en que la larva del primer estadio abandonó la masa mucilaginosa que las envuelve. Se determinó el número de huevos por masa ovígera, así como las medidas de ancho y largo de los mismos.

Las larvas del primer estadio se colocaron en acuarios plásticos (12 cm x 21 cm x 6 cm) con agua permanentemente aireada, a temperatura ambiente (mínimos y máximos se midieron diariamente). Las larvas se alimentaron con una suspensión de alimento balanceado

(TetraMin®) cada dos días de acuerdo a protocolos preestablecidos (Trivinho-Strixino y Strixino 1982). Larvas de cada acuario de cría se recolectaron diariamente, se fijaron con una solución de formol (5%) y se preservaron en solución de alcohol (70%). Los acuarios fueron cubiertos con tela de abertura de malla adecuada para retener los adultos. En cada larva se midieron ACC y LT, para establecer la proporción de crecimiento r (Dyar 1980) de amplia aplicación en artrópodos. La curva de crecimiento se obtuvo a partir de los incrementos de LT en el tiempo y se seleccionó el modelo de mejor ajuste. Se determinaron el tiempo mínimo de desarrollo de los inmaduros (D : desde la oviposición –considerada como el momento de recolección de las masas ovígeras-hasta la primera emergencia), el período de emergencia y los tiempos mínimo y promedio de cada generación (G y \bar{G} : tiempo desde la oviposición hasta la primera prole de la siguiente generación mínimo y promedio respectivamente).

4.3.2 Producción secundaria-P/B

Para determinar las diferencias existentes en la producción secundaria y productividad de los ambientes leníticos estudiados, se estimaron los valores de biomasa, producción secundaria y tasa de reemplazo (P/B) según el método de frecuencia de tamaños (Hynes y Coleman 1968, Hamilton 1969, Benke 1979), para *Chironomus* spp. y *Coelotanypus* spp. por ser los quironómidos de mayor densidad y ocurrencia en las lagunas, así como para *Campsurus violaceus*. Asimismo se realizaron estimaciones para Chironomini (sin considerar a *Chironomus* spp.), Tanytarsini y Tanypodinae (sin considerar a *Coelotanypus* spp.), dado que este método es aplicable y adecuado para especies muy relacionadas (Benke 1993).

Se determinaron las clases de edad de acuerdo al análisis de los diagramas de distribución de frecuencias considerados para cada *taxon* y se determinó la densidad promedio de cada clase de edad para las lagunas. Asimismo se estimó el peso individual de los organismos de cada clase en cada *taxon* de Chironomidae, así como para *C. violaceus*, a través del empleo de las ecuaciones de regresión (relación LT-Peso seco) y valores de las constantes a y b , expresadas en Benke *et al.* (1999):

C. violaceus (Ephemeroptera)

$$PS = 0,0071 LT^{2,832}$$

Chironomus spp.; Chironomini

$$PS = 1,9574 ACC^{2,589}$$

Tanytarsini

$$PS = 1,666 ACC^{2,484}$$

Coelotanypus spp; Tanypodinae

$$PS = 2,8046 ACC^{2,955}$$

La producción secundaria de cohorte y la producción secundaria anual se estimaron según las siguientes fórmulas (Benke, 1984):

$$P_{\text{Cohorte}} = i \sum_{j=1}^i (P_j + P_{j+1}) / 2 * (N_j - N_{j+1})$$

$$P_{\text{anual}} = \{i \sum_{j=1}^i (P_j + P_{j+1}) / 2 * (N_j - N_{j+1})\} * b$$

i: Número total de clases de tamaño establecidas.

P: Peso seco individual (mg) para cada clase de edad.

N: Densidad (N° individuos m⁻²) de cada clase de tamaño.

b: Período muestreado (días)/CPI (días); CPI representa la duración promedio de cada generación.

Si bien los modelos empíricos han recibido críticas, su aplicación en escalas geográficas reducidas y con fines comparativos ha sido aceptada, aunque sólo son aproximaciones de la realidad (Benke 1993, Benke *et al.* 1998). En base a la biomasa promedio anual (B), temperatura media del agua en cada ambiente (T) y peso máximo individual (P_{max}), se estimó la producción de Oligochaeta, Hirudinea, Bivalvia y Gastropoda, en base a los modelos empíricos y constantes (*a*, *b*, *c*, *d*) descriptos en Benke 1993.

Modelo general

$$\log P = a + b \cdot \log B + cT + d \log P_{\text{max}}$$

4.4 Resultados

4.4.1 Ciclos de vida

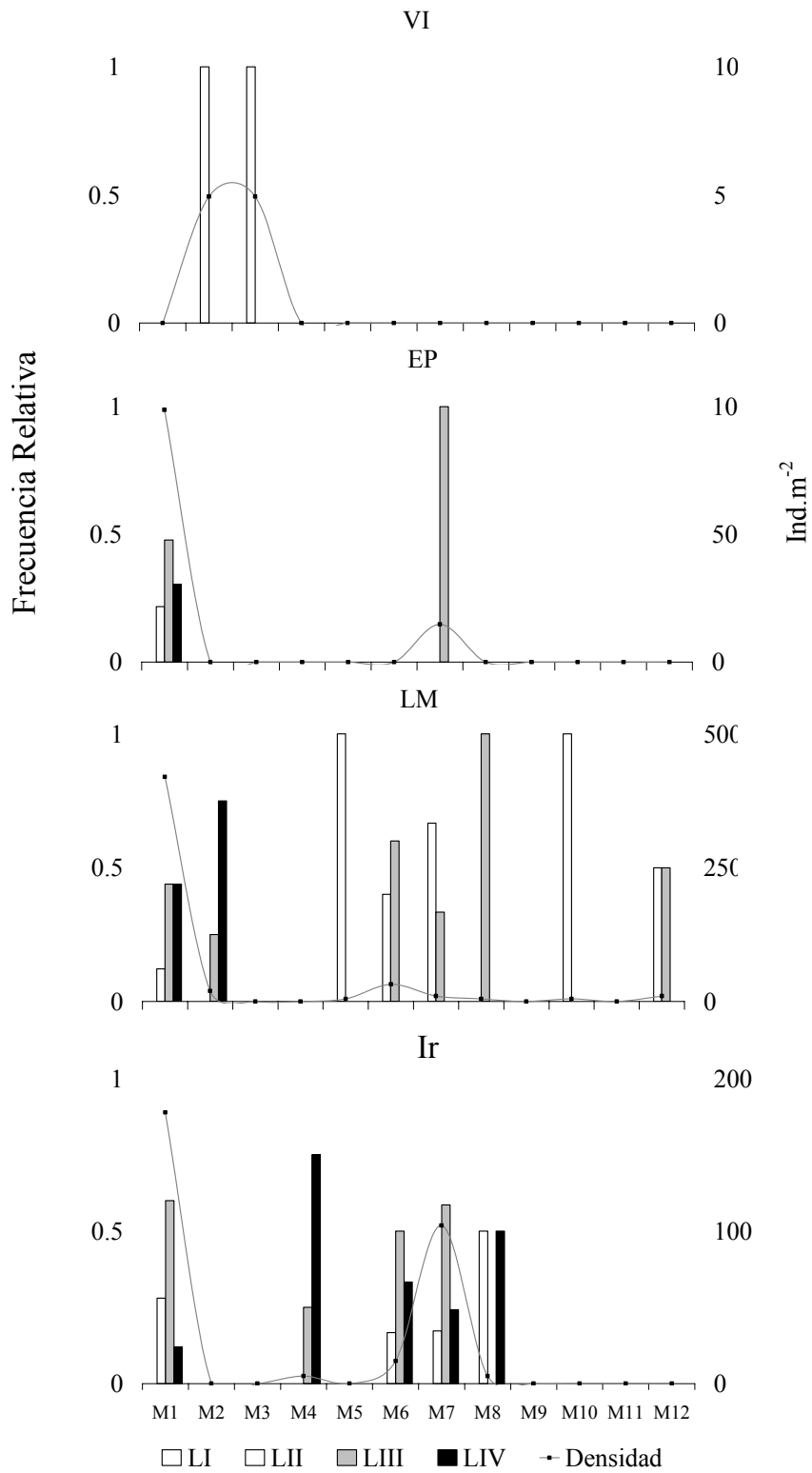
Si bien se tomaron medidas de todos los organismos (obtenidos en campo) solamente se muestran los resultados de distribución de frecuencias para aquéllos *taxa* que fueron más abundantes y se encontraron presentes en todos o la mayoría de los ambientes. No se realizaron análisis de ciclo de vida de *taxa* ocasionales o con muy baja densidad.

4.4.1.1 Chironomini

En los muestreos de campo, se observaron larvas del cuarto estadio (25% prepupas) de *Chironomus* spp. durante los meses más cálidos y hasta comienzos de otoño, cuando también se hallaron larvas del segundo estadio (Figura 4.1). En todos los ambientes, la presencia de larvas de la última clase de edad y las fluctuaciones de densidad señalan una intensa actividad reproductiva en verano. Otro período con clara actividad reproductiva se observó en Irupé durante primavera (M7 principalmente).

Si bien de las recolecciones realizadas en campo, se obtuvieron adultos de las especies *Chironomus calligraphus* y *C. xanthus*, la imposibilidad de distinguir las larvas entre estas especies no permitió inferir los límites en su distribución temporal. Sin embargo, la abundancia de recursos y sustratos en los ambientes leníticos estudiados, permitiría la coexistencia potencial de ambas especies (superposición temporal), con ciclos semejantes y comparables, esquematizados en las distribuciones de frecuencias.

Figura 4.1 Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Chironomus* spp. en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.



En cuanto a los atributos bionómicos obtenidos a partir de los cultivos en laboratorio, las medidas de ACC y LT, se observan en la Tabla 4.1. El número de huevos por masa ovígera fue de 369-374, cada uno con $119 \pm 10 \mu\text{m}$ de ancho y $318 \pm 20 \mu\text{m}$ de largo. El tiempo de incubación de los huevos fue de aproximadamente 3 días y las larvas del primer estadio larval permanecieron alimentándose de la masa mucilaginosa por unas 48 hs. aproximadamente (Zilli *et al.* 2008 b).

Tabla 4.1. Ancho de cápsula cefálica y largo corporal total para los estadios larvales de *Chironomus calligraphus*. Promedios y desvío estándar. ACC: ancho de cápsula cefálica y LT: largo total.

	ACC (μm)	LT (μm)
Estadio		
I	115 ± 7	1109 ± 193
II	182 ± 11	2449 ± 701
III	295 ± 19	5121 ± 751
IV	473 ± 31	8944 ± 1677

El valor promedio de r (Dyar) fue $1,60 \pm 0,02$, con constancia entre estadios. La ecuación que mejor ajustó para la relación entre el largo total (LT) y el tiempo de desarrollo fue $y=9536,6 + (1177,8 - 9536,6) / (1 + (x/6,8) 5,1$ ($R^2 = 0,987$) (Figura 4.2), con incrementos continuos de tamaño, a diferencia de lo que sucedió con las estructuras cefálicas.

El primer estadio duró aproximadamente 5 días, el segundo 3, el tercero 6 días y el cuarto 10 días en promedio. El tiempo mínimo para el desarrollo de los inmaduros (D) fue 15 días (primera hembra emergida desde comenzada la experiencia) y el tiempo mínimo para completar una generación (G) fue 18 días aproximadamente, dado que los adultos sobrevivieron tres días sin alimentarse. Como la emergencia se prolongó por 10 días en promedio (máximos entre los días 18 y 22), el tiempo promedio de generación (\bar{G}) fue 23 días a temperatura 20-32 °C. En los primeros estadios larvales, la superposición temporal fue muy baja con elevada sincronización (Figura 4.3). Sin embargo, hacia finales de la experiencia, se observó superposición entre los estadios y coexistencia de larvas del tercer y cuarto estadio (la mayoría como prepupas), pupas y adultos.

Figura 4.2. Curva de crecimiento para las larvas de *Chironomus calligraphus*.

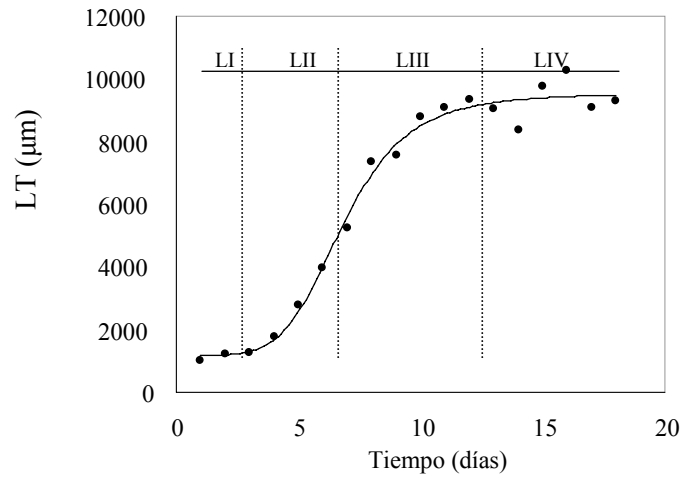
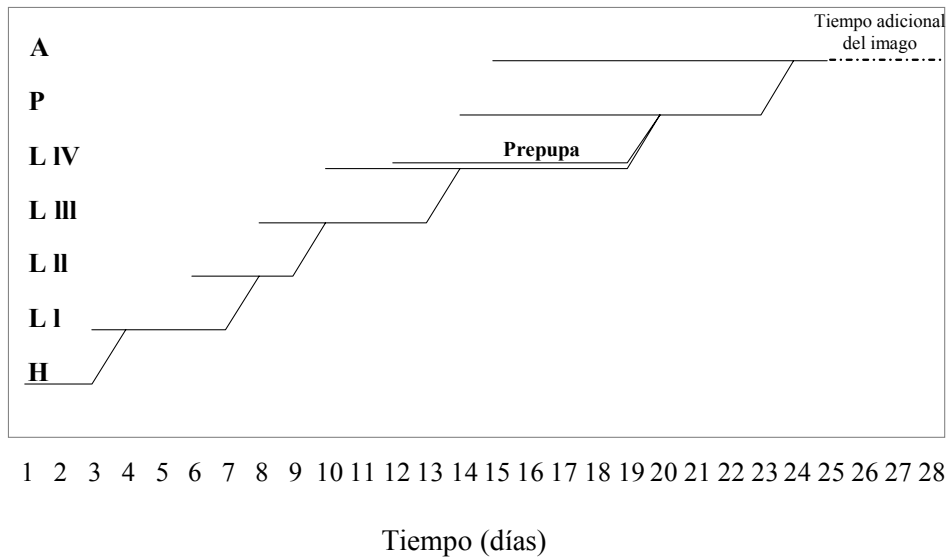


Figura 4.3. Superposición de los estados preimaginales e imaginal de *Chironomus calligraphus* en el tiempo. Se indica el tiempo extra de supervivencia de los adultos.



Las larvas de *G. holoprasinus* fueron muy poco frecuentes en los ambientes naturales y la confección de su distribución de frecuencia no fue posible, no obstante, es importante la mención de las características de su ciclo vital según lo estudiado en laboratorio, debido a las semejanzas con los ciclos de *Chironomus* spp. anteriormente analizados y porque permite una mejor generalización para otras especies de Chironomini.

El número de huevos por masa ovígera fue 382 ± 10 , cada uno de los cuales midió $229 \pm 12 \mu\text{m}$ de largo y $85 \pm 9 \mu\text{m}$ de ancho. La eclosión comenzó aproximadamente a las 24 hs. de comenzada la experiencia, con la mayor proporción a las 36 hs. (Zilli *et al.* 2009).

En la Tabla 4.2 se observan los valores de ACC y LT para los diferentes estadios de *G. holoprasinus*. La razón de crecimiento entre estadios fue r (Dyar) 1,6, el mismo valor obtenido para *Chironomus calligraphus*.

Tabla 4.2. Ancho de cápsula cefálica y largo corporal total para los estadios larvales de *Goeldichironomus holoprasinus*. Promedios y desvíos estándar. ACC: ancho de cápsula cefálica y LT: largo total.

Estadio	ACC (μm)	LT (μm)
I	96 \pm 7	641 \pm 225
II	171 \pm 7	1870 \pm 529
III	274 \pm 14	3099 \pm 1047
IV	427 \pm 30	5720 \pm 899

La relación entre el crecimiento en longitud total (LT) y el tiempo se obtuvo por la ecuación $y=6216,3+(662,7-6216,3)/(1+(\text{tiempo}/16,9)^{4,6})$ ($R^2=0,928$) (Figura 4.4), con una distribución semejante a la de *C. calligraphus*.

El primer y segundo estadio larval duraron 3 días en promedio, el tercer estadio 4 días y el cuarto estadio 7 días. El valor de D fue 13 días y debido a que los adultos vivieron aproximadamente tres días sin alimentarse, el mínimo G fue de 16 días. Dado que la emergencia se extendió por un período de cuatro días, el valor de \bar{G} fue 18 días. Las emergencias estuvieron bastante sincronizadas en relación con un aumento de la temperatura en la sala de cultivo (26 a 29 °C en el día 12), que determinó una emergencia casi total en el día 14 de la experiencia (Zilli *et al.* 2009) (Figura 4.5).

Figura 4.4. Curva de crecimiento para las larvas de *Goeldichironomus holoprasinus*.

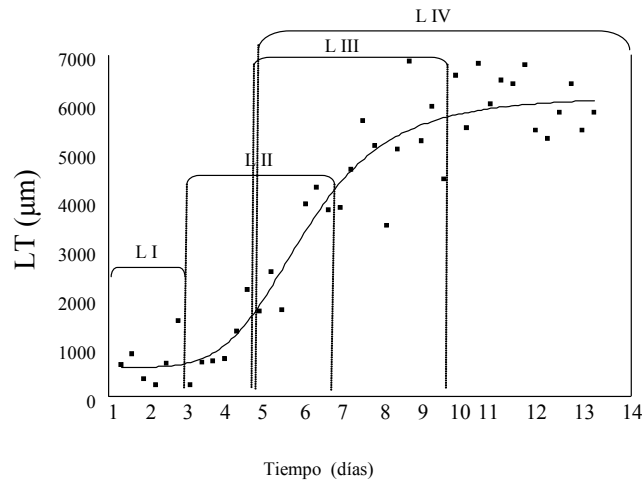
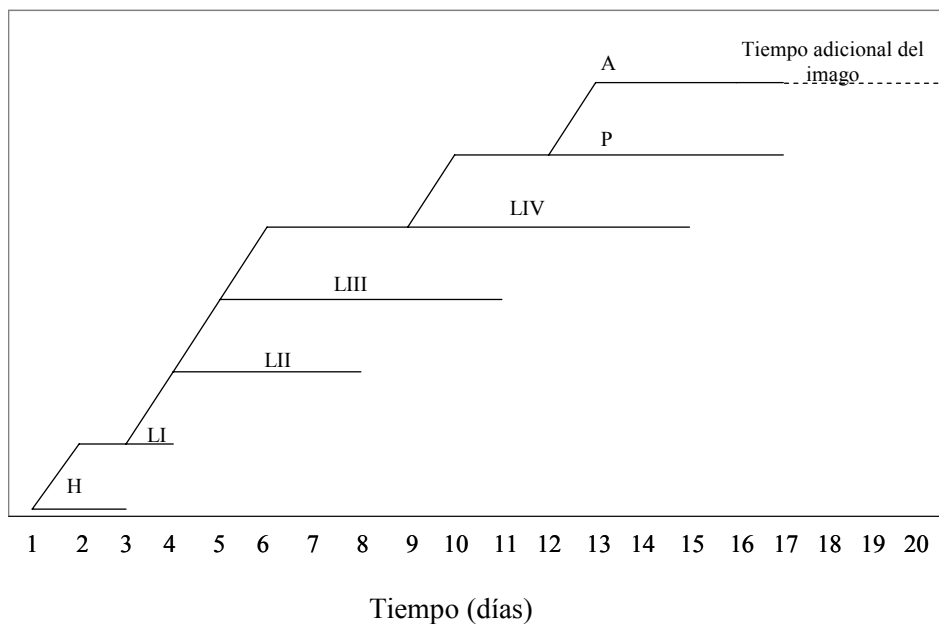


Figura 4.5. Superposición de los estados preimaginales e imaginal de *Goeldichironomus holoprasinus* en el tiempo. Se indica el tiempo extra de supervivencia de adultos.



En los diagramas de distribución de frecuencia para las clases de edad de *Cladopelma* sp., se observó la presencia de larvas del segundo y último estadio en primavera para al ambiente de conexión temporaria cercano al cauce principal (El Puesto) y la laguna aislada (La Mira) y del segundo estadio en M9 para el ambiente de conexión permanente (VI) (Figura 4.6). En líneas generales se observaron dos picos de densidad que conjuntamente con la presencia de larvas de la última clase de edad, señalaron la presencia de varios ciclos de corta duración durante los

meses más cálidos en todos los ambientes, excepto en Irupé donde solo se registraron larvas del tercer estadio.

Dentro del complejo *Harnischia*, para *H. sp 1* se registraron dos posibles momentos reproductivos señalados por la presencia de larvas del último estadio, el primero a principios de primavera (La Mira) y el segundo a fines de verano (El Puesto) (Figura 4.7), no registrándose este *taxon* en el ambiente de conexión temporaria ubicado a mayor distancia del cauce principal (Irupé). En el caso de *H. sp 2*, solamente se observaron larvas del cuarto estadio a fines de verano en Vuelta de Irigoyen (Figura 4.8), aunque los otros estadios larvales también se registraron en diferentes muestreos para éste y otros ambientes, con un patrón semejante al caso de *H. sp 1*.

En relación al género *Saetheria sp.*, se observaron larvas del cuarto estadio en VI únicamente, durante fines de verano y en primavera (Figura 4.9), con fluctuaciones de la densidad, relacionadas a dos posibles momentos reproductivos.

Durante las diferentes recolecciones se obtuvieron individuos de *Polypedilum* Kieffer, 1912 (*Tripodura*) y *Polypedilum (Polypedilum)*, no pudiéndose confeccionar diagramas de distribución de frecuencias para el segundo debido a su escasa representación. Para el primero, se registró un momento de actividad reproductiva señalado por los patrones de densidad y la presencia de larvas de los estadios segundo y cuarto en primavera (La Mira, Irupé) (Figura 4.10), así como a fines de verano en LI. En los ambientes conectados cercanos al cauce principal (Vuelta de Irigoyen y El Puesto) sólo se encontraron larvas de la tercera clase de edad. Las larvas de *Chironomus spp.* tuvieron una mayor frecuencia y abundancia que los otros representantes de la tribu. Sin embargo, se encontraron evidencias de mayor actividad reproductiva durante los meses de mayor temperatura y una reducción en la actividad durante la época otoñal e invernal. Los estudios de laboratorio conjuntamente con los datos de campo, señalan que estos *taxa* fueron multivoltinos, con generaciones superpuestas en los meses de mayor temperatura. Si se considera el potencial reproductivo máximo, se puede inferir en general para Chironomini (excepto *Chironomus spp.*, que tendría un mayor número de generaciones, de acuerdo a lo registrado en campo) aproximadamente un número promedio de tres o cuatro generaciones anuales. En el caso de *Chironomus spp.* debería tomarse como base de potencial reproductivo un número de cinco generaciones de corta duración superpuestas para los meses más cálidos y una o dos para primavera y otoño.

En los cálculos de producción secundaria y P/B, se consideran los ciclos en cada ambiente y para cada *taxon* (criterio extensivo a todos los *taxa*).

Figura 4.6. Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Cladopelma* sp. en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.

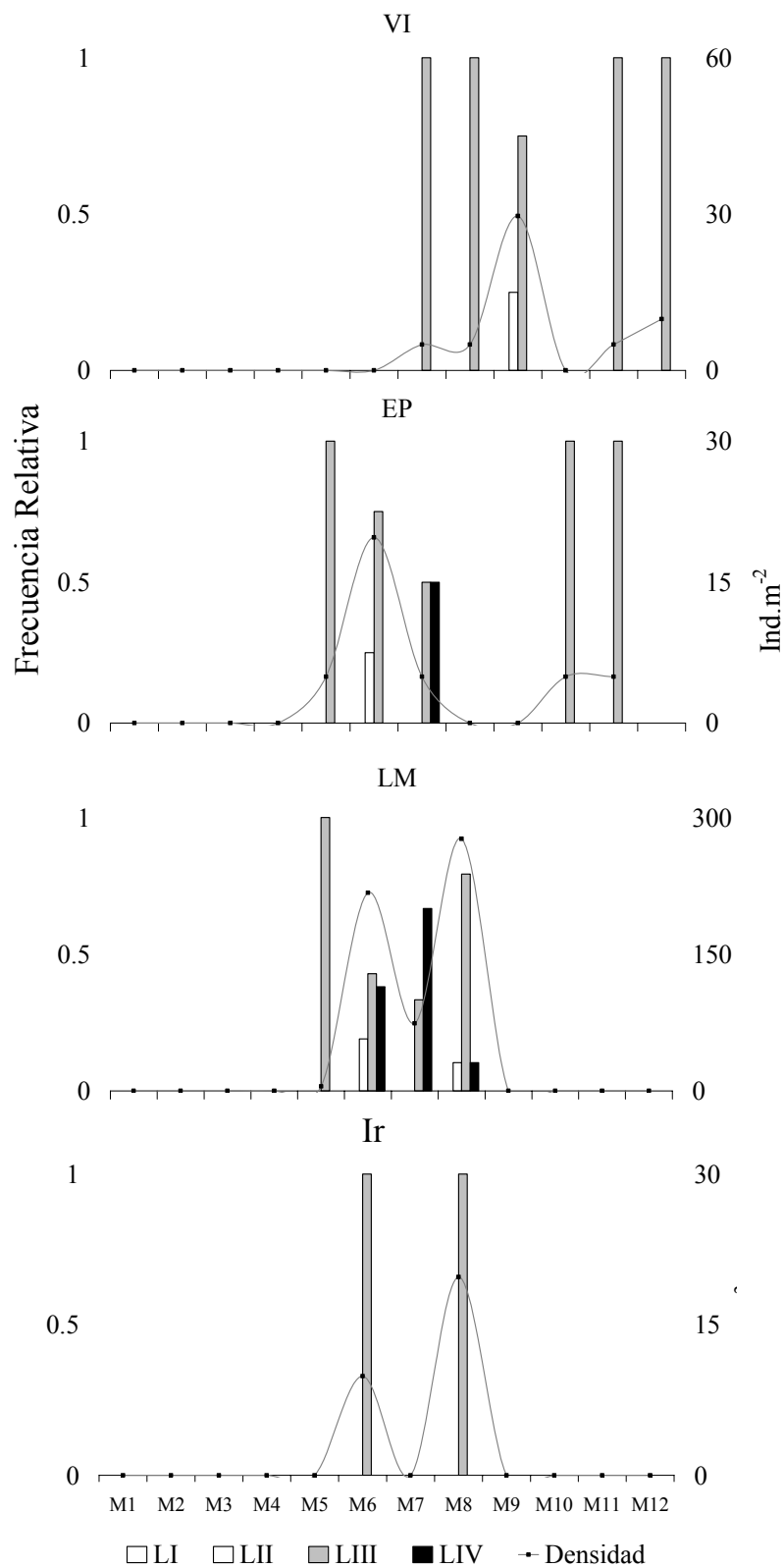


Figura 4.7. Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Harnischia* sp 1 en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira.

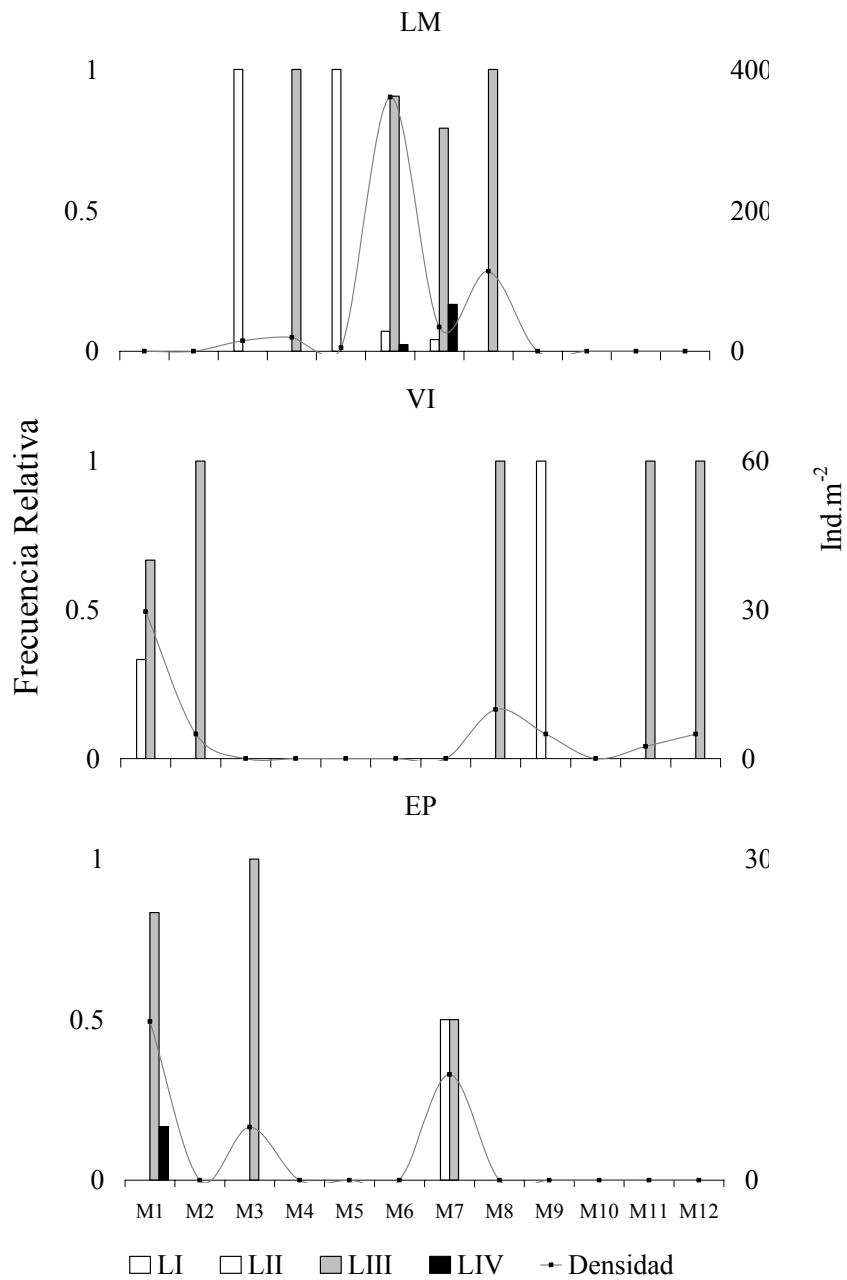


Figura 4.8. Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Harnischia* sp 2 en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.

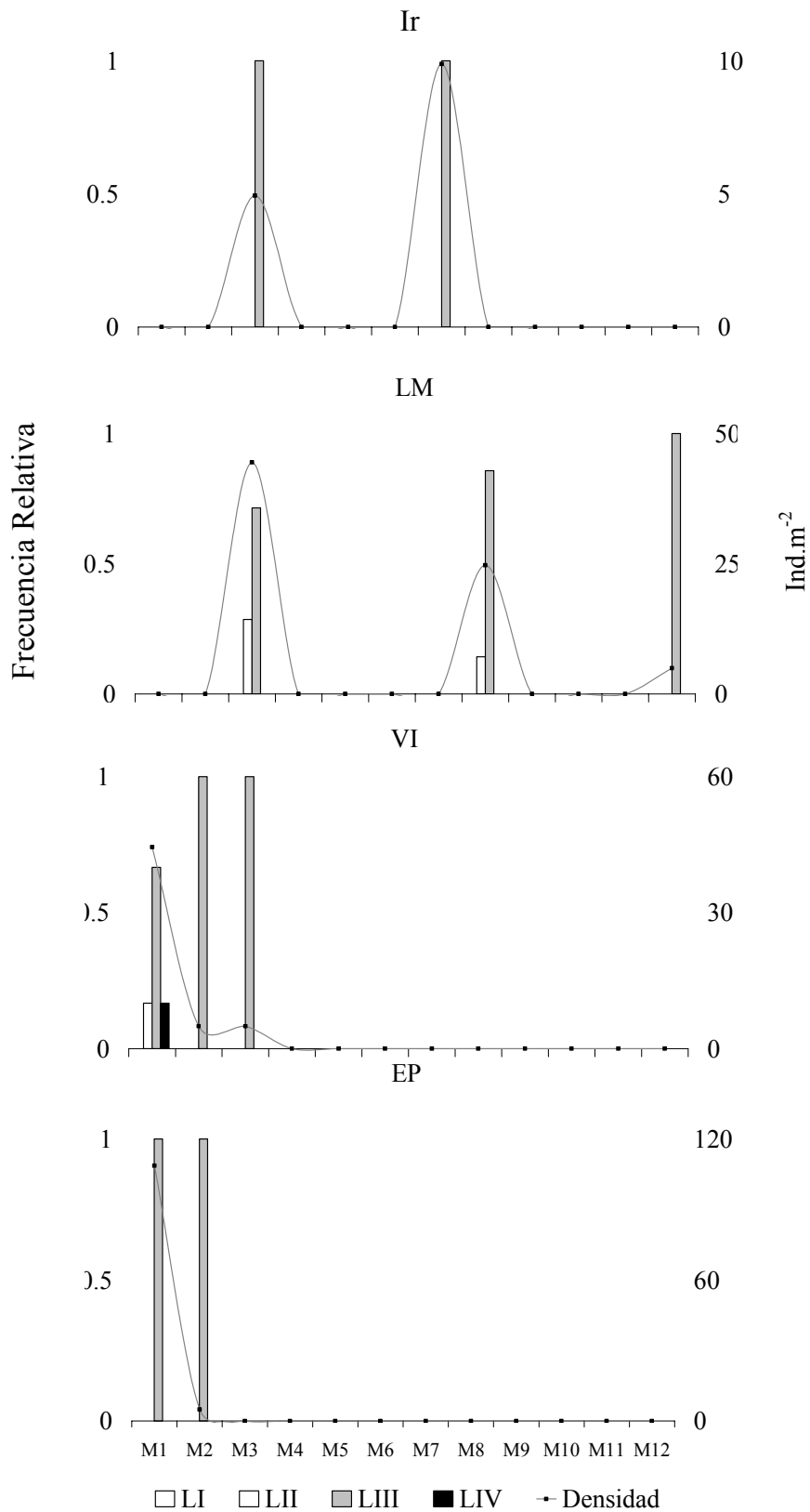


Figura 4.9. Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Saetheria* sp. en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.

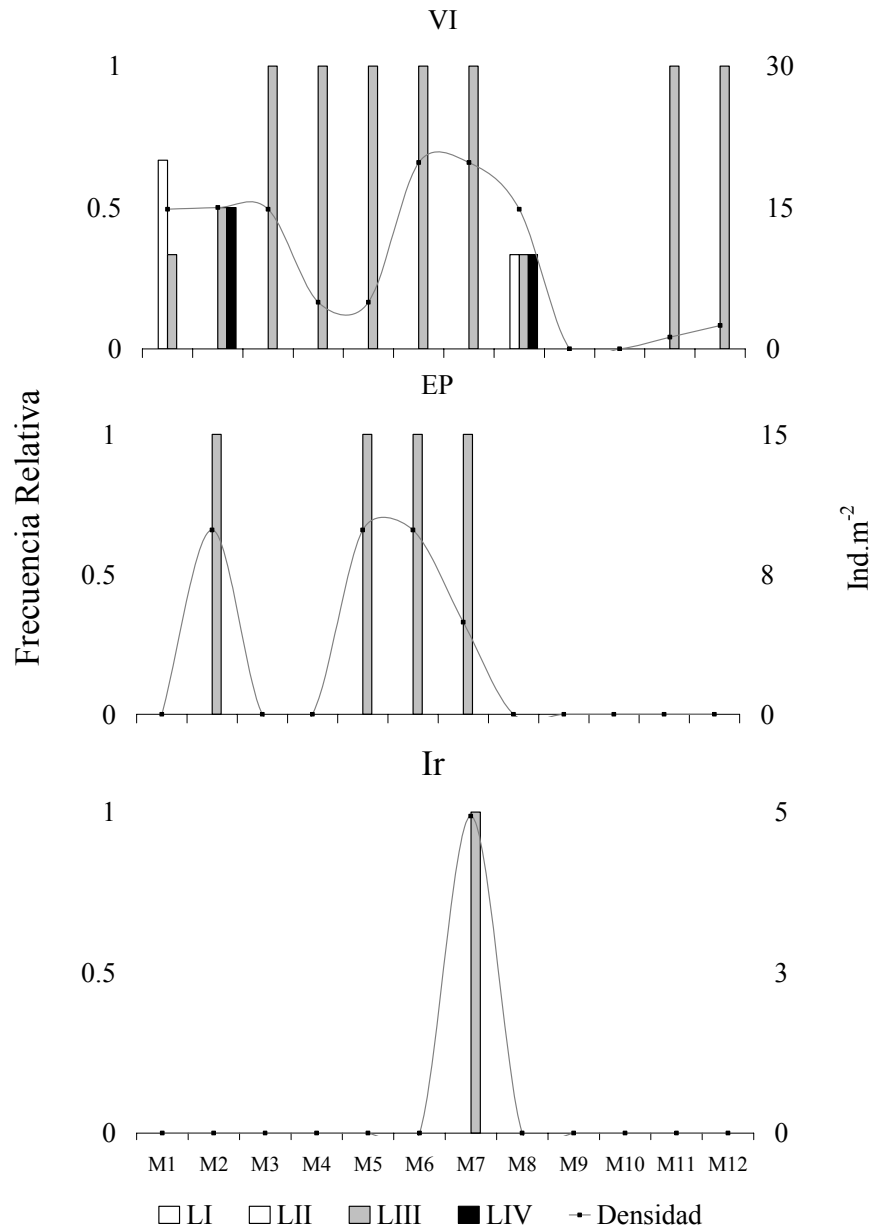
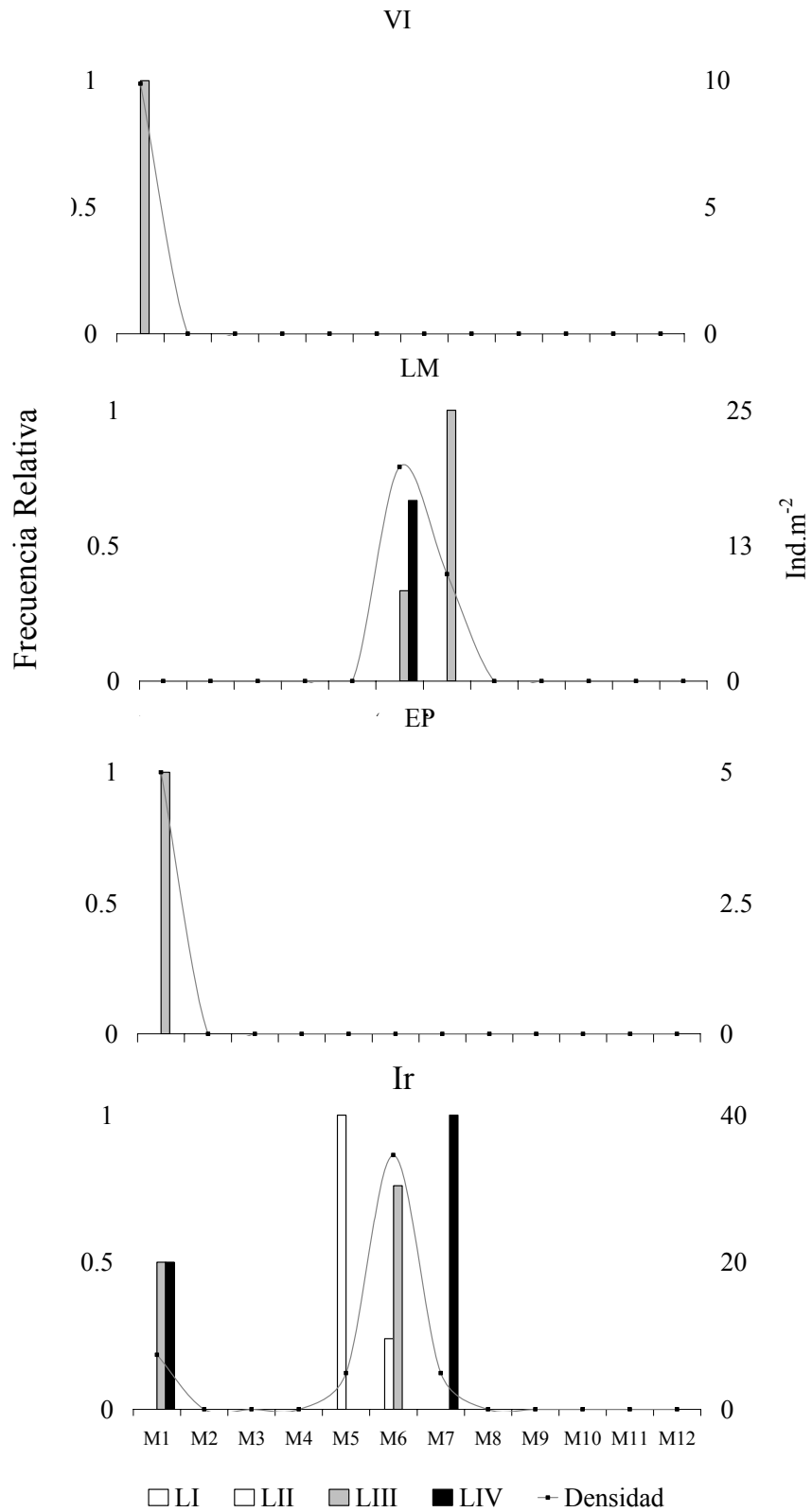


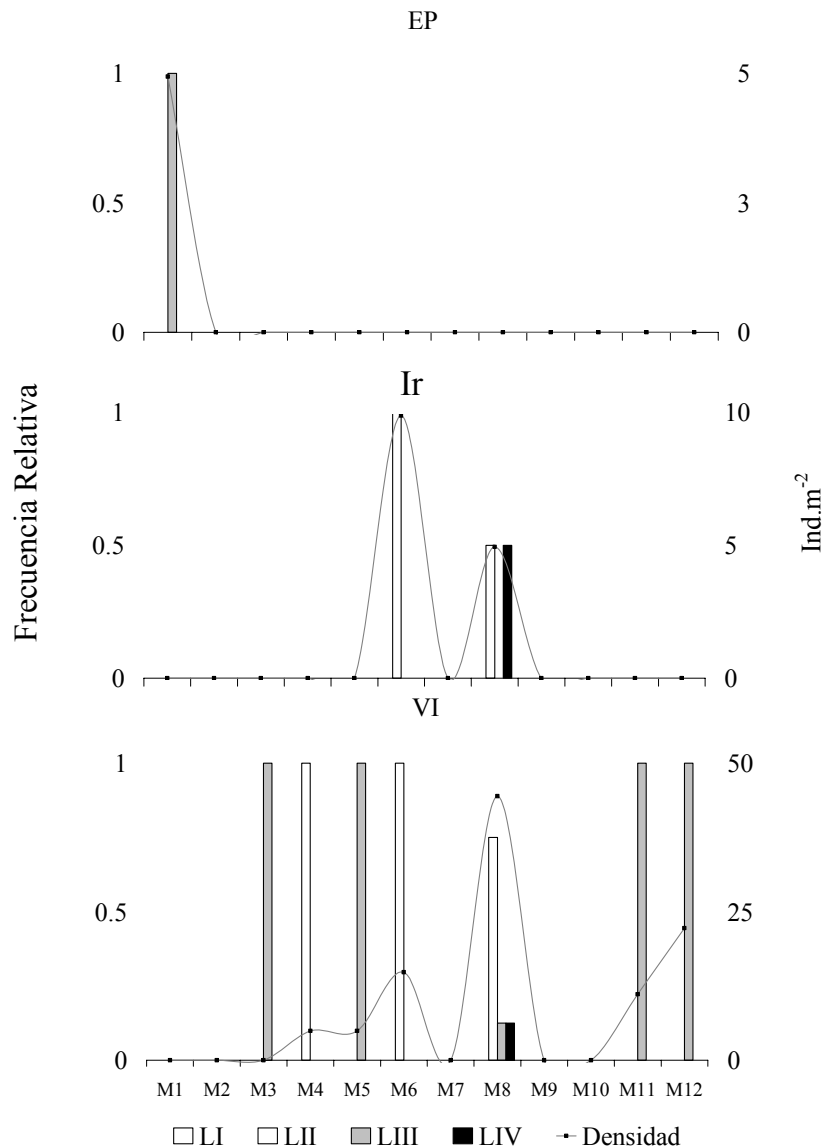
Figura 4.10. Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Polypedilum (Tripodura)* en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.



4.4.1.2 *Tanitarsyni*

Se muestran los diagramas de distribución de frecuencias de *Tanytarsus* aff. *rhabdomantis* (Trivinho-Strixino y Strixino, 1991) dada la baja frecuencia de otros *taxa* y la inexistencia de claras diferencias entre sus estadios larvales. Para esta especie se encontraron larvas de los estadios II y III en invierno (en Vuelta de Irigoyen y Laguna Irupé) y a fines de verano (en El Puesto) (Figura 4.11). La presencia de larvas del último estadio y los picos de densidad registrados en primavera (Ir, VI) señalan un momento reproductivo favorecido por temperaturas elevadas. De acuerdo a lo hallado para esta especie y teniendo en cuenta los muestreos donde larvas de otros *Tanytarsini* se recolectaron, puede inferirse que esta tribu presentó ciclos preponderantemente univoltinos y probablemente elevada sincronía.

Figura 4.11. Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Tanytarsus* aff. *rhabdomantis* en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, Ir: Laguna Irupé.



4.4.1.3 *Tanypodinae*

Para *Coelotanypus* spp., larvas del último estadio se recolectaron durante todo el período analizado en La Mira, principalmente en otoño-invierno y primavera en el ambiente de conexión permanente y en los meses más cálidos en los ambientes de conexión temporaria (Figura 4.12). Estos datos, conjuntamente con las fluctuaciones de densidad permiten inferir actividad reproductiva durante los meses más cálidos, con picos en M5-M7, M8-M10 y muy probablemente hacia finales de verano. Esta tendencia pudo observarse en La Mira y El Puesto, mientras que en Irupé solamente puede inferirse un ciclo en verano.

En el caso de *Ablabesmyia* spp., la presencia de larvas del cuarto estadio y los cambios en densidad señalaron períodos reproductivos hacia otoño-invierno (La Mira, El Puesto, Vuelta de Irigoyen) y primaverales en todos los ambientes (Figura 4.13).

Asimismo, larvas del segundo y cuarto estadio de *Procladius* sp. se recolectaron durante los meses de primavera en general, observándose picos de densidad (Figura 4.14), que indicarían el desarrollo de varias generaciones de corta duración durante los meses cálidos.

En el caso de *Tanypus punctipennis*, se encontró una dinámica semejante a la de *Procladius* sp. para primavera en el ambiente aislado (La Mira), mientras que no se observó una tendencia clara en los otros ambientes (Figura 4.15).

De tal modo, el análisis de los diagramas de distribución de frecuencia para *Tanypodinae*, señala la existencia de ciclos multivoltinos con generaciones superpuestas de ciclos cortos.

Figura 4.12. Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Coelotanypus* spp. en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.

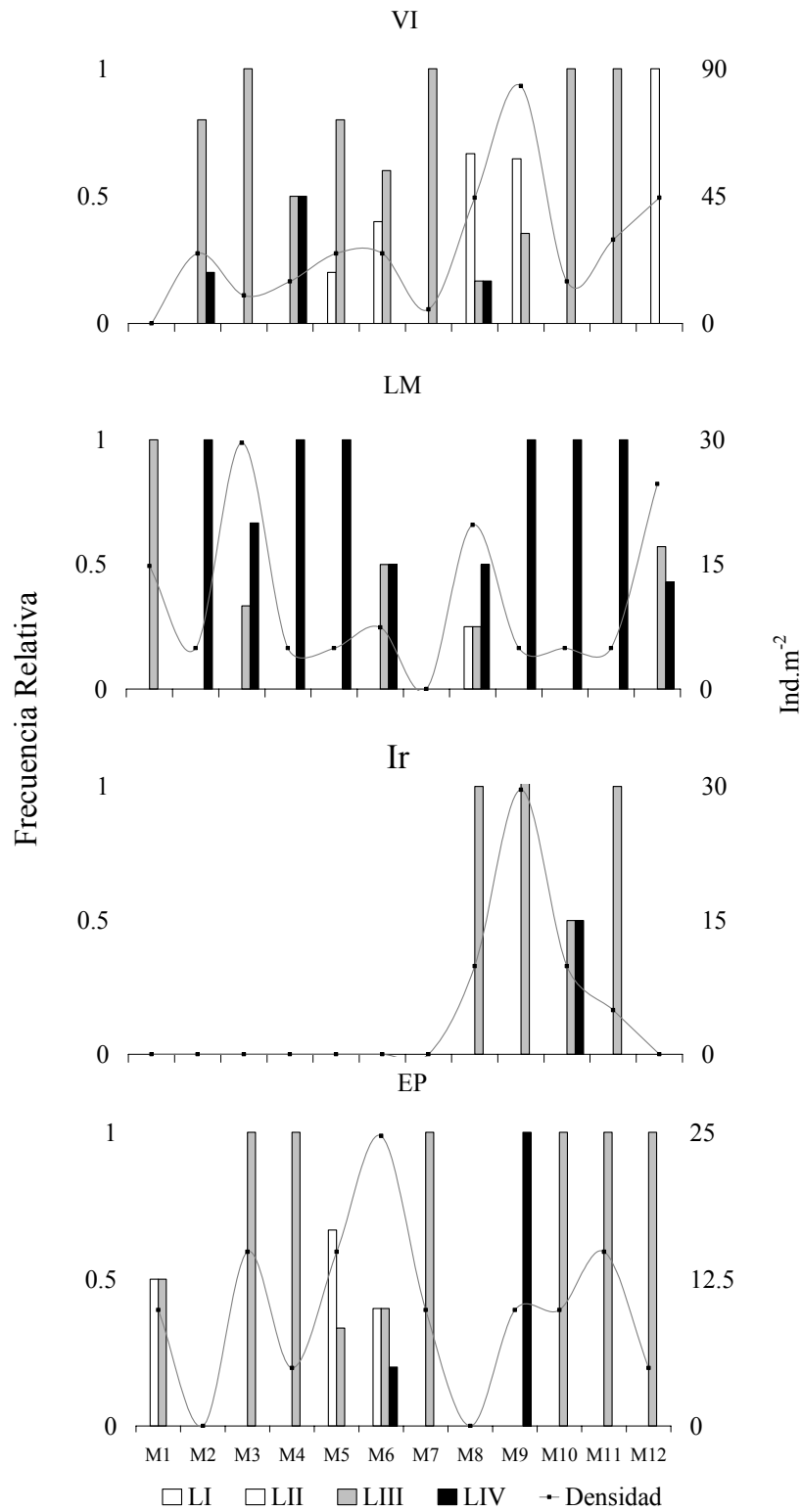


Figura 4.13. Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Ablabesmyia* spp. en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.

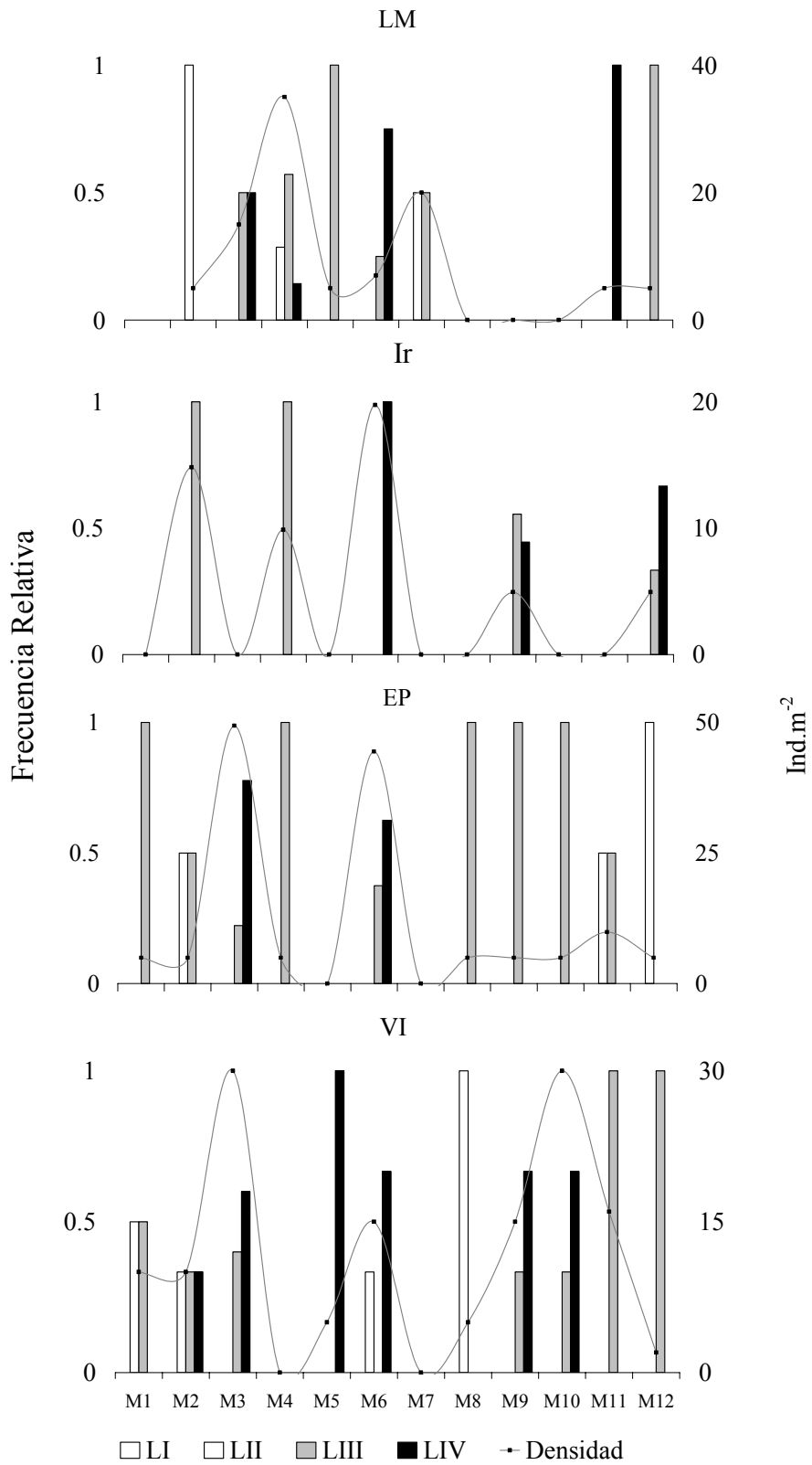


Figura 4.14. Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Procladius* sp. en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.

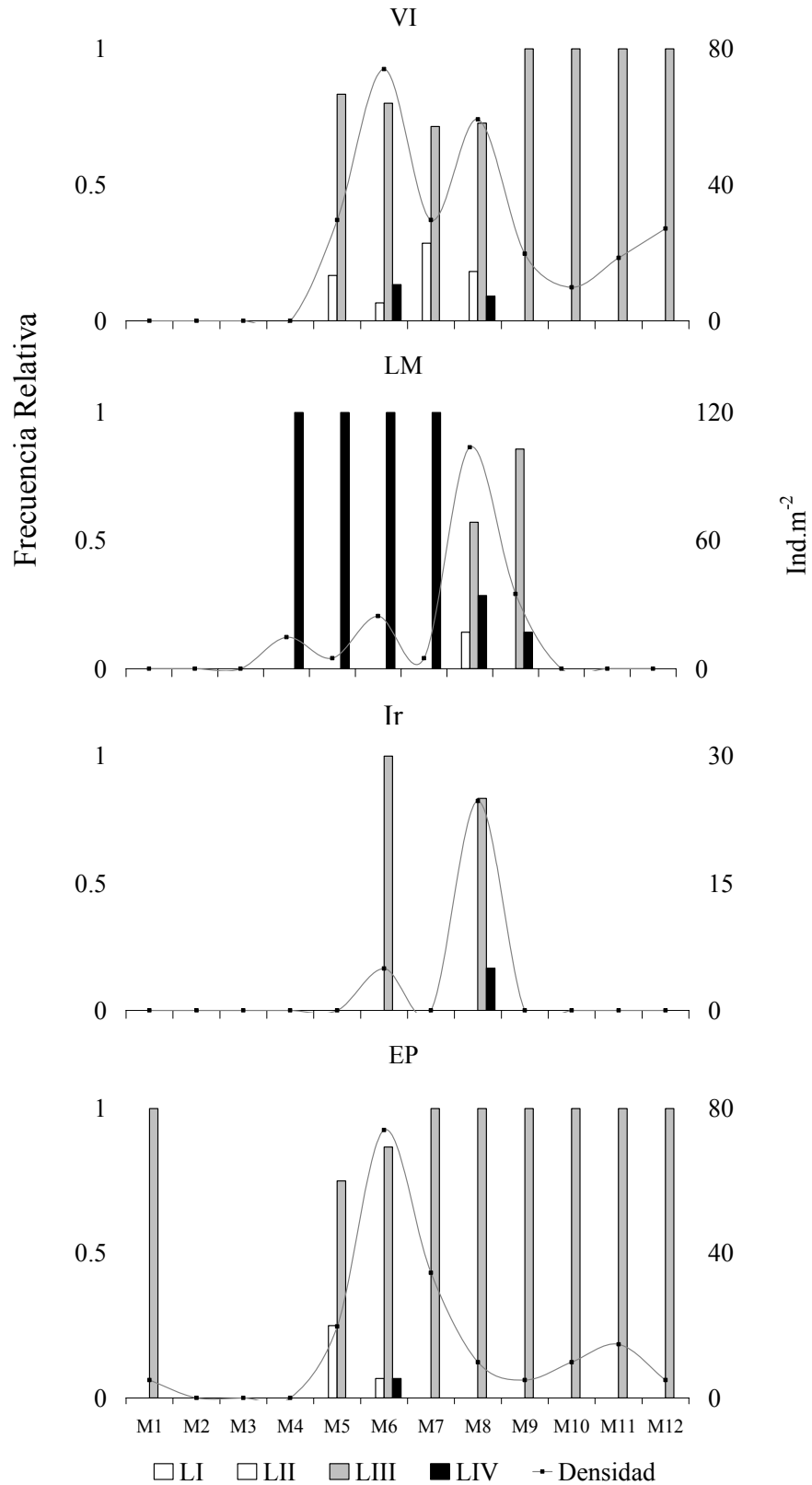
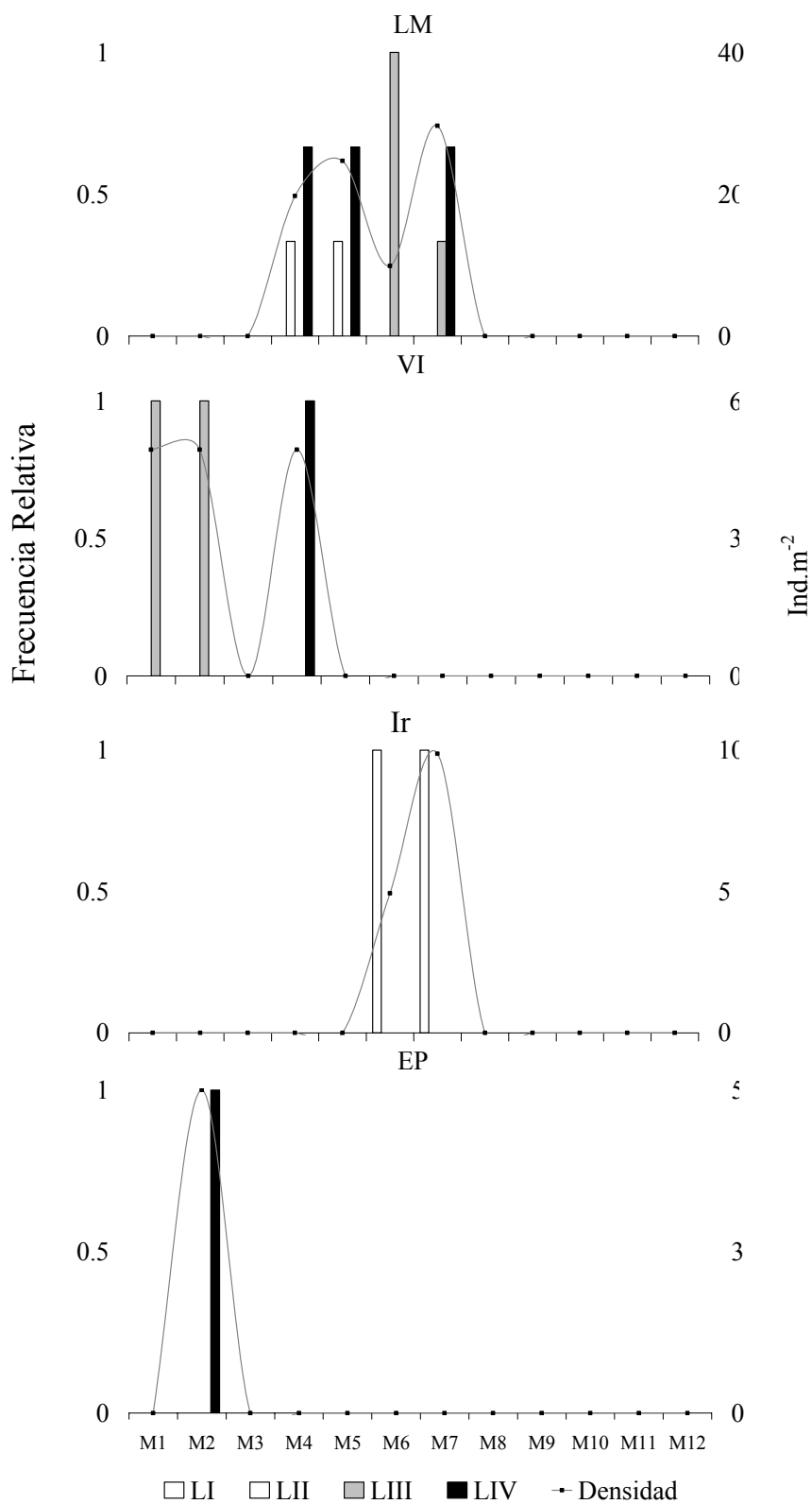


Figura 4.15. Diagrama de distribución de frecuencia relativa para cada clase de edad de *Tanytus punctipennis* en los diferentes muestreos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.



4.4.1.4 *Campsurus violaceus*

Para esta especie, durante otoño/invierno coexistieron larvas de diferentes estadios, mientras que la disminución en densidad hacia los meses más cálidos señala, conjuntamente con el hallazgo progresivo de larvas de clases de edad mayor, la existencia de actividad reproductiva durante los meses más cálidos.

Larvas de la primera clase de edad se registraron únicamente en Irupé y Vuelta de Irigoyen para los muestreos de verano (Figuras 4.16, 4.17). En Vuelta de Irigoyen hubo una mayor diversidad de larvas de diferentes clases de edad que coexistieron durante verano y principios de otoño, mientras que El Puesto (4.18) fue el único ambiente donde se recolectaron larvas de la última clase de edad en diferentes muestreos.

La superposición de estadios, complejizó el análisis de voltinismo y tiempos de desarrollo larvario en todos los ambientes, sin embargo según lo analizado, esta especie podría tener una actividad reproductiva durante los meses más cálidos, que comenzaría durante la primavera. Cabe destacar que durante el período comprendido alrededor del octavo muestreo, la disminución e incluso desaparición de ninfas, indicaría la presencia del *taxon* en el ambiente en estado de huevo (La Mira-El Puesto) o bien como larvas de las menores clases de edad, como se observa en Vuelta de Irigoyen y Irupé, donde aparecen larvas de la segunda clase de edad luego de varios meses donde estos estadios menores no fueron recolectados (Figuras 4.16-4.19). Este momento estaría relacionado con la emergencia, enjambamiento y oviposición de adultos, que en M7-M8, se encontrarían como larvas de los últimos estadios. Estas estimaciones se encuentran apoyadas por las disminuciones de densidad observadas en todos los ambientes para estas fechas.

En nuestros ambientes esta especie puede potencialmente desarrollar un ciclo bivoltino, excepto en Irupé donde se registró un ciclo aparentemente univoltino.

Figura 4.16. Diagrama de distribución de frecuencias por clase de edad para *Campsurus violaceus* en el ambiente de conexión directa temporaria, Irupé durante el período analizado.

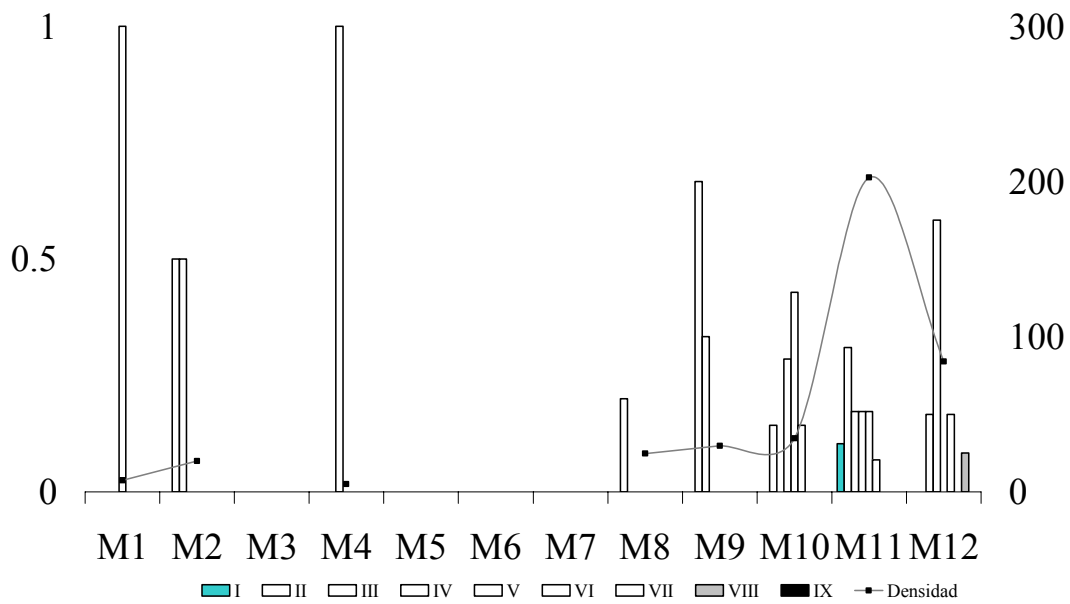


Figura 4.17. Diagrama de distribución de frecuencias por clase de edad para *Campsurus violaceus* en el ambiente de conexión indirecta permanente, Vuelta de Irigoyen durante el período analizado.

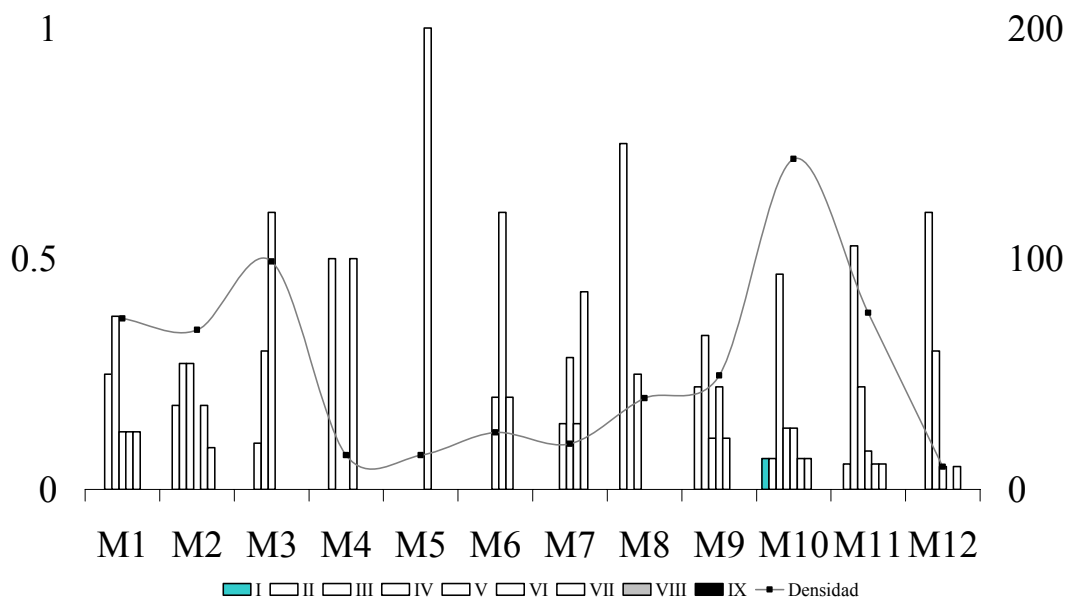


Figura 4.18. Diagrama de distribución de frecuencias por clase de edad para *Campsurus violaceus* en el ambiente de conexión directa temporaria, El Puesto durante el período analizado.

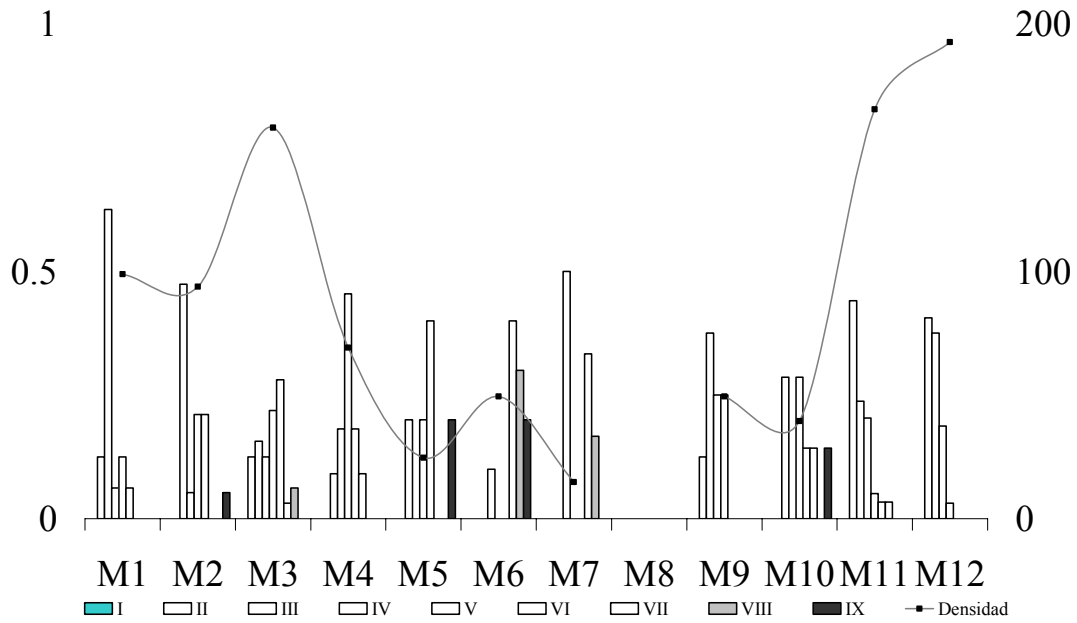
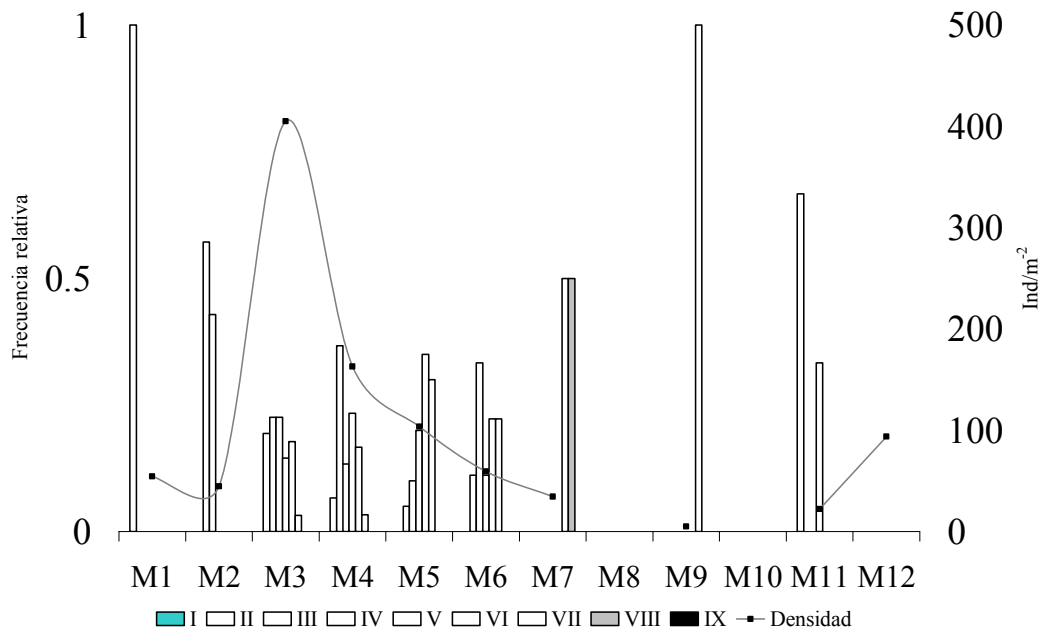


Figura 4.19. Diagrama de distribución de frecuencias por clase de edad para *Campsurus violaceus* en el ambiente aislado, La Mira, durante el período analizado.



4.4.2 Producción Secundaria-P/B

Todos los valores estimados para *Chironomus* spp. fueron máximos en La Mira y Irupé (Tabla 4.3). El ambiente de conexión temporaria (Ir), a pesar de tener una menor producción secundaria tuvo un mayor reemplazo, debido a que los organismos tuvieron un promedio biomasa 50% menor que en el ambiente aislado. En El Puesto el reemplazo y producción secundaria fueron los menores estimados, mientras que en Vuelta de Irigoyen, sólo se registraron larvas del tercer estadio por lo que las estimaciones no fueron posibles. La producción secundaria anual superó a la de los demás Chironomini, lo que señala la importancia de la contribución de este grupo al balance energético de estos ambientes.

El reemplazo anual para los *taxa* de menor tamaño de la tribu, fue relativamente alto en todos los ambientes de la Isla Carabajal principalmente en La Mira mientras que en Irupé, el desarrollo incompleto de los ciclos de muchos *taxa* bentónicos, determinó la estimación de un P/B mínimo (Tabla 4.4). En general las menores biomasa y producción para la tribu se observaron en los ambientes leníticos conectados al río, con valores elevados para ambas estimaciones en la laguna aislada.

Por otro lado, los valores de producción secundaria estimados para Tanytarsini resultaron bajos en todos los casos sobre todo en comparación con los de la tribu Chironomini (Tabla 4.5). El reemplazo anual fue en general bajo, con un valor ligeramente superior para el ambiente más alejado del cauce principal (Ir).

Tabla 4.3. Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de *Chironomus* spp. para los ambientes leníticos estudiados. EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.

	Cohorte			Anual	
	B (mg.m ⁻²)	P	P/B	P (mg.m ⁻² año ⁻¹)	P/B
LM	20	47	2	502	25
Ir	8	23	3	244	32
EP	8	12	2	118	15

Tabla 4.4. Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de los Chironomini para los ambientes leníticos estudiados. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé. Se exceptúa *Chironomus* spp. del análisis.

	Cohorte			Anual	
	B (mg.m ⁻²)	P	P/B	P (mg.m ⁻² .año ⁻¹)	P/B
VI	1	5	4	15	11
LM	3	19	6	148	46
Ir	2	6	3	8	4
EP	1	7	5	31	23

Tabla 4.5. Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de Tanytarsini para los ambientes leníticos estudiados. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.

	Cohorte			Anual	
	B (mg.m ⁻²)	P	P/B	P (mg.m ⁻² .año ⁻¹)	P/B
VI	1	1	1	1	1
LM	0,25	1	3	1	3
Ir	0,45	2	4	2	5
EP	0,11	0,10	1	0,10	1

Por otro lado, *Coelotanypus* spp. tuvo valores de producción elevados en todos los ambientes, con los máximos en La Mira y Vuelta de Irigoyen (Tabla 4.6). Los valores de P/B fueron elevados, sobre todo en VI, por una menor biomasa general en relación a La Mira. Asimismo, en LM se registró una densidad de larvas del último estadio (24,1 ind.m⁻²) superior a la de VI (1,41 ind.m⁻²), lo que indicaría una mayor supervivencia en el ambiente aislado.

En El Puesto se estimó un valor de P/B relativamente alto, mientras que en Irupé, se registraron valores bajos en todas las estimaciones realizadas, como consecuencia de que escasos organismos completaron su ciclo vital. Los otros *taxa* de la subfamilia Tanytarsinae tuvieron tendencias semejantes, con mayores valores de las estimaciones de producción secundaria y P/B en Vuelta de Irigoyen y La Mira (Tabla 4.8).

Tabla 4.6. Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de *Coelotanypus* spp. para los ambientes leníticos estudiados. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.

	Cohorte			Anual	
	B (mg.m ⁻²)	P	P/B	P (mg.m ⁻² .año ⁻¹)	P/B
VI	4	13	3	114	28
LM	27	45	2	405	15
Ir	1	5	3	12	8
EP	4	12	3	72	20

Tabla 4.7. Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de Tanypodinae para los ambientes leníticos estudiados. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé. Se exceptúa a *Coelotanypus* del análisis.

	Cohorte			Anual	
	B (mg.m ⁻²)	P	P/B	P (mg.m ⁻² .año ⁻¹)	P/B
VI	28	100	4	482	17
LM	45	119	3	771	17
Ir	3	6	2	6	2
EP	9	6	1	28	3

En cuanto a *Campsurus violaceus* los valores de biomasa, producción secundaria y productividad estimados, se calcularon considerando que el mismo presentó ciclo de vida univoltino en Irupé y bivoltino en el resto de los ambientes. El mayor valor de producción secundaria se midió en el ambiente de conexión temporaria (EP), seguido por La Mira y finalmente Vuelta de Irigoyen e Irupé que tuvieron valores relativamente similares (Tabla 4.8). Debido a su ciclo de pocas generaciones, los valores de producción se relacionaron directamente con los de biomasa. Asimismo en EP, el valor de producción secundaria se relacionó con una mayor frecuencia y densidad relativa de larvas recolectadas pertenecientes a las últimas clases de edad.

Tabla 4.8. Biomasa, producción secundaria y P/B estimadas para las larvas de *Campsurus violaceus* para los ambientes leníticos estudiados. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé.

	Cohorte			Anual	
	B (mg.m ⁻²)	P	P/B	P (mg.m ⁻² .año ⁻¹)	P/B
VI	141	445	3	781	6
LM	320	838	3	1466	5
Ir	60	302	5	317	6
EP	291	1159	4	2035	7

La producción secundaria para insectos en líneas generales fue superior en la laguna aislada (LM), con mayores valores de reemplazo de los Chironomini en este ambiente y para los Tanytopodinae en el ambiente de conexión permanente (VI).

En cuanto a las estimaciones realizadas mediante modelos empíricos, en Irupé y La Mira los anélidos tuvieron una mayor producción secundaria que en el resto de los ambientes, debido a una mayor biomasa promedio y tamaño máximo individual (Tabla 4.9).

Para el ambiente aislado, la producción secundaria de oligoquetos (máximo valor) fue superior a la de hirudíneos, mientras que en Laguna Irupé estos depredadores tuvieron la máxima producción respecto de todos los ambientes. Los ambientes del subsistema conectado de la Isla Carabajal (EP y VI), tuvieron una mayor producción secundaria de moluscos, principalmente el de conexión permanente, debido a la presencia de organismos de gran tamaño (bivalvos y gasterópodos). La laguna aislada, si bien tuvo una menor densidad y biomasa de bivalvos, la presencia de ejemplares de *Diplodon parallelopipedon* de gran tamaño, determinó un elevado valor estimado de producción secundaria y productividad.

En cuanto a los valores de reemplazo estimados, los hirudíneos y oligoquetos tuvieron valores muy elevados principalmente en Irupé, debido a que la biomasa máxima individual (de *Tubifex tubifex* para los oligoquetos) fue alta, con incremento del reemplazo a través del aumento de producción secundaria, mientras que la biomasa promedio fue relativamente baja. El valor de P/B calculado para los anélidos fue similar en La Mira, El Puesto y Vuelta de Irigoyen y aproximadamente un 50% menor que en Ir, debido a una mayor biomasa promedio principalmente (Tabla 4.9). Los moluscos tuvieron valores bajos de reemplazo en todos los ambientes, con máximos en el ambiente aislado (LM) por la presencia de ejemplares con elevada biomasa máxima individual (*Diplodon parallelopipedon*) y una biomasa promedio relativamente baja.

Tabla 4.9. Producción secundaria y P/B estimados para anélidos y moluscos en los ambientes leníticos. VI: Laguna Vuelta de Irigoyen, EP: Laguna El Puesto, LM: Laguna La Mira, Ir: Laguna Irupé. La producción secundaria se expresa en $\text{mg.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$.

	EP		Ir		LM		VI	
	P	P/B	P	P/B	P	P/B	P	P/B
Oligochaeta	1196	41	10601	85	11318	42	2103	37
Hirudinea	1901	59	5814	84	5125	54	2457	50
Bivalvia	2126	3	533	4	3109	6	55691	4
Gastropoda	5	2	0,44	2	4	2	325	4

Discusión

Los ensamblajes bentónicos de ríos de bajo orden y arroyos de cabecera, se estructuran en función de los aportes de materia orgánica y energía alóctona ribereña y del área de drenaje, que es transportada aguas abajo con diferente nivel de procesamiento (Fisher y Likens 1972, Webster y Patten 1979, Vannote *et al.* 1980, Newbold *et al.* 1982, Minshall *et al.* 1983, Webster y Benfield 1986, Meyer *et al.* 1988, Naiman *et al.* 1988, Allan 1995, Webster y Meyer 1997, Gessner *et al.* 1999, Hoffman 2005). En este tipo de ambientes, la autotrofia fue incorporada también en algunos modelos (Minshall 1978, 1988). En los sistemas de grandes ríos con llanura aluvial, el intercambio de materia orgánica particulada y disuelta, conecta la llanura aluvial y el río conformando un sistema altamente integrado (Amoros y Roux 1988, Junk *et al.* 1989, Ward 1989, Ward y Stanford 1995). La fuerza motriz de esta interacción es la conectividad hidrológica superficial mediada por el pulso de inundación y subsuperficial por procesos de infiltración (Ward 1989, Standford y Ward 1993, 1995, Ward *et al.* 1999) desde el río y el acuífero subterráneo (Drago *et al.* 2003). En estos macrosistemas (Neiff 1990) los ambientes lóticos presentan una producción primaria variable en función de su descarga, en general con baja concentración de fitoplancton en el cauce principal (Zalocar *et al.* 2007). La producción de macrófitas está limitada a las zonas de menor velocidad de la corriente (Sabattini y Lallana 2007) y los aportes son importantes sobre todo en las riberas (Neiff 1990, Galizzi y Marchese 2007). En los grandes sistemas fluviales de Sud América, los numerosos y diversos cuerpos de agua leníticos, cumplen un importante papel como zonas de acumulación para algas de origen fluvial (Bonetto y Wais 1990), con aumentos de 10-15 veces en concentración respecto del río por la alta disponibilidad de nutrientes (Bonetto 1976, Bonetto *et al.* 1989) y mayor biomasa durante el aislamiento (Zalocar *et al.* 2007). El máximo promedio y mayor constancia de *Cla* se registró en La Mira, con una situación semejante en Vuelta de Irigoyen, quizás por la deriva desde otros hábitats, más que por la concentración autóctona (transparencia 50% menor que en LM). En los ambientes de conexión temporaria se encontraron valores semejantes de *Cla*, con mayor variabilidad temporal en el ambiente cercano al cauce principal, lo que señala la influencia de los factores hidráulicos. La producción autóctona estuvo dominada por macrófitas, de elevada biomasa y productividad (Lallana 1980, Neiff y Poi de Neiff 1984, Sabattini 1985 a y b, Sabattini y Lorenzatti 1987). En la Isla Carabajal, la biomasa de *Eichhornia crassipes* osciló entre 0,31 y 1,10 tn.ha⁻¹ (Sabattini y Lallana 2007), con una bioproductividad general de 0,050 tn.ha⁻¹.d⁻¹ (Lallana 1980). Valores tan elevados como 3 tn de materia orgánica seca, se estimaron en un ambiente lenítico del sistema en verano (Pérez del Viso *et al.* 1968). Las gramíneas, son un componente conspicuo de la productividad en ambientes leníticos del río Paraná Medio (Bayo *et al.* 1981, Manzi 1982, Sabattini 1985 a y b). Para *Paspalum repens* se midió una concentración de fósforo (0,20% en promedio) superior a la de plantas del Amazonas (Sabattini y Lorenzatti 1987). Elevadas

concentraciones de carbono orgánico y macronutrientes se determinaron en especies vegetales características de nuestra región (Hammerly *et al.* 1989). La necromasa presente en los camalotales de *E. crassipes*, se estimó en 2-12 % del total de las plantas (Lallana 1980), mientras que en estudios de laboratorio, el aporte de detritos al bentos fue 3,5 g.m⁻².d⁻¹ (Poi de Neiff y Solíz de Chiozza 1994) y 5,1 g m⁻².d⁻¹ (Moorhead *et al.* 1988). Por otro lado, en un estudio realizado en campo para el ambiente de conexión directa temporaria (Irupé) en el período 2006/07, el aporte promedio estimado desde los camalotales fue 1,74 g.m⁻².d⁻¹ (Zilli inédito). La materia orgánica particulada gruesa (MOPG) representó el 76% del detrito aportado, con 24% de materia orgánica particulada fina (MOPF) y ultrafina (MOPUF). El contenido inorgánico de las muestras recolectadas fue en promedio 3,74 g.m⁻².d⁻¹. A pesar de que una proporción de la producción se pierde para la laguna por respiración y mantenimiento tisular, así como por herbivoría (Newmann 1991, Casco y Poi de Neiff 1998), lo que disminuye los aportes en relación con las experiencias de laboratorio, un porcentaje elevado de la producción autóctona ingresó a las tramas tróficas por la vía del detrito. La cantidad de materiales depositados *in situ*, se relaciona con la producción vegetal, retención de elementos transportados desde los cauces y ubicación de la laguna en la llanura (Poi de Neiff *et al.* 1994), así como con el nivel de conectividad. Los valores obtenidos en campo (2006/07), corresponden a un período de conectividad hidrológica elevada (máximo 15,06 m s.n.m. Hidrómetro Puerto Paraná-H_{pp}), por lo cual materiales inorgánicos y orgánicos de origen alóctono, tendrían una mayor concentración que en el caso del período 2005/06, dado que el ingreso de las aguas del río varía en relación con la magnitud hidrométrica (Carignan y Neiff 1992). Asimismo, la ubicación del ambiente en relación con el cauce principal, determina el aporte y retención de material alóctono lo que asegura una buena proporción del fósforo necesario (Poi de Neiff *et al.* 1994).

Las medidas de eficiencia ecológica, se calculan en relación con la potencialidad de un sistema para procesar o acumular materia y energía (Fisher y Likens 1972, Newbold *et al.* 1982, Webster y Meyer 1997, Andersson y Kumblad 2006) y pueden ser obtenidas a partir del cociente P/R (Odum 1957). La energética de un sistema depende del origen de materiales base aportados (Fisher y Likens 1973). Los términos autotrófico/heterotrófico y autóctono/alóctono no son sinónimos (Rosenfeld y Mackay 1987) y la medición de la eficiencia ecológica en sistemas río llanura-aluvial no resulta simple. En el río Paraná Medio, la recurrencia de los pulsos de inundación, conectividad e integridad ecológica, determinan cambios direccionales más que cíclicos (Neiff 1990). La medición de la eficiencia es más adecuada cuando el sistema evaluado es “cerrado” (Fisher y Likens 1972). De las lagunas aquí analizadas, la que mejor se ajustó a estas condiciones fue La Mira (LM), lo que sólo fue posible debido al período de estiaje desarrollado por un período prolongado de condiciones secas. En este caso, a pesar de la irrupción de agua desde el río por conectividad subsuperficial, la sucesión vegetal fue autogénica (Van Geest *et al.* 2005). Si bien la fuente principal de detritos fueron las macrófitas flotantes, las plantas sumergidas aportaron

nutrientes y materia orgánica de calidades diferentes. La acumulación de materia orgánica autóctona fue el proceso predominante, con un P/R estimado mayor a 1. Tockner *et al.* (1999) describe este estado como fase de interacciones bióticas, dado que la influencia del río sólo es posible por desborde durante períodos extraordinarios, cuando alcanza al ambiente altamente modificadas por su flujo a través de la llanura (Drago 1981). La presencia predominante de limos y arcillas, señala el aporte alóctono producto de la inundación de los años 1998/99 y el desarrollo de balances energéticos muy diferentes al actual. En la laguna Vuelta Irigoyen (VI), seguramente predominó el transporte multidireccional (lenítico-lenítico encadenado, lenítico-lótico) y las fuentes alóctonas en el balance energético, incluso como producción fitoplanctónica y de camalotales en deriva. De tal modo, se puede inferir una relación P/R menor a 1 si se supone la existencia de límites en el ambiente acuático en relación con las márgenes de la laguna (perímetro). Sin embargo, los límites son arbitrarios y la heterotrofia se relacionó con procesos de transporte y deriva más que con la eficiencia del procesamiento de materia orgánica. Por otro lado, el procesamiento en este ambiente seguramente es mayor que en la laguna La Mira (lavado de carga de fondo, baja proporción de detrito en los sedimentos de fondo, predominancia de fracciones finas), como consecuencia de mayor fragmentación mecánica, lixiviado y descomposición. La variación entre estados conectados y aislados, complejiza la categorización en términos de eficiencia. Los balances energéticos de los ambientes temporalmente conectados, promediaron la alternancia entre aportes autóctonos y alóctonos (Rosenfeld y Mackay 1987, Tockner *et al.* 1999) con situaciones fluctuantes entre los “extremos” analizados, en función de la magnitud y amplitud de la fase de conexión y su distancia al cauce principal. Durante el asilamiento, predominaron los procesos de acumulación ($P/R > 1$) probablemente por un ineficiente procesamiento del detrito en los ambientes leníticos. Durante la conexión, disminuye la influencia de la producción primaria por deriva del camalotal y lavado de la carga de fondo, por lo que la eficiencia local aumenta, lo que homogeneiza los balances sistémicos. El último período de desconexión fue en octubre de 2004, por lo que ambos ambientes se encontraban conectados desde aproximadamente 147 días en el caso de Irupé (Ir) y 156 días en la laguna El Puesto (EP), con lo que la mayor parte de la bioproduktividad estival y carga de fondo seguramente derivaron al sistema (disminución de la cobertura vegetal y bajos porcentajes de detritos en sedimento).

Los aportes alóctonos llegan a Irupé a través del río Miní, desde una compleja red de cauces secundarios que drenan el complejo isleño, así como desde la vegetación arbórea y arbustiva presente en la costa y de los humedales marginales temporarios en las zonas sur y sureste. En estos se desarrollan plantas bien adaptadas a las fluctuaciones del río como *Althernantera philoxeroides*, *Ludwigia peploides*, *Panicum elephantipes*, *Victoria cruziana* D'Orbigny y *Nymphoides indica* (aumento de $0,35 \text{ m}\cdot\text{d}^{-1}$ en fase de inundación) (Neiff 1975), cuyo banco de semillas necesita un período de aguas bajas para germinar (Neiff y Poi de Neiff 2003). La vegetación arbórea y arbustiva produce necromasa con amplios rangos de calidad (Neiff y Poi de Neiff 1990, Poi de

Neiff y Casco 2001) y su elevada distribución perimetral en esta laguna, tuvo incidencia estructurante y estabilizadora sobre todo en el sector marginal-litoral, donde se observaron restos vegetales de mayor tamaño (troncos, ramas), que aumentan la sedimentación local y acumulación de necromasa (Bilby y Likens 1980, Díez *et al.* 2000, Elozegi 2005), retienen la macrofitia flotante libre y aseguran un aporte a largo plazo por medio de la descomposición gradual *in situ*. El aporte en sentido acuático-terrestre se realiza fundamentalmente durante eventos extraordinarios (Neiff 1990), no ocurridos durante 2005/06. Todo esto se relacionó con mayor retención de detritos (mayor porcentaje de materia orgánica en sedimentos de fondo y de MOPG que en El Puesto). Este ambiente alejado del cauce principal, con niveles hidrométricos medios y bajos, tuvo un estado de mayor balance autotrofia/heterotrofia y aportes mixtos autóctonos/alóctonos. El potencial autotrófico de un ambiente, depende del banco de unidades reproductivas remanentes en función de la intensidad del pulso previo y de la época del año en que se produzca el aislamiento (Neiff y Poi de Neiff 2003). En ambos ambientes, la fase de aguas bajas y el aislamiento se produjeron durante invierno y principios de primavera, por lo cual si bien hubo un aumento de cobertura vegetal (M6), la ocurrencia de la fase de máxima conexión inmediata al aislamiento, probablemente estableció la deriva de biomasa primaria y la exportación de necromasa acumulada en invierno al río, lo que señala la importancia de estos ambientes como dadores de materia y energía para el macrosistema. Durante el verano, debido a niveles medios-bajos, la macrofitia se recuperó en El Puesto, sin embargo el escaso contenido de detritos en sedimentos de fondo señaló la predominancia de la deriva y el mayor porcentaje de limos y arcilla, la influencia de aportes alóctonos cuya depositación disminuye la disponibilidad del componente orgánico (Padial y Thomaz 2003). Desde el año 2000, El Puesto tuvo menor cantidad de pulsos de inundación que Irupé (17 y 8, respectivamente), aunque inversamente la amplitud fue mayor con mayor porcentaje del período analizado en potamofase (96% y 81% respectivamente). Esto indica la prevalencia de las fuentes alóctonas y el transporte en El Puesto. En el ambiente alejado del cauce principal (Irupé), la mayor magnitud del nivel hidrométrico en 2007, determinó una deriva importante de camalotes, transporte de carga de fondo (reducción general de materia orgánica bentónica en 224 g.m^{-2}) y depositación marginal de necromasa (Zilli inédito), lo que señala la importancia de niveles de magnitud diferente para los balances de un mismo ambiente.

En sistemas de río-llanura aluvial, la biomasa y necromasa de los cauces, derivan de la productividad de las llanuras, durante la inundación (Junk *et al.* 1989), o bien por transporte encauzado a través de la red de drenaje (Bonetto 1976, Bonetto y Orfeo 1984), con una mayor importancia respecto de los aportes provenientes de aguas arriba (Cuffney 1988, Benfield 1997). Los procesos de acumulación y preprocesamiento aseguran una reserva de materia orgánica enriquecida que integra el mayor porcentaje de los presupuestos energéticos para el sistema (Merritt y Lawson 1992). Los nutrientes presentes en el río son diferentes de aquellos propios del metabolismo cuasi autónomo de la llanura aluvial (Junk *et al.* 1989). Los aportes laterales del

sistema Paraguay son fundamentales para la dinámica e integración aguas abajo de su confluencia con el río Paraná, principalmente de sedimentos con elevado contenido de fósforo adsorbido (Drago y Amsler 1988). La concentración de materia orgánica en el cauce principal del río Paraná Medio es escasa en el sector Goya-Diamante (Bertoldi de Pomar *et al.* 1986). La llanura aluvial es una fuente importante de materia orgánica no recalcitrante (Junk *et al.* 1989, Ward y Stanford 1995) y las lagunas constituyen trampas eficientes de materia suspendida, fósforo total y nitrógeno inorgánico (Hamilton y Lewis 1987, Ward 1989, Brinson 1993). A escala regional, las grandes llanuras de inundación presentan P/R mayores a 1 (Neiff 1990) y la mayor parte de la materia orgánica es autotrófica en el sistema río-llanura aluvial del río Paraná Medio (Ezcurra de Drago *et al.* 2007).

Procesamiento de materia orgánica

Las tasas de liberación de nutrientes desde la vegetación dependen de la oxigenación (Kieffer y Lallana 1987) y de la velocidad de corriente, que afectan el lixiviado y fragmentación mecánica (Hammerly *et al.* 1989) y tiene relación con la fase hidrométrica (Junk *et al.* 1989, Neiff 1990, Neiff y Poi de Neiff 2003, Padial y Thomaz 2006). La disminución del tenor de oxígeno, puede ocasionar a su vez condiciones negativas para el procesamiento de materia orgánica, con acumulación de detritos (Bianchini 2003). El fósforo, factor limitante en muchos sistemas acuáticos, una vez captado por la vegetación, es liberado por descomposición en el medio acuoso en un 30% en sólo algunas horas, quedando disponible para la microbiota (Wetzel 1981). La disminución del nitrógeno del agua, se produce cuando las plantas o la microbiota lo captan para sus actividades (Pagioro y Thomaz 1999), reciclándose luego con ganancia para los ambientes. La temperatura tiene una gran importancia en las reacciones mediadas por procesos biológicos (Suberkropp *et al.* 1983). Asimismo el pH tiende a reducirse en primavera y verano por el aumento de ácidos húmicos (Stangenberg y Maglianesi 1968), un fenómeno que en las lagunas -aunque poco pronunciado- indicó mayor actividad estacional.

En el ambiente aislado (La Mira) se redujo la concentración de oxígeno y aumentó la de nutrientes en verano (M1) y con posteridad a la conexión subsuperficial, probablemente por mayor actividad biogénica y alta tasa de descomposición de detritos, expresada en mayores concentraciones de fósforo en agua. Sin embargo, la generación de oxígeno por la pradera de plantas sumergidas, incrementaría sustancialmente la concentración de este gas. En este ambiente, la última conexión superficial correspondió al evento 1998/99 (14,60 m s.n.m. H_{pp}), con pulsos de conexión subsuperficial, a razón de tres por año (18 en total) desde entonces. Los aportes subsuperficiales pueden afectar positivamente la vegetación, lo que aumenta la concentración de nutrientes esenciales (Bornette *et al.* 1998, Tockner *et al.* 1999) y favorece la desnitrificación de los sedimentos (Baker y Vervier 2004). A pesar del aislamiento superficial, la cobertura vegetal y

vigor de las plantas señalaron la disponibilidad de nutrientes esenciales en esta laguna (máximo promedio de nitratos y fosfatos). Los procesos de descomposición de las macrófitas y el aislamiento, permitirían el reciclaje interno de nutrientes inicialmente capturados desde el sedimento y la columna de agua. La necromasa retenida en el camalotal provee recursos nitrogenados indispensables para las plantas (Carignan y Neiff 1992) y la depositada en el fondo, un sustrato adecuado para los procesos de desnitrificación dado que la actividad microbiana heterotrófica en el hiporreos, puede estar limitada por la disponibilidad de materia orgánica (Baker *et al.* 2000, Hill *et al.* 2000).

En el ambiente de conexión permanente (Vuelta de Irigoyen) la concentración de oxígeno fue siempre elevada por una mayor área superficial y fetch, la que aumentó con posterioridad a la máxima conexión al igual que en El Puesto. En Irupé la menor concentración de oxígeno disuelto de fondo, probablemente señala una mayor actividad metabólica sustentada en los aportes de fuentes múltiples (alta concentración de nitratos y fósforo). Durante el aislamiento, las lagunas suelen tener una menor transparencia por resuspensión de sedimentos (Drago 1980). El viento y la morfometría son factores muy importantes en los procesos de resuspensión durante esta fase (Thomaz *et al.* 1997). En los ambientes con conexión, durante la fase de menor nivel del agua, se midió la menor transparencia y la mayor conductividad. La mayor concentración de nutrientes en agua, se debió a la resuspensión de sedimentos durante los estados de conexión baja en Vuelta de Irigoyen (amonio y fósforo) y aislamiento en Irupé (fósforo) y El Puesto (amonio y fósforo). Asimismo, durante esta fase de mayor aporte de detritos, aumentaría la tasa de descomposición (mayor disponibilidad de sustratos) y la concentración de nutrientes que pueden incorporarse a la columna de agua. La menor transparencia se registró a principios de otoño (M1), con la llegada a nuestra zona de los sedimentos suspendidos procedentes del río Bermejo (Drago y Amsler 1988) y que, para el ambiente de mayor cercanía al cauce principal, se tradujo posiblemente en una mayor concentración de fósforo en agua. El caudal hidrométrico máximo produjo dilución (aumento de la transparencia y disminución de la concentración de nutrientes), en relación al desfase temporal con el pulso de sedimentos. Esto señala la importancia de la sincronía entre los pulsos para la llanura y en especial para los ambientes conectados, cuyo metabolismo se encuentra regulado por el intercambio con el río (Drago 1980, 1981).

El aporte de la microbiota y los trituradores en el procesamiento de broza ha sido ampliamente demostrado (Anderson 1973, Petersen y Cummins 1974, Suberkropp y Klug 1976, Bärlocher 1983). En arroyos y ríos de primeros órdenes de regiones templadas, los macroinvertebrados trituradores cumplen un importante papel en los procesos de descomposición y acondicionamiento de la broza (Wallace *et al.* 1982, Webster y Meyer 1997, Albariño y Balseiro 1998, 2001, 2002, Albariño y Díaz Villanueva, 2006), mientras que en la región tropical y subtropical tienen menor representación (Covich 1988, Dudgeon y Wu 1999, Wantzen y Junk 2000, Dobson *et al.* 2002, Wantzen *et al.* 2002, Rueda-Delgado *et al.* 2006), aunque su grado de intervención aún no es claro

(Gonçalves *et al.* 2004), habiéndose destacado su importancia en algunas regiones tropicales (Callisto *et al.* 2001, Cummins *et al.* 2005) y subtropicales (Merritt *et al.* 1996, 2002). Para los trópicos, se ha propuesto la predominancia de los procesos microbianos (Maltby 1992, Irons *et al.* 1994, Wantzen y Wagner 2006) que enriquecerían el detrito, con una descomposición rápida (Covich 1988, Mathuriau y Chauvet 2002, Dobson *et al.* 2003) y continua por la temperatura elevada y constante, aunque el alto porcentaje de compuestos defensivos previene la herbivoría (Wantzen *et al.* 2002). La tasa de descomposición, en una primera etapa depende de la composición inicial de N de la necromasa y posteriormente es determinada por la de lignina (Melillo *et al.* 1982, Berg 1986). La palatabilidad es variable en relación con los compuestos estructurales presentes (Ostrofsky, 1997) y la velocidad de descomposición depende de la especie vegetal (Poi de Neiff y Neiff 1988, Hammerly *et al.* 1989, Neiff y Poi de Neiff 1990, Poi de Neiff y Bruquetas de Zozaya 1991, Poi de Neiff y Casco 2001, Capello *et al.* 2004, Galizzi y Marchese 2007, Ramseyer y Marchese 2009) con mayores tasas en ambientes ricos en nutrientes (Webster y Benfield 1986). Los compuestos recalcitrantes pueden ser utilizados como alimento por los detritívoros, porque ofrecen un sustrato para la microbiota, más que como recurso trófico en si mismo (Wantzen y Wagner 2006). Durante la descomposición, el contenido de N y P de los detritos se incrementa como consecuencia de la colonización microbiana, lo que aumenta su valor nutricional (Webster y Benfield 1986, Gessner y Chauvert 1994). En ambientes del río Paraná el procesamiento está positivamente relacionado al grado de conectividad, amplitud de la potamofase y ubicación del ambiente dentro de la llanura (Poi de Neiff *et al.* 2006). En todos los ambientes acuáticos, el detrito es una fuente múltiple para los macroinvertebrados bentónicos (Polis y Strong, 1996), como hábitat, recurso trófico y refugio contra la depredación (Holomuzki y Hoyle 1990, Reice 1991, Dudgeon y Wu 1999).

Ensamblajes de invertebrados bentónicos y grupos funcionales tróficos en lagunas con distinto grado de conectividad en la llanura aluvial del río Paraná Medio

Las funciones de las especies reflejan su adaptación a las condiciones ecológicas (Townsend y Hildrew 1994) y la heterotrofia/autotrofia puede ser analizada desde el punto de vista de la abundancia relativa y riqueza de los grupos funcionales tróficos (Merritt *et al.* 2002). En ambientes autotróficos dominan los herbívoros y en ambientes heterotróficos los detritívoros (Cummins *et al.* 2005). En la región Neotropical, existe una marcada afinidad de los invertebrados por el consumo de detritos finos y adquisición por mecanismos de colección-recolección (Tomanova *et al.* 2006). En ambientes lóticos y lénticos del río Paraná Medio, los grupos dominantes son los detritívoros colectores recolectores y filtradores, independientemente de la eficiencia del ambiente y del origen de los aportes (Marchese *et al.* 2002, Ezcurra de Drago *et al.* 2007, Zilli *et al.* 2008 a). Los trituradores tienen escasa representación, inclusive en ambientes ribereños (Neiff y Poi de Neiff

1990) y su presencia depende de la calidad del recurso (Zilli *et al.* 2008 a). En ríos neotropicales, el tamaño de los *taxa* típicamente trituradores es muy pequeño (≤ 2 mm) (Wantzen y Wagner 2006), que conjuntamente con densidades bajas, resulta insuficiente para procesar la constante y abundante biomasa primaria producida. Los aportes de materiales alóctonos de árboles y arbustos, se relacionaron con la mayor constancia y abundancia de *Polypedilum* en Irupé (Ir), el que fuera observado triturando hojas (Ezcurra de Drago *et al.* 2007). Los nemátodos pueden minar las hojas de *Salix*, lo que acelera los procesos de descomposición (Capello *et al.* 2004), por lo que debido a su gran densidad (máxima en La Mira) podrían cumplir un papel importante en el acondicionamiento de la materia orgánica. Por otro lado, los macrocrustáceos omnívoros, reemplazarían a los trituradores de las regiones templadas (Wantzen y Wagner 2006) y algunos invertebrados semiacuáticos consumen tejidos vivos de plantas vasculares (Poi de Neiff *et al.* 1977). De los resultados obtenidos se puede inferir que las tramas tróficas con base en el detrito estructuraron los ensambles bentónicos de las lagunas estudiadas, sustentadas en aportes autóctonos, alóctonos terrestres o sestónicos-alóctonos.

La asignación de grupos funcionales tróficos para los invertebrados de ríos de primeros órdenes principalmente del Hemisferio Norte, deben ser adaptadas cuidadosamente para la región Neotropical (Poi de Neiff 1991, Callisto *et al.* 2001, Buss *et al.* 2002) aunque las clasificaciones funcionales no siempre suponen utilización obligada de un recurso (Mihuc y Minshall 1995, Mihuc 1997). Los invertebrados acuáticos neotropicales, suelen ser generalistas omnívoros, con gran plasticidad en los modos de adquisición (Covich 1988, Motta y Uieda 2004, Rueda-Delgado *et al.* 2006).

Los quironómidos en general son micrófagos y algunos géneros de las subfamilias Orthoclaadiinae y Chironominae incluyen fitófagos obligados, que minan tejidos blandos de macrófitas sumergidos al que utilizan como recurso alimenticio (Oliver 1971, Pinder 1986). *Cricotopus*, frecuentemente asociado a plantas sumergidas (Cranston *et al.* 1989) es un potencial controlador de las poblaciones de *Myriophyllum* e *Hydrilla* en relación con su hábito minador (Cuda *et al.* 2002). Su presencia en el ambiente aislado (LM) y el contenido intestinal de sus larvas, se corresponde con hábitos herbívoros y probablemente utilización de los macrófitas sumergidos como refugio. La mayoría de las larvas de insectos son oportunistas e ingieren una amplia variedad de recursos disponibles en el ambiente (Hynes 1970, Cummins 1973). Las larvas de quironómidos son omnívoros oportunistas, e ingieren una gran cantidad de categorías alimentarias (Cummins y Klug 1979), aún cuando no todo el material ingerido sea asimilado. Escaso nivel de selectividad, se observó para quironómidos en ríos de primeros órdenes de la región tropical (Nessimian y Sanseverino 1998, Henriques-Oliveira *et al.* 2003), con consumo generalizado de detritos finos, restos de hojas y madera como componente dietario principal para ciertos *taxa* (*Polypedilum*, *Chironomus*, *Tanytarsus*, etc.) y ocasional en otros (*Rheotanytarsus*, *Djalmabatista*, etc.). Los estadios larvales pueden diferir en su tipo de alimentación (Oliver 1971, Cummins 1973). Los Tanypodinae pueden consumir detritos

aunque no crecen rápidamente con este alimento de menor calidad (Mackey 1977). El análisis de contenido intestinal demostró el consumo generalizado de detritos finos (material amorfo) y omnivoría en relación con la fuente de alimento y por el consumo de diferentes niveles tróficos (Pimm 1982). Los restos vegetales, presentes en el contenido intestinal de larvas de *Chironomus* spp. (estadios III y IV principalmente), con frecuencia relativamente baja, los ubica dentro de los trituradores facultativos (Cummins 1974) complementando por este mecanismo de adquisición, la alimentación por recolección. *Tanytus punctipennis* se alimentó prioritariamente de diatomeas. Las diatomeas constituyen el grupo de algas mejor digerido y asimilado por quironómidos (Kajak y Warda 1968), por lo que su consumo por diferentes *taxa* -incluso principalmente detritívoros- podría tratarse de la selección específica de este ítem más que de su consumo accidental. En los macroinvertebrados acuáticos, la asimilación es el término más variable, desde menos del 5% para los detritívoros a casi el 90% para los depredadores carnívoros (Benke y Wallace 1980). La eficiencia de producción neta (P/A) es menos variable y frecuentemente cercana al 50%. De tal modo un detritívoro puede destinar solo 2% de su alimento a producción mientras que un depredador hasta el 45% (Benke 1996). Los consumidores secundarios, consumen un recurso de elevado valor nutritivo (Cummins y Klug 1979). Esto explica la amplia distribución y abundancia de larvas de Tanypodinae que consumen oligoquetos como ítem principal (principalmente *Coleotanytus* spp.), así como su producción secundaria y productividad relativamente elevadas.

Los restos de troncos y ramas provenientes de la vegetación marginal, representan sitios de colonización para insectos (Marchese *et al.* 2002). Los aportes de la vegetación arbórea, tienen una importancia relativa a su distancia respecto del cuerpo de agua, con importancia para las vías detritívoras (Wallace y Benke 1984, Cuffney 1988, Wallace *et al.* 1997) y para los depredadores debido a la elevada productividad de invertebrados por la mayor estabilidad que generan localmente los restos de troncos y ramas (Benke *et al.* 1984). La laguna de conexión directa temporaria (Irupé) presentó una mayor cantidad de insectos no registrados en las lagunas de la Isla Carabajal, relacionado con su heterogeneidad marginal, participación en una red de drenaje diferente y la mayor estabilidad aérea para los enjambres, ofrecida por la densa vegetación arbórea y arbustiva. La diversidad de insectos de Irupé determinó una composición con mayor representación de los diferentes grupos funcionales. En el caso de El Puesto, la alternancia de fases determinó la coexistencia de *taxa* potámicas, propias de ambientes con escaso contenido de materia orgánica como *Parachironomus longistilus* (Marchese *et al.* 2002) e invertebrados filtradores (como bivalvos, crustáceos, etc.). La densidad y frecuencia de filtradores como ostrácodos y harpacticoideos en El Puesto y Vuelta de Irigoyen, permiten inferir un mejor desarrollo de los mecanismos de filtración en los ambientes de elevada conectividad, probablemente por un mayor aporte sestónico desde el cauce principal.

Los oligoquetos, principalmente colectores-recolectores, tienen amplia distribución en los diferentes mesohábitat del río Paraná y tributarios (Marchese 1981, Ezcurra de Drago *et al.* 2007,

Takeda *et al.* 2000, Marchese y Ezcurra de Drago 1992, Marchese *et al.* 2002, Ezcurra de Drago *et al.* 2004). En todas las lagunas fueron dominantes en densidad, con una alta riqueza de especies, sobre todo en el ambiente aislado (LM). *Limnodrilus hoffmeisteri* y *Aulodrilus pigueti* son ubicuos y abundantes en sitios con buena proporción de materia orgánica en sedimentos de fondo (Marchese y Ezcurra de Drago 1983, Bertoldi de Pomar *et al.* 1986, Marchese 1987) y conjuntamente con *Trieminentia corderoi*, fueron componentes comunes de los ensambles de todas las lagunas. Los hábitats con mayor tiempo de residencia y microhábitat de diferente calidad de detrito (La Mira e Irupé), presentaron una mayor densidad y diversidad de oligoquetos, con la máxima importancia relativa en términos de biomasa y producción. *Tubifex tubifex* se encuentra bien representado en ambientes con escasa profundidad y la forma blanchardi en ambientes con elevada conductividad (Marchese 1987, Marchese y Ezcurra de Drago 2006). Fue el oligoqueto dominante en Irupé en todas las estaciones de muestreo (mínima profundidad promedio y mayor conductividad) y en Vuelta de Irigoyen (mayor conductividad y porcentaje de arena), no encontrándose en La Mira y El Puesto. Los individuos fueron relativamente grandes, lo cual determinó el tamaño máximo individual empleado en la estimación de la producción secundaria y productividad en Irupé y Vuelta de Irigoyen. *Pristina synclites* (común en los ensambles de Irupé) y *Paranadrilus descolei*, dominante en el cauce principal (Marchese 1984, Bertoldi de Pomar *et al.* 1986) se registraron conjuntamente con *Tubifex tubifex*, lo que indica requerimientos semejantes. En el ambiente aislado y las lagunas de conexión temporaria (principalmente Irupé), la mayor riqueza de Naidinae y Pristininae, con alta densidad en La Mira, se relacionan con la mayor heterogeneidad de hábitats generados por la vegetación (mayor cobertura) y quizás una mayor densidad de algas perifíticas, alimento frecuente de estos *taxa* (Mc Elhone 1979, Harper *et al.* 1981).

En ambientes con mayor velocidad de corriente, se produce un rápido lixiviado de compuestos no estructurales de elevada energía y palatabilidad (Wetzel 1981). La materia orgánica disuelta es un recurso importante en las tramas tróficas de ríos (Wallace *et al.* 1987, Benke y Wallace 1997, Hall y Meyer 1998). El detrito amorfo es rico en bacterias (Carlough y Meyer 1989) y tiene un elevado valor nutricional para invertebrados acuáticos (Edwards y Meyer 1986, Edwards 1987). El seston tiene diversas fuentes y se origina por diferentes mecanismos (deyecciones, abrasión mecánica, actividad microbiana, aportes de MOPF y disuelta alóctona que flocula, etc.) (Anderson y Sedell 1979). Su valor nutritivo repercute en la respuesta poblacional o de tamaño individual de los invertebrados filtradores (Cummins *et al.* 2005). En el río Paraná Medio, las múltiples fuentes de materiales transportados en suspensión, generan una constante disponibilidad de recursos y no limitan el crecimiento y producción de ambientes conectados (Benke y Parsons 1990, Stites *et al.* 1995, Benke y Wallace 1997). *Corbicula fluminea* y *C. largilerti*, introducidas en el río de La Plata entre 1965-1975 (Ituarte 1994), comúnmente se desarrollan en ambientes arenosos, poco profundos y bien oxigenados, con mayor distribución de la segunda especie en presencia de

sustratos limosos (Darrigran 1992 b). A pesar de la capacidad dispersiva de la larva velíger (Ituarte 1981), su presencia estuvo limitada a los ambientes más cercanos al cauce, con valores elevados sobre todo de biomasa, en aquellas estaciones de muestreo en que se registraron las características mencionadas (sobre todo en Vuelta de Irigoyen). Estas especies compiten por el espacio y alimento (Darrigran 1992 a), por lo que su dominancia indica localmente el desplazamiento potencial de otros bivalvos filtradores. Las valvas vacías de Corbiculidae registradas en La Mira y la ausencia de ejemplares vivos, señalan que el aislamiento prolongado fue la causante de su desaparición para este ambiente. En el ambiente de conexión temporaria (El Puesto), a pesar de la cercanía a Vuelta de Irigoyen, la densidad, presencia y biomasa de este *taxon* fueron muy bajas. La total ausencia de adultos en Irupé, señala la importancia de la distancia al cauce en la estructuración de los ensamblajes. El desarrollo de una fase de aislamiento y el menor caudal de los cauces secundarios (río Mini) determinarían un menor *fitness* de estos bivalvos. Aún a escala local (laguna), la heterogeneidad ambiental (microhabitat) y dinámica temporal establecen ensamblajes con representación variada de bivalvos (mayor presencia de esféridos en la estación de muestreo E3 de la laguna Vuelta Irigoyen). Por otro lado, *Corbicula* favorece en el micro-mesohábitat, la presencia de detritos que captados desde el seston, se transforman en un recurso disponible (como heces) para la microbiota local, así como para otros detritívoros (Stites *et al.* 1995). Los gasterópodos, que se alimentan de detritos o bioderma (Castellanos y Landoni 1995), fueron más abundantes (*Heleobia*) en las estaciones de muestreo en que Corbiculidae fueron importantes, encontrándose incluso algunos ejemplares de *Pomacea canaliculata* y *Asolene*. La mayor conectividad y los procesos de competencia y facilitación para la colonización de gasterópodos (Wallace *et al.* 1987) se asociaron en estas lagunas con una biomasa y bioproductividad de moluscos más variada, con presencia en La Mira e Irupé de bivalvos filtradores más pequeños (esféridos) en general y escasa representación de gasterópodos.

Los peces son huéspedes de las larvas gloquidio de Hyriidae (Bonetto y Ezcurra 1962), en el caso de *Diplodon parallelopipedon*, entre los hospederos se encuentran *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) y *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1837) (Bonetto 1954), dos especies que pueden alcanzar el 80% de la densidad ictícola de lagunas en el Paraná Medio (Cordiviola de Yuan 1977). El flujo constante de peces entre los ambientes conectados y el río, probablemente condicione un mayor transporte de las larvas fuera de la laguna. En La Mira, el aislamiento impide la migración de los peces y por ende de los parásitos (se observaron juveniles posiblemente de *P. lineatus* muertos en la zona de desborde lateral durante la infiltración), lo que se relaciona con una alta densidad de estos organismos. *D. parallelopipedon* puede alcanzar una biomasa de hasta 372 g (Bonetto 1954) y en La Mira si bien se estimaron pesos secos inferiores, se recolectaron ejemplares con una biomasa mayor respecto de la calculada para los demás ambientes leníticos, quizás por una mayor estabilidad ambiental. En los ambientes conectados, la mayor afluencia de peces no sólo disminuiría las poblaciones de los bivalvos porque se dispersan las gloquidio, sino además

posiblemente por una mayor presión de depredación. *Castalia inflata* presenta amplia tolerancia a condiciones ambientales, encontrándose en fondos limosos o limo-arcillosos, en ambientes leníticos y lóticos principalmente en zonas de menor velocidad de la corriente del río Paraná (Bonetto 1961), por lo cual se registraron ejemplares en las distintas lagunas estudiadas.

En sistemas de río con llanura aluvial, la complejidad de organización de los ensambles bentónicos, aumenta en la dimensión transversal (Ezcurra de Drago *et al.* 2007, Zilli *et al.* 2008 a). El bentos de las lagunas en general es distinto al de los ambientes lóticos (Ezcurra de Drago *et al.* 2007), con gradientes laterales de composición de unidades taxonómicas, abundancia y biomasa en el sentido cauce principal-cauces secundarios-llanura de inundación (Bertoldi de Pomar *et al.* 1986). El bentos del cauce principal es muy abundante, con dominancia de una única especie en la faja central y mayor diversidad en las riberas debido a la estabilidad y mayor porcentaje de materia orgánica (Marchese 1981, 1984, Bertoldi de Pomar *et al.* 1986, Marchese y Ezcurra de Drago 1992, Marchese *et al.* 2002). A pesar de su mayor densidad, los organismos de la faja central, tienen escasa biomasa debido a su pequeño tamaño (Ezcurra de Drago *et al.* 2007). A pesar de las diferencias zonales, la composición del cauce principal es más constante que en los ambientes de la llanura donde las diferencias entre aguas altas y bajas tienen mayor incidencia (Marchese *et al.* 2002, Drago *et al.* 2003). Las lagunas conectadas compartieron una mayor cantidad de especies y las fluctuaciones en los ensambles fueron más evidentes entre las fases hidrológicas en las lagunas cercanas al cauce principal, con disminución de la densidad en El Puesto y Vuelta Irigoyen, luego del pico de aguas altas (máxima conexión). Los niveles de conexión afectan los patrones de biodiversidad de sistemas río-llanura aluvial (Tockner y Ward 1999, Amoros y Bornette 2002). De tal modo, en las lagunas conectadas, la fase de aguas bajas (en Vuelta de Irigoyen) o aislamiento (en Irupé y en El Puesto) determinó un aumento de la densidad, biomasa y riqueza de unidades taxonómicas. La biomasa fue superior y más constante en los ambientes cercanos al cauce, a pesar del menor porcentaje de materia orgánica en sedimentos de fondo (MO/Sed), un resultado ciertamente sesgado por la presencia de bivalvos no nativos. Por otro lado, si la biomasa de estos no se tuviera en cuenta para Vuelta de Irigoyen y El Puesto, la correlación entre MO/Sed y biomasa sería positiva para las lagunas, sobre todo para oligoquetos. La diversidad α presentó un gradiente relacionado a la cantidad de materia orgánica, nivel de conectividad y distancia al cauce principal. Los índices de diversidad, fueron inferiores en La Mira y El Puesto con tendencias no lineales respecto al porcentaje de MO/Sed. En el ambiente de conexión permanente, si bien hubo baja riqueza, los índices de diversidad fueron relativamente mayores. Como se analizó, el desarrollo en biomasa de *Corbicula fluminea* y *C. largillierti* podrían determinar desplazamiento de otros bivalvos. Sin embargo, la baja densidad relativa de estas especies conjuntamente con una heterogeneidad del sustrato, que proporcionó parches disponibles para diferentes *taxa*, determinó una menor dominancia de invertebrados para la laguna.

Las lagunas de conexión directa presentan una mayor densidad de especies, riqueza y diversidad, que los ambientes aislados (Drago *et al.* 2003). Las lagunas localizadas en la llanura de avenamiento impedido (lejana al cauce principal), presentan avanzados procesos de eutrofización natural, acumulación de materia orgánica, estados anóxicos y empobrecimiento del bentos (Marchese y Ezcurra de Drago 2006). En áreas fuertemente influenciadas por el río, a pesar del avance de los procesos de sedimentación debido a un período hidrológico seco, las lagunas se “rejuvenecen” debido a la conectividad subsuperficial, mientras que en las zonas más alejadas, una menor influencia del río determina procesos de envejecimiento y senescencia (Drago *et al.* 2003). Si bien La Mira permaneció aislada desde fines de los 90s, la disponibilidad de nutrientes por infiltración y por el aporte de recursos que no derivan, conjuntamente con una elevada estabilidad y heterogeneidad ambiental, la alta cobertura vegetal flotante y sumergida y la gran cantidad de detritos, sostienen ensambles bentónicos con mayor densidad, riqueza de unidades taxonómicas y unidades en cada grupo funcional trófico, así como mayor cantidad de *taxa* exclusivos. Esto incrementa la estabilidad biótica, producción y retención de nutrientes (Marchese *et al.* 2002). Los quironómidos son muy abundantes en aguas poco profundas de lagos, lagunas y arroyos, favorecidos por una densa vegetación acuática, con diferencias de composición de especies en relación con la fracción de materia orgánica particulada en los sedimentos de fondo (Wiedenbrug 1993). Si bien los oligoquetos, fueron dominantes en este ambiente, lo que disminuyó los índices de diversidad, las tasas de reemplazo mayores en los meses primaverales, indican coexistencia temporal entre oligoquetos tubificinos y moluscos, típicamente estrategas K (Marchese y Ezcurra de Drago 1992, Ezcurra de Drago, *et al.*, 2007) e insectos que estacionalmente aprovechan la oferta de hábitat y recursos tróficos no limitantes. La acumulación de detritos genera mayor estabilidad metabólica y energética, debido a procesos más lentos (con procesamiento de compuestos refractarios a mediano o largo plazo), lo que incrementa la productividad, con presencia de detritos en estados de acondicionamiento diferente. La microbiota tiene tasas de reemplazo superiores que los detritívoros (Wetzel 1981) y presenta elevada palatabilidad (Bärlocher 1983). En procesos de descomposición de broza, la mayor diversidad de invertebrados se alcanza en estados intermedios por mayor colonización microbiana (Galizzi y Marchese 2007). El detrito puede ser una buena fuente nutritiva para los invertebrados acuáticos incluso sin estar acondicionado (Wetzel 1981). Un ensamble dominado por invertebrados con elevada afinidad por un mismo recurso, indica menor competencia interespecífica y por ende mayor disponibilidad del recurso (Tomanova *et al.* 2006). El aislamiento superficial disminuye la probabilidad de que ingresen nuevos *taxa* de ciclo netamente acuático, lo que permite la estabilización de las interacciones biológicas con dominancia de algunas especies por exclusión competitiva, mientras que la mayor riqueza se relaciona con perturbaciones de este estado por el ingreso de insectos que llegan al ambiente desde el acervo metapoblacional regional y encuentran elevada disponibilidad de recursos (hábitat).

En la laguna de conexión temporal cercana al cauce (El Puesto), hubo dominancia de oligoquetos y bivalvos, con menor biomasa y riqueza, producto de mayor inestabilidad temporal (mayores cambios en el reemplazo temporal) por factores abióticos relacionados con el nivel de conectividad y probablemente depredación, principalmente durante el mayor ingreso de los peces durante la época estival (Rossi et al. 2007). Los insectos probablemente deriven hacia el sistema o bien, ante fuertes presiones de depredación se refugien en zonas marginales menos expuestas. A diferencia de El Puesto, donde existe una fuerte influencia de los factores abióticos en la estructuración de los ensambles, en Irupé los factores bióticos podrían ser más importantes, con una situación intermedia entre El Puesto y La Mira. En este ambiente relativamente alejado del cauce principal, hubo mayor riqueza y diversidad de unidades taxonómicas de invertebrados. Además, si bien la densidad de macroinvertebrados fue la menor en promedio, los valores de biomasa fueron elevados sobre todo para oligoquetos. La diversidad de invertebrados se relaciona con una mayor variedad de recursos de calidades diferentes y con la heterogeneidad espacial y en ríos y arroyos, las condiciones del sustrato son el principal determinante a microescala de la distribución de los invertebrados (Rabeni y Minshall 1977, Minshall 1988). Sedimentos arenosos y areno-limosos, con altos porcentaje de detritos gruesos determinan una mayor representación de larvas de quironómidos (Hynes 1970). En Irupé, la distancia al cauce secundario y procesos de sedimentación y erosión locales, determinaron diferencias en la composición y abundancia de ensambles bentónicos en relación con la granulometría y composición por fracciones de la materia orgánica de los sedimentos de fondo. Las diferencias entre fases hidrológicas fueron menos marcadas que para El Puesto donde la influencia fue directa.

Las lagunas de la llanura aluvial muestran un espectro de condiciones a diferentes escalas (mesohábitat, microhábitat) en relación con sus características morfométricas, topográficas y nivel de conectividad (Drago *et al.* 2003). La diversidad provee un buen enfoque para el estudio de sistemas río-llanura aluvial (Ward *et al.* 1999, Amoros y Bornette 2002) lo que señala el reemplazo de *taxa* entre hábitat e indirectamente la heterogeneidad ambiental (Koleff *et al.* 2003, Stendera y Johnson 2005) y la presencia de filtros locales al acervo de *taxa* regional (Poff 1997, Hieber *et al.* 2005). El régimen hidrológico y la conectividad aumentan la diversidad de recursos (Neiff y Poi de Neiff 2003). La diversidad β en este estudio fue menor entre las lagunas conectadas. Las mayores diferencias en el reemplazo temporal se observaron en los ambientes conectados con posterioridad a la máxima conexión, manteniéndose luego en niveles muy bajos. En la laguna aislada (La Mira) las diferencias se relacionaron con la mayor tasa de reemplazo fenológico principalmente de insectos que eventualmente abandonan el ambiente y permanecen en el sistema como adultos, huevos o algún estado de resistencia (estrategas r) o bien colonizan otros cuerpos de agua. Este gradiente señala la importancia de la conexión/aislamiento y de la conectividad, que determinan diferencias espaciales y generan una diversidad β y γ elevadas. La relación α/β es escala dependiente, dado que un incremento en la unidad muestral, disminuirá el reemplazo espacial

regional (Magurran 2003). La incorporación de un mayor número de estaciones de muestreo (unidades muestrales) en los sectores marginales-litorales podría disminuir beta entre las lagunas, por la presencia de *taxa* comunes sobre todo en los ambientes conectados con mayor irregularidad marginal y área superficial (El Puesto y Vuelta de Irigoyen). Si se considera el área de cada ambiente como reflejo de heterogeneidad potencial, los mayores valores se registrarían en sentido Vuelta Irigoyen-El Puesto-La Mira -Irupé.

Los valores de riqueza potencial estimados para las lagunas de menor conectividad y los máximos porcentajes de incremento respecto de la diversidad α calculada, señalan una elevada disponibilidad de recursos y heterogeneidad ambiental que determinan insaturación del sistema y listas taxonómicas incompletas. Por otro lado, el porcentaje relativamente elevado para la diferencia entre las riquezas calculada y potencial para la laguna de conexión permanente (Vuelta de Irigoyen) podría indicar procesos de instauración como consecuencia de la constante inestabilidad ambiental. La laguna El Puesto presentó una riqueza bastante cercana a la carga potencial, aunque se calculó una mayor heterogeneidad en la distribución de unidades taxonómicas poco frecuentes.

Producción Secundaria-P/B

La biomasa es una expresión de la disponibilidad de alimento y substrato, la tasa de crecimiento y el voltinismo definen la producción secundaria (Waters 1977, 1979, Butler 1982, Benke 1984). La biomasa anual media ha sido empleada como una medida indirecta de la producción secundaria de invertebrados bentónicos (Juday 1940, Lindeman 1942) sin embargo esto puede conducir a una subestimación importante de la misma (Watters 1977, Benke 1993). Para insectos de las regiones templadas, se estimaron producciones secundarias altas debido a la alta biomasa individual (Lindergaard y Jónasson 1979). La temperatura no es considerada un factor limitante para la biomasa (Lindergaard y Jónasson 1979). En ambientes templados fríos, la emergencia de insectos se sincroniza durante el corto período estival (Butler 1982) con ciclos principalmente univoltinos, mientras que en ambientes cálidos los períodos de emergencia son más prolongados (Tokeshi 1995, Stagliano *et al.* 1998) con predominancia de ciclos multivoltinos, P/B altos y superposición de generaciones (Benke y Jacobi 1994). Los insectos tienen una gran variación en la duración de los ciclos vitales en relación con factores climáticos (Jonasson 1972, Mackey 1977, Butler 1982). Un ciclo de vida corto sumado a una elevada biomasa y densidad tienen un papel importante en el flujo energético de los sistemas (Coffman y Ferrington 1988). El desarrollo de los insectos está determinado por factores filogenéticos, disponibilidad de recursos, competencia intra e interespecífica, estabilidad del hábitat, oxígeno disuelto, temperatura, etc. (Jónasson 1972, Butler y Anderson 1990, Jackson y Sweeney 1995, Danks 2006). La temperatura es uno de los factores más importantes en la bionomía de insectos (Biever 1965, Jónasson 1972, Mackey 1977, Butler, 1982, Trivinho-Strixino y Strixino 1982, Benke *et al.* 1984, Sweeney 1984, Strixino y Trivinho-Strixino

1985, Lindergaard y Mortensen 1988, Corbi y Trivinho-Strixino 2006, Danks 2006). Muchas especies de Chironomidae pueden completar sus ciclos velozmente (Mackey 1977, Gray 1981, Stites y Benke 1989), con duración entre 15-45 días a temperaturas promedio de 20 °C (Gray 1981, Menzie 1981, Ladle *et al.* 1985, Reynolds y Benke 2005), mientras que el tiempo de desarrollo inmaduro puede durar entre 4-6 semanas (Jackson y Sweeney 1995). La duración del ciclo de vida de *Chironomus xanthus* (Trivinho-Strixino y Strixino, 1982), *Goeldichironomus luridus* Trivinho-Strixino y Strixino, 2005 y *G. maculatus* Strixino y Strixino, 1991 (Corbi y Trivinho-Strixino 2006) se relacionó con la temperatura. La corta duración del ciclo vital de *Chironomus calligraphus* en laboratorio a temperaturas elevadas (Zilli *et al.* 2008 b) y la emergencia adelantada de *Goeldichironomus holoprasinus* por una aumento de la temperatura en la sala de cultivo (Zilli *et al.* 2009), señalan la importancia de esta variable para la duración del ciclo vital y probablemente para el voltinismo de los *taxa* de nuestra región.

La fenología de la emergencia, se relacionó con las estaciones más cálidas. Para Chironomini y Tanypodinae, se estimaron en general ciclos superpuestos de numerosas generaciones durante los meses de mayor temperatura (\bar{x} 26 °C), con menor actividad otoñal e invernal (\bar{x} 16 °C). El incremento de la actividad reproductiva para la mayoría de los quironómidos, señala la importancia de la estacionalidad en sus ciclos vitales, inclusive para los Orthoclaadiinae y Tanytarsini que desarrollaron ciclos cortos durante primavera principalmente (presencia de larvas principalmente en esta estación climática). En climas muy fríos, ciertos quironómidos desarrollan estructuras de resistencia (*Polypedilum*, *Dicrotendipes*) mientras que simultáneamente otros *taxa* tienen una considerable estenotermia (*Chironomus*) (Danks y Jones 1978). Los insectos pueden permanecer en el último estadio durante el invierno (Hauer y Benke 1991). La escasa representación de los insectos en general durante los meses de menor temperatura, podría deberse a su permanencia en el ambiente en algún estado metabólico reducido. La disminución en la densidad de todos los insectos detritívoros durante el invierno podría deberse a efectos indirectos de la temperatura sobre las poblaciones al disminuir la supervivencia en relación con la presencia de detritos de menor valor nutritivo (Benke 1998). Los insectos depredadores no tuvieron fluctuaciones marcadas en sus densidades, debido quizás a la prevalencia de presas durante todo el año. La abundancia de *Chaoborus*, depredador que migra en la columna de agua (Kajak y Rybak 1979), con constancia anual en el bentos de La Mira, se puede relacionar con la disponibilidad de microcrustáceos que habitan aún en las zonas más profundas (elevada penetración lumínica, mayor transparencia en general).

Diferencias en el tiempo generacional, voltinismo y productividad de *Ablabesmyia reissi* Paggi y Suárez, 2000, en un lago andino, se relacionan con la zonación térmica, cobertura vegetal y contenido de materia orgánica que determinan una mayor o menor disponibilidad de presas (Añón Suárez 1997, Añón Suárez 2002). Pickard y Benke (1996) señalan que la abundancia de larvas puede estar afectada por cambios en la cobertura de macrófitas y el hábitat de las larvas condiciona

los patrones temporales de la emergencia (Stagliano *et al.* 1998). Las mayores diferencias entre las lagunas en la composición de larvas de insectos, fluctuaciones de densidad y atributos de los ciclos vitales, ciertamente no se relacionaron con diferencias zonales marcadas de temperatura del agua dentro de la laguna o entre ellas debido a su régimen anual polimíctico (Drago y Paira 1987). Si bien la emergencia de insectos no fue medida, los perfiles batimétricos no serían tan pronunciados como para establecer diferencias zonales marcadas, estando si relacionada indirectamente a la zonación de los macrófitas arraigados.

La tasa de crecimiento puede estar afectada por la disponibilidad y calidad del alimento (Ward y Cummins 1979, Hauer y Benke 1991), la que aumenta cuando el detrito se encuentra enriquecido (Stites y Benke 1989, Benke 1998), lo que afecta la biomasa y tasa de renovación para organismos de una misma especie. El tiempo de desarrollo, puede estar determinado por el tamaño final alcanzado en una especie (Benke 1979), por lo que los mayores valores de P/B, se relacionan con organismos pequeños, usualmente estrategias r. La menor producción de Chironominae alimentadores de depósito en Vuelta de Irigoyen, se debe a la menor disponibilidad de recursos y sustratos menos favorables para su asentamiento. La mayor estabilidad, abundancia de un recurso enriquecido y cobertura vegetal en La Mira, aparecieron vinculadas con una mayor adquisición para *Chironomus* spp. y Tanypodinae en general (biomasa y producción mayores) y mayor frecuencia de larvas de diferentes estadios para todos los *taxa* (mayor supervivencia). El menor reemplazo para *Coelotanypus* spp. en La Mira respecto de las lagunas del subsistema conectado de la Isla Carabajal, se debió principalmente a que se estimó una mayor biomasa general y supervivencia para las larvas en el último estadio. Mayor cantidad de materia orgánica en sedimentos de fondo genera mayor abundancia de detritívoros y en consecuencia de depredadores. La producción secundaria de quironómidos para la zona marginal con predominancia de *Nuphar* (6% del área superficial del ambiente) fue 12,5 veces superior respecto de una zona de aguas libres (Mackey 1977). La estabilidad y cobertura vegetal en LM, determinarían una mayor densidad, voltinismo y producción secundaria por disponibilidad de recursos tróficos enriquecidos y de sustratos distribuidos en la laguna necesarios para la oviposición y emergencia (Stagliano *et al.* 1998). En Irupé, *Chironomus* spp. tuvo el máximo valor de reemplazo por la presencia de larvas de menor tamaño que completaron su ciclo más rápidamente que en los otros ambientes. Si bien esta laguna tuvo un área superficial menor, la presencia de vegetación y restos de troncos y ramas marginales determinaría una mayor oviposición en estas zonas de mayor estabilidad y menor dispersión de las larvas. Dada la elevada disponibilidad de recursos (detritos y presas) las larvas completarían sus ciclos en estas zonas y los Tanypodinae acudirían a las mismas en búsqueda de presas, por lo que la representación en los hábitats analizados sería menor. Por otro lado, la menor duración de las generaciones de Chironomini en El Puesto, estableció una mayor producción y reemplazo que en los otros ambientes conectados. Los valores de reemplazo relativamente elevados señalan la presencia de *taxa* adaptados a un ambiente inestable, que completan rápidamente su

ciclo vital, como en el caso de Tanypodinae para Vuelta Irigoyen y El Puesto. Los valores de producción secundaria de *Chironomus* spp. en las lagunas, fueron ligeramente inferiores a los calculados para *C. xanthus* en laboratorio (Strixino y Trivinho-Strixino 1982). Por otro lado, la producción secundaria estimada para *Coelotanypus* spp. en un ambiente lenítico pampásico (Masferro *et al.* 1991), fue semejante, aunque superior a nuestros valores, probablemente en relación con diferencias metodológicas. Asimismo los valores de producción secundaria fueron en promedio cuatro veces superiores para los Tanypodinae que el estimado para *Ablabesmyia reissi* por el mismo método en un lago andino (Añón Suárez 2002).

Los quironómidos representan frecuentemente el 50% de la biomasa bentónica (Strayer 1985). En las lagunas, la biomasa de este *taxon* fue escasa y muy inferior a ese porcentaje (0,01% Vuelta de Irigoyen- 4,1% La Mira). Por otro lado, la productividad tuvo una importancia elevada respecto de la de otros *taxa*. La biomasa es una medida más directa de utilización del recurso que la numérica (Magurran 2003) y la producción secundaria y productividad tienen una fuerza integradora mayor (Benke 1984).

La mayoría de los ensamblajes de efemerópteros, presentan un número muy bajo de especies como mecanismo de reducción de la competencia (Huryn y Wallace 1987). En sedimentos con granulometría fina, *Campsurus* Eaton, 1868 es pionero (Nolte 1988), por lo que tuvo mayor densidad en ambientes con mayor proporción de esta fracción (El Puesto y La Mira). En las lagunas estudiadas, se registraron otros efemerópteros ocasionalmente, por lo que se puede inferir su elevada capacidad competitiva. Se observaron comportamientos de huida en condiciones de inestabilidad para el género; *Campsurus melanocephalus* Pereira y Da-Silva, 1991 se encontró enterrado a 60 cm en sedimentos sueltos (Pereira y Da Silva 1991), así como *C. notatus* Needham y Murphy, 1924, en el río Amazonas (Nolte 1987). *C. violaceus* está adaptado a los pulsos de inundación, con migración de las larvas más pequeñas hacia las riberas para evitar la acción erosiva (Melo *et al.* 1993). La mayor estabilidad en La Mira, determinaría la elevada frecuencia y alta biomasa por la disponibilidad constante de recursos. La mayor densidad, biomasa y proporción de larvas de los últimos estadios en El Puesto, se relacionan con su capacidad competitiva en ambientes inestables, lo que determina una elevada producción secundaria y P/B anual. Su menor presencia en primavera se podría relacionar con la emergencia durante este período (Sweeney 1978), lo cual se observó incluso en La Mira. Sin embargo también podría indicar la migración hacia zonas de menor velocidad de corriente debido a la máxima conectividad en M8/M9, con un comportamiento semejante al observado en la región tropical.

En la mayoría de los estudios de efemerópteros, presentan ciclos uni o bivoltinos y P/B anuales usualmente menores a 12 (Waters 1977). *Campsurus violaceus* tuvo ciclo de vida bivoltino en un ambiente lótico tropical (Melo *et al.* 1993) y otros autores, encontraron para la misma región un ciclo univoltino (Takeda y Gryzbkowska 1997). Su producción secundaria fue 23,15 g.m⁻².año⁻¹ con un P/B de 4,92 en un ambiente lótico (Takeda y Gryzbkowska 1997) y de 46,15 g.m⁻².año⁻¹ en

un ambiente lenítico eutrófico (Cressa 1986). Valores de P/B anual para poblaciones univoltinas se encuentran entre 1 y 10 (Waters 1977). Para algunos dípteros y efemerópteros valores elevados de reemplazo determinan mayor producción secundaria (10-25 g.m⁻² con P/B mayores a 100 para quironómidos por ejemplo) (Benke 1984, 1993). Los valores de producción y P/B para datos de campo pueden ser mucho menores que los de laboratorio debido a la influencia de las restricciones bióticas y abióticas ecosistémicas (Menzie 1981). De tal modo, las estimaciones en campo serían menores a los valores de reemplazo y producción secundaria potenciales.

En el cauce principal del río Paraná y cauces secundarios de mayor caudal, la biomasa bentónica alcanzó un promedio anual de 107 mg.m⁻². En estos ambientes *Narapa bonettoi* Righi y Varela, 1983 (oligoqueto dominante), tuvo una producción de 9 mg.m⁻².año⁻¹ y un P/B de 1,5, mientras que en cauces secundarios menores con 0,607 % de C en los sedimentos, el promedio anual de biomasa fue de 164 mg.m⁻² y la producción de la especie de oligoquetos dominante (*L. hoffmeisteri*) fue de 47 mg.m⁻².año⁻¹ con un P/B de 1,12 (Marchese 1994, Marchese *et al.* 2002). Los oligoquetos tuvieron mayor producción secundaria en los ambientes con mayor porcentaje de materia orgánica en sedimentos de fondo, principalmente en La Mira. El reemplazo en Irupé fue mayor debido a que el cálculo de producción secundaria se basó en el tamaño individual de *Tubifex tubifex* de gran tamaño, mientras que la biomasa promedio no fue tan elevada, como en el ambiente aislado.

Los bivalvos tuvieron importante producción secundaria en todos los ambientes, con mayor valor en Vuelta Irigoyen por la constancia de *Corbicula fluminea*. La elevada producción de un *taxa*, puede indicar exclusión competitiva de otros por elevado P/B (Benke y Jacobi 1994). Sin embargo, su bioproduktividad en los ambientes no fue elevada, como también fuera encontrado en el río Ogeechee (Stites *et al.* 1995). El 74% de su producción se atribuye al detrito filtrado, mientras que el 24% corresponde a diatomeas (Wallace *et al.* 1987). Su desarrollo en el ambiente de conexión permanente (VI), se relacionaría con la elevada calidad nutritiva del recurso sestónico alóctono. Los raspadores no tuvieron un reemplazo elevado, dado que muchos fueron individualmente grandes, como en el caso de *Heleobia*, que tuvo una mayor producción secundaria estimada en Vuelta de Irigoyen. Si bien los hirudíneos tuvieron una mayor producción y productividad en los ambientes con mayor disponibilidad de presas (correlación positiva con la producción de oligoquetos), por la eficiencia de producción neta de los depredadores (Benke 1996) todas las lagunas tuvieron valores de producción elevada para este *taxa*. La mayor biomasa promedio en La Mira, determinó un menor valor de P/B.

Una comprensión acabada de la producción secundaria sólo puede ser obtenida si se tiene en cuenta la heterogeneidad espacial y la distribución de los invertebrados en diferentes hábitats (Benke *et al.* 1984). En general, se ha demostrado que la subdivisión del ambiente (parches) incrementa la bioproduktividad de macroinvertebrados (Mackey 1977, Benke *et al.* 1984, Wallace y Benke 1984), con limitaciones a la producción secundaria según la disponibilidad de hábitat e importancia de la abundancia de macrófitas (Mackey 1977, Menzie 1981). La cantidad y calidad del alimento

limitan la biomasa y P/B y son importantes en la determinación de la producción en ambientes leníticos y la presencia de un recurso trófico no limitante, está señalada por el desarrollo de ciclos multivoltinos (Benke y Jacobi 1994) y por la abundancia y productividad de los invertebrados (Wallace *et al.* 1987). Los colectores generalistas pueden aprovechar un recurso de alta calidad en ambientes gobernados por un régimen hidrológico cambiante y aún así tienen la posibilidad de completar su ciclo durante períodos de producción primaria baja (Wallace *et al.* 1987), lo que afecta positivamente a toda la trama que se sustenta en ellos. Por otra parte, los trituradores herbívoros y raspadores obligados deben ajustar sus ritmos con los patrones estacionales de productividad primaria (Georgian y Wallace 1983). En La Mira hubo una mayor biomasa promedio anual y producción secundaria, por una mayor oferta de recursos base y hábitat, que a su vez establecieron una disponibilidad de recursos heterotróficos para niveles superiores. Asimismo constituye un reservorio de gran cantidad de insectos que por dispersión aérea, colonizan a otros ambientes leníticos y lóticos. Si bien las lagunas tuvieron una elevada producción de bivalvos, el éxito a largo plazo depende de un caudal de partículas sestónicas de elevado valor nutritivo (Benke y Parsons 1990), con poblaciones más constantes y de mayor biomasa en el caso de Vuelta de Irigoyen. De tal modo las lagunas posicionadas en los extremos de aislamiento (La Mira) y conexión permanente (Vuelta de Irigoyen) respectivamente, presentaron patrones bien definidos, donde en la primera se desarrolló una mayor bioproductividad sustentada principalmente en las tramas de detritos autóctonos, mientras que en la segunda prioritariamente por el seston alóctono, mucho del que posiblemente provenga del interior de la llanura aluvial. Entre estos extremos, las lagunas de conexión temporaria presentaron características de producción secundaria y P/B intermedias, con importantes aportes de oligoquetos e hirudíneos, posiblemente una migración hacia los sectores marginales de los insectos y producción elevada de bivalvos para El Puesto debido a su mayor cercanía al cauce principal. De tal modo la estabilidad/inestabilidad del sistema, sustenta situaciones que incrementan la disponibilidad de recursos de calidades diferentes.

Por otro lado, el grado de conectividad y la distancia al cauce principal del río Paraná determinan diferencias en la presión de depredación de peces que migran lateralmente para refugiarse, reproducirse o alimentarse en las lagunas. Los organismos bentónicos son importante fuente de alimento para otros invertebrados (Benke 1976, Stagliano *et al.* 1998, Benke *et al.* 2001), como fuera registrado en el análisis de dieta de quironómidos. Asimismo son importante fuente de alimento de muchos vertebrados (Jónasson 1972, Oliveros 1983, Beltzer 1991, Rossi *et al.* 2007). La mayor tasa de mortalidad de los invertebrados, se puede deber a la depredación (Benke *et al.* 2001), que puede ocasionar una reducción en el tamaño individual de las presas, pero un aumento en la densidad poblacional por disminución de la competencia (Benke *et al.* 1988). Los peces han demostrado tener un efecto negativo sobre la densidad y productividad de los macroinvertebrados bentónicos (Almeida 1984, Rosenfeld 1997). La menor biomasa, producción y el alto P/B encontrados sobre todo en las lagunas cercanas al cauce principal, podrían indicar que

conjuntamente con la inestabilidad ambiental, los controles por depredación juegan un papel importante en estos ambientes. La paradoja de Allen señala que la biomasa de invertebrados no es suficiente para mantener la enorme biomasa ictícola (Allen 1951). La densidad de *Prochilodus lineatus* en el cauce principal se encuentra inversamente correlacionada con la cantidad de ambientes leníticos de la llanura (Quirós y Cuch 1989). En ambientes del río Paraná, la escasa representación de peces planctófagos y herbívoros y la enorme biomasa de iliófagos, indican la importancia del circuito detritívoro (Bonetto *et al.* 1969). Los peces aprovechan la llanura periódicamente inundada (Welcomme 1979, Quirós y Cuch 1989) y los ambientes leníticos del Paraná Medio son refugio para larvas y juveniles y adultos (Bonetto y Pignalberi 1964, Bonetto *et al.* 1971) que alcanzan biomasa en promedio de 600 kg.ha⁻¹ (Cordiviola de Yuan 1992) principalmente *P. lineatus* (Bonetto *et al.* 1969, 1970, Bonetto 1975, 1976). Sin embargo, los valores de reemplazo en el ciclo de los invertebrados (Benke 1976, 1998, Benke y Jacobi 1994) y la enorme cantidad de ambientes donde estos se desarrollan podrían resolver la paradoja para el río Paraná Medio.

Los insectos son importantes componentes de las tramas tróficas acuáticas (Fisher y Gray 1983, Krueger y Waters 1983, Jackson y Fischer 1986, Benke y Wallace 1997, Benke 1998, Benke *et al.* 2001). La emergencia supone una enorme fuente de energía que potencialmente se exporta del sistema y puede ser consumida por depredadores terrestres (Jackson y Fischer 1986). Algunos quironómidos incluso pueden ser atrapados en el agua durante la oviposición (Stagliano *et al.* 1998) y sirven de alimento a peces, anfibios, aves y otros invertebrados. Cada emergencia de los insectos, puede reiniciar el balance entre las especies de los ensambles, con disminución de la probabilidad de exclusión competitiva (Benke y Jacobi 1994). Muchos imagos emigran a otros ambientes, o son arrastrados por el viento lo que puede ser prevenido por protección de la vegetación marginal (en Irupé y El Puesto principalmente). Por otro lado, la presencia de depredadores de imagos, con mayor actividad durante el período cálido, disminuye la cantidad de insectos que regresan al medio acuático a oviponer (Stagliano *et al.* 1998). Los adultos de quironómidos y efemerópteros son consumidos por adultos de otros invertebrados, como sucede por ejemplo en la depredación de quironómidos por odonatos (Benke 1976). Cabe destacar que durante una recolección crepuscular en verano, se observaron en Irupé, arañas sociales cuyas redes se encontraban tendidas en la vegetación arbustiva marginal, con las que habían capturado gran cantidad de adultos de Chironomidae y otros insectos durante su emergencia. De tal modo, la presencia de árboles puede afectar positiva y/o negativamente a las poblaciones de insectos.

Desde una perspectiva sistémica la biomasa y producción secundaria de invertebrados es mayor en la llanura por su relación de superficie respecto del cauce principal (Smock *et al.* 1992, Benke 2001). La elevada biomasa y producción de los insectos en los hábitats lóticos, es posible debido a los aportes de detritos enriquecidos provenientes de la llanura de inundación, mientras que los ambientes permanentes son más productivos que los hábitats inestables de arena móvil o ambientes

efímeros de la llanura (Benke 2001). Las lagunas en general, son elementos constantes del paisaje de la llanura aluvial y contribuyen con la mayor productividad del sistema, aún durante períodos de aguas medias y bajas. Los ambientes leníticos de llanura, son más productivos que los cauces en las zonas tropicales y subtropicales, no conformándose al patrón propuesto por el continuo en ríos (Benke *et al.* 1988).

Pulsos hidrológicos

Hay una gran variedad de condiciones hidrológicas, con pulsos de corta a larga duración, desde predecibles a impredecibles y de variada intensidad, siendo determinantes en los procesos estructurantes de ríos con llanura aluvial (Junk *et al.* 1989, Neiff 1990). La gran variación en frecuencia y duración, así como los grados de conectividad son responsables de la elevada biodiversidad del sistema (Bornette *et al.* 1998, Ward y Tockner 2001). Durante fase de aguas bajas, los factores locales son predominantes en la estructuración de los ambientes leníticos (Poi de Neiff *et al.* 1994, Tockner *et al.* 1999), como fuera demostrado en La Mira para el período 1999/2006 y en los ambientes de conexión temporaria durante la fase de asilamiento (2005/06). Durante la mayor conectividad se desarrollan interacciones acuáticas y con el medio terrestre marginal (Junk *et al.* 1989, Neiff 1990, Carignan y Neiff 1992, Drago *et al.* 2003, Montalto 2008). En inundaciones extraordinarias producto de eventos extremos como durante los fenómenos ENSO, las lagunas pierden temporariamente su identidad lenítica en relación con su posición dentro de la llanura (Marchese *et al.* 2002, Drago *et al.* 2003, Ezcurra de Drago *et al.* 2007).

Para nuestra región, el nivel hidrométrico de desborde del río Paraná es superior a 13,60 m s.n.m. en el hidrómetro de Puerto Paraná (Ramonell *et al.* 2000), por lo que el nivel máximo registrado (13,34 m s.n.m.) no fue suficiente para inundar el sistema. A pesar de que esta condición desde fines de los 90s, determinó el avance de los procesos de terrestrialización, el ingreso de agua por infiltración mantuvo la heterogeneidad durante aguas bajas contribuyendo marcadamente a la elevada biodiversidad en este período. En las lagunas estudiadas, debido a su cercanía al cauce principal, la conectividad determina una elevada diversidad por la acción espacio-temporal de un régimen hidrológico de intensidades intermedias, con mantención de estados sucesionales diferentes en simultáneo. Por otro lado, la prevalencia de una conectividad extraordinaria (pulsos frecuentes y amplios), reduciría la diversidad regional (gama y beta) debido a la permanencia en estados sucesionales pioneros (Ward y Tockner 2001). Tal como lo señalan Thomaz *et al.* (2007), las inundaciones extraordinarias actúan como factores de mezcla y homogeneización.

En el análisis histórico (Capítulo 3), se observó que las condiciones secas y húmedas/hiperhúmedas fueron homogeneizantes en general para la composición de unidades taxonómicas de los ensamblajes de invertebrados bentónicos, de tal modo que conformaron grupos definidos y diferentes para las lagunas analizadas. La relativa cercanía entre los estados correspondientes a las inundaciones 82/83

y 98/99 señala la fuerza homogeneizante de los eventos extremos, para lagunas de diferente morfometría cercanas al cauce principal. La laguna La Cuarentena, debido a su mayor superficie y conexión, mantuvo para niveles hidrométricos ordinarios, una semejanza importante con los períodos húmedos.

A largo plazo la presencia de eventos de diferente magnitud, la alternancia de períodos secos y húmedos y el reseteo de los ambientes, establecen una diversidad y complejidad temporal muy elevada. Por lo tanto, ante cada suceso, hay un punto de partida potencialmente diferente, por la integración de efectos estocásticos y de selección local de los *taxa* del acervo regional, pudiéndose establecer sucesiones diferentes en cada ambiente para cada ocasión o en diferentes ambientes al mismo tiempo, a pesar de la presencia metapoblacional de invertebrados cuyas características les permiten un rápido aprovechamiento de recursos y recuperación. La presencia de *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 y *Botrioneurum americanum* Beddard, 1894 en los ambientes conectados durante los períodos húmedos y su desaparición posterior, así como la presencia de *Corbicula fluminea* en los muestreos posteriores a su registro en el Río de la Plata, parecen señalar esta dinámica en que se integran los factores regionales y locales.

Las alteraciones del régimen hidrométrico del río Paraná Medio, se deben principalmente a la construcción de represas en el Alto Paraná (Giacosa *et al.* 2000). La regulación del agua por las represas disminuye las diferencias entre limnofases y potamofases, lo que uniforma los niveles y reduce la conectividad entre el río y la llanura aluvial y conforma uno de los más frecuentes impactos antrópicos (Ward y Stanford 1995, Bornette *et al.* 1998). Asimismo se debe destacar que desde hace un tiempo, la profundización de la actividad ganadera en ambientes de islas se ha acrecentado como consecuencia del incremento de la actividad agrícola (principalmente por el cultivo de soja), por lo cual se han alterado los sistemas como fuera analizado por Quirós *et al.* (2006) y Cirelli *et al.* (2006) en humedales pampásicos. Todos estos factores conducirían progresivamente hacia una reducción de la conectividad e integridad ecosistémica y en consecuencia al empobrecimiento de los ambientes, con disminución marcada de la biodiversidad del sistema acuático.

Conclusiones

- Los ambientes leníticos se diferenciaron de acuerdo a sus características físicas y químicas, en relación con el nivel de conectividad, durante el período de aguas medias y bajas (2005/06). Una conectividad superficial creciente se estableció en el sentido La Mira- Irupé-El Puesto-Vuelta de Irigoyen.
- Las lagunas conectadas tuvieron mayor cobertura vegetal, resuspensión de sedimentos de fondo, conductividad y baja concentración de nutrientes en general, durante la fase de aislamiento y conexión baja.
- Las oscilaciones de las características morfométricas y batimétricas se relacionaron con la alternancia entre las fases, con mayores cambios entre la fase de aguas bajas (Vuelta de Irigoyen) o aislamiento (en los otros ambientes) y el pico de nivel hidrométrico.
- En la laguna aislada (La Mira), a pesar de registrarse un proceso de conexión subsuperficial que alteró las características morfométricas y batimétricas, hubo mayor estabilidad ambiental, elevada cobertura vegetal, porcentaje de detritos y materia orgánica particulada gruesa en los sedimentos de fondo y alta concentración de nutrientes en agua. La elevada transparencia del agua, permitió el desarrollo de una pradera de plantas sumergidas que incrementó la heterogeneidad ambiental.
- Los ambientes del sector sur de la Isla Carabajal (Vuelta de Irigoyen y El Puesto) tuvieron el mayor cociente de conectividad, área superficial y fetch. El ambiente de conexión permanente (Vuelta de Irigoyen) estuvo caracterizado por una alta complejidad en las conexiones, elevada profundidad (principalmente en la estación de muestreo más cercana a su conexión con el Zanjón Blanco), mínima cobertura de macrófitas y transparencia y predominancia de los procesos de transporte multidireccional. La laguna de conexión directa temporaria (El Puesto), debido a su cercanía al cauce principal, tuvo un mayor porcentaje de limo y materia orgánica particulada fina en sedimentos de fondo.
- La laguna de conexión directa temporaria (Irupé), localizada en la Isla Berduc, tuvo un elevado porcentaje de detritos en sedimentos de fondo, probablemente procedentes de fuentes múltiples (autóctonas y alóctonas). La presencia de una densa vegetación arbórea y arbustiva marginal, aportó detritos de calidad diferencial, troncos y ramas que posibilitaron la retención de camalotales y procesos de sedimentación local. Conjuntamente con el humedal marginal

temporario, diferencias en la composición granulométrica y de detritos de los sedimentos de fondo, así como de profundidad entre las estaciones de muestreo, determinaron una heterogeneidad ambiental relativamente elevada.

- Los valores de P/R estimados, disminuyeron en el sentido La Mira-Irupé-El Puesto-Vuelta de Irigoyen, en relación con el grado de conectividad y distancia al cauce principal de cada laguna.
- Durante el aislamiento superficial, se acumuló y acondicionó materia orgánica autóctona que sirve de recursos para el sistema río-llanura aluvial y acuático-terrestre. Aún durante esta fase, la conexión de los ambientes con el sistema estuvo dada por la presencia de los imagos de insectos. De tal modo, el sistema acuático provee recursos al sistema terrestre y los ambientes leníticos constituyen un punto de partida para la dispersión de insectos a otras lagunas y el río. Durante la conexión (ambientes conectados principalmente y en menor medida en el conectado subsuperficialmente) predominaron los aportes alóctonos y el transporte hacia el macrosistema.
- La mayor densidad, riqueza de unidades taxonómicas y de grupos funcionales tróficos de invertebrados bentónicos se registraron en el ambiente aislado. Durante el mayor nivel de conexión (muestreo 8 –noviembre de 2005) se observó una disminución de densidad en los ambientes de mayor conectividad (El Puesto y Vuelta de Irigoyen).
- La heterogeneidad espacial determinó diferencias en los atributos de los ensambles de invertebrados bentónicos a escala de microhábitats (parches).
- La biomasa de macroinvertebrados, diferenció las estaciones de muestreo en cada laguna, mientras que la densidad se relacionó con la estacionalidad en La Mira, las fases hidrológicas en Vuelta de Irigoyen y El Puesto y con la heterogeneidad espacial en Irupé.
- La disponibilidad de refugios, sustratos y recursos tróficos de calidades diferentes en las lagunas de menor conectividad, posibilitaron el establecimiento de ensambles de mayor riqueza taxonómica (lagunas La Mira: 64 e Irupé: 53), así como funcional en cada grupo trófico.
- Los parches con menor profundidad y mayor porcentaje de arena en sedimentos tuvieron ensambles de invertebrados bentónicos dominados por *Corbicula fluminea* en E1 y E2 en Vuelta de Irigoyen. Asimismo hubo predominancia de esféridos en E1 y E2 en Irupé (parches con mayor porcentaje de las fracciones finas y profundidad), con mayor porcentaje relativo de

oligoquetos y quironómidos en E3 (menor profundidad, mayor porcentaje de arena y materia orgánica particulada gruesa).

- En el ambiente aislado, la sucesión y la dinámica de los ensambles de invertebrados bentónicos fue relativamente independiente del río y las diferencias se relacionaron primordialmente con la fenología de los organismos.
- El nivel hidrométrico y la conectividad fueron los principales macrofactores que a través de variables ambientales locales (cobertura, distribución perimetral arbórea y arbustiva, recursos de calidad diferente, estabilidad, heterogeneidad, etc.) condicionaron diferencias en los atributos de los ensambles de invertebrados bentónicos, producción secundaria y productividad de las diferentes lagunas.
- Las condiciones locales en directa relación con la conectividad de cada laguna, determinaron el asentamiento y desarrollo de *taxa* particulares, provenientes del *pool* metacomunitario.
- La diversidad α y β , frecuencia, índices de diversidad y equitatividad, composición de *taxa* comunes y raros, densidad y biomasa reflejaron las diferencias entre los ambientes de diferente conectividad y distancia al cauce principal.
- Las mayores diferencias en los atributos entre ensambles (β) se observaron entre el ambiente de conexión permanente y la laguna aislada, mientras que los de conexión temporaria tuvieron situaciones intermedias. La laguna El Puesto tuvo mayores semejanzas en composición de *taxa* y atributos de los ensambles en general con la Vuelta de Irigoyen (de conexión permanente), debido a condiciones de conectividad similares. La laguna de conexión directa temporaria de la Isla Berduc (Irupé) tuvo diferencias en composición de los ensambles de invertebrados bentónicos respecto de las lagunas de la Isla Carabajal. El ambiente aislado permanente (La Mira) tuvo la mayor biomasa, densidad y riqueza de *taxa*.
- El reemplazo temporal de *taxa* se debió principalmente a los insectos. Asimismo en los ambientes conectados, sobre todo en los de mayor cercanía al cauce principal, hubo diferencias en la composición relacionadas con el momento de máxima conectividad. El menor reemplazo temporal fue en verano, debido a una menor presencia de insectos en sus estadios preimaginales.

- Las tramas tróficas bentónicas de todas las lagunas estudiadas se estructuraron principalmente en base a los detritos finos, sustentadas en aportes autóctonos, alóctonos terrestres o sestónicos-alóctonos. Los invertebrados dominantes fueron colectores-recolectores y colectores-filtradores. Los invertebrados bentónicos trituradores tuvieron escasa densidad, biomasa y riqueza en los ambientes leníticos y los gasterópodos raspadores fueron importantes sólo en los parches donde dominó *Corbicula* spp. La dominancia de detritívoros señala la abundancia y disponibilidad de estos recursos en el río Paraná Medio. A pesar que la llanura aluvial presenta un P/R mayor a 1 y actúa como acumuladora durante aguas bajas y dadora en aguas medias y altas, la escasa abundancia de trituradores y la dominancia de detritívoros consumidores de material fino, indican la importancia de la microbiota en el procesamiento y acondicionamiento del recurso.
- Los quironómidos consumieron detritos finos en grado variable. Hubo omnivoría generalizada, expresada por el consumo de ítems alimentarios diferentes así como por el consumo de diferentes niveles tróficos. Los hábitos generalistas aseguran un aprovechamiento anual de recursos y la disponibilidad de invertebrados como recursos para niveles tróficos superiores en las tramas tróficas acuáticas y acuático-terrestres.
- Los quironómidos dominantes (Chironomini y Tanypodinae) desarrollaron ciclos de vida en general multivoltinos, con mayor número de generaciones durante las estaciones del año con temperaturas mayores. *Campsurus violaceus* tuvo ciclos de vida univoltinos o bivoltinos. Los ciclos de vida de los quironómidos en condiciones de laboratorio a temperaturas elevadas, se completaron en períodos relativamente cortos (*D*: 13-15 días).
- Los insectos tuvieron menor biomasa que el resto de los invertebrados bentónicos, pero su producción secundaria y productividad fueron elevadas.
- La mayor producción secundaria de macroinvertebrados se estimó en el ambiente aislado. La mayor producción de bivalvos en Vuelta de Irigoyen se debió a *Corbicula fluminea* (biomasa alta y constante), mientras que en La Mira la presencia de algunos ejemplares de *Diplodon parallelopipedon* determinó una productividad ligeramente mayor. Los anélidos tuvieron mayor producción secundaria en los ambientes con mayor porcentaje de materia orgánica en sedimentos de fondo y los moluscos en los de mayor conectividad de acuerdo a la disponibilidad del seston.

- La elevada producción secundaria y reemplazo estimados para los macroinvertebrados, conjuntamente con la gran cantidad de cuerpos de agua leníticos en la llanura aluvial del río Paraná Medio, posibilitan una fuente de recursos permanente para los niveles tróficos superiores acuáticos y terrestres.
- Las diferencias en magnitud, amplitud y frecuencia de los pulsos de inundación se relacionaron con la presencia de ensamblajes bentónicos diferentes para las lagunas, en relación con su tipo de conexión y nivel de conectividad. Los eventos extraordinarios como los ocurridos en 1982/84 y 1997/99 establecieron semejanzas entre los ensamblajes de invertebrados bentónicos. La disminución entre la magnitud de la potamofase y limnofase, como en el período 2005/06, también ocasionaron una mayor semejanza de la composición de los ensamblajes al ser comparados con los períodos húmedos, aún para ambientes con diferente conectividad. A una mayor escala temporal, resultan importantes la conectividad y los eventos naturales (crecientes extraordinarias) que rejuvenecen a los ambientes y que conjuntamente con la dinámica hidrológica normal mantienen una gran biodiversidad espacial y temporal.
- En la actualidad existen actividades antrópicas que podrían generar una reducción de la conectividad e integridad ecosistémica de estos ambientes acuáticos, lo que determina una tendencia progresiva y creciente hacia su empobrecimiento, generando una disminución de la biodiversidad y producción secundaria.

Referencias Bibliográficas

- Albariño R.J. y Balseiro E.G. 1998. Larval size and leaf conditioning in the breakdown of *Nothofagus pumilio* leaves by *Klapopteryx kuscheli* (Insecta Plecoptera) in a South Andean Stream. *Int. Rev. Hydrobiol.* 83: 397-404.
- Albariño R.J. y Balseiro E.G. 2001 Food quality, larval consumption and growth of *Klapopteryx kuscheli* (Plecoptera) from a South Andes stream. *J. Fresh. Ecol.* 16: 517-526.
- Albariño R.J. y Balseiro E.G. 2002. Leaf litter breakdown in Patagonian streams: native vs. Exotic trees and the effect of invertebrate size. *Aq. Cons.* 12: 181-192.
- Albariño R.J. y Díaz Villanueva V. 2006. Feeding Ecology of Two Plecopterans in Low Order Andean-Patagonian Streams. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 91: 122-135.
- Allan J.D. 1995. Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman y Hall, New York, U.S.A.
- Allen K.R. 1951. The Horokiwi stream: a study of a trout population. New Zealand Marine Department Fisheries Bull. No. 10.
- Almeida R. G. 1984. Biología alimentar de três espécies de *Triporthus* (Pisces: Characoidei, Characidae) do lago do Castanho, Amazonas. *Acta Amazônica* 14: 48-76.
- Amoros C. y Bornette G. 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Fresh. Biol.* 47: 761-766.
- Amoros C. y Roux A.L. 1988. Interaction between water bodies within the floodplains of large rivers. Function and development of connectivity. p. 125-130. En: Schreiber K.F. (ed.). *Connectivity in Landscape Ecology*. Münster: Proceedings of the 2nd International Seminar of the International Association for Landscape Ecology.
- Amsler M.L., Drago E.C. y Paira A.R. 2007. Fluvial Sediments: Main Channel and Floodplain Interrelationships. p 123-142. En: Iriondo H., Paggi J.C y Parma M. J. (eds.). *The Middle Paraná River Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, U.S.A.
- Anderson J. M. 1973. The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils II. Changes in the carbon, hydrogen and polyphenol content. *Oecologia* 12: 275-288.
- Andersson E. y Kumblad L. 2006. A carbon budget for an oligotrophic clearwater lake in mid-Sweden. *Aq. Sci.* 68: 52-64.
- Anderson N.H. y Sedell J.R. 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *An. Rev. Entomol.* 24: 351- 377.
- Añón Suárez D.A. 1997. Estructura y dinámica de la taxocenosis Chironomidae (Diptera, Nematocera) de un lago andino. Tesis de Doctorado de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina. 181 p.
- Añón Suárez D.A. 2002. Life history and production of *Ablabesmyia resissi* (Diptera: Chironomidae) from Lake Escondido, Bariloche, Argentina. *J. North Am. Benthol. Soc.* 2: 414-429.
- APHA, AWWA y WEF. 1988. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, twentieth edition. APHA, Washington, DC, USA.
- Baker M.A. y Vervier P. 2004. Hydrological variability, organic matter supply and denitrification in the Garonne River ecosystem. *Fresh. Biol.* 49: 181-190.
- Baker M.A., Valett H.M. y Dahm C.N. 2000. Organic carbon supply and metabolism in a near-stream groundwater ecosystem. *Ecology* 81: 3133-3148.

- Bärlocher F. 1983. Seasonal variation of standing crop and digestibility of CPOM in a Swiss Jura stream. *Ecology* 64: 1266-1272.
- Bayley P.B. 1991. The flood-pulse advantage and the restoration of river-floodplain systems. *Peg. Riv. Res. Manag.* 6: 75-86.
- Bayo V., Lallana V.H, Lorenzatti E. y Marta M. 1981. Evaluación cuantitativa de la vegetación acuática del valle aluvial del río Paraná Medio. Parte I. *Ecología* 6: 67-72.333
- Beltzer A.H. 1991. Aspects of the foraging ecology of the waders *Tringa flavipes*, *Calidris fuscicollis* and *Charadrius collaris* (Aves: Scolopaciidae and Charadriidae) in Del Cristal Pond (Santa Fe, Argentina). *Stud. Neotr. Fauna Env.* 26: 65-73.
- Benfield E.F. 1997: Comparison of litterfall input to stream. *J. North Am. Benthol. Soc.* 16: 104-108.
- Benke A.C. 1976. Dragonfly production and prey turnover. *Ecology* 57: 915-927.
- Benke A.C. 1979. A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations. *Limnol. Oceanogr.* 24: 168-171.
- Benke A.C. 1984. Secondary production of aquatic insects. p: 289-322. En Resh V.H. y Rosenberg D.M. (eds.) *The ecology of aquatic insects*. Praeger Publishers, New York, U.S.A.
- Benke A.C. 1993. Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. *Ver. Int. Verein Limnol.* 25: 15-38.
- Benke A.C. 1996. Secondary production of macroinvertebrates. p. 557-578. En: *Methods in stream ecology*. Academic Press, Inc.
- Benke A.C. 1998. Production dynamics of riverine chironomids: extremely high biomass turnover rates of primary consumers. *Ecology* 79: 899-910.
- Benke A.C. 2001. Importance of flood regime to invertebrate habitat in an unregulated river-floodplain ecosystem. *J. North Am. Benthol. Soc.* 2: 225-240.
- Benke A.C. y Jacobi D.I. 1986. Growth rates of mayfly in a subtropical river and their implications for secondary production. *J. North Am. Benthol. Soc.* 5: 107-117.
- Benke A.C. y Jacobi D.I. 1994. Production dynamics and resource utilization of snag dwelling mayflies in a blackwater river. *Ecology* 75: 1219-1232.
- Benke A.C. y Meyer J.L. 1988. Structure and function of a blackwater river in the southeastern U.S.A. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, Verhandlungen* 23: 1209-1218.
- Benke A.C. y Parsons K.A. 1990. Modelling black fly production dynamics in blackwater streams. *Fresh. Biol.* 24: 167-180.
- Benke A.C. y Waide J. B. 1977. In defence of average cohorts. *Fresh. Biol.* 7: 61-63.
- Benke A.C. y Wallace J.B. 1980. Trophic basis of production among net-spinning caddisflies in a southern Appalachian stream. *Ecology* 61: 108- 118.
- Benke A.C. y Wallace J.B. 1997. Trophic basis of production among riverine caddisflies: implications for food web analysis. *Ecology* 78: 1132-1145.
- Benke A.C., Van Arsdall T. C., Gillespie D. M. y Parrish F. K. 1984. Invertebrate productivity in a subtropical blackwater river: the importance of habitat and life history. *Ecol. Monog.* 54: 25-63.

- Benke A.C., Hall C.A.S, Hawkins C.P., Lowe McConnell R.H., Stanford J.A., Suberkropp K. y Ward J.V. 1988. Community structure and function in temperate and tropical streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 7: 480-502.
- Benke A.C., Huryn A.D. y Ward G.M. 1998. Use of emprirical models of stream invertebrate secondary production as applied to a functional feeding group. *Verh. Interat. Verein. Limnol.* 26: 2024-2029.
- Benke A.C., Huryn A.D., Smock A.L. y Wallace J.B. 1999. Length-mass relationship for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. *J. North Am. Benthol. Soc.* 18: 308-343.
- Benke A.C., Wallace J.B., Harrison J.W., Koebel J.W. 2001. Food web quantification using secondary production analysis: predaceous invertebrates of the snag habitat in a subtropical river. *Fresh. Biol.* 46: 329-346.
- Berg B. 1986. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils-a mini review. *Scandinavian J. of Forestry Research* 1: 359-369.
- Bertoldi de Pomar H. 1976. Métodos para la preparación de sedimentos clásticos para su estudio microscópico. *Rev. Asoc. Cs. Nat. Lit.* 7: 1-55.
- Bertoldi De Pomar H., Copes C., Ezcurra de Drago I. y Marchese M. 1986. Características limnológicas del río Paraná y sus principales tributarios en el tramo Goya-Diamante. Los sedimentos y su fauna. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit.* 17: 79-97
- Bianchini I. Jr. 2003. Modelo de crecimiento e decomposição de macrófitas aquáticas. p. 85-126. En: S.M. Thomaz y L.M. Bini (eds.), *Ecologia e Manejo de Macrófitas Acuáticas*, EDUEM, Paraná, Maringá, Brasil.
- Biever K.D. 1965. A rearing technique for the colonization of chironomid midges. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 58: 135-136.
- Bilby R. E. y Likens G.E. 1980. Importance of organic debris dams in the structure and function of steam ecosystems. *Ecology* 61: 1107-1113.
- Bonetto A.A. 1954. Náyades del río Paraná. El género *Diplodon* en el biotopo isleño del Paraná Medio e inferior. Ministerio de Agricultura y Ganadería de la Provincia de Santa Fe. Dirección General de Recursos Naturales. 65 p.
- Bonetto A.A. 1961. Notas sobre los géneros *Castalina* y *Castalia* en el Paraná Medio e Inferior. Ministerio de Agricultura y Ganadería de la Provincia de Santa Fe. Dirección General de Recursos Naturales. 11 p.
- Bonetto A.A. 1975. Hydrologic regime of the Paraná River and its influence on ecosystem. p. 175-198. En Hasler A.D. (ed.) *Coupling of land and water systems*. Springer-Verlag, New York.
- Bonetto A.A. 1976. Calidad de las Aguas del Río Paraná. Introducción a su estudio ecológico. Dirección Nacional de Construcciones Portuarias y Vías Navegables. INCYTH, PNUD, ONU, Argentina.
- Bonetto A.A. y Drago E. C. 1968. Consideraciones faunísticas en torno a la delimitación de los tramos superiores del río Paraná. *Physis* 27: 437-444.
- Bonetto A.A. y Ezcurra I. 1962. El desarrollo del *lasidium* de *Anodontites trapesialis forbesianus* (Lea) (Moll. Lamell.). *Physis* 23: 195-203.
- Bonetto A.A. y Ezcurra I. 1964. La fauna bentónica de algunas aguas rápidas del Paraná Medio. *Physis* 68: 311-316.

Bonetto A. y Orfeo O. 1984. Caracteres sedimentológicos de la carga en suspensión del río Paraná entre Confluencia y Esquina (Prov. de Corrientes). Revista de la Asociación Argentina de Mineralogía, Petrología y Sedimentología 15: 51-61.

Bonetto A.A. y Pignalberi C. 1964. Nuevos aportes al conocimiento de las migraciones de los peces en los ríos mesopotámicos de la República Argentina. Comunicaciones del Instituto Nacional de Limnología, 1. Santo Tomé (Santa Fe).

Bonetto A.A. y Wais I.R. 1990. El concepto de "Pulso de Inundación" en la relación a las planicies aluviales del sistema fluvial Paraná-Paraguay. Ecosur 16: 85-98.

Bonetto A.A., Cordiviola de Yuan E., Pignalberi C., Oliveros O. 1969 Ciclos hidrológicos del río Paraná y las poblaciones de peces contenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. Physis 29: 213-223.

Bonetto A.A., Cordiviola de Yuan E., Pignalberi C. 1970. Nuevos datos sobre poblaciones de peces en ambientes leníticos permanentes del Paraná medio. Physis 30: 141-154.

Bonetto A.A., Pignalberi C., Cordiviola de Yuan E., Oliveros O. 1971. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces de la Cuenca del Plata. Physis 30: 505-520

Bonetto A.A., Varela M.E. y Bechara J.A. 1986. El bentos del Paraná Medio en el tramo Corrientes-Esquina. Ecosur 13: 37-57.

Bonetto A.A., Wais I.R. y Castello H.P. 1989. The increasing damming of the Paraná basin and its effects on the lower reaches. Regulated Rivers: Research and Management 4: 333-346.

Bonomi G. 1962. La dinámica produttiva delle principali popolazioni macrobentonice del Lago di Varese. Men. Ist. Ital. Idrol. 15: 207-254.

Bornette G., Amoros C. y Lamouroux N. 1998. Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. Fresh. Biol. 39: 267-283.

Brinkhurst R.O. y Marchese M. 1992. Guía para la identificación de Oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica. Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, Colección CLIMAX 6, Santa Fe, Argentina.

Brinson M.M. 1993. Changes in the functioning of wetlands along environmental gradients. Wetlands 13: 65-74.

Brown J.H. y Kodric-Brown A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology 58: 445-449.

Buss D.F., Baptista D.F., Silveira M.P., Nessimian J.L. y Dorville L.F.M. 2002. Influence of water chemistry and environmental degradation on macroinvertebrate assemblage in a river basin in south-east Brazil. Hydrobiologia 481: 125-136.

Butler M.G. 1982. A 7-year life cycle of two *Chironomus* species in arctic Alaskan tundra ponds (Diptera: Chironomidae). Can. J. Zool. 60: 58-70.

Butler M.G. y Anderson D.H. 1990. Cohort Structure, Biomass, and Production of a Merovoltine *Chironomus* Population in a Wisconsin Bog Lake Author(s): Malcolm G. Butler and David H. Anderson Source: J. North Am. Benthol. Soc. 9: 180-192.

Callisto M., Moreno C. E. y Barbosa F.A.R. 2001. Habitat diversity and benthic functional trophic groups at Serra do Cipó, southeast Brazil. Rev. Bras. Biol. 61: 259-266.

Capello S., Marchese M. y Ezcurra de Drago I. 2004. Descomposición y colonización por invertebrados de hojas de *Salix humboldtiana* en la llanura aluvial del río Paraná Medio. Amazoniana 18: 25-143.

- Carignan R. y Neiff J.J. 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by *Eichhornia crassipes*. *Biogeochemistry* 17: 85-121.
- Carlough L.A. y Meyer J.A. 1991. Bacterivory by sestonic protists in a southeastern blackwater river. *Limnol. Oceanogr.* 36: 873-883
- Casco L.S. y Poi de Neiff A. 1998. Daño ocasionado por adultos de *Neochetina* spp. (Coleoptera, Curculionidae) a *Eichhornia crassipes* en la planicie del río Paraná. *Facena* 14: 31-43.
- Castellanos Z.J.A y Landoni N.A. 1995. Mollusca Pelecypoda y Gastropoda. p. 759-801. En Lopretto E.C. y Tell G. (eds.). *Ecosistemas de aguas continentales: Metodologías para su estudio*. Ediciones Sur, La Plata, Argentina.
- Cirelli A.F., Mortier C. y Volpedo A.V. 2006. Influencia de las Actividades Agropecuarias en los Procesos de Eutrofización en la Cuenca Baja del Río Salado (Provincia de Buenos Aires, Argentina). p. 17-34. En: Tundisi J., Matsumura Tundisi T. y Sidagis Galli C. (eds.). *Eutrofização na América do Sul: Causas, Consequências e Tecnologias de Gerenciamento e Controle*. Instituto Internacional de Ecologia e Gerenciamento Ambiental, Academia Brasileira de Ciências, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Inter - Academy Panel on International Issues, InterAmerican Network of Academies of Sciences.
- Coffman W.P. y Ferrington Jr. L.C. 1988. Chironomidae. p. 551-652. En: Merritt R.W. y Cummins K.W. (eds.). *An Introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall Hunt Publishing, Dubuque, Iowa.
- Corbi J.J. y Trivinho-Strixino S. 2006. Ciclo de vida de duas espécies de *Goeldichironomus* (Diptera, Chironomidae). *Rev. Bras. Entomol.* 50: 72-75.
- Cordiviola de Yuan E. 1977. Poblaciones de peces del río Paraná. IV Fluctuaciones en la composición íctica de la laguna "Los Matadores" (Isla Clucellas), Santa Fe. *Neotrópica* 23: 17-25
- Cordiviola de Yuan E. 1992. Fish populations of lentic environments of the Paraná River. *Hydrobiologia* 237: 159-173
- Covich, A. P. 1988. Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *J. North Am. Benthol. Soc.* 7: 361-386.
- Cranston P.S., Oliver D.R., Sæther O.A. 1989. The adult males of Orthoclaadiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region. Keys and diagnoses. p. 165-352. En: Wiederholm T. (ed.). *Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 3. Adult males*. Ent. Scand. Suppl 34. Sandby, Sweeden.
- Cressa C. 1986. Variación estacional, distribución espacial y balance energético de *Campsurus notatus*. (Ephemeroptera, Polymitarcidae) en el lago de Valencia, Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 37: 572-579.
- Cuda J.P., Coon B.R., Dao MY. Y Center T.D. 2002. Biology and laboratory rearing of *Cricotopus lebetis* (Diptera: Chironomidae), a natural enemy of the aquatic weed *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *An. Entomol. Soc. Am.* 95: 587-596.
- Cuffney T.F. 1988. Input, movement and exchange of organic matter within a subtropical coastal blackwater river-floodplain system. *Fresh. Biol.* 19: 305-320.
- Cummins K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *An. Rev. Entomol.* 18: 183-206.
- Cummins K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24: 631-641.
- Cummins K.W. y Klug M.J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 147 - 172.

- Cummins K.W., Merritt R.W. y Andrade P.C.N. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Stud. Neotr. Fauna Env.* 40: 69-89.
- Danks H.V. 2006. Short Life cycles in insects and mites. *Can. Entomol.* 138: 407-463.
- Danks H.V. y Jones J.W. 1978: Further observations on winter cocoons in Chironomidae (Diptera). *Can. Entomol.* 110: 667-669.
- Darrigran G.A. 1992.a. Competencia entre dos especies de pelecípodos invasores *Corbicula fluminea* (Müller 1774) y *C. largillierti* (Philippi 1844) en el litoral argentino del estuario del Río de La Plata. *Biol. Ac.* 15: 214-215.
- Darrigran G.A. 1992.b. Nuevos datos acerca de la distribución de dos especies del género *Corbicula* (Bivalvia Sphaeriacea) en el área del río de La Plata. *Notas del Museo de La Plata. Zoología* 210: 143-148.
- Diez J.R., Larranaga S., Elozegi A. y Pozo J. 2000. Effect of removal of wood on streambed stability and retention of organic matter. *J. North Am. Benthol. Soc.* 19, 621-632
- Di Persia D.H. 1986. Zoobenthos of the Paraná system. p. 589-598. En: *The Ecology of River System*. In Davies B.R. y Walker R.F. (eds.) Junk. Dordrecht, The Netherlands.
- Di Persia D.H., Poledri J.C. y D'Angelo R. 1982. El zoobentos del arroyo Yacarecito, Prov. de Santa Fe, Argentina. *Rev. Asoc. Cs. Nat. del Lit.* 13: 13-24.
- Dobson M., Magana A., Mathooko J. M. y Ndegwa F. K. 2002. Detritivores in Kenya highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Fresh. Biol.* 47: 909-919.
- Dobson M., Mathooko J. M., Ndegwa F. K. y M'Erimba C. 2003. Leaf litter processing rates in a Kenyan highland stream, the Njoro River. *Hydrobiologia* 519: 207-210.
- Dominguez E., Molineri C. Pescador M.L., Hubard M.D. y Nieto C. 2006. Vol. 2 Ephemeroptera de Sud América. En: *Biodiversidad acuática en América Latina*. Adis J., Arias J.R., Rueda-Delgado G. y Wantzen K.M. (eds.). Pensoft Publishers, Bulgaria. 650p.
- Drago E.C. 1976. Origen y clasificación de ambientes leníticos en llanuras aluviales. *Rev. Asoc. Cs. Nat. Lit.* 7: 123-137.
- Drago E.C. 1977. Erosión y sedimentación en un tramo del cauce del río Paraná medio (República Argentina). *Rev. Asoc. Geol. Arg.* 32: 277-290.
- Drago E.C. 1980. Aspectos limnológicos de ambientes próximos a la ciudad de Santa Fe (Paraná Medio): comportamiento hidrológico y sólidos suspendidos. *Ecología* 5: 31-48.
- Drago E.C. 1981. Grados de conexión y fases hidrológicas en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná (Argentina). *Ecología* 6: 27-33.
- Drago E.C. 1990. Hydrological and geomorphological characteristics of flood-plain ponds in the middle Paraná River. *Acta Limnol. Bras.* 3: 907-930.
- Drago E.C. 2007. The Physical Dynamics of the River-Lake Floodplain System. p 82-122. En: Iriondo H., Paggi J.C y Parma M. J. (eds.). *The Middle Paraná River Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, USA.
- 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. p. 381-396. En: *Sediment budgets*. IAHS Publ N°174.

- Drago E.C. y Paira A.R. 1987. Temperature and heat budget in a floodplain pond in the Middle Parana River (Argentina). *Rev. Asoc. Cs. Nat. Lit.* 18: 193-201.
- Drago E.C., Ezcurra de Drago I., Oliveros O.B., Paira A.R. 2003. Aquatic habitats, fish and invertebrate assemblages of the Middle Paraná River. *Amazoniana* 17: 291-341.
- Dudgeon D. y Wu K. K. Y. 1999. Leaf litter in a tropical stream. Food or substrate for macroinvertebrates?. *Arch. Hydrobiol.* 146: 65-82.
- Dyar H.G. 1890. The number of molts of *Lepidopterus* larvae. *Psyche* 5: 420-422.
- Edmondson W.T. y Winberg G.G. 1971. A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Freshwaters. 1st ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 358 p.
- Edwards R.T. 1987. Sestonic bacteria as a food source for filtering invertebrates in two southeastern blackwater rivers. *Limnol. Oceanogr.* 32: 221-234.
- Edwards R.T. y Meyer J.L. 1986. Production and turnover of planktonic bacteria in two southeastern blackwater rivers. *Appl. Environ. Microbiol.* 52: 1317-1323.
- Elosegui E. 2005. Leaf retention. p. 13-18. En: Graça M.A.S., Bärlocher F. y Gessner M.O. (eds.), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*, Springer, The Netherlands.
- Ezcurra de Drago I. 1966. Notas preliminares acerca de la fauna bentónica de diversas cuencias isleñas del Paraná Medio. *Physis* 72: 313-330.
- Ezcurra de Drago I. 1980. Campaña limnológica "Keratella I" en el río Paraná Medio: complejo bentónico del río y ambientes leníticos asociados. *Ecología* 4: 89-101
- Ezcurra de Drago I., Marchese M., Wantzen K.M. 2004. Benthos of a large neotropical river: spatial patterns and species assemblages in the Lower Paraguay and its floodplains. *Arch. Hydrobiol.* 160: 347-374.
- Ezcurra de Drago I., Marchese M. y Montalto L. 2007. Benthic invertebrates. p. 251-275. En: Iriondo H., Paggi J.C y Parma M. J. (eds.). *The Middle Paraná River Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, USA.
- Fisher S.G. y Gray L.J. 1983. Secondary production and organic matter processing by collector macroinvertebrates in a desert stream. *Ecology* 64: 1217-1224.
- Fisher S.G. y Likens G.E. 1972. Stream ecosystem: organic energy budget. *BioScience* 22: 33-35.
- Fisher S.G. y Likens G.E. 1973. Energy Flow in Bear Brook, New Hampshire: An Integrative Approach to Stream Ecosystem Metabolism. *Ecol. Monog.* 43: 421-439.
- Fonseca Leal J.J y De Assis Esteves F. 2000, Life cycle and production of *Campsurus notatus* (Ephemeroptera, Polymitarcyidae) in an Amazonian lake impacted by bauxite tailings (Paraná, Brazil). *Hydrobiologia* 437: 91-99.
- Franceschi E.A. y Lewis J.P. 1979. Vegetación del valle santafesino. *Ecosur* 6: 55-82.
- Galizzi M.A. y Marchese M. 2007. Descomposición de hojas de *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) y colonización por invertebrados en un cauce secundario del río Paraná Medio. *Interciencia* 32: 535-540.
- García N.O. y Vargas W.M. 1996. The spatial variability of runoff and precipitation in the Río de La Plata basin. *Hydrol. Sci. J.* 43: 279-299.
- Georgian T. y Wallace J.B. 1983. Seasonal production dynamics in a guild of periphyton-grazing insects in a southern Appalachian stream. *Ecology* 64: 1236-1248.

- Gessner M. O. y Chauvet E. 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology* 75: 1807-1817.
- Gessner M.O., Chauvet E. y Dobson M. 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* 85: 377-384.
- Giacosa R., Paoli C. y Cacik P. 2000. Conocimiento del régimen hidrológico. p 69-103. En: Paoli C. y Schreider M. (eds.). El río Paraná en su tramo medio, Tomo 1. Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión UNL, Santa Fe, Argentina.
- Surfer Software vs. 8,02. 1993-2002. Surface Mapping System. Golden Software Inc., Golden, Colorado, Estados Unidos de América.
- Gonçalves J. F., Santos A.M., Esteves F. A. 2004. The influence of the chemical composition of *Typha domingensis* and *Nymphaea ampla* detritus on invertebrate colonization during decomposition in a Brazilian coastal lagoon. *Hydrobiologia* 527: 125-137.
- Gray L.J. 1981. Species composition and life histories of aquatic insects in a lowland Sonoran Desert stream. *Am. Mid. Nat.* 106: 229-242.
- Hall R.O. y Meyer J.L. 1998. The trophic significance of bacteria in a detritus-based stream food web. *Ecology* 79: 1995-2012.
- Hamilton A.L. 1969. On estimating annual production. *Limnol. Oceanog.* 14: 771-782.
- Hamilton S.K. y Lewis W.M. Jr. 1987. Causes of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Limnol. Oceanog.* 32: 1277-1290.
- Hammerly J.A., Marracino J.M., Schiever D.E., Bazan J.C. y Leguizamon M.L. 1982. Determinación de carbono orgánico y macronutrientes en especies vegetales representativas del Paraná Medio. *Rev. Facultad de Ingeniería Química* 45: 7-14.
- Hammerly J., Leguizamon M., Maine M.A., Schiever D. y Pizarro M. J. 1989. Decomposition rate of plant material in the Paraná Medio River (Argentina). *Hydrobiologia* 183: 179-184.
- Harper R.M., Fry J.C. y Learner M.A. 1981. A bacteriological investigation to elucidate the feeding biology of *Nais variabilis* (Oligochaeta, Naididae). *Fresh. Biol.* 11: 227-236.
- Hauer F.R. y Benke A.C. 1991. Rapid growth of snag dwelling chironomids in a blackwater river: the influence of temperature and discharge. *J. North Am. Benthol. Soc.* 10: 154-164.
- Henriques-Oliveira A.L., Nessimian J.L. y Dorvillé, L.F.M. 2003. Feeding habits of Chironomid larvae (Insecta: Díptera) from a stream in the Floresta Da Tijuca, Rio de Janeiro, Brazil. *Braz. J. Biol.* 63: 269-281.
- Hieber M., Robinson C.T., Uehlinger U. y Ward J.V. 2005. A comparison of macroinvertebrate assemblages among different types of alpine streams. *Fresh. Biol.* 50: 2087-2100.
- Hill A.R., Devito K.J., Campagnolo S. y Sanmugadas K. 2000. Subsurface denitrification in a forest riparian zone: interactions between hydrology and supplies of nitrate and organic carbon. *Biogeochemistry*, 51, 193-223.
- Hoffman A. 2005. Dynamics of fine particulate organic matter (FPOM) and macroinvertebrates in natural and artificial leaf packs. *Hydrobiologia* 549: 167-178.
- Holomuzki J. R., y Hoyle J. D. 1990. Effect of predatory fish presence on habitat use and diel movement of the stream amphipod, *Gammarus minus*. *Fresh. Biol.* 24: 509- 517.
- Huryn A.D. y Wallace J.B. 1987. Local geomorphology as a determinant of macrofaunal production in a mountain stream. *Ecology* 68: 1932-1942.

- Hynes H.B.N. 1961. The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. Arch. Hydrobiol.57: 344-388.
- Hynes H.B.N. 1970. The ecology of running waters. Univ. Toronto Press. 555p.
- Hynes H.B.N. y Coleman M.J. 1968. A simple method of assessing the annual production of stream benthos. Limnol. Oceanog.13: 569-573.
- Iriondo M.H. 1972. Mapa geomorfológico de la llanura aluvial del río Paraná desde Helvecia hasta San Nicolás, República Argentina. Rev. Asoc. Geol. Arg.27: 155-160.
- Iriondo M.H. 1988. A comparison between the Amazon and the Paraná fluvial systems. Mitteilungen des Geologisch-Paläontologisches Instituts der Universität Hamburg, SCOPE/UNEP Sonderband, Hamburg. 66: S 77-92
- Iriondo M.H. 2007. Capítulo 2: Geomorphology. p 32-52. En: Iriondo H., Paggi J.C y Parma M. J. (eds.). The Middle Paraná River Limnology of a Subtropical Wetland. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, USA.
- Iriondo M.H. y Drago E. 1972. Descripción cuantitativa de dos unidades geomorfológicas de la llanura aluvial del Paraná Medio, República Argentina. Rev. Asoc. Geol. Arg. 27: 143-154.
- Iriondo M.H. y Paira A.R. 2007. Capítulo 1: Physical Geography of the Basin. p 7-31. En: Iriondo H., Paggi J.C y Parma M. J. (eds.). The Middle Paraná River Limnology of a Subtropical Wetland. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, USA.
- Irons J.G., Oswald M.W., Stout R. J. y Pringle C.M. 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? Fresh. Biol.32: 401-411.
- Ituarte C.F. 1981. Primera noticia acerca de la introducción de pelecípodos asiáticos en el área rioplatense. Neotropica 27: 79-82.
- Ituarte C.F. 1994. *Corbicula* and *Neocorbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Paraná, Uruguay, and Río de La Plata Basins. The Nautilus 4: 129-135.
- Jackson J. K. y Fisher S.G. 1986. Secondary production, emergence, and export of aquatic in-sects of a Sonoran Desert stream. Ecology 67: 629- 638.
- Jackson J. K., Sweeney B.W. 1995 Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. J. North Am. Benthol. Soc. 14: 115-130.
- Juday C.1940. The Annual Energy Budget of an Inland Lake. Ecology 21: 438-450.
- Junk W.J. 1973. Investigations on the ecology and productionbiology of the 'floating meadows' (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. Amazoniana 4: 9-102.
- Junk W.J. 1999. The flood pulse concept of large rivers: learning from tropics. Arch. Hydrobiol. Suppl. 115: 261- 280.
- Junk W.J. y Robertson B.A. 1997. The benthos. p. 286-289. En: The Central Amazon Floodplain Junk W. J. (ed.), Springer, Berlin, Deutschland.
- Junk W.J., Bayley P.B. y Sparks R.E. 1989. The Flood Pulse Concept in River-Floodplain-Systems. Can. Spec. Pub. Fish. Aq. Sci.106: 110-127.
- Kajak Z. y Ryback J. 1979. The feeding of *Chaoborus flavicans* Meigen (Diptera, Chaoboridae) and its predation on lake zooplankton. Int. Revue ges. Hydrobiol. 64: 361-378.
- Kajak Z. y Warda J. 1968. Feeding of non-predatory chironomids in lakes. Annal. Zool. Fen. 5: 57-64.
- Kieffer L.A. y Lallana V.H. 1987. Degradación de la material orgánica y liberacion de nutrientes de *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae). Ecologia 8: 39-49.

- Koleff P., Gaston K. J. y Lennon J. 2003. Measuring beta diversity for presence absence data. *J. of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Krueger C.C. y Waters 1983 T.F. Annual production of macroinvertebrates in three streams of different water quality. *Ecology* 64: 840-850.
- Ladle M., Cooling D.A., Welton J.S. y Bass J.A.B. 1985. Studies on Chironomidae in experimental reticulating stream systems.II. The growth, development and production of of a spring generation of *Orthocladius (Euorthocladius) calvus* Pinder. *Fresh. Biol.*15: 243-255.
- Lallana V. H. 1980. Productividad de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. en una laguna isleña de la cuenca del río Paraná Medio. Biomasa y dinámica de población. *Ecología* 5: 1-16.
- Lallana V.H. y Sabattini R.A. 1986. Consideraciones sobre la vegetación de las áreas inundables del Paraná Medio. *Boletín de la Asociación Argentina de Limnología* 4: 9-12.
- Leopold I., Wolman M. y Miller J. 1964. Fluvial processes in geomorphology. Freeman. San Francisco, California. 522 p.
- Lewis J.P. y Franceschi E.A. 1979. Notas sobre la dinámica de la vegetación del valle del río Paraná. *Ecosur* 6: 145-163.
- Lindeman R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.
- Lindergaard C. y Jónasson P.M. 1979. Abundance, population dynamics and production of zoobenthos in Lake Myvatn, Iceland. *Oikos* 32: 202-227.
- Lindergaard C., Mortensen E. 1988. Abundance, life history and production of Chironomidae (Diptera) in a Danish lowland stream. *Arch. Hydrobiol Suppl.* 4: 563-587.
- Liria J. 2007 Fauna fitotelmata en las bromelias *Aechmea fendleri* André y *Hohenbergia stellata* Schult del Parque Nacional San Esteban, Venezuela. *Rev. Per. Biol.*14: 33-38.
- Lopretto E.C. y Tell G. Eds. 1995. Ecosistemas de aguas continentales: Metodologías para su estudio. Tomos II y III. Ediciones Sur, La Plata, Argentina. p: 377 p.
- Mackey A.P. 1977. Quantitative studies on Chironomidae (Diptera) of the Rivers Thames and Kennet. IV: Production. *Arch. für Hydrobiol.* 80: 327-348.
- Magurran A.E. 2003. Measuring biological Diversity. Blackwell Science Ltd., Australia. 256p.
- Maltby L. 1992. Heterotrophic microbes. En: Calow P. y Petts G.E. (eds.), *Rivers -Handbook* (p. 165-194). London: Blackwell.
- Manzi R. 1982. Plan para la limpieza del vaso previo a su llenado Represa Paraná Medio -Informe de Avance-. Facultad de Edafología. Instituto de Investigaciones Científicas y Técnicas. 75p.
- Marchese M. 1981. Contribución al conocimiento del complejo bentónico del río Paraná medio. *Ecología* 6: 55 -65.
- Marchese M. 1984. Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del Río Paraná. XI: Zoobentos. *Rev. Asoc. Cs. Nat. Lit.* 15: 157-174.
- Marchese M. 1987. The ecology of some benthic Oligochaeta from Paraná River, Argentina. *Hydrobiologia* 155: 209-214.
- Marchese M. 1994. Population dynamics of *Narapa bonettoi* Righi and Varela, 1983 (Oligochaeta: Narapidae) from the main channel of the middle Paraná River, Argentina. *Hydrobiologia* 278: 303-308.

- Marchese M. y Ezcurra de Drago I. 1983 Zoobentos de los principales tributarios del Río Paraná medio en el tramo Goya-Diamante. Su relación con el cauce principal y cauces secundarios. Rev. As. Cs. Nat. Lit. 14: 97-107.
- Marchese M.R. y Ezcurra de Drago I. 1992. Benthos of the lotic environments in the middle Paraná River system: transverse zonation. Hydrobiologia 237: 1-13.
- Marchese M. y Paggi A. 2004. Diversidad de Oligochaeta (Annelida) y Chionomidae (Diptera) del Litoral Fluvial Argentino. INSUGEO. Miscelánea 12: 217-224.
- Marchese M.R. y Ezcurra de Drago I. 2006. Bentos como indicador de condiciones tróficas. P. 297-316. En: Tundisi J., Matsumura Tundisi T. y Sidagis Galli C. (eds.) Eutrofização na América do Sul: Causas, Consequências e Tecnologias de Gerenciamento e Controle. Instituto Internacional de Ecologia e Gerenciamento Ambiental, Academia Brasileira de Ciências, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Inter - Academy Panel on International Issues, InterAmerican Network of Academies of Sciences.
- Marchese M., Ezcurra de Drago I. y Drago E. 2002. Benthic macroinvertebrates and physical habitat relationships in the Paraná River flood-plain System. En: McClain M.E. (ed.). The Ecohydrology of South American Rivers and Wetlands. IAHS Special Publication No. 6: 111-130.
- Masferro J., Paggi A.C., Rodríguez Capítulo A. 1991. Estudio poblacional de los quironómidos (Insecta Diptera) de la laguna de Lobos, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Graellsia 47: 129-137.
- Mathuriau C. y Chauvet E. 2002. Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. J. of the North America Benthological Society 21: 384-396.
- Mc Elhone M.J. 1979. A comparison of the gut contents of two coexisting lake-dwelling Naididae (Oligochaeta) *Nais pseudobtusa* and *Chaetogaster diastrophus*. Fresh. Biol. 9: 199-244.
- Melillo J.M., Aber J.D. y Muratore J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. Ecology 63: 621-626.
- Melo S.M., Takeda A.M. y Büttow N.C. 1993. Variação temporal de ninfas de *Campsurus violaceus* Needham y Murphy, 1924 (Ephemeroptera: Polymitarcyidae) do Rio Baía (MS - Brasil). Unimar 15: 95-107.
- Menzie C.A. 1981, Production ecology of *Cricotopus sylvestris* (Fabricius) (Diptera: Chironomidae) in a shallow estuarine cove. Limnol. Oceanogr., 26(3): 467-481.
- Merritt R.W. y Cummins K.W. 1996. An Introduction to the Aquatic insects on North America. Dubuque Kendall/Hunt Publishing Company. 862 p.
- Merritt R.W., Cummins K.W., Berg M.B., Novak J.A., Higgins M.J., Wessell K.J., y Lessard J.L. 2002. Development and application of a macroinvertebrate functional-group approach to the bioassessment of remnant river oxbows in southwest Florida. J. North Am. Benthol. Soc. 21: 290-310.
- Merritt R.W. y Lawson D.L. 1992. The role of leaf litter macroinvertebrates in stream-floodplain dynamics. Hydrobiologia 248: 65-77.
- Merritt R.W., Wallace J.R., Higgins M.J., Alexander M.K., Berg M. B., Morgan W. T., Cummins K.W. y Vandeneeden B. 1996. Procedures for the functional analysis of invertebrate communities of the Kissimmee River-floodplain ecosystem. Florida Scientist 4: 216-274.
- Meyer J.L., McDowell W.H., Bott T.L., Elwood J.W, Ishizaki C., Melack J.M., Peckarsky B.L., Peterson B.J., Rublee P.A. 1988. Elemental Dynamics in Streams. J. North Am. Benthol. Soc. 7: 410-432.
- Mihuc T.B., 1997. The functional trophic role of lotic primary consumers: generalist versus specialist strategies. Fresh. Biol. 37: 455-462.

- Mihuc T.B. y G.W. Minshall. 1995. Trophic generalists vs. Trophic specialists: implications for food web dynamics in post-fire streams. *Ecology* 76: 361-2372.
- Minshall G.W. 1978. Autotrophy in Stream Ecosystems *BioScience* 28: 767-771.
- Minshall G.W. 1988. Stream Ecosystem Theory: A Global Perspective *J. North Am. Benthol. Soc.* 7: 263-288.
- Minshall G.W., Petersen R.C., Cummins K.W., Bott T.L., Sedell J.R., Cushing C.E., Vannote R.L. 1983. Interbiome Comparison of Stream Ecosystem Dynamics *Ecol. Monog.* 53: 2-25.
- Montalto L. 2008. Dinámica espacio-temporal de asociaciones de invertebrados en un humedal marginal fluvial de la llanura aluvial del río Paraná Medio. Tesis de Doctorado de la Universidad de Buenos Aires con orientación en Ciencias Biológicas, Buenos Aires, Argentina. 215 p.
- Moorhead K.K., Reddy K. R. y Graetz D. A. 1988. Water hyacinth productivity and detritus accumulation. *Hydrobiologia* 157: 179-185.
- Motta R.L. y Uieda V.S. 2004. Diet and trophic groups of an aquatic insect community in a tropical stream. *Brazilian J. of Biology*, 64, 809-817.
- Naiman R.J., Décamps J.P., Johnston C.A. 1988. The Potential Importance of Boundaries of Fluvial Ecosystems *J. North Am. Benthol. Soc.* 7: 289-306.
- Neiff J.J. 1975. Fluctuaciones anuales en la composición fitocenótica y biomasa de la hidrofítia en lagunas isleñas del Paraná Medio. *Ecosur* 2: 153-183.
- Neiff J.J. 1979. Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná Medio. *Physis* 3: 41-53.
- Neiff J.J. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15: 424-441.
- Neiff J.J. y Poi de Neiff A. 1984. Cambios estacionales en a biomasa de *Eichhornia crassipes* Solms y su fauna asociada en una laguna del Chaco (Argentina). *Ecosur* 11: 51-60.
- Neiff J.J. y Poi de Neiff A. 1990. Litterfall, leaf decomposition and litter colonization of *Tessaria integrifolia* (compositae) in the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia* 203: 45-52.
- Neiff J.J. y Poi de Neiff A. 2003. Connectivity processes as a basis for the management of aquatic plants. p. 39-58. En: S.M. Thomaz y L.M. Bini (eds.), *Ecología e Manejo de Macrófitas Acuáticas*, EDUEM, Paraná, Maringá, Brail.
- Nessimian J.L. y Sanseverino A.M. 1998. Trophic functional categorization of the chironomid larvae (Diptera: Chironomidae) in first order stream at the mountain region at the Rio de Janeiro State, Brazil. *Verh. Interat. Verein. Limnol.* 26: 2115-21119.
- Newbold J.D., Mulholland P.J., Elwood J.W., O'Neill R.V. 1982. Organic Carbon Spiralling in Stream Ecosystems *Oikos* 38: 266-272.
- Newmann R. M. 1991. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review. *J. North Am. Benthol. Soc.* 10: 89-114.
- Nolte U. 1987. *Campsurus notatus* (Polymitarciidae, Ephemeroptera) a bioturbator in Várzea lakes. *Amazoniana* 10: 219-222.
- Nolte U. 1988. Small water colonization in pulse stable (várzea) and constant (terra firme) biotopes in the neotropics. *Archiv Hydrobiol.* 113: 541-550.
- Odum H.T. 1957. Trophic Structure and Productivity of Silver Springs, Florida. *Ecol. Monog.* 27: 55-112.

- Oliver D.R. 1971. Life history of Chironomidae. Annual Review of Entomology. 16: 211-230.
- Oliveros O. 1983. Alimentación de *Phallatorynus victoriae* (Pises, Poeciliidae). Rev. Asoc. Cs. Nat. Lit.. Vol. 14 (2): 203-207.
- Ospina Bautista F., Estévez Varón J.V., Realpe Rebolledo E. 2004. Estructura y composición de macro invertebrados acuáticos asociados a *Tillandsia turneri* Baker (Bromeliaceae) en un bosque alto andino colombiano. Acta Zoologica Mexicana 20: 153-166.
- Ostrofsky M.L. 1997 Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. J. North Am. Benthol. Soc. 16: 750-759.
- Padial A.A. y Thómoz S.M. 2006. Effects of flooding regime upon the decomposition of *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth measured on a tropical, flow-regulated floodplain (Paraná River, Brazil). River Research and Applications 22: 791-801.
- Pagioro T.A. y Thomaz S.M. 1999. Decomposition of *Eichhornia azurea* from limnologically different environments of the Upper Paraná River floodplain Hydrobiologia 411: 45-51.
- Paggi A.C. 1998. Chironomidae. p. 327- 337. En: Morrone, J.J. y S. Coscarón (Eds) Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Ediciones Sur, La Plata, Argentina. 599 p.
- Paggi A.C. 1999. Los Chironomidae como indicadores de calidad de ambientes dulceacuícolas. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina 58: 202-207.
- Paggi A.C. 2001. Diptera: Chironomidae. p 167-193. En: Fernández H.R. y Domínguez E. (eds.). Guía para la identificación de artrópodos bentónicos sudamericanos. Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Paira A.R. 2003. Características morfométricas de lagunas de la llanura de inundación del río Paraná Medio. Tesis de Licenciatura en Cartografía, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina. 98 p.
- Paira A.R., Drago E.C. 2006. Genetical, morphological and evolutionary relationships of the floodplain lakes in the Middle Paraná River Hydrosystem. Zeitschrift für Geomorphologie 145: 207-228.
- Paira A.R. y Drago E.C. 2007. Origin, evolution and types of floodplain water bodies. p 53-81. En: Iriondo H., Paggi J.C y Parma M. J. (eds.). The Middle Paraná River Limnology of a Subtropical Wetland. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, USA.
- Paoli C. y Cacik P. 2000. Régimen de crecidas y análisis de caudales máximos. p. 109-169. En: Paoli C. y Schreider M. (eds.). El río Paraná en su tramo medio, Tomo 1: Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión UNL, Santa Fe, Argentina.
- Paoli C., Iriondo M. y García N. 2000. Características de las cuencas de aporte. p. 27-68. En: Paoli C. y Schreider M. (eds.). El río Paraná en su tramo medio, Tomo 1. Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión UNL, Santa Fe, Argentina.
- Pereira S.M. y Da Silva E.R. 1991. Descrição de uma nova espécie de *Campsurus* Eaton, 1868 do sudeste do Brasil, com notas biológicas (Ephemeroptera: Polymitarcyidae: Campsurinae). Rev. brasil. Biol. 51: 321-326.
- Pérez del Viso R., Tur N.R. y Mantovani V. 1968. Estimación de la biomasa de hidrófitos en cuencas isleñas del Paraná Medio. Physis 76: 219-226.
- Petersen R.C. y Cummins K.W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. Fresh. Biol. 4: 345-368.
- Pickard D.P. y Benke A.C. 1996. Production dynamics of *Hyallella azteca* (Amphipoda) among different habitats in a small wetland in the southeastern USA. J. North Am. Benthol. Soc. 15: 537-550.

- Pimm S. L. 1982. Food webs. p. 263-278. En Alberts J.J. y Pomeroy L.R. (eds.). Chapman and Hall, London, UK.
- Pinder L.C.V. 1983. The larvae of Chironomidae (Diptera) of the holartic region Introduction. p 7-10. En: Wiederholm T. (ed.). Chironomidae of the Holartic region: Keys and diagnoses. Ent. Scand. Suppl. 34. Sandby, Sweeden.
- Pinder L.C.V. 1986. Biology of freshwater Chironomidae. Ann. Rev. Ent. 31: 1-23.
- Poff N.L. 1997. Landscape filters and species traits. Towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. J. North Am. Benthol. Soc. 16: 391-409.
- Poi de Neiff A. 1991. Descomposición y colonización del detrito de distintas especies de plantas en ambientes inundables del río Paraná. Biol. Ac.15: 158-159.
- Poi de Neiff A. y Bruquetas de Zozaya Y. 1991. Colonización por invertebrados de macrófitos emergentes durante su descomposición en el río Paraná. Revista de Hydrobiología Tropical 24: 209-216.
- Poi de Neiff A. y Casco S.L. 2001. Caída de hojas, descomposición y colonización por invertebrados en palmares de la planicie de inundación del río Paraná (Chaco, Argentina). Interciencia 26: 567-571
- Poi de Neiff A. y Neiff J.J. 1988. Decomposition of *Eichhornia crassipes* in a pond of Paraná River valley and colonization by invertebrates. Tropical Ecology 29: 79-85
- Poi de Neiff A. y Neiff J.J. 2006. Riqueza de especies y similaridad de los invertebrados que viven en plantas flotantes de la planicie de inundación del río Paraná (Argentina). Interciencia 31: 220-225.
- Poi de Neiff A. y Solís de Chiozza D. 1994. Aporte de las plantas de *Eichhornia crassipes* a la acumulación de materiales orgánicos e inorgánicos. Revista de Hidrobiología Tropical 27: 329-335.
- Poi de Neiff A., Neiff J.J. y Bonetto A.A. 1977. Enemigos naturales de *Eichhornia crassipes* y posibilidades de su aplicación al control biológico. Ecosur 4: 137-156.
- Poi de Neiff A., Neiff J.J., Orfeo O. y Carignan R.1994. Quantitative importance of particulate matter retention by the roots of *Eichhornia crassipes* in the Paraná floodplain. Aq. Bot. 47: 213-223.
- Poi de Neiff A., Neiff J.J. y Casco L.S. 2006. Leaf litter decomposition in three wetland types of the Paraná River floodplain. Wetlands 26: 558-566.
- Polis G.A. y Strong D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. Am. Nat. 147: 813-846.
- PRIMER SOFTWARE vs. 6.1.11. 2008. PRIMER-E Ltd.. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, Reino Unido.
- Quirós R., Boveri M.B., Petracchi C.A., Rennella A.M., Rosso J.J., Sosnovsky A. y Von Bernard H.T. 2006. Los Efectos de la Agriculturización del Humedal Pampeano Sobre la Eutrofización de sus Lagunas. p. 1-16. En: Tundisi J., Matsumura Tundisi T. y Sidagis Galli C. (eds.) Eutrofização na América do Sul: Causas, Consequências e Tecnologias de Gerenciamento e Controle. Instituto Internacional de Ecologia e Gerenciamento Ambiental, Academia Brasileira de Ciências, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Inter - Academy Panel on International Issues, InterAmerican Network of Academies of Sciences.
- Quirós R. y Cuch S. 1989. The fisheries and limnology of the Lower Plata Basin, p. 429-443. En: Dodge D.P. (ed). Proc. International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish Aquat. Sci. 106.
- Rabeni C.F. y Mishall G.H. 1977. Factors affecting microdistribution of stream benthic insects. Oikos 29: 33-43 Copenhagen.

- Ramonell C.G., Amsler M.L. y Toniolo H. 2000. Geomorfología del cauce principal. p. 175-232. En: Paoli C. y Schreider M. (eds.). El río Paraná en su tramo medio, Tomo 1: Centro de Publicaciones, Secretaría de Extensión UNL, Santa Fe, Argentina.
- Ramseyer U. y Marchese M. 2009. Leaf litter of *Erythrina crista-galli* L. (ceibo): trophic and substratum resources for benthic invertebrates in a secondary channel of the Middle Paraná River. *Limnetica* 28: 1-10.
- Rasmussen J.B. 1988. Litoral zoobenthic biomass in lakes, and its relationship to physical, chemical, and trophic factors. *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 45: 1436-1447.
- Reice S.R. 1991. Effects of detritus loading and fish predation on leafpack breakdown and benthic macroinvertebrates in a woodland stream. *J. North Am. Benthol. Soc.*, 10, 42-56.
- Reynolds S.K. y Benke A.C. 2005. Temperature-development growth rates of larval midges (Diptera: Chironomidae) from a southeastern U.S. stream. *Hydrobiologia* 544: 69-75.
- Rosenfeld J. S. 1997. The influence of upstream predation on the expression of fish effects in downstream patches. *Fresh. Biol.* 37: 535-543.
- Rosenfeld J.S. 2002. Logical fallacies in the assessment of functional redundancy. *Cons. Biol.* 16: 837-839.
- Rosenfeld R.J. y Mackay J. 1987. Assessing the Food Base of Stream Ecosystems: Alternatives to the P/R Ratio. *Oikos* 50: 141-147.
- Rossi L., Cordiviola E. y Parma M.J. 2007. Fishes. p. 305-325. En: Iriondo H., Paggi J.C y Parma M. J. (eds.). The Middle Paraná River Limnology of a Subtropical Wetland. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, USA.
- Rueda-Delgado G., Wantzen K. M. y Beltrán Tolosa M. 2006. Leaf-litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: effects of seasonal hydrological changes. *J. North Am. Benthol. Soc.* 25: 233-249.
- Sabattini R.A. 1985.a. Gramíneas de ambientes acuáticos. *Bol. Asoc. Cs. Nat Lit.* 5: 7-11.
- Sabattini R.A. 1985.b. Dinámica y productividad de *Paspalum repens* Bergius ("canutillo") en un ambiente lenítico del valle aluvial del río Paraná. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 18: 3-11.
- Sabattini R.A. y Lallana V.H. 2007. Aquatic macrophytes. p 205-226. En: Iriondo H., Paggi J.C y Parma M. J. (eds.). The Middle Paraná River Limnology of a Subtropical Wetland. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, USA.
- Sabattini R.A. y Lorenzatti E.A. 1987. Estudio fitoquímico en Gramíneas de ambientes acuáticos. I *Paspalum repens* Berg. (Canutillo). *Iheringia* 36: 65-73.
- Smock L.A., Gladden J.E., Riekenberg L.C., Smith L.C. y Black C.R. 1992. Lotic macroinvertebrate production in three dimensions: channel, surface, hyporheic, and floodplain environments. *Ecology* 73: 876-886.
- Soldano F.A. 1947. Régimen y aprovechamiento de la red fluvial de la Argentina. Parte I. El río Paraná y sus tributarios. Cimera, Buenos Aires, Argentina, 267 p.
- Stagliano D. M., Benke A.C. y Anderson D. H. 1998. Emergence of aquatic insects in 2 habitats in a small wetland of the southeastern USA: temporal patterns of numbers and biomass. *J. North Am. Benthol. Soc.* 17: 35-53.
- Stanford J.A. y Ward J.V. 1993. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *J. North Am Benthol. Soc.* 12: 48-60.

- Stendera S.E.S. y Johnson R.K. 2005. Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Fresh. Biol.* 50: 1360- 1375.
- Stites D.L. y Benke A.C. 1989. Rapid growth rates of chironomids in three habitats of a subtropical blackwater river and their implications for P: B ratios. *Limnol. Oceanogr.* 34: 1278-1289.
- Stites D.L., Benke A.C. y Gillespie D.M. 1995. Population dynamics, growth, and production of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in a blackwater river. *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 52: 425-437.
- Strayer D.L. 1985. The benthic micrometazoans of Mirror Lake, New Hampshire. *Arch. Hydrobiol. (suppl.)* 72: 287-426.
- Strixino G. y Trivinho-Strixino S. 1985. A temperatura e o desenvolvimento larval de *Chironomus sancticaroli* (Diptera: Chironomidae). *Rev. Bras. Zool.* 3: 177-180.
- Suberkropp K. y Klug M.J. 1976. Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 707-719.
- Suberkropp K., Arsuffi T. L. y Anderson J. P. 1983. Comparison of the degradative ability, enzymatic activity and palatability of aquatic hy-phomycetes grown on leaf litter. *J. Appl. Env. Microbiol.* 46: 237-244.
- Stangenberg M. y Maglianesi R. E. 1968. Composición química de las aguas de la cuenca del Paraná medio, Segunda parte: Río Colastine. *Physis* 28: 111-121.
- Sweeney B.W. 1978. Bioenergetic and developmental response of a mayfly to thermal variation. *Limnol. Oceanogr.* 23: 461-477.
- Sweeney B.W. 1984. Factors influencing life-history patterns of aquatic insects. p. 56-100. En: Resh V.H. y Rosenberg D.M. (eds). *The ecology of aquatic insects*. Praeger Publishers, New York.
- Takeda A.M. y Gryzbkowska M. 1997. Seasonal dynamics and production of *Campsurus violaceus* nymphs (Ephemeroptera, Polymitarcidae) in the Baía River, upper Parán River floodplain, Brazil. *Hydrobiologia*. 356: 149-155.
- Takeda A.M., Callisto M. y Barbosa F. 2000. Zoobenthos survey of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. p. 103-106. En: Willink P.W., Chernoff B., Alonso L.E., Montanbault J.R. y Lourival R. (eds.). *A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil*.
- 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.
- Thomaz S.M., Roberto M.C. y Bini L.M. 1997. Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos influência dos níveis fluviométricos. p. 73-102. En: Vazzoler A.E.A.M., Agostinho A.A. y Hahn N.S. (eds.). *A planície de inundação do alto rio Paraná*. EDUEM, Maringá, Brasil.
- Tockner K. y Ward J.V. 1999. Biodiversity along riparian corridors. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)* 11: 293-310.
- Tockner K., Pennetzdorfer D., Reiner N., Shiemer F. y Ward J.V. 1999. Hydrological connectivity and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). *Fresh. Biol.* 41: 521-535.
- Tockner K., Malard F. y Ward J.V. 2000. An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes* 14: 2861-2883.
- Tokeshi M. 1995. Life cycles and population dynamics. p. 225-268. En: Armitage P., Cranston P.S. y Pinder L.C.V. (eds.) *The Chironomidae: the biology and ecology of non-bitingnig idges*. Chapman and Hall, London, UK.

- Tomanova S., Goitia E. Heles J. 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia* 556: 251-264-
- Townsend C.R. y Hildrew A.G. 1994. Species trait in relation to a habitat templet for river systems. *Fresh. Biol.* 31: 265-275.
- Trivinho-Strixino S. y Strixino G. 1982. Ciclo de vida de *Chironomus sancticaroli* Strixino y Strixino, (Diptera, Chironomidae). *Rev. Bras. Entomol.* 26: 183-189.
- Trivinho-Strixino S. y Strixino G. 1991. Estrutura da comunidade de insetos aquáticos associados à *Pontederia lanceolata* Nuttal. *Rev. Bras. Entomol.* 53: 103-111.
- Trivinho-Strixino S. y Strixino G. 1995. Larvas de Chironomidae (Diptera) do estado de São Paulo. Guia de identificação e diagnose dos gêneros. Universidade Federal de São Carlos, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, São Carlos, 229 p.
- Trivinho-Strixino S. y Strixino G. 1999. Insectos dípteros quironomídeos, p. 141-148. En Ismael D., Valenti W.C., Matsumura-Tundisi T. y Rocha O. (eds) Biodiversidade do estado de Sao Paulo Brasil.
- Trivinho-Strixino S., Gessner F.A. y Correia L. 1998. Macroinvertebrados associados a macrófitas aquáticas das lagoas marginais da Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio. SP). *Anais do VIII Seminário Regional de Ecologia* 3: 1189-1198.
- Van Geest G.J., Coops H., Roijackers R.M.M., Buijse A.D. y Scheffer M. 2005. Succession of aquatic vegetation driven by reduced water-level fluctuations in floodplain lakes. *J. App. Ecol.* 45: 251-260.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. y Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 37: 130-137.
- Walker B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Cons. Biol.* 6: 18-23.
- Wallace J. B. y Benke A.C. 1984. Quantification of wood habitat en a subtropical Coastal Plain streams. *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 41: 1643-1652.
- Wallace J.B., Webster J.R. Cuffney T. 1982. Stream detritus dynamics. Regulation by invertebrate consumers. *Oecologia* 53: 197-200.
- Wallace J.B., Benke A.C., Lingle A.H. y Parsons K. 1987. Trophic pathways of macro-invertebrate primary consumers in subtropical blackwater streams. *Arch. Hydrobiol.* 74: 423-451.
- Wallace J.B., Eggert S.L., Meyer J. L. y Webster J. R. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277: 102-104.
- Wantzen K.M. y Junk W.J. 2000. The importance of stream- wetland- systems for biodiversity: a tropical perspective. p. 11- 34. En: Gopal B., Junk W.J. y Davis J. A. (eds.). *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*, vol.I. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Wantzen K. y Wagner R. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders. A neotropical temperate comparison. *J. North Am. Benthol. Soc.* 25: 216-232.
- Wantzen K., Wagner R., Suetfeld R. y Junk W. J. 2002. How do plant-herbivore interactions of trees influence coarse detritus processing by shredders in aquatic ecosystems of different latitudes?. *Ver. Int. Verein Limnol.* 28: 1-7.
- Ward J.V. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* 8: 2-8.
- Ward J.V. y Cummins K.W. 1979. Effects of food quality on growth of a stream detritivore *Paratendipes albimanus* (Meigen) (Diptera: Chironomidae). *Ecology* 60: 57-64.

- Ward J.V. y Stanford J.A. 1995. Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Reg. Riv.* 11: 105-19.
- Ward J.V. y Tockner K. 2001. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Fresh. Biol.* 46: 807-19.
- Ward J.V., Tockner K. y Schiemer F. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystem. Ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research and Management* 15: 125-139.
- Waters T.F. 1977. Secondary production in inland waters. *Advanced Ecology Research*, London 10: 91-162.
- Waters T.F. 1979. Influences of benthos life history upon the estimation of secondary production. *J. Fish. Res. Board of Canada* 36: 1425-1430.
- Waters T.F. y Hokenstrom J.C. 1980. Annual production and drift of the stream amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* in Valley Creek, Minnesota. *Limnol. Oceanog.* 25: 700-710.
- Webster J.R. y Benfield E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 567-594.
- Webster J. R. y Meyer L. 1997. Stream Organic matter budgets, *J. North Am. Benthol. Soc.*, Canada. 161 p.
- Webster J.R. y Patten B.C.. 1979. Effects of watershed perturbation on stream potassium and calcium dynamics. *Ecol. Monog.* 49: 51- 72.
- Welcomme R.L. 1979. Fisheries ecology of flood-plain rivers. Longman, London, UK.
- Welcomme R.L. 1988. On the Nature of Large Tropical Rivers, Floodplains, and Future Research Directions. *J. North Am. Benthol. Soc.* 7: 525-526.
- Wentworth C. 1932. Fundamental limits to the sizes of clastic grains. *Science* 77: 633-634.
- Wetzel R.G. 1981. *Limnologia*. Ediciones Omega S.A., Barcelona: 679 p.
- Wiedenbrug S. 1993. Aspectos da estrutura espacial da macrofauna béntica da Lagoa Emboaba, Rs. Dissertação ao Curso de Pós Graduação em Ecologia, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Wiederholm T. 1983. (ed.) Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. *Ent. Scand. Suppl.* 34. Sandby, Sweeden. 457 p.
- Zalocar de Domitrovic Y., Devercelli M., García de Emiliani M.O. 2007. Phytoplankton. p. 177-203. En: Iriondo H., Paggi J.C y Parma M. J. (eds.). *The Middle Paraná River Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, USA.
- Zilli F.L., Montalto L. y Marchese M.R. 2008.a. Benthic invertebrate assemblages and functional feeding groups in the Paraná River floodplain (Argentina). *Limnologia* 38: 159-171.
- Zilli F.L., Montalto L., Paggi A.C. y Marchese M.R. 2008.b. Bionomy and life cycle *Chironomus calligraphus* Goeldi 1905. *Interciencia* 33: 767-770.
- Zilli F.L., Marchese M.R y Paggi A.C. 2009. Life Cycle of *Goeldichironomus holoprasinus* Goeldi (Diptera, Chironomidae). *Neotr. Entomol.* 38: 472-476.

Agradecimientos

A los jurados que aceptaron evaluar nuestro trabajo, a la Dra. Alicia Poi de Neiff, Dra. María del Carmen Corigliano y Dr. Néstor Cazzaniga.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP) por posibilitar la realización de mi tesis doctoral en tan prestigiosa casa de estudios.

Al Dr. Carlos Molineri por la corroboración de las asociaciones para *Campsurus violaceus* y al Dr. Cristian Ituarte por la identificación de las especies de bivalvos.

A Lucas Bonomo por la fotografía panorámica de Irupé.

Al Instituto de Limnología Dr. Raúl A. Ringuelet, especialmente a los integrantes del laboratorio de Bentos por su gran cordialidad. A Carolina Ocón por toda la información brindada y por la ayuda con el transporte de material bibliográfico, cartas, etc.

Al Instituto Nacional de Limnología y a toda su gente que cotidianamente me acompañó en este camino, especialmente a Nélide Wuthrich por todo el material para la consecución de mis tareas, a Gabriel Tourn por los pedidos y correos, a Lucrecia Valldeneu por el asesoramiento informático, a Oscar Mendoza por la confección de elementos para el trabajo en campo y a Elena Córdoba por la bibliografía y tantos almuerzos compartidos.

Al laboratorio de Física del INALI. A Lionel Mehaudy, por la determinación de granulometría de sedimentos. A Aldo Paira por los datos de batimetría y el asesoramiento en relación con la determinación batimétrica y morfométrica de las lagunas. A Mario Amsler por los datos y orientaciones sobre transporte de sedimentos y dinámica del río Paraná. A Edmundo Drago por las orientaciones sobre conectividad de ambientes leníticos.

A Alicia Loteste por la determinación de la concentración de nutrientes y oxígeno disuelto de fondo.

Al personal de campaña del INALI. Especialmente a Ramón Regner a Esteban Creus y Eduardo Lordi por todas las experiencias transmitidas respecto del trabajo en campo. Por innumerables paladas de remo, las dragas extraídas y todas las veces que con mucho

esfuerzo, posibilitaron el ingreso a los ambientes y la toma de datos en que se basa esta tesis.

A Florencia Rojas Molina y Melina Devercelli por enseñarme a determinar clorofila y facilitarme todo el material para ello.

A mis compañeros del Laboratorio de Bentos y Macrófitas del INALI, por toda su invaluable ayuda y compañía, mates y café compartidos mediante, a Martín Blettler, Paola Pavé y Graciela Paporello. A Inés Ezcurra de Drago, por la ayuda para la identificación de moluscos y por haberme brindado sus experiencias sobre el bentos de lagunas. A Soledad Capello, por la ayuda para la identificación de macrófitos y por facilitarme su colección de referencia de cortes histológicos.

Muy especialmente a Luciana Montalto, por todas las orientaciones taxonómicas, conceptuales, bibliográficas y formales, intercambios, diálogos, discusiones y sobre todo por las extensas y muchas veces arduas jornadas compartidas con mucha alegría.

Muy especialmente a mis dos Directoras. A Analía por haber aceptado la dirección de esta tesis y contribuido con valiosos y pacientes comentarios sobre la misma, así como por la identificación de los adultos de quironómidos.

A Mercedes por permitirme ser parte del INALI, por asesorarme, aconsejarme y guiarme en esta hermosa tarea, por las innumerables orientaciones de todo tipo, por las discusiones y consejos.

A toda mi familia por haberme acompañado con tanto amor y paciencia sobre todo este último trayecto. Muy especialmente a Juan por las campañas crepusculares a la isla, por los consejos y por el acompañamiento, por la enorme paciencia, por las horas en vela y sobre todo por escuchar mis disertaciones caseras sobre los tipos de conexión, el bentos y las lagunas.