

Tesis Doctoral

Estudio de poblaciones de *Hyalella* Smith 1874,  
(Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae),  
en ambientes acuáticos de la Reserva de Usos  
Múltiples Isla Martín García,  
Provincia de Buenos Aires.

Lic. María Florencia Colla  
Directora: Dra. Inés Irma César

2015



Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



*A mi familia*

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a todas las personas que me brindaron apoyo, cariño, contención, consejos y palabras de aliento durante la realización de esta Tesis Doctoral.

- A mis padres, hermanas, tíos y tías, por su apoyo incondicional en todo lo que emprendo y su amor infinito. Por entender mis ausencias y alentarme siempre a seguir adelante.

- A Inés César, por ser la directora de esta tesis y darme la posibilidad de trabajar junto a ella. Por sus enseñanzas, consejos y palabras de aliento, y sobre todo, por su calidez y generosidad.

- A Emiliano Boyer y toda su familia, por su cariño, compañía y apoyo durante estos años.

- A Stella Maris Martín, por su compañía y colaboración durante los muestreos y en el laboratorio.

- A Ana Carolina Díaz y Romina Liberto, por las charlas, los mates y la compañía. A Ana Clara Ferreira, por el préstamo de bibliografía.

- A Alan Philip Ballarino, por su valiosa colaboración con los programas estadísticos, edición de imágenes y diseño del trabajo.

- A Cristina de Villalobos, por guiarme y aconsejarme durante el inicio de mi doctorado.

- A la gente de la Isla Martín García, los guardaparques Darío Maciel y Carlos Repetto, por su colaboración durante las campañas de muestreo, y a José Maciel y Marita, del Comedor Solís, por su buena predisposición y generosa atención durante mi estadía en la Isla.

- A mis amigas de toda la vida, especialmente a Romina Vera y Celia Clérici, quienes me acompañaron e incentivaron en momentos difíciles.

- Al Museo de La Plata de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), y especialmente a Cristina Damborenea, por abrirme las puertas de la División Zoología Invertebrados y permitirme trabajar en sus instalaciones.

- Finalmente, agradezco a la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires (CIC), y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por las becas otorgadas, que posibilitaron la realización de este trabajo.

A todos, ¡muchas gracias!

## TABLA DE CONTENIDOS

Resumen.....	3
Abstract .....	5
<b>CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>7</b>
<b>Introducción a los Amphipoda .....</b>	<b>7</b>
<b>Área de estudio.....</b>	<b>13</b>
<b>Sitios de muestreo .....</b>	<b>16</b>
<b>Hipótesis general .....</b>	<b>20</b>
<b>Objetivos generales .....</b>	<b>20</b>
<b>CAPÍTULO 2: ANÁLISIS DE LA DENSIDAD POBLACIONAL DE <i>HYALELLA</i> sp. EN DISTINTOS AMBIENTES ACUÁTICOS DE LA RESERVA DE USOS MÚLTIPLES ISLA MARTÍN GARCÍA .....</b>	<b>21</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>21</b>
<b>Objetivos .....</b>	<b>22</b>
<b>Materiales y métodos.....</b>	<b>23</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>26</b>
<b>Discusión .....</b>	<b>35</b>
<b>CAPÍTULO 3: VARIACIONES DEL TAMAÑO CORPORAL Y ESTRUCTURA DE TALLAS DE POBLACIONES NATURALES DE <i>HYALELLA</i> sp. ....</b>	<b>39</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>39</b>
<b>Objetivos .....</b>	<b>40</b>
<b>Materiales y métodos.....</b>	<b>41</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>43</b>
<b>Discusión .....</b>	<b>54</b>
<b>CAPÍTULO 4: ASPECTOS REPRODUCTIVOS DE <i>HYALELLA</i> sp.: PROPORCIÓN DE SEXOS Y FECUNDIDAD....</b>	<b>58</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>58</b>
<b>Objetivos .....</b>	<b>59</b>
<b>Materiales y métodos.....</b>	<b>60</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>61</b>
<b>Discusión .....</b>	<b>69</b>

---

**CAPÍTULO 5: VARIACIÓN DE LA DENSIDAD POBLACIONAL DE *HYALELLA* sp ENTRE LOS PERÍODOS PRIMAVERA 2005-INVIERNO 2006 Y PRIMAVERA 2013- INVIERNO 2014. RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES..... 73**

**Introducción..... 73**

**Objetivos ..... 74**

**Materiales y métodos..... 75**

**Resultados..... 79**

**Discusión ..... 88**

CONCLUSIONES GENERALES..... 92

PERSPECTIVAS ..... 95

BIBLIOGRAFÍA..... 96

## RESUMEN

El género *Hyalella* Smith 1874, comprende a anfípodos pequeños que habitan distintos tipos de ambientes acuáticos continentales. Su distribución está restringida al continente americano, donde es endémico. Son organismos importantes en los ecosistemas acuáticos, ya que facilitan la transferencia de materia y energía desde los niveles inferiores de las cadenas tróficas hacia los consumidores (otros macroinvertebrados, peces, anfibios y aves). Además, debido a su ubicuidad, pequeño tamaño, ciclos de vida cortos y la posibilidad de cultivarlos de manera relativamente sencilla en laboratorio, las distintas especies del género se utilizan como bioindicadores de sanidad ambiental y en estudios de toxicidad de sedimentos. Sin embargo, pese a su importancia, distintos aspectos básicos de la biología, ecología, distribución y ciclo de vida de muchas especies sudamericanas son aún desconocidos.

Los objetivos principales de este trabajo fueron determinar la riqueza de especies de *Hyalella* en distintos ambientes acuáticos interiores y litorales de la Reserva de Usos Múltiples Isla Martín García y contribuir al conocimiento de la ecología poblacional del género en su ambiente natural. El área de estudio seleccionada (Isla Martín García) está ubicada en la confluencia de los ríos Paraná y Uruguay, Río de La Plata Superior, Argentina. En distintos puntos del interior de la misma existen lagunas que difieren en su sustrato y origen (canteras perforadas en la roca o lagunas naturales), régimen hidrológico (permanente o temporal), aportes de agua (precipitaciones y/o crecidas del Río de La Plata) y estado de conservación. En estos ambientes se desarrollan carpetas de vegetación flotante que albergan una variada fauna de invertebrados. Se seleccionaron cuatro lagunas interiores para el análisis de las poblaciones de *Hyalella* sp. Los muestreos tuvieron periodicidad mensual durante un año (2006). En cada laguna se obtuvieron muestras de pleuston utilizando una red estandarizada (marco de 30 x 30 cm con una red de 150  $\mu$ m de abertura de malla). Además, se seleccionaron cuatro sitios litorales para estudios cualitativos. En cada uno se tomaron cinco muestras de bentos utilizando un muestreador corer de 6 cm de diámetro. El material obtenido se fijó *in situ* con formol al 10 %. Las variables temperatura del aire y del agua, pH, oxígeno disuelto, porcentaje de saturación de oxígeno, conductividad y total de sólidos disueltos se registraron en cada sitio utilizando un multímetro digital.

En cada ambiente acuático interior se determinó el número de especies, estructura de la población, densidad poblacional total y por categorías (machos, hembras, hembras ovígeras y juveniles), tamaño y distribución de frecuencias de tallas, proporción de sexos y fecundidad de cada especie de *Hyalella*. Además, se analizó la correlación de estos atributos poblacionales con

algunas variables ambientales relevantes. El estudio de las poblaciones de *Hyaella* se complementó con un análisis comparativo de la densidad poblacional y las características fisicoquímicas de los sitios, entre los períodos primavera 2005-invierno 2006 y primavera 2013-invierno 2014. A tal fin, se realizaron muestreos estacionales en cuatro ambientes interiores y en siete sitios litorales siguiendo la misma metodología que durante el año 2006.

Los ambientes acuáticos interiores analizados durante el año 2006 presentaron características fisicoquímicas distintivas, diferenciándose principalmente en los valores de pH y conductividad del agua. Las especies de *Hyaella* registradas fueron tres: *H. pampeana*, *H. curvispina* y *Hyaella* sp., (no identificada), las cuales presentaron diferencias en su distribución. *Hyaella pampeana* predominó en los ambientes acuáticos interiores, mientras que *H. curvispina* y *Hyaella* sp. se encontraron principalmente en los ambientes litorales. *Hyaella pampeana* fue la especie mejor representada en términos de abundancia, presentó una densidad poblacional variable en los distintos ambientes acuáticos, con picos poblacionales durante la primavera. *H. curvispina* estuvo escasamente representada en los ambientes interiores estudiados, mientras que *Hyaella* sp sólo se registró en un sitio litoral. El tamaño promedio (longitud del cefalotórax, en mm.) de machos, hembras y juveniles se determinó en las especies *H. pampeana* y *H. curvispina*. Además, se corroboró la correlación de la longitud del cefalotórax con la longitud total de los individuos, confirmándose la utilidad de la medición de la misma en reemplazo de la longitud total. El tamaño promedio mensual de *H. pampeana* se correlacionó negativamente con la temperatura del agua. La proporción de sexos de toda la población fue de 1,4 macho: 1 hembra en *H. pampeana*, y de 2,1 machos: 1 hembra en *H. curvispina*. Tanto la fecundidad media como el tamaño de las hembras ovígeras de ambas especies de *Hyaella* fueron mayores durante los meses de invierno y comienzos de la primavera, en relación con los meses de verano. La presencia de hembras ovígeras y juveniles durante todos los meses indicó una reproducción continua de *H. pampeana* durante el año en su ambiente natural.

Las poblaciones de *Hyaella* no presentaron variaciones significativas en densidad entre ambos períodos estudiados, registrándose las mismas especies y con la misma distribución durante el período más reciente (2013-2014). Esto permite suponer un buen estado ecológico de los ambientes acuáticos analizados, sin modificaciones sustanciales en las variables ambientales ni en el número de especies y densidad de las poblaciones de anfípodos, después de un período de ocho años.

## ABSTRACT

*Hyalella* Smith, 1874 is a genus of freshwater amphipods with a distribution restricted to the Western Hemisphere, where it is endemic. This genus plays an important role in aquatic ecosystems, facilitating matter and energy flow from the lower levels of the food chain to consumers (other macroinvertebrates, fish, amphibians and birds). Due to fact that *Hyalella* amphipods are ubiquitous, have relative small sizes, short life cycles, and are easily cultured in laboratory, many species of the genus are used as bioindicators of environmental health and as test organisms in sediment toxicity bioassays. However, most of the basic aspects of the biology, ecology, distribution and life cycles of many South American *Hyalella* species remain unknown.

The main objectives of this investigation were to determine the species richness of the *Hyalella* genus in littoral and inland aquatic environments of the Martín García Island Multipurpose Nature Reserve and to contribute to the knowledge of the population ecology of the genus in its natural environment. The study area (Martín García Island) is located at the confluence of Paraná and Uruguay Rivers, Río de La Plata Superior, Argentine. The island presents different aquatic environments that show distinctive features, related to their origin and substrate (quarries perforated into the rock or natural lagoons), hydrological regime (permanent or temporal), water inputs (precipitations and/or flooding of the Río de La Plata River) and conservation status. Within these types of ponds, carpets of floating vegetation containing diverse invertebrate fauna develop. Four inland aquatics sites were selected for *Hyalella* population analysis. Mensual sampling campaigns were conducted during one-year period (2006). Samples were obtained using a standardized pleuston net (30 x 30 cm frame with 150 µm mesh size net). Four littoral sites were selected for qualitative analysis. At each site, five benthos samples were obtained using a six cm diameter corer sampler. The collected material (floating plants and associated invertebrates) was fixed in situ in 10% (v/v) formalin. The physicochemical variables air and water temperature, conductivity, total dissolved solids (TDS), dissolved oxygen, and pH were measured at the site with a digital meter.

Species number, population structure, total density and density by categories (males, females, ovigerous females and juveniles), size and frequency size distribution, operational sex ratio and fecundity of each *Hyalella* species were analyzed in four inland lagoons. The correlation between these population attributes and some relevant environmental variables were also studied. The study of *Hyalella* populations in these environments was complemented with a comparative analysis of the population density and physicochemical characteristics of the sites,



conducted between the spring 2005 - winter 2006, and spring 2013 - winter 2014 periods. Seasonal sampling campaigns were performed in four inland and seven littoral aquatic sites using the same methodology than previous campaigns (2006 year).

The inland aquatic environments analyzed during one-year period (2006) showed distinctive physicochemical characteristics, mainly related to pH and conductivity values. Three species of *Hyaella* were registered: *H. pampeana* (Cavaliere, 1968), *H. curvispina* (Shoemaker, 1942), and *Hyaella* sp. (unidentified), with different distribution patterns. *Hyaella pampeana* was predominant in the inland environments, whereas *H. curvispina* and *Hyaella* sp. were mostly found in the littoral sites. *Hyaella pampeana* was the best represented species in terms of abundance in the inland sites, presenting a variable population density among sites and throughout the year, with population peaks during spring. *Hyaella curvispina* was poorly represented in the inland environments, and *Hyaella* sp. was only found in one littoral site. The mean size (cephalothorax length, in mm.) of each category of *H. pampeana* and *H. curvispina* was determined. The correlation between cephalothorax length and total length of the individuals, and the utilization of this parameter instead of the total length were confirmed. The mean monthly size of *H. pampeana* was negatively correlated to water temperature. The operational sex ratio of the total population was almost equal (1, 4 male: 1 female) for *H. pampeana*, whereas for *H. curvispina*, sex ratio favored the males (2, 1 male: 1 female). Mean fecundity and mean size of ovigerous females of both *Hyaella* species were higher during winter and early spring months than in summer months. The presence of ovigerous females and juveniles in all months indicated that reproduction is continuous during the year in *Hyaella*, in its natural environment.

No significant statistical differences in *Hyaella* population densities were observed between the temporal periods analyzed, and the same species were registered with similar distribution patterns during the 2013-2014 period. This allows us to infer a good ecological status of the aquatic environments studied, with no substantial modifications in the amphipod density or environmental variables after a period of eight years.

## CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

### INTRODUCCIÓN A LOS AMPHIPODA

Los anfípodos son crustáceos pertenecientes al Superorden Peracarida, el cual, junto con el Superorden Decapoda, representan a la mayoría de los Malacostraca, y de hecho, a la mayoría de los Crustacea (Martin & Davis, 2001).

Si bien la mayoría de los anfípodos son marinos, también habitan gran variedad de ambientes acuáticos continentales. La mayoría de los taxa dulceacuícolas presentan especies asociadas a la vegetación litoral y a la vegetación flotante, habitando las raíces (Poi de Neiff & Carignan, 1997), y también se las encuentra entre las macrófitas sumergidas (Giorgi *et al.*, 2005). Además, existen especies bentónicas que habitan los fondos rocosos y arenosos de ambientes acuáticos lóticos y lénticos (Miserendino, 2001).

Una característica común única de los peracáridos es la presencia de un “marsupio” en las hembras. Esta estructura, está formada por la región ventral de los segmentos torácicos y oostegitos, los cuales son placas originadas a partir de la superficie media de las coxas torácicas. Estas forman una cámara de incubación que contiene los huevos durante su desarrollo (Serejo, 2004; Thiel & Hinojosa, 2009). Otra característica que comparten los peracáridos es el desarrollo directo sin estadio larval. Una vez que los juveniles son liberados del marsupio materno alcanzan el estadio adulto luego de sucesivas mudas, sin metamorfosis (Väinölä *et al.*, 2008). De los nueve órdenes comprendidos en el Superorden Peracarida, los Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea y Cumacea presentan la mayor riqueza de especies.

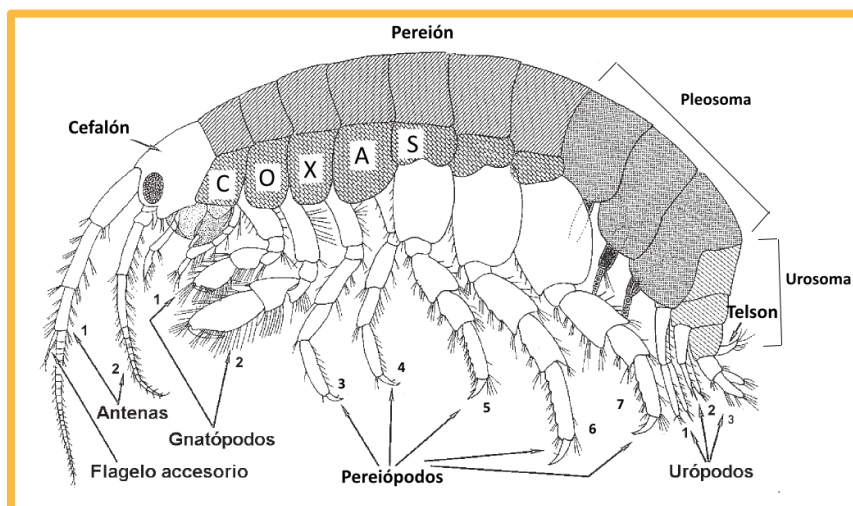
De los taxa de anfípodos de agua dulce descritos a nivel mundial, sólo el 7 % corresponde a la región Neotropical, siendo la diversidad de anfípodos Sudamericanos relativamente baja a nivel de género y especies. En esta se han descrito nueve géneros y 13 especies de anfípodos de aguas subterráneas y un solo género epígeo, *Hyalella* Smith, 1874 (Parsons & Matthews, 1995; Grosso y Peralta, 1999; Väinölä *et al.*, 2008).

Clásicamente, se reconocen cuatro subórdenes de anfípodos; Gammaridea, Caprellidea, Hyperiidea e Ingolfiellidea (Lowry & Myers, 2013). La mayoría de las especies descritas, entre ellas las del género *Hyalella*, corresponden al suborden de los gamáridos. Este Suborden se estima que posee 5.733 especies (Bellan-Santini, 1999) y una gran cantidad de familias, por lo que la clasificación todavía es confusa y muchos autores han propuesto revisiones del taxa (Martin & Davis, 2001). Serejo (2004) realizó una revisión cladística de los anfípodos gamáridos

de la superfamilia Talitroidea y propuso una nueva clasificación basada en caracteres morfológicos. En ésta, la superfamilia Talitroidea es elevada al infraorden Talitrida, y las familias Hyalellidae y Najnidae son tratadas como subfamilias de Dogielinotidae, donde se incluye al género *Hyalella*. Sin embargo, una revisión más reciente del grupo (Lowry & Myers, 2013) establece un nuevo suborden de anfípodos: Senticaudata, el cual incluye a la mayoría de las especies de agua dulce y algunos taxa marinos bentónicos, que antiguamente se incluían en el suborden Gammaridea. La nueva clasificación está basada en la presencia de una sinapomorfía previamente no reconocida, como es la presencia de setas apicales robustas en las ramas de los urópodos 1 y 2. De esta manera, el suborden Senticaudata incorpora 6 Infraórdenes, entre ellos Talitrida, donde se incluye Talitridira, un Parvorden recientemente creado, con la superfamilia Talitroidea. Hyalellidae es elevado nuevamente a familia, donde actualmente se incluye al género *Hyalella*.

### MORFOLOGÍA GENERAL

Los anfípodos presentan generalmente un tamaño pequeño; en las especies de agua dulce, la longitud del cuerpo de los individuos adultos oscila entre 2- 40 mm y más comúnmente entre 5 y 15 mm. El cuerpo carece de caparazón y está lateralmente comprimido, presentando un perfil curvado o en forma de gancho (Figura 1.1). Se distinguen las siguientes regiones: cabeza o cefalón; tórax o pereión y abdomen o pleón; este último dividido en pleosoma y urosoma (Thiel & Hinojosa, 2009).



**Figura 1.1.** Morfología general de un anfípodo. Fuente: García- Madrigal, 2007.

En todos los peracáridos, al menos el primer segmento del tórax se encuentra fusionado al **cefalón**, el cual lleva dos pares de antenas y un par de ojos sésiles incluidos en la cápsula cefálica. Las antenas están formadas por un pedúnculo de pocos artejos grandes y un flagelo de numerosos artejos pequeños. Ocasionalmente, la antena 1 puede llevar un flagelo accesorio compuesto por uno o varios artejos.

Las partes bucales, de importancia taxonómica, se encuentran en la zona ventral de la cabeza y son: labio superior (labro), mandíbulas (1 par), labio inferior (labium), maxillas 1 (1 par), maxillas 2 (1 par) y maxillípedos (1 par).

El **tórax** o pereión, está formado por siete segmentos libres y visibles, llamados toracómeros o pereionitos. Cada uno de estos segmentos lleva un par de apéndices unirrámeos, los pereiópodos, utilizados en la locomoción. Los dos primeros pares de pereiópodos están modificados como quelas o subquelas prensiles y se denominan gnatópodos (G1 y G2). Los dos pares de pereiópodos siguientes (P3 y P4) se orientan en dirección posterior, mientras que los tres pares restantes (P5, P6 y P7) se orientan hacia la región anterior (Figura 1.1). Esta característica da el nombre al orden Amphipoda (gr. *amphí*: de un lado y de otro; *podós*; pie). Las branquias son foliáceas y se disponen de a pares en la región interna de los pereiópodos. Generalmente se presentan desde el segundo al séptimo toracómero (Kaestner, 1970).

El **abdomen** o pleón se subdivide en dos secciones de tres segmentos cada una: el pleosoma, el cual lleva tres pares de apéndices utilizados en la natación, los pleópodos; y el urosoma, que lleva tres pares de apéndices rígidos, los urópodos. El segmento terminal del urosoma lleva una solapa dorsal entera que cubre el ano, llamada telson, con valor taxonómico (Barnard & Barnard, 1983; García Madrigal, 2007; Väinölä *et al.*, 2008; Thiel & Hinojosa, 2009).

## HÁBITAT Y MODO DE VIDA

Los anfípodos explotaron una gran variedad de microhábitats y presentan distintas formas de vida, pudiendo ser epifaunales, de vida libre, excavadores, pelágicos y comensales (Nelson, 1980). Muchas especies habitan los fondos rocosos o arenosos (bentos), y otras se asocian a la vegetación acuática, flotante o arraigada (Thiel & Hinojosa, 2009). Las macrófitas proveen de alimento, refugio contra los depredadores y actúan como sustrato a partir del cual los organismos se desplazan en la columna de agua. Los anfípodos (y otros macroinvertebrados), alcanzan altas densidades cuando se encuentran asociados a la vegetación acuática, especialmente en los ambientes lénticos (Parsons & Matthews, 1995).

Con respecto a la alimentación, sus hábitos son diversos; los hay herbívoros, detritívoros, predadores u omnívoros (Väinölä *et al.*, 2008). Varias especies del género *Hyaella* se alimentan principalmente de algas y bacterias asociadas a los sedimentos y macrófitas acuáticas (Hargrave, 1970; Casset *et al.*, 2001, Saigo *et al.*, 2009, Giorgi *et al.*, 2005).

## BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

En los anfípodos, la hembra está disponible para la cópula sólo durante un corto período en su ciclo de muda (Wen, 1993). Debido a esta limitación temporal para la fertilización de los huevos, los anfípodos desarrollaron un comportamiento de cuidado o vigilancia de la pareja previo a la copula (“precopula mate guarding”; Grafen & Ridley, 1983; Conlan, 1991; Jormalainen, 1998). Este comportamiento tiene una fase de búsqueda activa de la hembra por parte del macho, luego de la cual éste se coloca sobre el dorso de la misma sujetándola con los gnatópodos y se mantiene en esta posición hasta que la hembra muda. Los gnatópodos son subquelados y sexualmente dimórficos, siendo hasta 15 veces mayores en los machos que en las hembras (Wellborn, 2000). Durante la muda, los ovocitos son fertilizados en el marsupio y luego el macho se separa. Las hembras llevan los huevos fertilizados en el marsupio durante su desarrollo y los juveniles son liberados antes de la próxima muda. El desarrollo es directo, y los juveniles presentan morfológicamente la mayoría de las características del adulto, excepto la diferenciación sexual (Strong, 1972; Wen, 1993; Wellborn & Cothran, 2007; Wellborn & Bartholf, 2005). Algunas especies desarrollaron el cuidado parental, durante el cual los juveniles permanecen dentro del marsupio de la hembra o bien se adosan a su cuerpo durante ciertos períodos luego de emerger (Thiel, 1999).

Las poblaciones y especies de anfípodos gamáridos presentan dos tipos básicos de historias de vida: pueden ser semélparos (un solo evento reproductivo durante el ciclo vital), o iteróparos (varios eventos reproductivos durante la vida del organismo). A su vez, los ciclos de vida pueden ser semianuales (varias generaciones en un año), anuales (una generación por año), bianuales (una generación cada dos años), o perennes (una generación cada varios años). El patrón reproductivo suele relacionarse con la latitud: las especies que habitan en latitudes altas, se caracterizan, generalmente, por presentar ciclos bianuales o perennes, tamaño corporal grande, madurez sexual tardía y uno o pocos eventos reproductivos, donde se producen embriones relativamente grandes. Las especies de latitudes bajas, en cambio, presentan ciclos semianuales o anuales, tamaño pequeño, alto potencial reproductivo, y producen embriones pequeños varias veces durante su ciclo vital (Sainte-Marie, 1991).

## IMPORTANCIA DE LOS ANFÍPODOS EN EL ECOSISTEMA

Los anfípodos juegan un importante rol en los ecosistemas acuáticos, ya que facilitan el flujo de materia y energía hacia los niveles superiores de la cadena trófica (Wen, 1992). A la vez sirven de alimento a otros macroinvertebrados, y a vertebrados como peces, anfibios y aves (Strong, 1972; Pilgrim & Burt, 1993; Conlan, 1994).

Las poblaciones de anfípodos presentan ciertas características que los convierten en organismos adecuados y ampliamente utilizados como bioindicadores de calidad ambiental. Presentan amplia distribución, altas densidades poblacionales, gran potencial reproductivo, sus ciclos de vida son cortos y pueden ser cultivados de manera relativamente sencilla en laboratorio (Conlan, 1994). Además, dada su sensibilidad a diversos contaminantes químicos, se los utiliza en ensayos de toxicidad de sedimentos. La especie americana *Hyaella azteca* Saussure 1858, por ejemplo, ha sido ampliamente utilizada en este tipo de ensayos, donde generalmente se evalúan las concentraciones letales de distintos contaminantes químicos, como Cadmio, Plata, Mercurio, Plomo, Cromo, entre otros (Borgmann *et al.*, 2005) o bien, efectos subletales de la exposición a sedimentos tóxicos, que afectan características como crecimiento, tamaño, reproducción y fecundidad de estos organismos (Ingersoll & Brunson, 1998).

## PANORAMA GENERAL SOBRE EL CONOCIMIENTO DEL GÉNERO *HYALELLA* EN AMÉRICA Y ARGENTINA

El género *Hyaella* se caracteriza por presentar la superficie del cuerpo lisa, ocasionalmente con procesos espinosos o mucronados, branquias externas en la base de los pereiópodos 2-3 a 7, y telson entero (Bousfield, 1996). Comprende especies exclusivamente de aguas continentales y su distribución está restringida al continente americano, donde es endémico (Väinölä *et al.*, 2008). De acuerdo con Baldinger (2004) está representado por aproximadamente 56 especies; sin embargo, una lista más reciente y actualizada de especies eleva este número a más de 70 (WoRMS, 2015).

La mayoría de los trabajos realizados sobre el género se refieren a *H. azteca*, especie ampliamente distribuida en América del Norte, América Central y el norte de Sudamérica, hasta Venezuela (Gonzalez & Watling, 2002; De los Ríos-Escalante *et al.*, 2013). Esta especie ha sido objeto de numerosos estudios en ecología poblacional (Strong, 1972; De March, 1978; Edwards & Cowell, 1992), selección sexual, reproducción y ciclo de vida (Kruschwitz, 1978; Wen, 1992; 1993; Othman & Pascoe, 2001), y principalmente en bioensayos de supervivencia a distintos

tipos de stress ambiental y estudios de toxicología (Pilgrim & Burt, 1993; Lasier & Urich, 2014; Javidmehr *et al.*, 2015).

En América del Sur, los estudios referidos a *Hyaella* son mayormente taxonómicos y numerosas especies se han descubierto en los últimos años (Bond Buckup & Araujo, 1998; González & Watling, 2001; 2003a y 2003b; Gonzalez *et al.*, 2006; Dos Santos *et al.*, 2008; Zimmer *et al.*, 2009; Bastos-Pereira & Bueno, 2013; Bond Buckup *et al.*, 2013, Colla & César, 2015). Los trabajos ecológicos sobre el género se refieren principalmente a las especies simpátricas *Hyaella castroi* González, Bond Buckup & Araujo 2006 y *Hyaella pleoacuta* González, Bond Buckup & Araujo 2006, de Brasil, y comprenden estudios sobre su dinámica poblacional, tamaño corporal, eventos reproductivos, fecundidad, períodos de reclutamiento poblacional, proporción de sexos, y relación de estos parámetros con el hábitat y variables ambientales (Castiglioni & Bond-Buckup, 2008a, 2008b, 2009; García-Schroeder & Araujo, 2009).

En Argentina, once especies de *Hyaella* son conocidas hasta el presente: *H. curvispina* Shoemaker, 1942; *H. fossamancinii* Cavalieri, 1959; *H. pampeana* Cavalieri, 1968; *H. neonoma* Stock & Platvoet, 1991; *H. falklandensis* Bousfield, 1996; *H. rionegrina* Grosso y Peralta, 1999; *H. araucana* Grosso y Peralta, 1999; *H. kochi* González & Watling, 2001; *H. pseudoazteca* González & Watling, 2003a; *H. bonariensis* Bond-Buckup, Araujo & Santos, 2008 (Dos Santos *et al.*, 2008) y *H. misionensis* Colla & César, 2015. *Hyaella curvispina* es la especie más común y abundante en nuestro país; se encuentra distribuida en toda la región continental de Argentina (Cavalieri, 1968) y también en Chile, Perú, Uruguay y Brasil (Shoemaker, 1942; Bousfield, 1996; Grosso y Peralta, 1999; González *et al.*, 2006; Dos Santos *et al.*, 2008). Esta especie habita arroyos, ríos y lagos, integrando las comunidades del pleuston y bentos, y en ciertas regiones del país vive en simpatria con la especie *H. pampeana* (Cavalieri, 1968). Los estudios acerca del género en Argentina se refieren casi exclusivamente a *H. curvispina*, y comprenden aspectos como composición química y dinámica poblacional (Poretti *et al.*, 2003), dinámica poblacional en relación con la vegetación acuática (Poi de Neiff & Carignan, 1997; Casset *et al.*, 2001; Galassi *et al.*, 2006), hábitos alimentarios (Saigo *et al.*, 2009), y estudios ecotoxicológicos (Di Marzio *et al.*, 1999; García *et al.*, 2010; Mugni *et al.*, 2011; Negro *et al.*, 2013; Giusto *et al.*, 2014). Pocos trabajos se refieren a otras especies de *Hyaella* y tratan sobre el desarrollo embrionario y postembrionario y el comportamiento reproductivo de *H. pampeana* (Lopretto, 1982; Lopretto, 1983), o bien bioensayos de toxicidad al cobre (Giusto & Ferrari, 2008) y modelación ecológica (Carusela *et al.*, 2009) en *H. pseudoazteca*.

## ÁREA DE ESTUDIO

La isla Martín García (34° 11' S y 58° 15' O) está ubicada en la confluencia de los ríos Paraná y Uruguay (Río de La Plata Superior), distante 37,5 km de la costa argentina y 3,5 km de la costa uruguaya. Hacia el este, el Canal del Infierno la separa de Uruguay; hacia el norte, su límite está circunscripto por el islote Timoteo Domínguez (Uruguay) y, hacia el oeste y sur está flanqueada por el Canal de Buenos Aires (ex canal Martín García). Esta isla tiene 170 Ha. de superficie y su punto más elevado se sitúa en el centro sur de la isla a 27 msnm (Figura 1.2) (Ravizza, 1984; CITAB, 2011).

La isla es geológicamente un bloque elevado y fracturado del basamento cristalino de la masa de Brasilia, posteriormente cubierto por depósitos cuaternarios holocenos y pleistocenos (Ravizza, 1984), careciendo de cursos hidrográficos. El clima de la región es templado-cálido y húmedo, con una temperatura media anual de 17 °C y mínimas y máximas moderadas. Las precipitaciones anuales oscilan entre 850 y 1000 mm, siendo otoño y primavera las estaciones más lluviosas. Los vientos del sector norte y este son los predominantes y es escasa o nula la ocurrencia de heladas (Ghisso, 1986).

Las costas presentan una morfología asimétrica. La región occidental de la isla recibe el aporte continuo de sedimentos en suspensión del Río de La Plata, los cuales se depositan en el fondo rocoso del río y se consolidan paulatinamente por la vegetación costera. Las costas hacia el este y sur son rocosas, y ocasionalmente pueden cubrirse de sedimentos limosos y arenosos por acción de los vientos del Sudeste. Esta asimetría en la morfología costera produce una distintiva distribución de la vegetación, donde de acuerdo a Lahitte y Hurrell (1994) se distinguen:

-Bosques en galería: Se distribuyen en las costas, rodeando casi toda la isla y con mayor desarrollo en la región noreste de la misma. Estos se caracterizan por presentar varios estratos arbóreos, donde predominan las familias Myrtaceae, Lauraceae, Euphorbiaceae y Myrsinaceae, arbustos, musgos, y variedad de plantas epífitas y enredaderas.

-Bosque de ribera: Crecen en la región sur de la Isla. Estos son más abiertos y presentan menos enredaderas que los anteriores.

-Bosques periurbanos: Se desarrollan en las áreas que rodean la meseta (punto más elevado de la isla) y la zona urbana. Las especies vegetales tanto nativas como exóticas, epífitas y enredaderas crecen en esta zona.





**Figura 1.2.** Área de estudio. Arriba, izquierda: ubicación de la Isla Martín García en Argentina. Arriba, derecha: ubicación de la Isla Martín García en el Río de La Plata. Abajo: Isla Martín García (límites en amarillo) e Islote Timoteo Domínguez. Imágenes: Google Earth 2015.

-Bosque xerófilo: Se desarrolla desde el noreste de la isla hacia el sur, y presenta un estrato de árboles xerófilos de baja estatura, matorrales y hierbas.

-Arenales: Se presentan en distintos puntos de la isla, el de mayor tamaño se sitúa en la región central. En el suelo arenoso hay estrato arbustivo, herbáceo y se desarrollan cactáceas.

-Pajonales y Juncales: Ubicados en las áreas inundables, en distintos puntos de la costa, y principalmente en la zona norte de la isla, donde ésta se une al islote Timoteo Domínguez. Los pajonales se caracterizan por la presencia de especies de las familias Alismataceae, Cyperaceae y Poaceae, mientras que los juncales por la presencia de *Schoenoplectus californicus* C. A. Meyer (junco o totora; Cyperaceae).

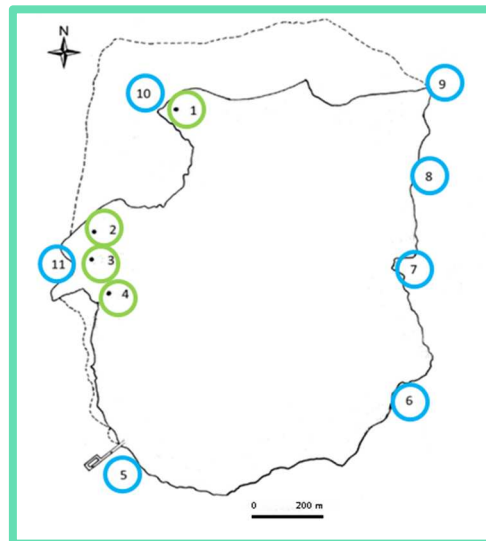
La fauna es rica y diversa, destacándose una amplia variedad de aves (más de 100 especies), reptiles y mamíferos (Ghisso, 1986).

En distintos puntos del interior de la isla existen lagunas de régimen temporal y permanente, la mayoría de las cuales se originaron a partir del llenado de antiguas canteras, producto de la explotación del sustrato rocoso para realizar el adoquinado de la ciudad de Buenos Aires. Otras lagunas se formaron en depresiones naturales en la base de los médanos (Ghisso, 1986, Kröpfl, 2006). Estos ambientes reciben agua principalmente de las precipitaciones, y los que se sitúan cercanos a la costa reciben el aporte del agua del Río de La Plata durante crecidas y sudestadas (César *et al.*, 2001; 2009). En estos ambientes lénticos se desarrollan carpetas de vegetación flotante, con especies como *Lemna giba* L., *Spirodella intermedia* W. Koch., *Wolffia columbiana* H. Karst., *Wolffiella lingulata* (Hegelm.) Hegelm, *Azolla* sp., y *Salvinia* sp. (César *et al.*, 2001). Esta vegetación sustenta una diversa fauna de invertebrados acuáticos como moluscos, anélidos oligoquetos e hirudíneos, platelmintos temnocéfalos, crustáceos e insectos (Viana, 1937; Austin *et al.*, 1981; Rumi *et al.*, 1996, 2004; Damborenea *et al.*, 1997; Fernández y López Ruf, 1999; Armendáriz *et al.*, 2000; Armendáriz & César, 2001; César *et al.*, 2001; Martín & Negrete, 2006; César *et al.*, 2009; Martín *et al.*, 2009).

La isla constituye en sí una reserva botánica natural y en el año 1998, por Ley Provincial Nº 12103 es declarada Reserva Natural de Uso Múltiple, convirtiéndose en patrimonio exclusivo de la provincia de Buenos Aires. El estado provincial a través del Ministerio de Asuntos Agrarios y de la Dirección Provincial de Recursos Naturales tiene a su cargo las tareas de protección, conservación y manejo del patrimonio natural de la Isla Martín García. La misma cuenta con una población estable de aproximadamente 100 habitantes y debido a sus atractivos naturales e históricos recibe gran afluencia turística, principalmente en primavera y verano (CITAB, 2011).

## SITIOS DE MUESTREO

La Figura 1.3 indica los sitios muestreados en la Isla Martín García. Los ambientes acuáticos interiores se sitúan en la región oeste de la isla y fueron seleccionados de acuerdo a su origen (antrópico o natural), su régimen hidrológico (temporal o permanente) y su estado de conservación. Los ambientes acuáticos litorales, se situaron en distintos puntos de la costa, y se seleccionaron de acuerdo a su accesibilidad.



**Figura 1.3.** Sitios de muestreo en la Isla Martín García. 1-4: ambientes interiores; 5-11: ambientes litorales. **1**-Cantera La Gata; **2**-Laguna Arenalcito; **3**-Cantera del Basural; y **4**-Cantera Tanque. **5**-Puerto nuevo; **6**-Casa de Bombas; **7**-Playa de arena; **8**-Juncal; **9**-Punta Cañón; **10**-Playa de La Gata y **11**-Playa del Basural.

Los ambientes acuáticos interiores se presentan en la Figura 1.4, y los ambientes litorales en las Figuras 1.5 y 1.6. Los sitios interiores son:

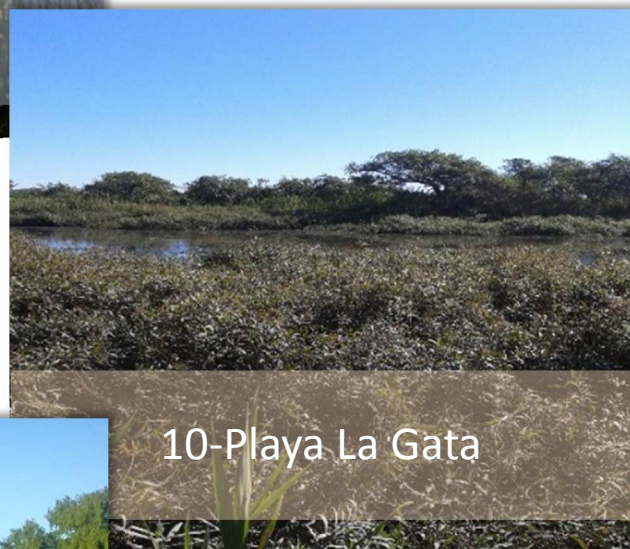
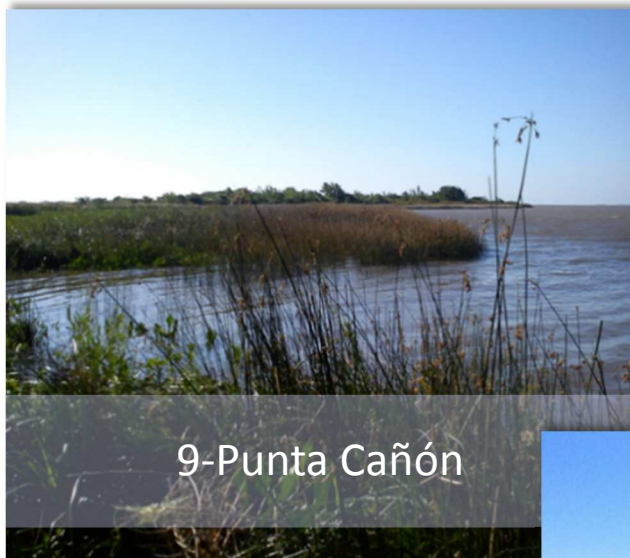
- ✚ Cantera La Gata: Ubicada en el extremo noroeste de la isla. Es de régimen temporal y recibe aportes de agua tanto de las precipitaciones como del Río de La Plata.
- ✚ Laguna Arenalcito: Es una pequeña laguna ubicada en la base de un médano en la región centro-oeste de la isla. Presenta régimen temporal, y sólo recibe agua de las precipitaciones.
- ✚ Cantera del Basural: Ubicada unos metros al sur de la anterior, es de régimen temporal y recibe su nombre por su cercanía al antiguo basural de la isla. En sus márgenes se pudieron observar signos de contaminación antrópica (pañales, latas, botellas, neumáticos, electrodomésticos, etc.). Recibe aportes de agua tanto de las precipitaciones como del Río de La Plata.
- ✚ Cantera Tanque: Es de régimen permanente, y recibe su nombre por su cercanía al tanque de combustible de la isla. Sólo recibe agua de las precipitaciones.



**Figura 1.4.** Ambientes acuáticos interiores analizados (1-4)



**Figura 1.5.** Ambientes litorales analizados (5-8)



**Figura 1.6.** Ambientes litorales analizados (9-11)

---

## HIPÓTESIS GENERAL

Diferentes características ecológicas de los ambientes acuáticos interiores de la Isla Martín García, tales como el tipo de sustrato, régimen hidrológico (temporal o permanente) y estado de conservación, pueden relacionarse con variaciones en algunos rasgos poblacionales de *Hyalella* sp.

---

## OBJETIVOS GENERALES

- Establecer la composición específica de las poblaciones de *Hyalella* de los ambientes acuáticos interiores de la Isla Martín García.
- Determinar las posibles diferencias en la composición específica de *Hyalella* en las lagunas internas y los ambientes litorales.
- Conocer la distribución de las poblaciones de *Hyalella* de acuerdo a las variables ambientales relevantes.
- Analizar en *Hyalella*, las variaciones en densidad a lo largo del año, estructura de edades, proporción de sexos, fecundidad e identificación de períodos de reclutamiento poblacional en cada ambiente, los cuales se relacionarán a algunas variables ambientales relevantes.

## CAPÍTULO 2: ANÁLISIS DE LA DENSIDAD POBLACIONAL DE *HYALELLA* sp. EN DISTINTOS AMBIENTES ACUÁTICOS DE LA RESERVA DE USOS MÚLTIPLES ISLA MARTÍN GARCÍA

### INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la estructura y dinámica poblacional de los anfípodos continentales están basados principalmente en el análisis de la densidad poblacional y sus fluctuaciones temporales, como también la estructura etaria y clases de tallas, proporción sexos, períodos de reproducción, reclutamiento de juveniles y crecimiento poblacional. El conocimiento de estos parámetros poblacionales permite obtener información sobre la biología de la especie, la estabilidad de la población en determinado hábitat, la adaptabilidad, el éxito reproductor y la persistencia (probabilidad de dejar descendientes durante períodos prolongados), entre otros (Odum & Warrett, 2005).

La mayoría de los trabajos poblacionales sobre el género *Hyaella* se refieren a la especie *Hyaella azteca* Saussure 1858, (Hargrave, 1970; Strong, 1972; Lindeman & Momot, 1983; Edwards & Cowel, 1992; Moore & Farrar, 1996), la cual se encuentra ampliamente distribuida en América del Norte y América Central. Esta especie es frecuentemente utilizada en estudios de ecotoxicidad y análisis de calidad ambiental (Borgmann & Munawar, 1989; Ingersoll *et al.*, 1998; Borgmann *et al.*, 2005; Pedersen *et al.*, 2013; Lasier & Urich, 2014).

La ecología de poblaciones de las especies sudamericanas de *Hyaella* ha sido poco analizada. Pueden citarse los trabajos de Castiglioni & Bond-Buckup (2008a y 2009), quienes analizaron la dinámica poblacional, estructura de tallas, proporción de sexos, períodos de reclutamiento poblacional y producción de huevos de dos especies simpátricas de Brasil, *H. castroi* y *H. pleoacuta*.

En Argentina, la biología y ecología de las especies de *Hyaella* son aspectos poco conocidos. Los trabajos sobre el tema se refieren casi íntegramente a *H. curvispina* (Shoemaker, 1942) y analizan por ejemplo, la dinámica poblacional de esta especie en relación a la vegetación acuática (Casset *et al.*, 2001, la composición química y dinámica poblacional en arroyos pampásicos (Poretti *et al.*, 2003), las variaciones en biomasa y abundancia anual en lagunas del litoral argentino (Galassi *et al.*, 2006), y hábitos alimentarios (Saigo *et al.*, 2009).



## OBJETIVOS

- Conocer la composición específica de las poblaciones del género *Hyaella* en distintos ambientes acuáticos interiores y litorales de la Isla Martín García.
- Analizar la densidad poblacional de *Hyaella* en cuatro ambientes acuáticos interiores de la isla y su variación anual.
- Estudiar las posibles relaciones entre algunas variables ambientales y los cambios en la densidad poblacional de *Hyaella*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### OBTENCIÓN DE MUESTRAS Y DATOS FÍSICO QUÍMICOS

El material analizado proviene de campañas de muestreo realizadas mensualmente en la Isla Martín García, en distintos ambientes acuáticos durante un periodo de dos años consecutivos (junio 2005-junio 2007). Como resultado del análisis de estos datos, se seleccionaron cuatro ambientes acuáticos interiores en base a: su ubicación geográfica y origen, régimen hidrológico (temporal o permanente) y estado de conservación: cantera La Gata, cantera Tanque, cantera Basural y laguna Arenalcito. Los datos analizados corresponden a los meses febrero-diciembre del año 2006, ya que durante ese período se obtuvieron muestreos consecutivos en los distintos ambientes seleccionados.

Las muestras se obtuvieron utilizando una red estándar para pleuston (marco de 30 x 30 cm con una red de 150  $\mu\text{m}$  de abertura de malla). En cada sitio se tomaron tres réplicas y el material se fijó *in situ* con formol al 10 %.

Además, cuatro sitios de la costa se seleccionaron para estudios cualitativos: Playa de arena, Playa Casa de Bombas, Playa del Basural y Puerto Nuevo. En estos sitios cinco muestras de bentos se tomaron utilizando un muestreador corer de 6 cm de diámetro, las cuales se fijaron con formol al 10 %.

Los parámetros físico-químicos del agua (temperatura, pH, oxígeno disuelto, conductividad y total de sólidos disueltos) se registraron simultáneamente con la obtención de las muestras de pleuston y bentos, utilizando un multímetro digital (Water Quality Meter Sper Sc. LTD).

### ANÁLISIS DE LABORATORIO

Cada muestra de pleuston se colocó en una bandeja plástica y la vegetación acuática fue lavada y luego extraída con un colador metálico. Posteriormente, las especies vegetales se identificaron de acuerdo a Lahitte y Hurrell (1996). A fines de obtener el peso seco de la carpeta vegetal, el material se secó en estufa durante 48hs a 105 °C y se pesó utilizando una balanza digital de precisión (Dahus, Explorer).

Una vez separada de la vegetación flotante, el material se analizó bajo lupa binocular y los anfípodos presentes en ellas se identificaron taxonómicamente.

Las muestras de sedimento fueron teñidas con colorante Rosa de Bengala y luego se tamizaron utilizando una malla de 250  $\mu\text{m}$  a fines de retener a los organismos bentónicos. El

material obtenido de esta manera se analizó bajo lupa binocular del mismo modo que con las muestras de pleuston.

La identificación de las especies de *Hyalella*, se realizó sobre diez machos y diez hembras de cada muestra, los cuales se tiñeron con colorante Rosa de Bengala para poder apreciar con mayor claridad los detalles morfológicos. Luego se realizó la disección de los mismos utilizando una lupa binocular marca LEICA EZ4, y las piezas se colocaron en portaobjetos para ser analizadas con un microscopio óptico marca LEICA DMLS. Los caracteres morfológicos que se tuvieron en cuenta en la identificación de las especies de *Hyalella* fueron: longitud de las antenas, morfología de las piezas bucales (setación de las maxilas 1 y 2; número de dientes en la *lacinia mobilis* de la mandíbula izquierda; morfología de los maxilípedos); forma, tamaño y setación de los gnatópodos y urópodos; número y disposición de las branquias coxales y externas; y forma y número de setas del telson. La identificación se realizó mediante la consulta de bibliografía especializada, como claves de identificación y descripciones taxonómicas (Shoemaker, 1942; Cavalieri, 1968; Bousfield, 1996; Grosso y Peralta, 1999).

Una vez identificadas las especies de *Hyalella*, los individuos se clasificaron en cuatro categorías:

- ✚ Machos; individuos con el segundo par de gnatópodos desarrollado
- ✚ Hembras; individuos con oostegitos visibles
- ✚ Hembras ovígeras; individuos con huevos o juveniles en el marsupio
- ✚ Juveniles; individuos sin caracteres sexuales reconocibles

Con estos datos se confeccionó una planilla utilizando el programa Microsoft Excel 2013, donde se registró el número de individuos de cada categoría por mes y sitio de muestreo.

## ANÁLISIS DE DATOS

Previo a los análisis estadísticos, los datos de las variables ambientales fueron analizados mediante la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk ( $p < 0,05$ ) y mediante el test de Levene para comprobar la homogeneidad de varianzas. Posteriormente se realizó un análisis de varianza (ANOVA) con la finalidad de determinar diferencias entre los valores medios anuales de las variables fisicoquímicas en los distintos sitios. En los casos en que existieron diferencias significativas se realizó un test de Bonferroni,  $\alpha = 0,05$ . La descripción de los ambientes se complementó con un Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con el programa estadístico XLSTAT 2008. En el mismo, se incluyeron sólo aquellas muestras donde pudieron

obtenerse los valores de cinco variables ambientales: temperatura del agua, pH, oxígeno disuelto (OD), conductividad y peso seco de la carpeta vegetal ( $\text{g}/\text{m}^2$ ). En el caso de las variables que se correlacionan entre sí, como por ejemplo, la conductividad eléctrica del agua y el total de sólidos disueltos, se seleccionó una de ambas para incluir en el análisis. La estandarización aplicada a los datos fue:

$$y_i = \frac{x_i - \bar{X}_i}{SD_i}$$

Donde:  $y_i$  es el valor transformado de la variable  $i$ ,  $x_i$  es el valor original de la variable  $i$ ,  $\bar{X}_i$  es el promedio de la variable  $i$  y  $SD_i$  es el desvío estándar de  $i$ .

La densidad poblacional de *Hyalella* ( $\text{ind}/\text{m}^2$ ) se calculó a partir del conteo de los individuos y posterior promedio de las tres réplicas muestrales obtenidas en cada sitio. Del mismo modo se calcularon los valores de densidad promedio de machos, hembras, hembras ovígeras y juveniles por mes y sitio de muestreo. Las diferencias en la densidad total de *Hyalella* por sitios se analizaron mediante un ANOVA. Los datos fueron previamente transformados a logaritmo base 10 con la finalidad de cumplir con los supuestos del análisis. En el caso de existir diferencias, las mismas se evaluaron mediante el test de Bonferroni ( $\alpha=0,05$ ).

Para analizar cuáles variables ambientales se relacionan con la variación en la densidad poblacional de *Hyalella*, se realizó un análisis de correlación de Pearson ( $p<0,05$ ). El análisis se efectuó entre las variables: logaritmo de la densidad poblacional mensual, temperatura, pH, oxígeno disuelto, conductividad y peso seco de la carpeta vegetal, considerando todos los ambientes acuáticos interiores. Posteriormente, las mismas variables fueron utilizadas para efectuar un Análisis de Regresión Múltiple por pasos utilizando el programa estadístico SPSS v. 22. El objetivo de este análisis es encontrar un modelo de regresión que explique la mayor cantidad posible de variabilidad en la variable dependiente con el mínimo número posible de variables independientes. El proceso se inicia sin ninguna variable independiente en la ecuación de regresión y concluye cuando no queda ninguna variable fuera de la ecuación que satisfaga el criterio de selección (Rodríguez y Mora, 2001). El criterio de selección que se adoptó para las variables ambientales fue el p-valor asociado al estadístico t de Student (probabilidad de entrada de la variable a la ecuación,  $p<0,01$ ).

## RESULTADOS

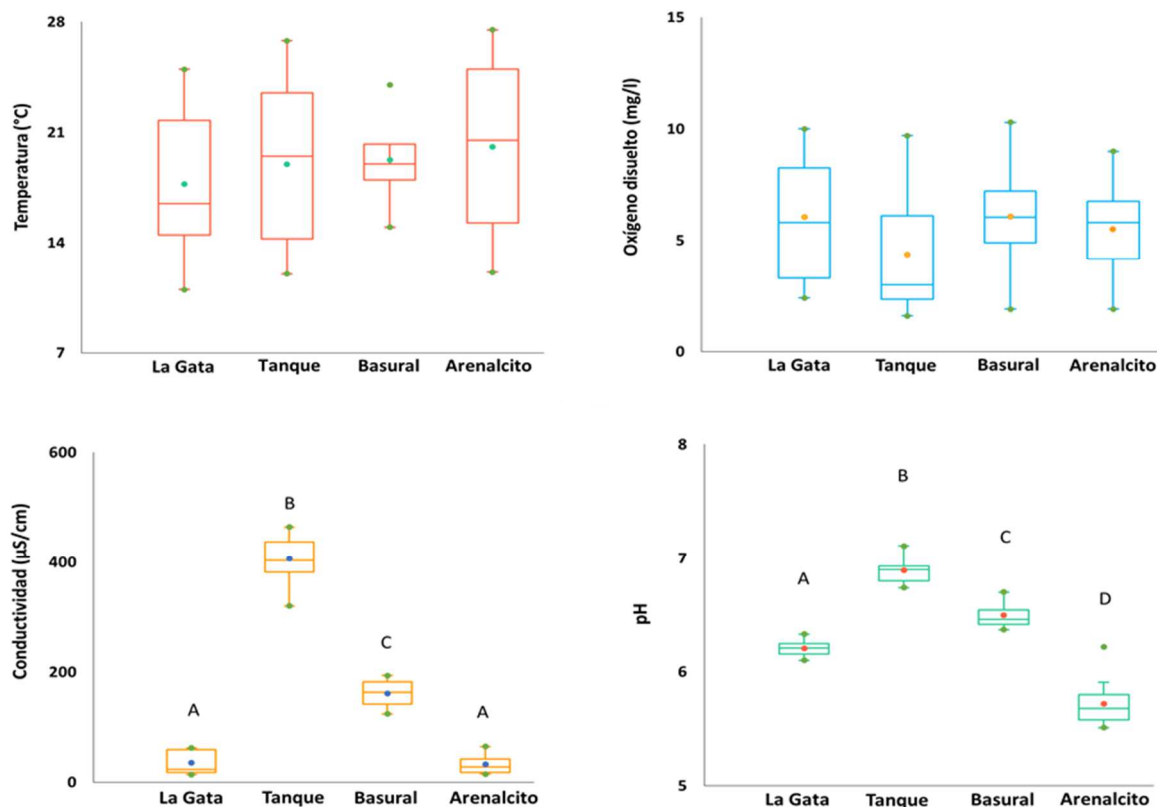
### CARACTERIZACIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO

Los valores de las variables ambientales en cada sitio y mes de muestreo se presentan en la Tabla 2.1. En general, la temperatura del agua osciló entre un mínimo de 11°C y un máximo de 27,5 °C, en invierno y verano, respectivamente. Los valores de pH fueron cercanos a la neutralidad en todos los sitios, excepto la laguna Arenalcito donde fueron ligeramente ácidos. El oxígeno disuelto (mg/l) presentó amplia variación, con valores mínimos de 1,6 mg/l y máximos de 10,3 mg/l. La conductividad y el total de sólidos disueltos (TDS) presentaron valores mínimos de 14 µS/cm y 9 ppm y máximos de 465 µS/cm y 310 ppm, respectivamente.

**Tabla 2.1.** Variables ambientales mensuales de cuatro ambientes acuáticos interiores de la Isla Martín García, año 2006. Temperatura del aire y del agua (°C); pH, Oxígeno disuelto (OD, mg/l); Saturación de oxígeno (%); Conductividad eléctrica (µS/cm) y Total de sólidos disueltos (TDS, ppm).

Sitio: La Gata											
Variables	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic
Temp. Aire	26,00	27,00	21,00	17,50	13,50	20,50	15,00	20,00	22,50	19,50	25,00
Temp. Agua	24,00	25,00	16,50	14,00	11,00	15,00	12,00	15,00	19,00	19,50	24,00
pH	6,21	6,19	6,30	6,22	6,20	6,21	6,33	6,10	6,27	6,11	6,12
OD	8,30	8,00	9,50	10,00	8,20	2,40	4,70	3,40	3,20	3,00	5,80
Ox % Sat.	97,53	95,69	95,57	96,43	73,94	23,65	43,36	33,50	34,22	32,09	68,16
Conductividad	23,00	60,00	60,00	58,00	19,00	42,00	20,00	16,00	15,00	14,00	62,00
TDS	15,00	34,00	41,00	34,00	12,20	28,00	14,00	11,00	10,50	10,00	31,00
Sitio: Tanque											
Variables	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic
Temp. Aire	29,00	30,60	25,00	17,50	15,00	19,50	10,50	15,00	25,00	22,00	25,00
Temp. Agua	26,80	25,00	22,00	16,00	13,00	12,00	12,00	15,50	23,50	19,50	23,50
pH	6,90	6,93	6,80	6,74	6,75	6,88	6,80	6,91	7,11	7,06	6,93
OD	4,30	7,30	4,90	8,50	9,70	2,30	1,60	2,40	2,50	1,60	3,00
Ox % Sat.	53,28	87,32	55,49	85,51	91,51	21,22	14,76	23,65	28,87	17,11	34,64
Conductividad	373,00	371,00	390,00	403,00	423,00	465,00	453,00	458,00	423,00	398,00	320,00
TDS	239,00	245,00	250,00	253,00	271,00	310,00	304,00	307,00	271,00	265,00	214,00
Sitio: Basural											
Variables	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic
Temp. Aire		25,00	22,00	17,00						18,00	
Temp. Agua		24,00	19,00	15,00						19,00	
pH		6,49	6,43	6,37						6,70	
OD	Seca	5,90	6,20	10,30			Seca			1,90	Seca
Ox % Sat.		69,33	66,31	101,48						20,32	
Conductividad		178,00	194,00	148,00						124,00	
TDS		120,00	127,00	103,00						85,00	
Sitio: Arenalcito											
Variables	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic
Temp. Aire	26,80	25,50	23,00	16,00	13,00	19,50	15,00	19,00	23,00	24,50	25,00
Temp. Agua	26,00	24,00	24,00	14,50	12,10	16,00	13,30	17,00	20,50	27,50	26,00
pH	5,91	5,88	5,58	5,72	5,58	5,68	5,70	5,58	5,51	5,57	6,22
OD	5,60	8,00	9,00	7,50	2,70	1,90	6,00	5,90	5,80	5,70	2,40
Ox % Sat.	68,21	94,01	105,76	72,32	24,91	19,11	56,60	60,57	63,25	70,63	29,23
Conductividad	35,00	42,00	65,00	20,00	42,00	19,00	28,00	17,00	16,00	15,00	63,00
TDS	22,00	25,00	71,30	13,00	29,00	13,00	19,00	13,00	10,20	9,00	42,00

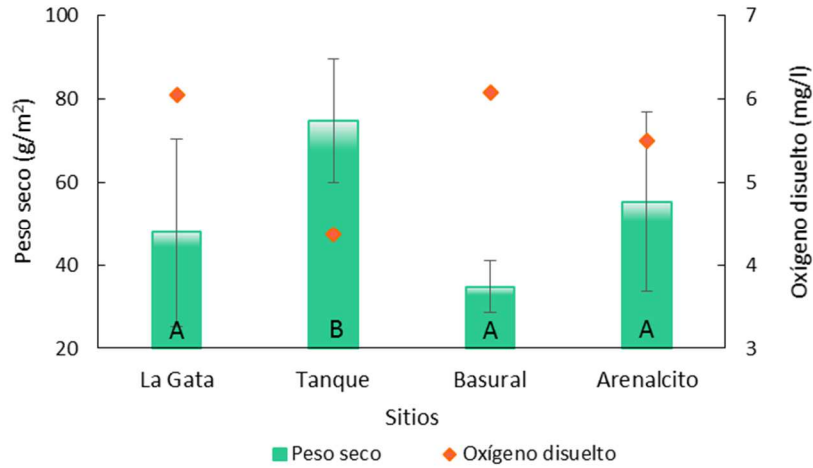
Los valores medios anuales de las cuatro variables más representativas en los distintos sitios se presentan en la Figura 2.1. La temperatura de agua y el contenido de oxígeno disuelto, si bien presentaron amplia variabilidad en cada sitio, no fueron diferentes entre los sitios de muestreo ( $p > 0,05$ ). Los valores medios anuales de oxígeno disuelto en cada ambiente se mantuvieron cercanos al valor de referencia establecido para la protección de la biota de agua dulce ( $> 5 \text{ mg/l}$ ; INA-PNCA /FREPLATA, 2012). La conductividad eléctrica presentó valores medios superiores en la cantera Tanque en comparación con los restantes sitios ( $p < 0,05$ ). Con respecto al pH, los valores más bajos se registraron en la laguna Arenalcito ( $p < 0,05$ ).



**Figura 2.1.** Valores medios anuales de cuatro variables ambientales en los sitios analizados. Los sitios con al menos una letra en común representan diferencias no significativas ( $p > 0,05$ ).

Las variaciones espaciales del peso seco de la carpeta vegetal se presentan en la Figura 2.2, junto con los valores medios del contenido de oxígeno disuelto en cada sitio. Ambas variables se correlacionaron negativamente ( $R = -0,95$ ;  $p < 0,05$ ). Los valores promedio de biomasa vegetal fueron diferentes entre sitios ( $p < 0,05$ ). El valor máximo se registró en la cantera Tanque ( $74,7 \pm 14,8 \text{ g/m}^2$ ) y el mínimo en la cantera Basural ( $34,8 \pm 6,2 \text{ g/m}^2$ ). Las especies vegetales más frecuentes en cada sitio fueron: *Lemna minuta* Humb., Bonpl. et Kunth, 1815 y *Azolla*

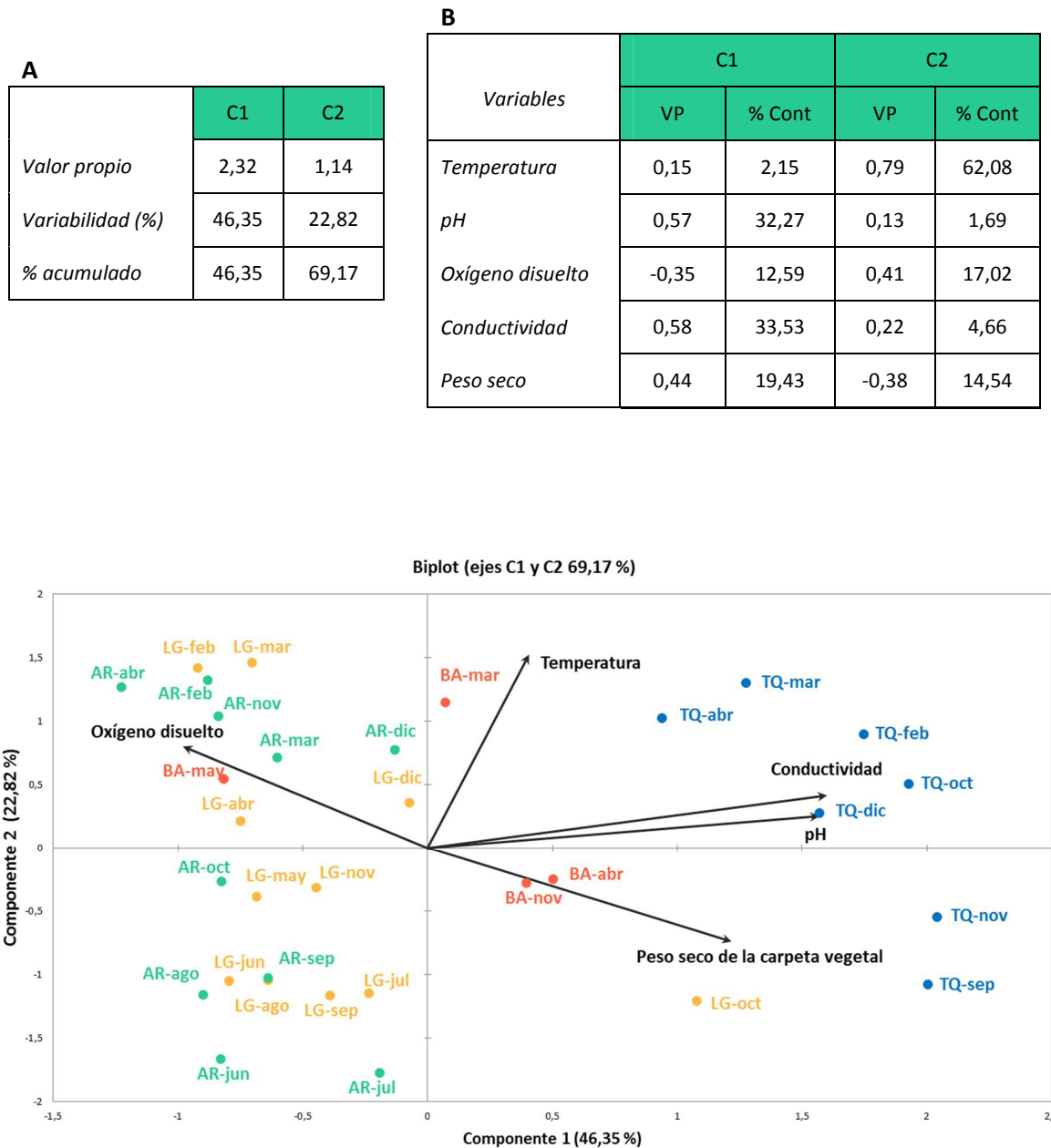
*filiculoides* Lam, 1783 en la cantera La Gata, *Wolffia columbiana* H. Karst., 1865 y *Spirodella intermedia* W. Koch, 1932 en la cantera Tanque, *Lemna minuta* y *Lemna gibba* L. 1753, en la cantera Basural y *L. minuta* y *S. intermedia* en la laguna Arenalcito.



**Figura 2.2.** Valores medios anuales de peso seco de la vegetación flotante (g/m<sup>2</sup>) y contenido de oxígeno disuelto del agua (mg/l) en los cuatro sitios analizados. Las líneas indican el desvío estándar. Los sitios con al menos una letra en común representan diferencias no significativas ( $p>0,05$ ).

De acuerdo al análisis de componentes principales (ACP), los componentes 1 y 2 explicaron el 69,17 % de la variabilidad de los datos (C1: 46,35 % y C2: 22,82 %, Tabla 2.2 A). Las variables conductividad, pH y peso seco de la carpeta vegetal aportaron el 85,23 % de la variabilidad al componente 1, mientras que la temperatura del agua y el contenido de oxígeno disuelto aportaron el 79,1 % de la variabilidad al componente 2 (Tabla 2.2 B). El ordenamiento de los sitios de muestreo obtenido a partir del ACP en función de las características físico-químicas del agua se presenta en la Figura 2.3. Todas las muestras correspondientes a la cantera Tanque se ubicaron en el lado positivo del componente 1, en relación con los valores altos de conductividad, pH y peso seco de la vegetación flotante, mientras que aquellas correspondientes a los sitios La Gata y Arenalcito se ubicaron el extremo opuesto, relacionadas con valores más bajos de estas variables. La excepción fue el sitio La Gata en octubre, el cual presentó un valor máximo de peso seco de la vegetación (106,3 g/m<sup>2</sup>). El componente 2 ordenó los sitios de acuerdo a las variables temperatura del agua y contenido de oxígeno disuelto. Los sitios ubicados en el lado positivo de este componente correspondieron a las muestras tomadas en los meses más cálidos y asociadas a mayores valores de oxígeno disuelto.

**Tabla 2.2.** Resultados del Análisis de Componentes Principales. **A.** Valores propios, porcentaje de variabilidad explicado por cada componente (C1 y C2) y porcentaje de variabilidad acumulado. **B.** VP: Vectores propios de los primeros dos componentes (C1 y C2); % Cont: Porcentaje de contribución de cada variable al componente.



**Figura 2.3.** Ordenamiento de los sitios de muestreo generado por el ACP. Variables: Temperatura del agua (°C), pH, Oxígeno disuelto (mg/l), Conductividad (µS/cm) y Peso seco de la carpeta vegetal (g/m<sup>2</sup>). Cada sitio está representado por dos letras mayúsculas, seguidas del mes donde se tomó la muestra. LG: Cantera La Gata; TQ: Cantera Tanque; BA: Cantera Basural y AR: Laguna Arenalcito.



## NÚMERO DE ESPECIES Y DISTRIBUCIÓN DE *HYALELLA*

El género *Hyaella* estuvo representado por tres especies en los distintos ambientes acuáticos estudiados: *H. pampeana* (Cavaliere, 1968), *H. curvispina* (Shoemaker, 1942), y una especie no identificada, *Hyaella* sp. (Figura 2.4).

*Hyaella pampeana* se registró en los cuatro ambientes acuáticos interiores y estuvo ausente en los sitios costeros. *Hyaella curvispina* estuvo pobremente representada en los ambientes acuáticos interiores, coexistiendo con *H. pampeana* en las canteras La Gata y Basural, mientras que en los sitios costeros estuvo mejor representada. *Hyaella* sp. se registró sólo en el sitio litoral Puerto Nuevo, y estuvo ausente en los ambientes interiores (Tabla 2.3).



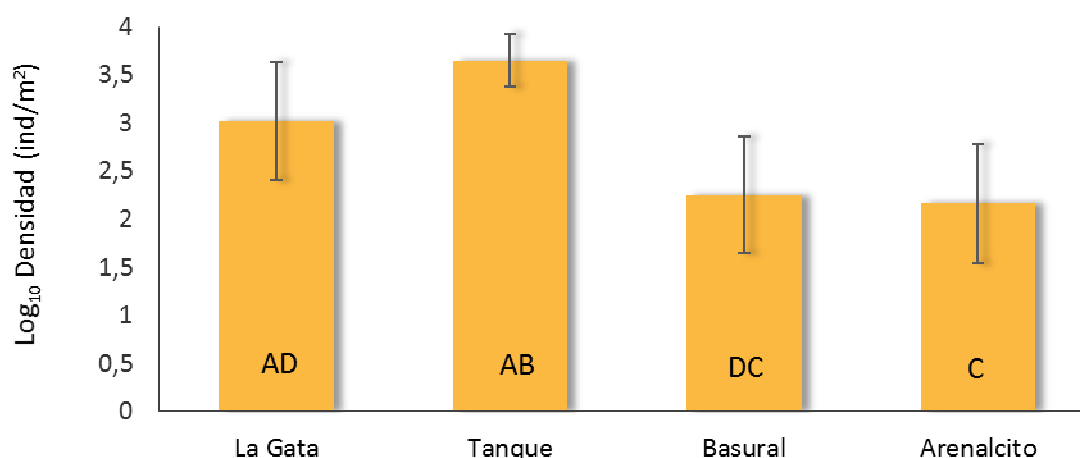
**Figura 2.4.** Especies de *Hyaella* encontradas en los distintos ambientes acuáticos de la Reserva de Usos Múltiples Isla Martín García. Arriba: *H. pampeana* y *H. curvispina* (machos). Abajo: *Hyaella* sp. (hembra). La coloración es natural en *H. pampeana* y *H. curvispina*, y artificial (Rosa de Bengala), en *Hyaella* sp.

**Tabla 2.3.** Ocurrencia (+ presencia, - ausencia) de *H. pampeana*, *H. curvispina* y *Hyaella* sp. en cada ambiente acuático analizado durante el año 2006.

Sitios		Especies		
		<i>H. pampeana</i>	<i>H. curvispina</i>	<i>Hyaella</i> sp.
Ambientes litorales	Playa del Basural	-	-	-
	Playa de arena	-	+	-
	Casa de bombas	-	+	-
	Puerto Nuevo	-	-	+
Ambientes interiores	La Gata	+	+	-
	Tanque	+	-	-
	Basural	+	+	-
	Arenalcito	+	-	-

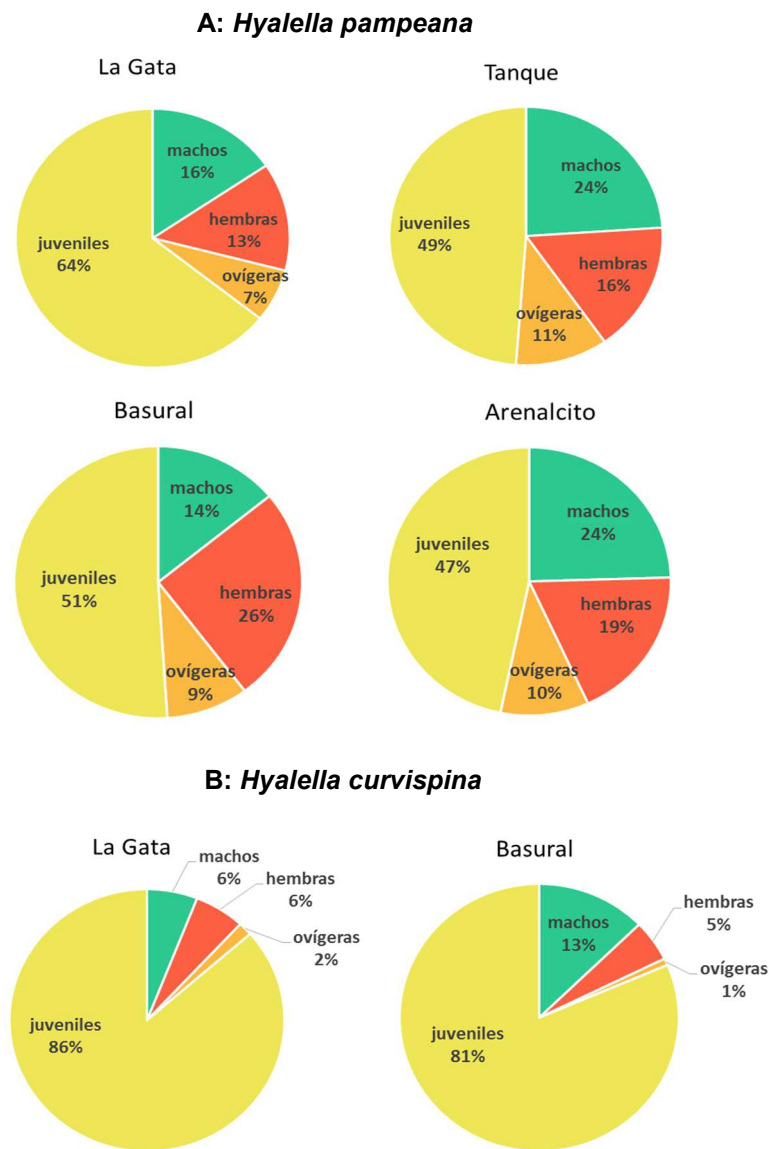
### DENSIDAD POBLACIONAL

La densidad poblacional anual del género *Hyaella* presentó una importante variabilidad entre los sitios analizados. El mayor valor correspondió al sitio Tanque ( $5.327 \pm 3.500$  ind/m<sup>2</sup>), mientras que el valor más bajo se registró en la laguna Arenalcito ( $361 \pm 634$  ind/m<sup>2</sup>). Los resultados del análisis de varianza indicaron diferencias significativas en la densidad poblacional media entre los sitios de estudio ( $F=16,25$ ;  $p<0,01$ ) (Figura 2.5).



**Figura 2.5.** Log<sub>10</sub> de la densidad (ind/m<sup>2</sup>) del género *Hyaella* (según su variación temporal por sitio). Las líneas indican la desviación estándar. Los sitios con letras en común presentan densidades que no difieren estadísticamente ( $\alpha=0,05$ ).

La estructura poblacional total (anual) de *H. pampeana*, presentó predominancia de individuos juveniles en relación a las restante categorías. Los mismos presentaron frecuencias superiores al 45 % en todos los sitios. Los machos y las hembras no ovígeras estuvieron representados con frecuencias aproximadas entre 14-24 % y 13-25 % respectivamente. Las hembras ovígeras registraron frecuencias máximas de 11 %. En el caso de *H. curvispina*, la cual se encontró solamente en dos de los cuatro ambientes interiores analizados (La Gata y Basural), los juveniles fueron la categoría mejor representada, con frecuencias superiores al 80 % en ambos sitios (Figura 2.6).



**Figura 2.6.** Frecuencias relativas (%) de machos, hembras, hembras ovígeras y juveniles de **A:** *Hyalella pampeana*, y **B:** *Hyalella curvispina*, en cada sitio de muestreo: La Gata, Tanque, Basural y Arenalcito.

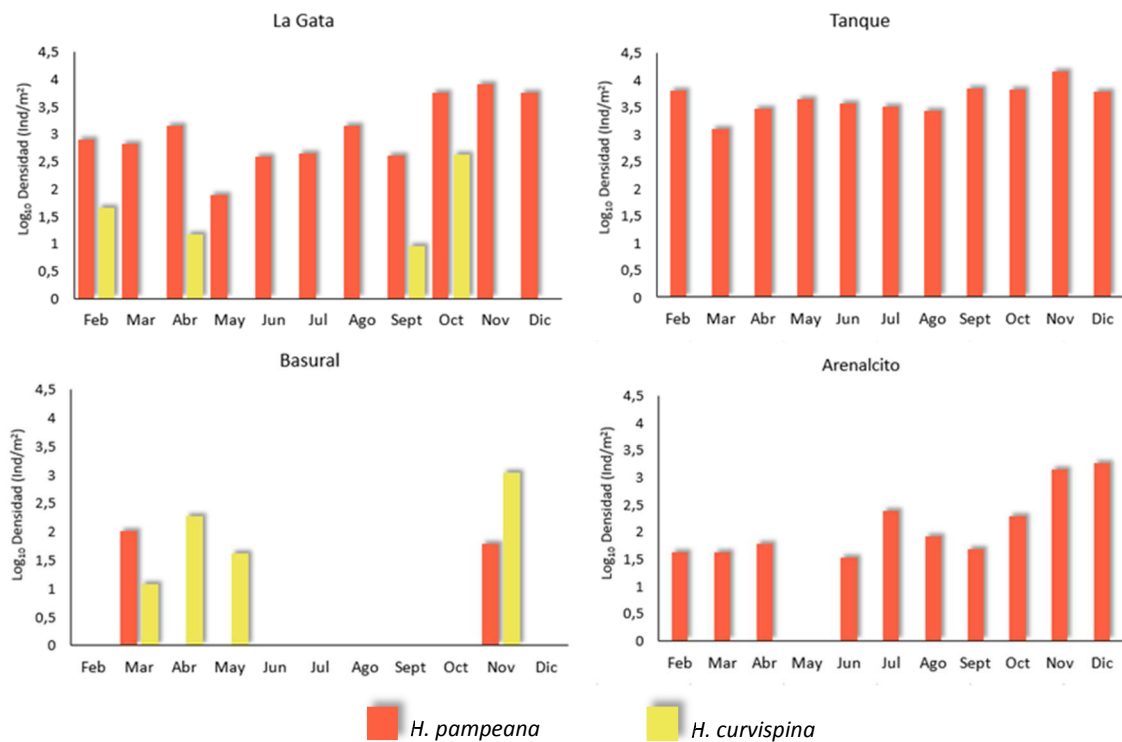
La densidad poblacional de cada especie mostró amplia variación temporal durante el año 2006 (Figura 2.7).

En el sitio **La Gata**, se encontraron individuos de *H. pampeana* durante todos los meses, con valores de densidad que oscilaron entre 77 ind/m<sup>2</sup> en Mayo y 8.163 ind/m<sup>2</sup> en Noviembre. *H. curvispina* en cambio, sólo estuvo presente en este ambiente en los meses de Febrero, Abril, Septiembre y Octubre, con valores mínimos de 8 ind/m<sup>2</sup> en Septiembre y máximos de 422 ind/m<sup>2</sup> en Octubre.

En la cantera **Tanque**, se registró la presencia de *H. pampeana* en todos los meses del año, con densidades mínimas de 1.256 ind/m<sup>2</sup> en Marzo y 14.244 ind/m<sup>2</sup> en Noviembre.

La cantera del **Basural** presentó agua durante los meses de Marzo, Abril, Mayo y Noviembre. *Hyalella pampeana* presentó bajas densidades en este sitio, mientras que *H. curvispina* registró un pico poblacional (1.081 ind/m<sup>2</sup>) en Noviembre.

Finalmente, en la laguna **Arenalcito**, *H. pampeana* se registró durante todos los meses del año, excepto en Mayo, donde no se encontraron anfípodos. La densidad poblacional en esta laguna, obtuvo su máximo valor en diciembre, con 1.859 ind/m<sup>2</sup>.



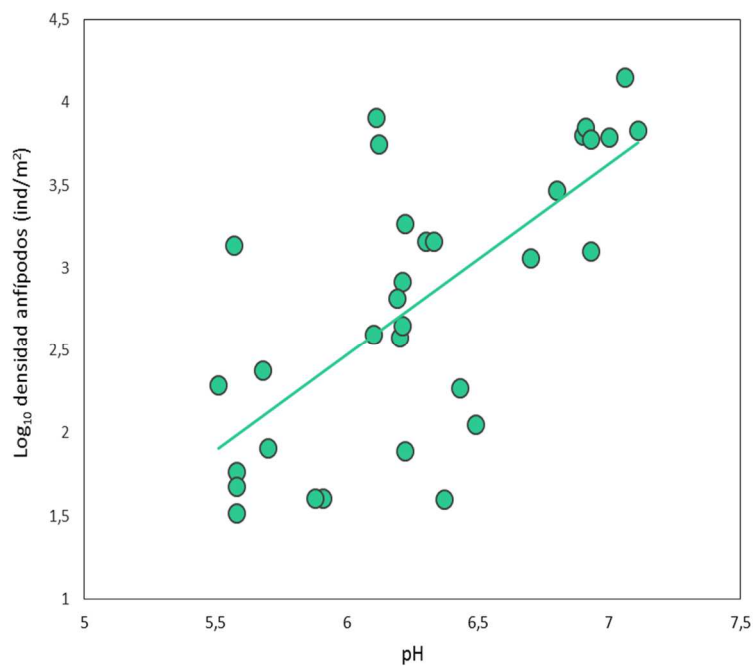
**Figura 2.7.** Densidad media mensual (ind/m<sup>2</sup>) de *H. pampeana* y *H. curvispina*, expresada como log<sub>10</sub>(n+1), por sitio de muestreo.

Según el análisis de correlación de Pearson, la densidad mensual de anfípodos en todos los ambientes ( $\log_{10}$  densidad), se correlacionó significativamente con las variables conductividad ( $R=0,51$ ,  $p<0,01$ ), peso seco de la carpeta vegetal ( $R= 0,38$ ;  $p<0,05$ ), pH ( $R=0,70$ ;  $p<0,01$ ) y contenido de oxígeno disuelto ( $R=-0,50$ ,  $p<0,01$ ).

El análisis de regresión múltiple por pasos seleccionó sólo a la variable pH según los criterios de entrada establecidos:  $t=5,21$ ;  $p<0,01$ . De esta manera, el modelo de regresión resultante correspondió a una regresión simple con la siguiente ecuación:

$\text{Log}_{10}$  densidad total de anfípodos =  $-4,4 + 1,15 \text{ pH}$  (Figura 2.8).

El valor de  $R^2$  fue de  $0,48$  ( $p<0,01$ ), indicando que el 48 % de la variabilidad en la densidad poblacional de los anfípodos (log-densidad) puede ser explicada por la relación lineal con el pH.



**Figura 2.8.** Regresión simple. Variables: x; pH, y;  $\log_{10}$  densidad de anfípodos. Ecuación de regresión en el texto.  $R^2=0,48$ ,  $p<0,01$ .

## DISCUSIÓN

### CARACTERIZACIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO

Los ambientes acuáticos interiores analizados en este trabajo, se diferenciaron entre sí por sus características fisicoquímicas y biológicas. Las canteras La Gata, Tanque y Basural, comparten un origen común, al ser producto de excavaciones del sustrato rocoso de la isla. Dentro de este grupo, las canteras La Gata y Basural presentan un régimen hidrológico temporal, con periodos de sequía más o menos prolongados, (la cantera Basural estuvo seca durante la mayor parte del año 2006, ver tabla 2.1). Como se mencionó al describir los sitios de muestreo (Capítulo 1: Introducción), el ingreso hídrico en estos ambientes proviene, además de las precipitaciones, del aporte del Río de La Plata durante las crecidas y sudestadas (César *et al.*, 2009). Las principales diferencias entre los ambientes analizados se relacionaron con sus valores de conductividad y pH. De acuerdo con Jaime *et al.* (2001), la conductividad promedio para el estuario interno del Río de La Plata, alrededor de la Isla Martín García, es de 75-80  $\mu\text{S}/\text{cm}$ . En la cantera La Gata se encontraron valores de conductividad eléctrica inferiores a los reportados por estos autores, lo cual podría explicarse por el aporte combinado del agua del río y el agua de lluvia en este ambiente.

En la cantera Basural en cambio, la conductividad media duplicó el valor reportado para el río de La Plata. De acuerdo con Thomaz *et al.*, (2004), los ingresos de agua desde los ríos hacia las lagunas durante las crecidas pueden incrementar la concentración de nutrientes en las mismas. Por otro lado, las variaciones del nivel de agua se acompañan de variaciones en su composición química, siendo oligohalinas durante momentos de crecidas y se concentran a medida que el agua se retira (Mourguiart, 1991). Todos estos factores en conjunto, podrían explicar los valores medios de conductividad y TDS registrados en este ambiente temporal.

En la cantera Tanque se registraron los valores más altos de conductividad y pH. Esto podría relacionarse con los altos valores de peso seco medio anual de la carpeta vegetal registrados en este sitio. De acuerdo con Andrade (2003), la descomposición de la materia orgánica procedente de la vegetación acuática es uno de los factores que producen incrementos en la conductividad del agua. Un caso particular representó la laguna Arenalcito, único ambiente de origen natural y sustrato arenoso analizado en este trabajo, donde pese a presentar valores medios de peso seco de la vegetación flotante, los valores de conductividad y pH fueron bajos.

## NÚMERO DE ESPECIES, DISTRIBUCIÓN Y VARIACIÓN DE LA DENSIDAD POBLACIONAL DE *HYALELLA*

Las especies de *Hyalella* registradas en los distintos ambientes acuáticos analizados en la Isla Martín García fueron *H. pampeana*, *H. curvispina* y una especie aún no identificada. De estas, las dos primeras son componentes habituales de la biota de agua dulce en ambientes lóticos y lénticos de nuestro país (Lopretto, 1983; Poi de Neiff y Carignan, 1997; Poi de Neiff y Neiff, 2006; Ferreira, 2015). La tercera especie encontrada en este estudio (*Hyalella* sp.), presenta características morfológicas diferentes a las conocidas para la región y se encuentra en proceso de análisis a fines de determinar si se trata de una nueva especie para la ciencia.

La distribución de las especies de *Hyalella* en los ambientes acuáticos analizados (Tabla 2.3), refleja la existencia de una población estable de *H. pampeana* en las canteras y lagunas interiores que no reciben agua del Río de La Plata, como la cantera Tanque y la laguna Arenalcito. En estos ambientes, las poblaciones de este anfípodo se desarrollan durante todo el año, en algunos casos con altas densidades (14.244 ind/m<sup>2</sup> en la cantera Tanque en noviembre). *Hyalella curvispina*, en cambio, dada su distribución en sitios costeros, probablemente ingresa a los ambientes acuáticos durante las crecidas del río y coexiste con *H. pampeana* en las canteras temporales La Gata y Basural.

La densidad poblacional de anfípodos registrada en los ambientes acuáticos de la Isla Martín García mostró una importante variabilidad, tanto entre sitios, como a lo largo del año. Los altos valores de densidad en la cantera Tanque, podrían ser explicados por las características de este ambiente, el cual al ser de régimen permanente permite el desarrollo de las poblaciones de manera estable. Galassi *et al.* (2006) estudiaron la dinámica poblacional de *H. curvispina* en lagunas de los márgenes del río Paraná, y reportaron densidades de hasta 1.000 ind/m<sup>2</sup> en ambientes temporarios de hasta 60 cm de profundidad y bajos valores de oxígeno. Mientras que en lagunas permanentes con profundidad de hasta 130 cm, valores intermedios de conductividad y dominancia de *Pistia stratiotes* en la carpeta vegetal, la densidad poblacional de *H. curvispina* fue de hasta 6.587 ind/m<sup>2</sup>.

En todos los sitios analizados, se observaron picos poblacionales durante la primavera, (noviembre en las canteras La Gata, Tanque y Basural y diciembre en la laguna Arenalcito), coincidiendo con el incremento en la temperatura del agua. De acuerdo con Kruschwitz (1978), el incremento en la temperatura y fotoperíodo reduce el tiempo requerido en la maduración ovárica de *H. azteca*, acorta los intervalos entre oviposiciones e incrementa la tasa reproductiva. Lopretto (1983) registró menor duración de incubación y ciclos de muda en ambos sexos de *H.*

*pampeana* cuando fue expuesta a temperatura constante (23-26 °C), frente a temperatura ambiente (10-22 °C). Otros autores también registraron un incremento en poblaciones naturales de *H. curvispina* durante primavera, el cual coincide con el pico de fitobentos, principal alimento de este anfípodo (Casset *et al.*, 2001, Poretti *et al.*, 2003).

La estructura poblacional anual de ambas especies de *Hyaella* mostró un porcentaje elevado de juveniles en relación a las restantes categorías (superior al 45 % en *H. pampeana* y al 80 % en *H. curvispina*). La dominancia de juveniles en poblaciones de *Hyaella* también fue reportada por otros autores. De acuerdo a Rodrigues (2011), quien analizó la estructura poblacional de distintas especies de *Hyaella* en áreas húmedas de Brasil, la población de *H. curvispina* estuvo representada en un 40,47 % por juveniles y la de *H. pleoacuta* por un 49,02 %. Estudios semejantes realizados por Castiglioni & Bond-Buckup (2008a) informan porcentajes superiores a 60% de individuos juveniles en poblaciones de *H. pleoacuta* y *H. castroi*.

### RELACIÓN DE LA DENSIDAD POBLACIONAL CON LAS VARIABLES AMBIENTALES

En este estudio se encontraron correlaciones significativas entre la densidad poblacional mensual de los anfípodos y las variables: conductividad ( $R=0,51$ ,  $p<0,01$ ), peso seco de la carpeta vegetal ( $R=0,38$ ;  $p<0,05$ ), contenido de oxígeno disuelto ( $R=-0,50$ ,  $p<0,01$ ) y pH ( $R=0,70$ ;  $p<0,01$ ). Correlaciones significativas entre densidad de *H. curvispina* y conductividad del agua, también fueron reportadas por Miserendino y Pizzolón (2000) y Miserendino (2001) en ríos de Patagonia, y por Galassi *et al.* (2006) en lagunas del noreste argentino. Por otro lado, las macrófitas flotantes proveen de refugio y alimento a los anfípodos, por lo que la densidad poblacional de estos invertebrados suele asociarse positivamente a la biomasa de la vegetación acuática (Casset *et al.*, 2001; Giorgi *et al.*, 2005). Los cambios estacionales en la composición taxonómica o la abundancia relativa de las especies de macrófitas modifican la abundancia y biomasa de las comunidades de invertebrados asociadas a ellos (Ferreiro *et al.*, 2011).

El género *Hyaella* comprende a organismos medianamente tolerantes a bajos valores de oxígeno disuelto (Nebeker *et al.*, 1992; Roldán, 1992; Correa-Araneda *et al.*, 2010; Rodrigues Capítulo *et al.*, 2001, 2003). De acuerdo a Poi de Neiff & Carignan (1997), la cobertura vegetal y la densidad de las raíces de la carpeta flotante, tienen un efecto negativo sobre la concentración de oxígeno en el área de las raíces por la descomposición de las partes vegetativas de las plantas flotantes. Otros autores discuten la reducción en la producción de oxígeno por el fitoplancton debajo de la carpeta vegetal, la cual reduce el ingreso de luz solar al medio acuático (Por & Rocha, 1998). De esta manera, la correlación negativa entre densidad poblacional y



concentración de oxígeno disuelto encontrada en este trabajo, podría deberse a un efecto indirecto, relacionado con la dependencia de estos invertebrados a la vegetación acuática.

Existen pocos estudios sobre el efecto del pH en las poblaciones de anfípodos. Pilgrim & Burt (1993) analizaron en laboratorio el efecto de bajos valores de pH en la supervivencia de *H. azteca* y concluyeron que esta especie es más sensible a bajo pH en ambientes con alta temperatura, que a baja temperatura. También reportaron una mayor abundancia de este anfípodo en su ambiente natural cuando el pH incrementó de 5.10 a 5.85. Otros autores analizaron la influencia de cinco variables ambientales (temperatura, oxígeno disuelto, pH, conductividad y amoníaco) en la supervivencia de *H. azteca*, la cual fue superior a valores mayores de pH (8,01-8,51), cuando las restantes variables permanecieron bajas (Javidmehr *et al.*, 2015). En estudios de campo, Grapentine & Rosemberg (1992) examinaron la distribución de *H. azteca* en 30 lagos de Ontario y hallaron mayores abundancias relativas de este anfípodo en los lagos que presentaban mayores valores de pH. Por otro lado, en lagos con pH inferior a 6 estos autores no registraron individuos de esta especie. Resultados semejantes fueron reportados por Glazier *et al.* (1992) en poblaciones del anfípodo continental *Gammarus minus*. En siete de diez manantiales analizados por estos autores, la densidad de *G. minus* se correlacionó de manera positiva con el pH y la conductividad del agua. Esto es coincidente con los resultados obtenidos en este trabajo, donde el 48 % de la variabilidad en la densidad poblacional mensual de *Hyalella* puede explicarse por su relación lineal con el pH del agua. Otras variables no analizadas en esta tesis, como el contenido iónico del agua, podrían explicar la baja abundancia de anfípodos en aguas con bajo pH. De acuerdo a los últimos autores mencionados, los ambientes ligeramente ácidos presentan bajo contenido iónico y podrían no cubrir los requerimientos de calcio necesarios para la formación del exoesqueleto de los crustáceos.

Los resultados obtenidos en este capítulo demuestran que si bien *Hyalella* es un género ubicuo, ya que se registró en los ambientes interiores y en casi todos los sitios costeros analizados, las características ambientales de cada sitio son importantes para el establecimiento y persistencia de sus poblaciones. Parte de la variabilidad en la densidad poblacional de estos anfípodos puede explicarse por las relaciones con las variables ambientales estudiadas. Sin embargo, aún queda gran parte de variabilidad por explicar, la cual puede deberse a la heterogeneidad de estos ambientes o a la influencia de otros factores que no se analizaron en este trabajo. La continuación de estudios de este tipo a futuro permitirá ampliar el conocimiento sobre la relación de estos crustáceos con su medio.

### CAPÍTULO 3: VARIACIONES DEL TAMAÑO CORPORAL Y ESTRUCTURA DE TALLAS DE POBLACIONES NATURALES DE *HYALELLA* sp.

#### INTRODUCCIÓN

El tamaño del cuerpo de un individuo es una característica compleja, interesante desde los puntos de vista físico, mecánico, fisiológico, evolutivo y de primordial importancia ecológica, ya que influye en las interacciones del organismo con ambos componentes físicos y biológicos del ambiente (Wellborn, 1994; García-Barros, 1999).

Diversos factores, como cantidad y calidad del alimento, presencia de depredadores (Hargrave, 1970), duración del fotoperiodo y temperatura del agua (De March, 1978; Kruschwitz, 1978; Panov & McQueen, 1998), afectan el tamaño corporal que alcanzan los anfípodos en su estado adulto. De éstos, la temperatura del agua es uno de los más importantes, ya que influye en las tasas de metabolismo, crecimiento y desarrollo de los invertebrados acuáticos (Panov & McQueen, 1998).

Los estudios de distribución de frecuencia de tallas permiten no sólo conocer la estructura etaria de la población y su variación mensual, sino que posibilitan detectar los momentos de reclutamiento de juveniles y periodos de reproducción a lo largo del año. Este tipo de análisis se ha realizado en distintas especies del género *Hyaella*, principalmente, *H. azteca* (Lindeman & Momot, 1983; Edwards & Cowell, 1992; Wen, 1992), y también para distintas especies sudamericanas, como *H. castroi*, *H. pleoacuta* (Castiglioni y Bond-Buckup, 2008a), *H. longistila* y *H. carstica* (Bastos-Pereira, 2014).

En las especies argentinas de *Hyaella*, la estructura de tallas de sus poblaciones naturales es desconocida, al igual que los cambios en las proporciones de cada categoría (machos, hembras, juveniles) durante el ciclo de vida de estos organismos.

## OBJETIVOS

- Determinar la longitud del cefalotórax (LC) de machos, hembras y juveniles de cada especie de *Hyaella* encontrada y su variación estacional.
- Analizar la correlación existente entre la longitud del cefalotórax y la longitud total del cuerpo (LT) en cada categoría de *Hyaella* sp.
- Establecer qué variables ambientales pueden correlacionarse con las variaciones en el tamaño de los anfípodos durante el año.
- Conocer los períodos de reclutamiento poblacional y reproducción en *Hyaella* sp.

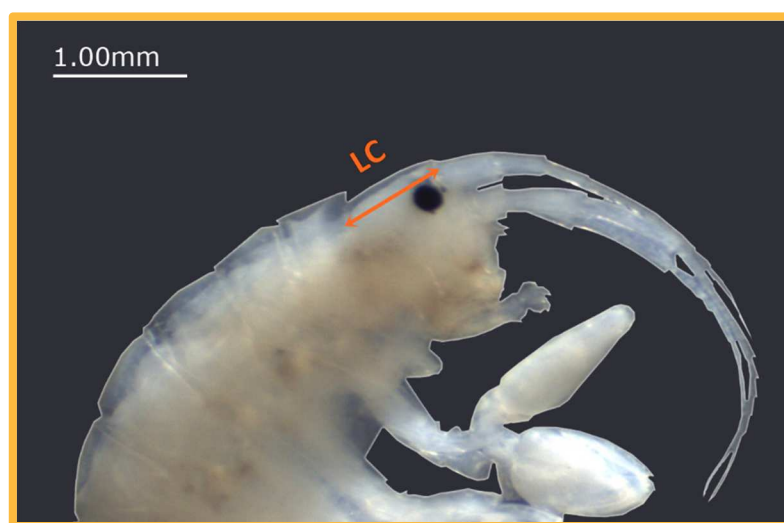
## MATERIALES Y MÉTODOS

### MEDICIONES

El cuerpo de los anfípodos presenta normalmente un perfil curvado, lo cual dificulta la manipulación de los animales bajo microscopio estereoscópico para obtener la medición de la longitud total. Por este motivo, diversos autores utilizan otras partes anatómicas en el análisis del tamaño de estos organismos, como la longitud del cefalotórax (o longitud cefálica) (Pöckl, 1992).

Los individuos de *Hyalella* obtenidos de los muestreos mensuales durante el año 2006 (Capítulo 2), fueron medidos desde el extremo de rostro hasta la región posterior de la cabeza para obtener la longitud del cefalotórax (LC) (Figura 3.1). Para esto, se utilizó un microscopio estereoscópico con un objetivo ocular complementado con un micrómetro de 0,1 mm de precisión.

De acuerdo con Castiglioni y Bond Backup (2008a), la longitud del cefalotórax tiene una correlación positiva con la longitud total (LT) del organismo, y puede utilizarse en reemplazo de ésta para estimar el tamaño de los individuos. La longitud total se mide desde el extremo del rostro hasta el extremo del telson, en vista lateral, en mm. Para verificar si dicha relación se cumple en las especies de *Hyalella* estudiadas en el presente trabajo, se tomaron 75 individuos de cada especie (25 machos, 25 hembras y 25 juveniles) y se efectuó la medición de la longitud total (LT), además de la LC.



**Figura 3.1.** Medición de la longitud del cefalotórax (LC, mm) de *Hyalella*.

## ANÁLISIS DE DATOS

Con los datos obtenidos de las mediciones se calcularon los estadísticos descriptivos: rango, media y desvío estándar de la talla de machos, hembras (incluidas hembras ovígeras) y juveniles de cada especie. La longitud del cefalotórax de machos y hembras de cada especie de *Hyaella* se analizó mediante un test-t ( $\alpha=0,05$ ; Sokal y Rohlf, 1979) a fines de determinar diferencias significativas en el tamaño de ambos sexos.

La relación entre la longitud total (LT) y la longitud del cefalotórax (LC) de *Hyaella* se analizó mediante el cálculo del coeficiente de correlación de Pearson. En el caso de aquellas correlaciones que resultaron significativas, se efectuó un análisis de regresión simple utilizando el programa SPSS v. 22.

La variación en el tamaño de los anfípodos durante el año se evaluó mediante un análisis ANOVA complementado con un test de Bonferroni ( $\alpha=0,05$ ). En el mismo se compararon los valores medios de la longitud del cefalotórax de las distintas categorías de cada especie, de acuerdo a las estaciones del año.

Con la finalidad de determinar la posible relación entre las variables ambientales y las variaciones en tamaño de los anfípodos a lo largo del año, se realizó un análisis de regresión múltiple utilizando el programa SPSS v. 22. En el mismo, se introdujeron los valores de LC medios de cada mes del año de cada categoría de anfípodos (machos, hembras y juveniles), y se contrastaron con los valores de las variables ambientales tomadas en cada sitio de muestreo.

En los sitios de muestreo que presentaron individuos durante diez meses consecutivos del año se realizó un análisis mensual de las proporciones de juveniles y adultos, y un análisis de distribución de frecuencias de tallas. Ambos análisis se efectuaron con la finalidad de determinar variaciones temporales en la frecuencia de cada categoría de *Hyaella* y de identificar períodos de reproducción y reclutamiento poblacional. La proporción mensual de individuos juveniles y adultos en cada sitio de muestreo se analizó mediante una prueba Z para proporciones ( $\alpha=0,05$ ), utilizando el programa estadístico XLSTAT 2014.

En el análisis de frecuencias de tallas, los individuos de *Hyaella* fueron agrupados en clases y se construyeron histogramas de frecuencias relativas. El número de clases de tallas se determinó a partir del valor de un cuarto del desvío estándar de la media de LC calculada en toda la muestra examinada (Castiglioni & Bond-Buckup, 2008a).

## RESULTADOS

### TAMAÑO Y ESTRUCTURA DE TALLAS

La Tabla 3.1 muestra el número de individuos (n), el rango (mm) y los valores medios ( $\pm$  desvío estándar, en mm) de la longitud del cefalotórax (LC) de cada especie, por categorías.

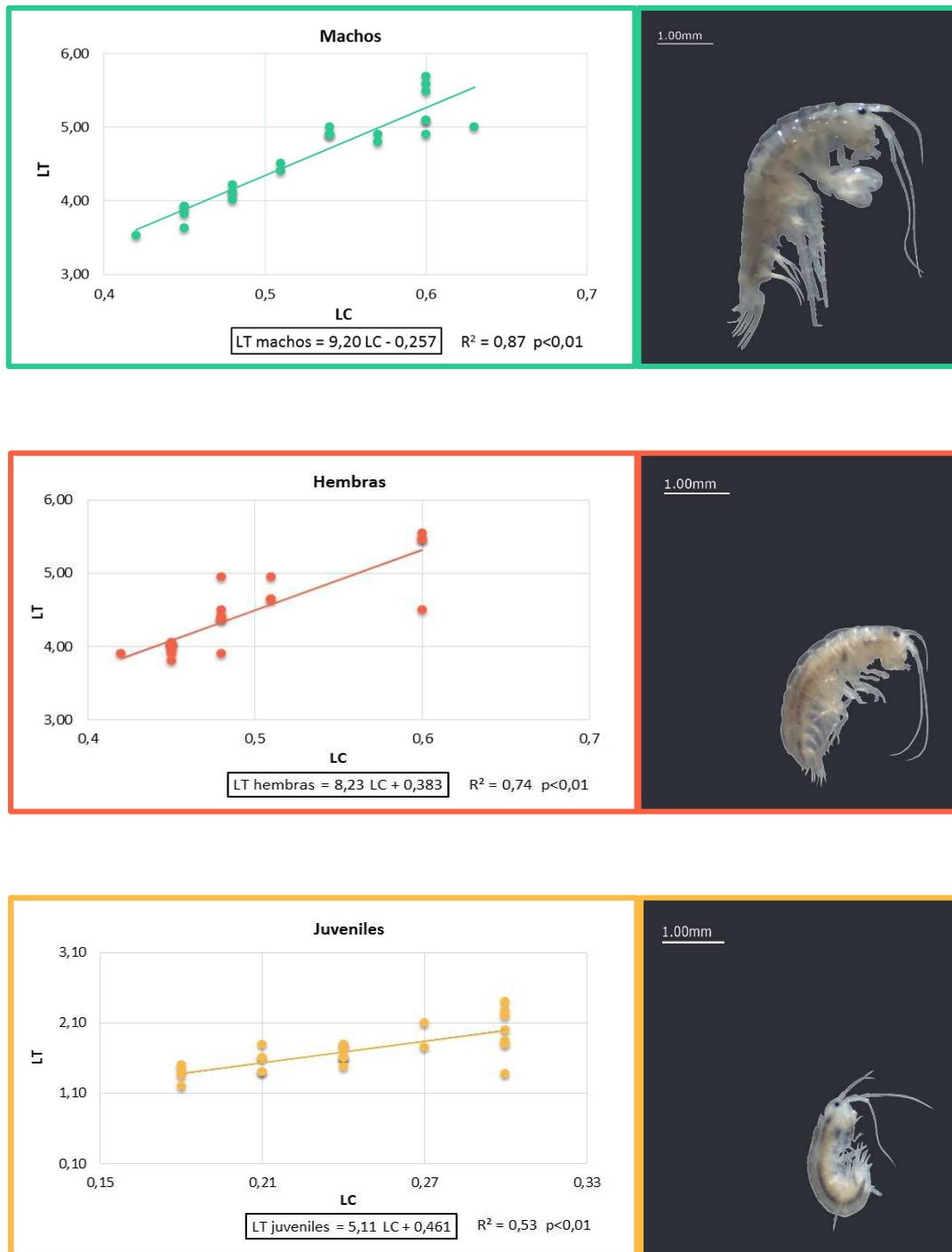
Los individuos de *H. pampeana* midieron entre 0,09 y 0,75 mm de LC. Los machos fueron significativamente mayores en talla que las hembras ( $t=18,71$ ;  $p<0,05$ ). El tamaño de *H. curvispina* osciló entre 0,12 y 1,26 mm de LC. En esta especie no se encontraron diferencias significativas entre las tallas de ambos sexos ( $p>0,05$ ). El análisis comparativo entre las tallas de ambas especies reveló que la talla media de *H. curvispina* fue mayor a la de *H. pampeana* en todas las categorías ( $p<0,01$ ).

**Tabla 3.1.** Longitud del cefalotórax (media  $\pm$  DS), rango (LC min-LC máx.) y número de individuos (n) de machos, hembras y juveniles de *H. pampeana* y *H. curvispina*.

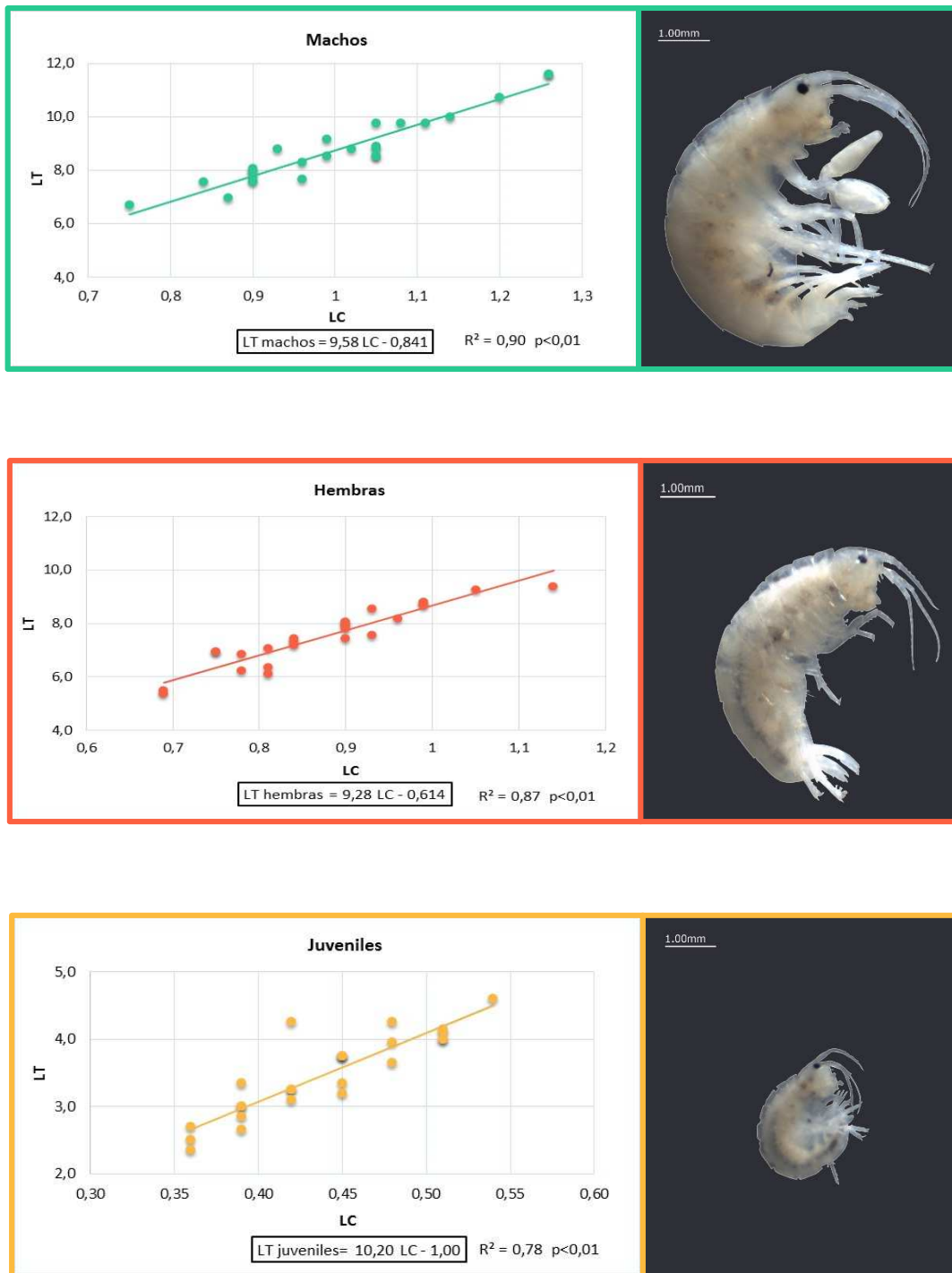
		<i>H. pampeana</i>	<i>H. curvispina</i>
Machos	n	4143	53
	Rango	0,16-0,75	0,33-1,26
	Media $\pm$ DS	0,46 $\pm$ 0,08	0,65 $\pm$ 0,17
Hembras	n	4941	28
	Rango	0,21-0,66	0,36-1,14
	Media $\pm$ DS	0,43 $\pm$ 0,07	0,65 $\pm$ 0,15
Juveniles	n	9736	401
	Rango	0,09-0,3	0,12-0,54
	Media $\pm$ DS	0,23 $\pm$ 0,05	0,29 $\pm$ 0,1

La correlación entre longitud del cefalotórax y longitud total del cuerpo de machos, hembras y juveniles de cada especie, fue positiva y significativa en todos los casos (*H. pampeana* machos:  $r=0,93$ ,  $p<0,01$ ; hembras:  $r=0,86$ ,  $p<0,01$ ; juveniles:  $r=0,72$ ,  $p<0,01$  y *H. curvispina* machos:  $r=0,95$ ,  $p<0,01$ ; hembras:  $r=0,94$ ,  $p<0,01$ ; juveniles:  $r=0,89$ ,  $p<0,01$ ).

En la Figura 3.2 se muestran las ecuaciones de regresión lineal simple de ambas variables y el valor del coeficiente de determinación ( $R^2$ ) para cada categoría de *H. pampeana*. En la Figura 3.3 se muestra el mismo análisis en *H. curvispina*.



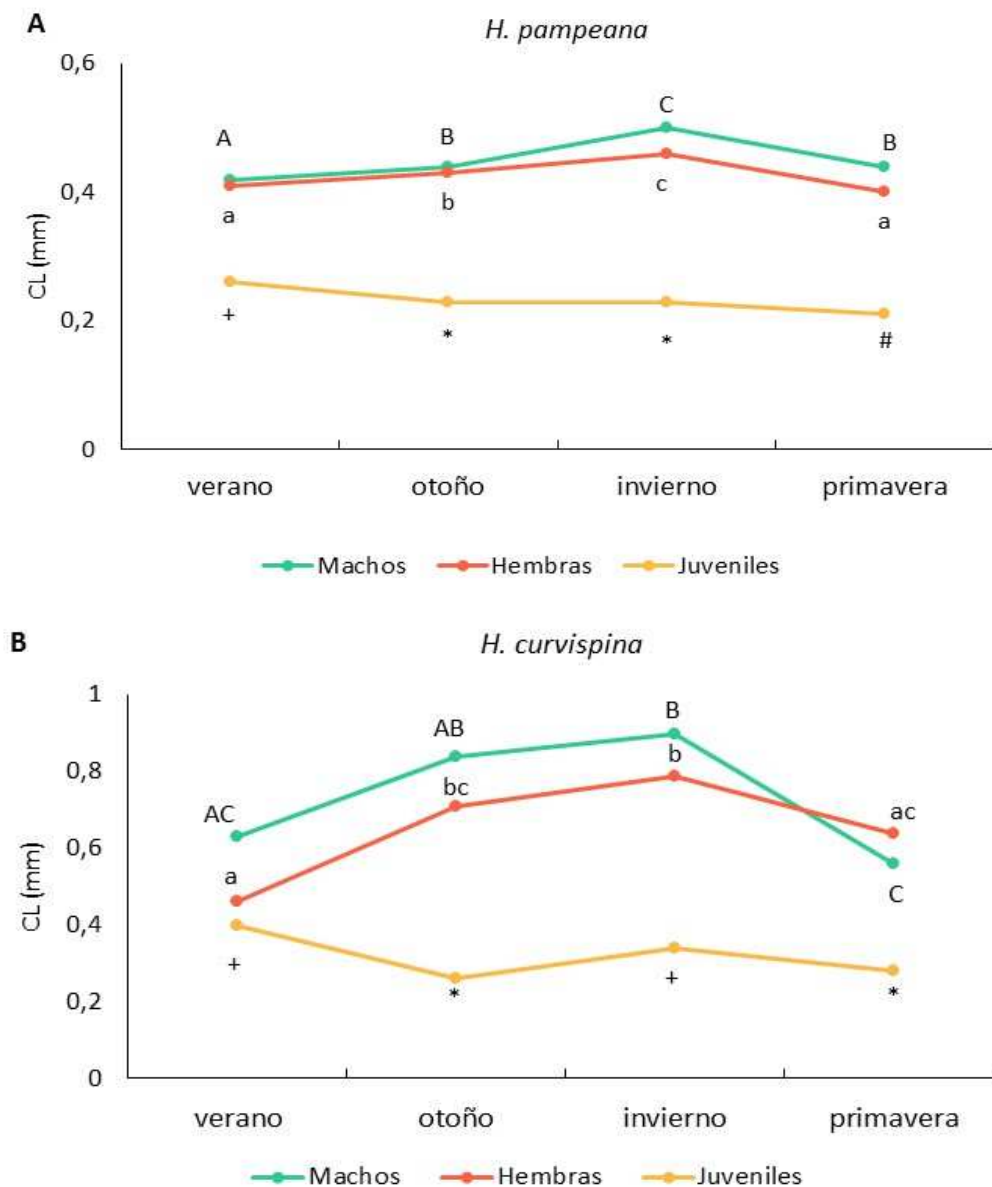
**Figura 3.2.** Regresión lineal entre la longitud del cefalotórax (LC) y total (LT) de machos, hembras, y juveniles de *H. pampeana*. Se muestra el valor de  $R^2$  y la ecuación de regresión.



**Figura 3.3.** Regresión lineal entre la longitud del cefalotórax (LC) y total (LT) de machos, hembras y juveniles de *H. curvispina*. Se muestra el valor de  $R^2$  y la ecuación de regresión.



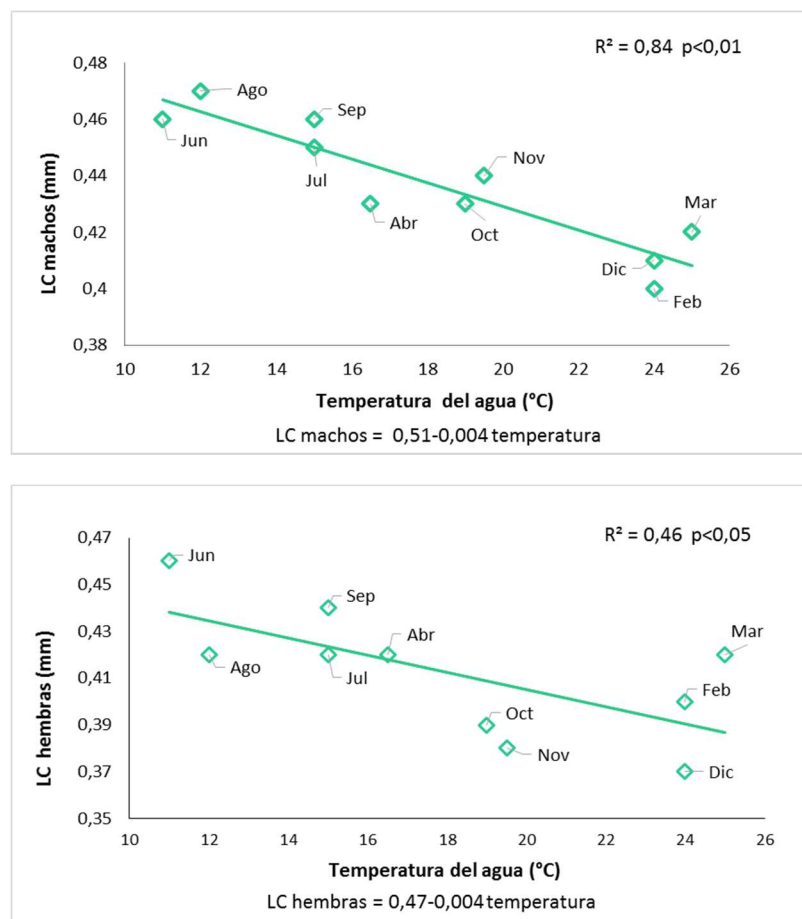
El análisis estacional de las tallas medias indicó en ambas especies, machos y hembras de mayor tamaño durante los meses de invierno en relación con el verano. Los juveniles en cambio, presentaron mayor tamaño durante el verano en *H. pampeana*, y durante el verano e invierno en *H. curvispina* ( $p < 0,05$ ) (Figura 3.4).



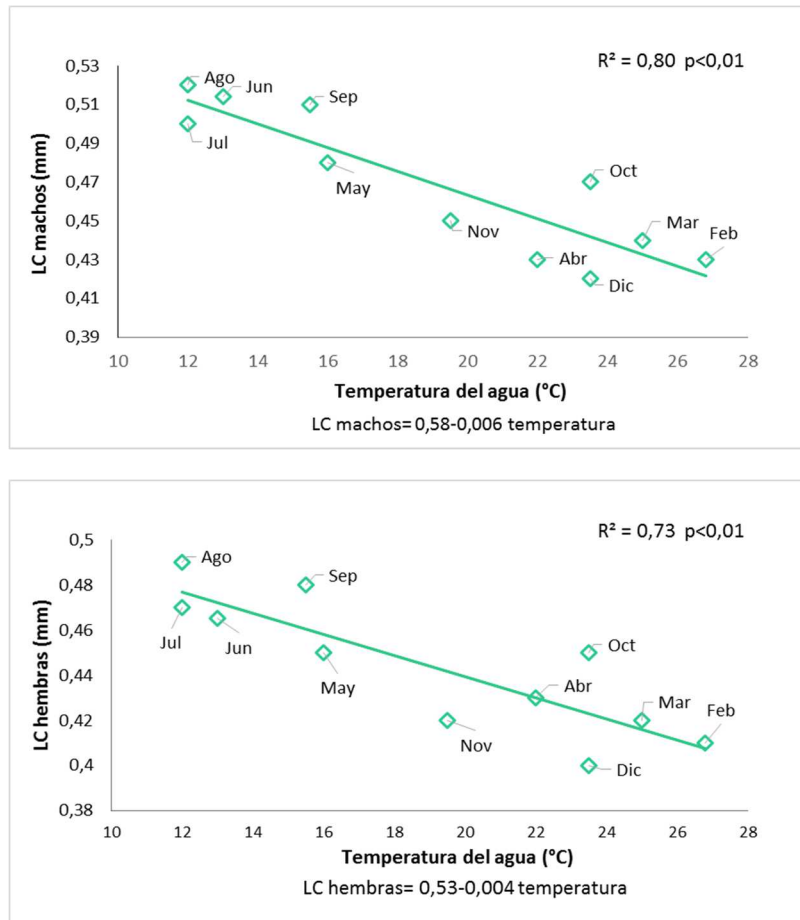
**Figura 3.4.** Variación estacional de la talla media del cefalotórax CL (mm) de machos, hembras y juveniles de (A) *H. pampeana* y (B) *H. curvispina*. Las letras mayúsculas marcan las diferencias entre la tallas medias de los machos; las letras minúsculas, las de las hembras; y los signos +, \* y #, las diferencias entre los juveniles. Los valores con al menos una letra o símbolo en común, no difieren significativamente.

El análisis de regresión múltiple entre talla media mensual de cada especie y variables ambientales se realizó para cada sitio de muestreo. En la cantera La Gata y en la cantera Tanque, el modelo de regresión seleccionó solamente a la temperatura del agua como la variable que explicó el mayor porcentaje de la variabilidad en la talla de los anfípodos a lo largo del año. En la cantera La Gata, esta variable explicó el 84 % de la variabilidad en la longitud del cefalotórax de los machos de *H. pampeana* y el 46 % en el caso de las hembras (Figura 3.5). En la cantera Tanque, el 80 % de la variabilidad en la talla de machos de esta especie y el 73 % en hembras fueron explicados por las variaciones en la temperatura del agua (Figura 3.6).

Tanto en la laguna Arenalcito como en la cantera Basural, los cambios en la talla media mensual de los anfípodos no se correlacionaron significativamente con ninguna variable medida en el campo ( $p > 0,05$ ).



**Figura 3.5.** Regresión lineal entre la longitud del cefalotórax mensual (LC) de machos (arriba) y hembras (abajo) de *H. pampeana* y temperatura del agua (°C). Cantera La Gata (año 2006).

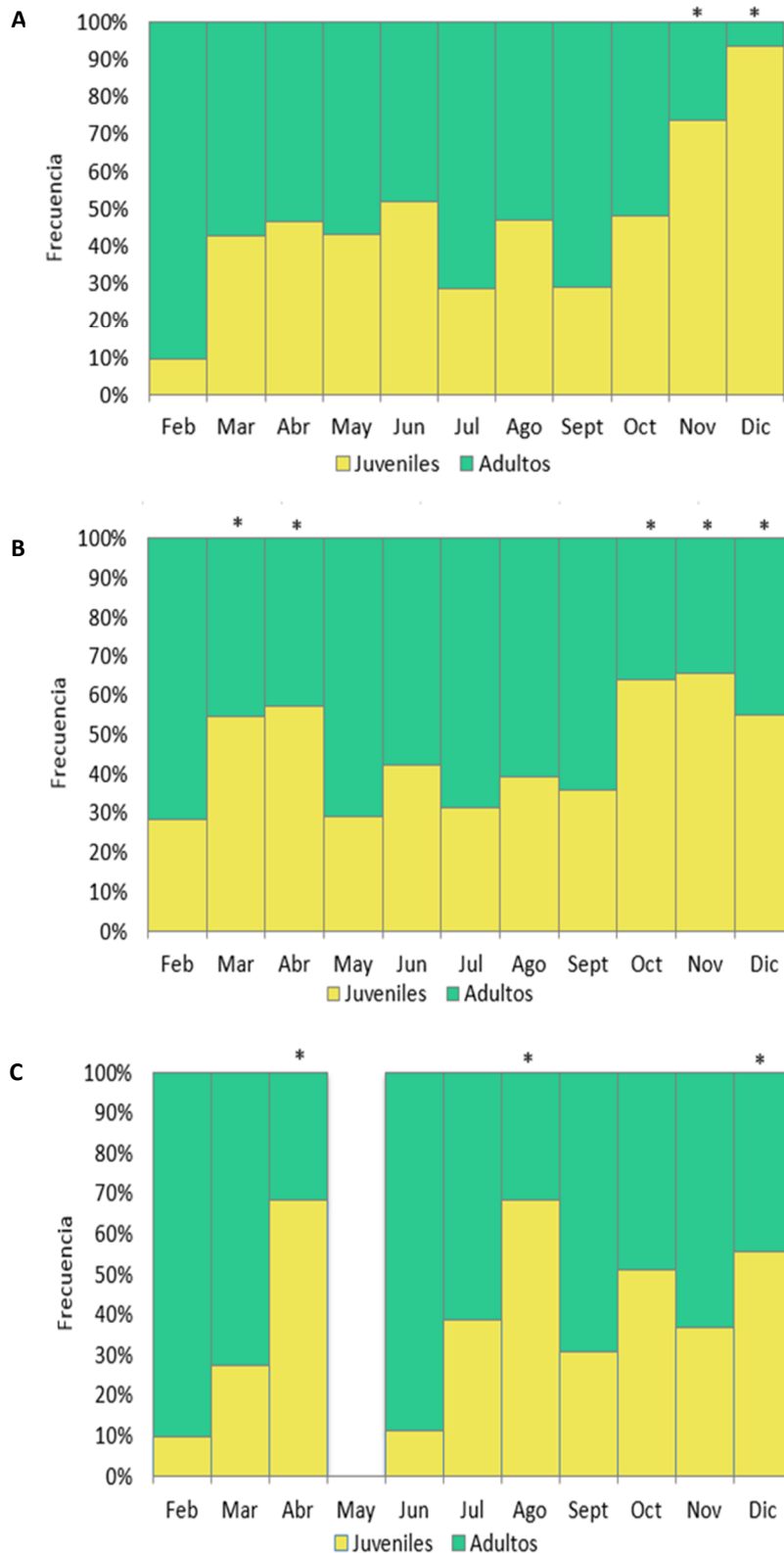


**Figura 3.6.** Regresión lineal entre la longitud del cefalotórax (LC) de machos (arriba) y hembras (abajo) de *H. pampeana* y temperatura del agua. Cantera Tanque (año 2006).

### ESTRUCTURA POBLACIONAL

El análisis de las frecuencias de tallas y las variaciones en las proporciones de adultos y juveniles pudieron realizarse sólo para *H. pampeana*, debido a la abundancia de su población y a su presencia durante por lo menos diez meses consecutivos del año. Los sitios que cumplieron esta condición fueron La Gata, Tanque y Arenalcito.

La Figura 3.7 muestra las variaciones mensuales en la proporción de juveniles y adultos de *H. pampeana* en cada sitio de muestreo. En todos los sitios, los adultos correspondieron más del 50% de la densidad poblacional total durante la mayor parte del año. Los juveniles predominaron en las poblaciones de *H. pampeana* durante los meses de noviembre y diciembre en la cantera La Gata (Figura 3.7 A), en marzo-abril, octubre, noviembre y diciembre en la cantera Tanque (Figura 3.7 B), y en los meses de abril, agosto y diciembre en la laguna Arenalcito (Figura 3.7 C). En el último ambiente, no se registraron anfípodos durante el mes de mayo.



**Figura 3.7.** Variación mensual de la proporción de juveniles y adultos de *H. pampeana* en **A:** Cantera La Gata; **B:** Cantera Tanque y **C:** Laguna Arenalcito. Los asteriscos indican frecuencias de juveniles superiores al 50%.

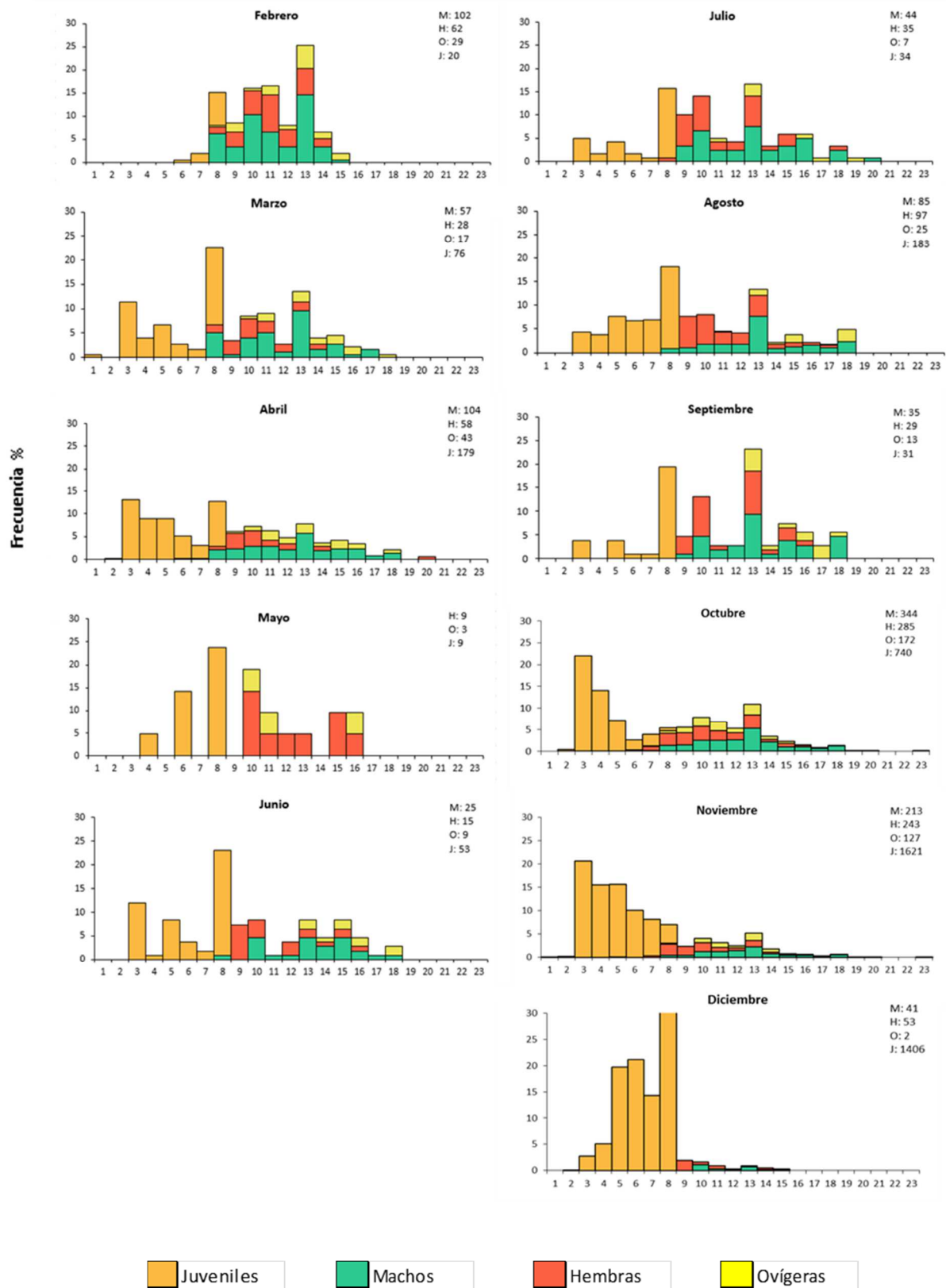
## DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIAS DE TALLAS

En cada sitio, los individuos de *H. pampeana* fueron agrupados en 23 clases de tallas de 0,02 mm de amplitud (Tabla 3.2). Todas las categorías de *H. pampeana* estuvieron representadas durante el año en los distintos sitios de muestreo (Figuras 3.8, 3.9 y 3.10).

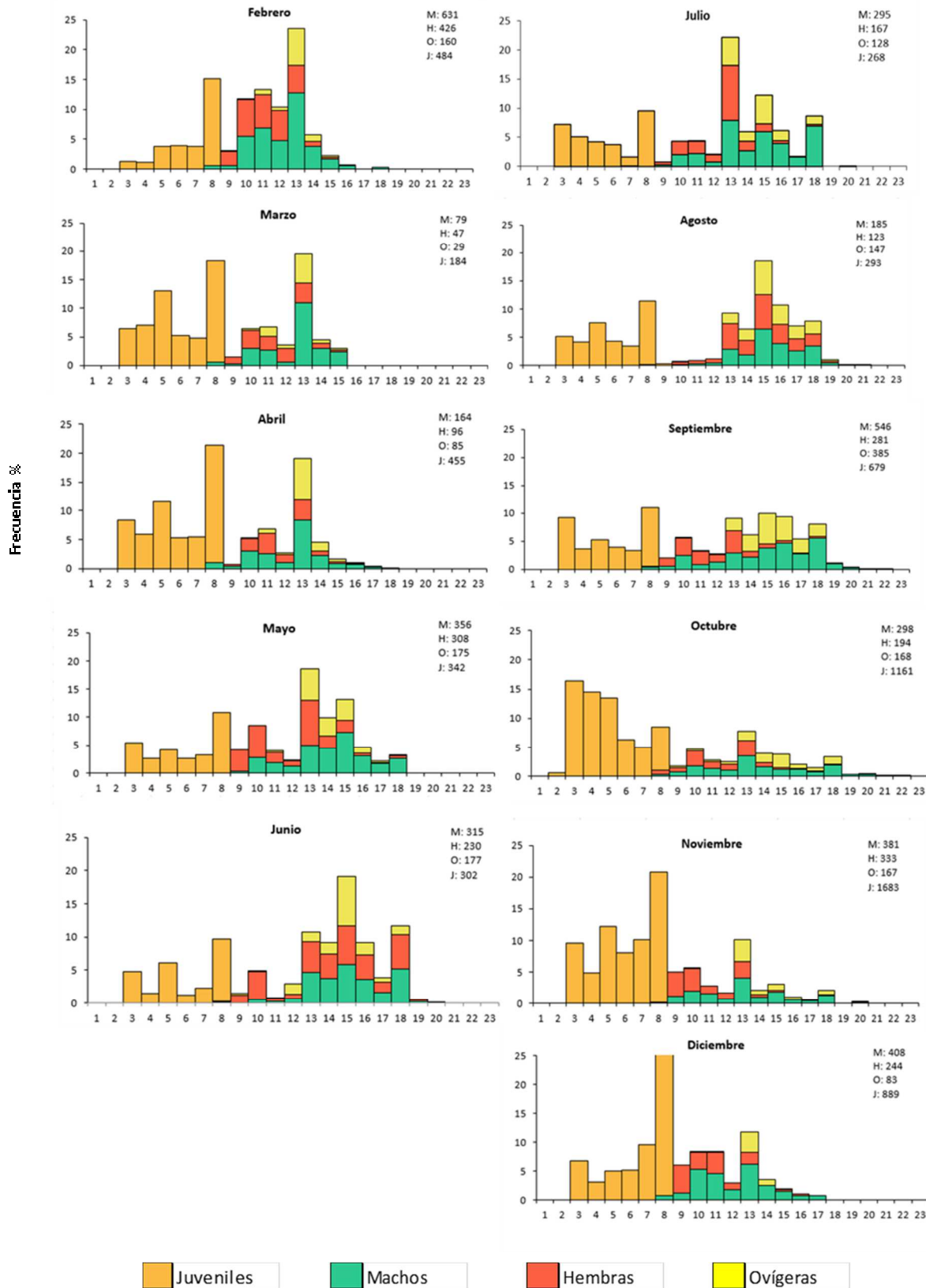
**Tabla 3.2.** Clases de tallas y límites inferior y superior de cada una (mm), para toda la población de *H. pampeana*, en cada sitio analizado.

Clase de talla	Límite inferior (mm)	Límite superior (mm)	Clase de talla	Límite inferior (mm)	Límite superior (mm)
1	0,08	0,1	13	0,44	0,46
2	0,11	0,13	14	0,47	0,49
3	0,14	0,16	15	0,5	0,52
4	0,17	0,19	16	0,53	0,55
5	0,2	0,22	17	0,56	0,58
6	0,23	0,25	18	0,59	0,61
7	0,26	0,28	19	0,62	0,64
8	0,29	0,31	20	0,65	0,67
9	0,32	0,34	21	0,68	0,7
10	0,35	0,37	22	0,71	0,73
11	0,38	0,4	23	0,74	0,76
12	0,41	0,43	-	-	-

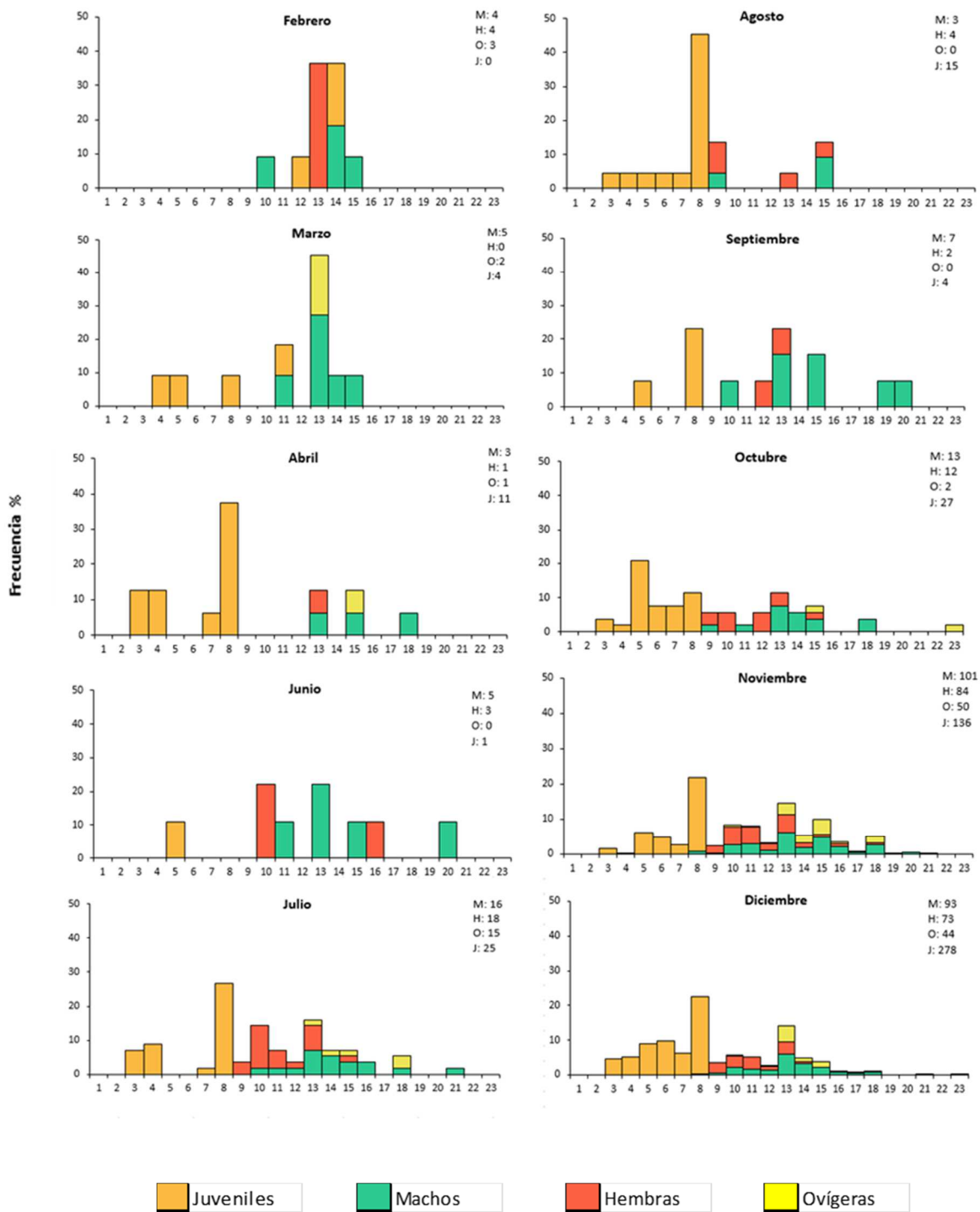
En la mayoría de los meses se observó polimodalidad con diferentes modas en juveniles, y adultos. En los tres sitios analizados, la frecuencia de cada categoría (juveniles, machos, hembras y ovígeras) de *H. pampeana* tuvo una similar tendencia. Los adultos predominaron en dos momentos, durante el final del verano (Febrero-Marzo) y otoño e invierno (Junio a Septiembre). Si bien el reclutamiento fue continuo a lo largo del año, con presencia de juveniles en todos los meses, dos períodos presentaron mayor intensidad. En el mes de abril hubo un aumento moderado de reclutamiento, donde los juveniles representaron entre el 48-55 % de la población total (La Gata y Tanque, respectivamente) y el 70 % en Arenalcito. En los meses de Octubre a Diciembre (primavera) ocurrió el segundo incremento de reclutamiento con frecuencias de juveniles de 92 % (La Gata), 65 % (Tanque) y 55 % (Arenalcito).



**Figura 3.8.** Distribución de frecuencias de tallas de *H. pampeana* en la cantera La Gata (año 2006). Los números en la esquina superior derecha de cada gráfico representan el número de individuos (n) de juveniles (J), machos (M), hembras (H) y hembras ovígeras (O).



**Figura 3.9.** Distribución de frecuencias de tallas de *H. pampeana* en la cantera Tanque (año 2006). Los números en la esquina superior derecha de cada gráfico representan el número de individuos (n) de juveniles (J), machos (M), hembras (H), hembras ovigeras (O).



**Figura 3.10.** Distribución de frecuencias de tallas de *H. pampeana* en la laguna Arenalcito (año 2006). En el mes de mayo no se registraron anfípodos. Los números en la esquina superior derecha de cada gráfico representan el número de individuos (n) de juveniles (J), machos (M), hembras (H) y hembras ovígeras (O).



## DISCUSIÓN

### TAMAÑO CORPORAL

En este estudio, los machos de *H. pampeana* presentaron mayor tamaño que las hembras. De acuerdo con Low (1978), el crecimiento en los crustáceos es similar entre los sexos hasta la madurez reproductiva. Luego, los machos y hembras presentan demandas ecológicas o reproductivas diferentes. Los anfípodos machos invierten mayor energía en la reproducción, especialmente en el apareamiento. En las hembras en cambio, el gasto energético está direccionado a la producción de gametas y cuidado parental. Estas diferencias resultan en tasas de crecimiento distintas entre los sexos y probablemente constituyan la causa del dimorfismo sexual en tamaño (Wen, 1993). Según Lopretto (1983) la muda cumple funciones diferentes entre los sexos de *H. pampeana*. Este es un evento ligado mayormente a la reproducción en el caso de las hembras, ya que es indispensable su ocurrencia para que ocurra la fertilización de los óvulos. Por otra parte, en el macho se producen menor número de mudas, pero el intervalo entre mudas es mayor que en las hembras, y esto permite aumentos considerables en el tamaño.

Con respecto al tamaño de las especies de *Hyalella*, las únicas referencias sobre el tamaño de *H. pampeana* se encuentran en la descripción original de esta especie, donde se informa que los ejemplares de mayor talla no superan los 5 mm de longitud total (Cavaliere, 1968). En los ambientes acuáticos analizados en este trabajo, la longitud total de *H. pampeana* osciló entre 3,53-5,68 mm en los machos, 3,81-5,55 mm en las hembras y 1,2-2,28 mm en los juveniles. Las mediciones de longitud cefálica y total por categorías son las primeras que se realizan en esta especie.

En el caso de *H. curvispina*, este estudio registró tamaños semejantes a los informados por Rodrigues (2011), quien además reportó diferencias significativas entre el tamaño de machos (LC media: 0,65 mm) y hembras (LC media: 0,58), pero no entre la talla de machos y hembras ovígeras (LC media de ovígeras: 0,64). Estos valores son promedios de tamaño realizados sobre 948 machos, 456 hembras y 496 hembras ovígeras. En este trabajo no se encontraron diferencias significativas entre el tamaño de ambos sexos de esta especie. *Hyalella curvispina* estuvo pobremente representada en los ambientes acuáticos interiores, por lo que la ausencia de diferencias significativas entre ambos sexos puede deberse a que el número de observaciones (n) fue pequeño (53 machos y 28 hembras, de las cuales 4 fueron ovígeras), y no estuvieron representadas todas las categorías de tamaño.

## RELACIÓN ENTRE LA LONGITUD DEL CEFALOTÓRAX (LC) Y LA LONGITUD TOTAL (LT)

Las relaciones positivas entre longitud del cefalotórax (LC) y longitud total del cuerpo (LT), son indicadas por varios autores en distintas especies de *Hyalella*, como *H. azteca* (Strong, 1972; Kokkotis y McLaughlin, 2002), *H. longistila* y *H. carstica* (Bastos Pereira, 2014). En este trabajo se encontraron correlaciones positivas entre ambas variables y en todas las categorías (machos, hembras y juveniles) de *H. pampeana* y *H. curvispina*. De esta forma, la medición de la longitud cefálica representa un método rápido y sencillo de obtener información sobre el tamaño de estas especies y puede utilizarse en reemplazo de la longitud total.

## VARIACIÓN ESTACIONAL DEL TAMAÑO Y RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES

La temperatura del agua es uno de los factores más importantes que influyen en las características y distribución de los animales ectotérmicos acuáticos. El efecto es primordial en muchas funciones relacionadas con el tamaño de los organismos, afectando las tasas metabólicas, de crecimiento y desarrollo (Atkinson, 1994; Panov & McQueen, 1998).

En este estudio se encontraron diferencias significativas entre la talla de los anfípodos en las distintas estaciones del año. Ambas especies tienen individuos adultos de mayor tamaño durante el invierno. Además, la temperatura del agua se correlacionó de manera significativa y negativa con el tamaño corporal de ambos sexos de *H. pampeana* en algunos ambientes acuáticos analizados. La relación entre la temperatura del agua y el tamaño de los anfípodos ha sido estudiada por varios autores. En estudios de laboratorio, el tamaño de ambos sexos de *H. azteca* es dependiente de la temperatura durante el desarrollo. Con temperaturas entre 10 y 15 °C resultaron animales relativamente grandes y con retraso en el desarrollo reproductivo, mientras que a temperaturas de 20-23 °C, resultaron individuos de talla menor. El tamaño adulto, estaría relacionado en mayor medida con la temperatura a la cual el huevo y el embrión se desarrollan, que con la temperatura ambiental durante los estadios de vida libre (De March, 1978). En estudios de poblaciones naturales de *H. azteca*, Panov & McQueen (1998) reportaron una relación negativa entre temperatura del agua y tamaño máximo alcanzado por estos anfípodos, y registraron ausencia de individuos de tamaño grande durante los meses de verano. Desde un punto de vista fisiológico, los incrementos en la temperatura producen aumentos de la tasa metabólica de *H. curvispina* (Doyle & Momo, 2009), y *H. azteca* (Panov & McQueen, 1998). A altas temperaturas de verano, las tasas metabólicas de los organismos de mayor tamaño exceden los niveles de energía asimilados, lo cual conduce a la ausencia de éstos en las poblaciones durante los meses más cálidos. Por otro lado, las tasas de crecimiento en los

anfípodos decrecen con el incremento en tamaño, pero aumentan con la temperatura. De esta manera, los individuos juveniles presentan una mayor tasa de crecimiento a temperaturas mayores (Panov & McQueen, 1998). Esto podría explicar las variaciones en el tamaño de los juveniles registrados en este estudio, el cual fue mayor durante el verano en *H. pampeana*.

### ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIAS DE TALLAS

La estructura poblacional de *H. pampeana* en los ambientes acuáticos analizados presentó polimodalidad. Las modas en la estructura de las poblaciones de *Hyaella* ha sido reportada en para distintas especies sudamericanas, como *H. castroi*, *H. pleoacuta* (Castiglioni & Bond-Buckup, 2008; Rodrigues, 2011), *H. bonariensis* (Rodrigues, 2011), *H. carstica*, *H. longistila* (Bastos-Pereira, 2014), y *H. curvispina* (Rodrigues, 2011; Ferreira, 2015). La bimodalidad o polimodalidad en la distribución de frecuencias de tallas, generalmente refleja pulsos de reclutamiento, mortalidad diferencial o diferencias comportamentales, mientras que la unimodalidad, suele reflejar una estructura estable de la población, con reclutamiento continuo sin interrupciones de clases y tasas constantes de mortalidad (Conde & Díaz, 1989). En este trabajo se registraron juveniles durante todos los meses, indicando un reclutamiento moderado y continuo durante el año con pulsos más intensos durante algunos meses, donde la proporción de juveniles superó el 50% de la abundancia poblacional total.

La estructura poblacional de *H. pampeana*, fue semejante en los sitios La Gata y Tanque, ambos caracterizados por presentar altas densidades de anfípodos. En la laguna Arenalcito, en cambio, la densidad poblacional de esta especie fue baja durante todos los meses, y la distribución de frecuencias de tallas reveló tres pulsos de reclutamiento (abril, agosto y diciembre). De acuerdo con Wellborn (1995), un factor importante que afecta a la estructura poblacional de *Hyaella* es la depredación. Las larvas de odonatos, hemípteros y algunos peces, ejercen una fuerte presión depredadora sobre los adultos de mayores tallas de *H. azteca* desplazando a la población hacia una estructura dominada por tallas más pequeñas. Si bien en los ambientes acuáticos analizados en este trabajo no se registró la presencia de peces, durante el procesamiento de las muestras provenientes de la laguna Arenalcito se pudo comprobar la presencia de larvas de odonatos y hemípteros acuáticos. Probablemente, la diferencia en la estructura poblacional y valores de densidad de *H. pampeana* en este ambiente se deba al efecto de la depredación de estos insectos y coleópteros sobre los anfípodos de mayor tamaño.

Los adultos de *H. pampeana* estuvieron representados durante todo el año, con frecuencias superiores al 50 % en la mayoría de los meses. Las hembras ovígeras estuvieron

presentes en la mayoría de los meses, indicando que los ciclos reproductivos de esta especie se suceden consecutivamente durante todo el año, coincidiendo con lo reportado por Lopretto (1983), en ambientes acuáticos bonaerenses.

## CAPÍTULO 4: ASPECTOS REPRODUCTIVOS DE *HYALELLA* sp.: PROPORCIÓN DE SEXOS Y FECUNDIDAD

### INTRODUCCIÓN

La biología reproductiva de los anfípodos gamáridos, entre ellos del género *Hyalella*, es un tema amplio de estudio que involucra distintos aspectos en su análisis, todos ellos fundamentales para comprender la historia de vida y estrategias adaptativas de cada especie.

La mayoría de los estudios sobre aspectos reproductivos de *Hyalella*, están referidos a la especie *H. azteca*. Estos trabajos abarcan aspectos muy variados de su reproducción, como comportamiento de pre cópula, selección sexual, dimorfismo sexual, proporción de sexos en la población, producción de huevos, duración del período de intermuda, ciclo de muda, edad de determinación del sexo, madurez sexual, comportamiento reproductivo y distintos factores ambientales que afectan la reproducción (Kruschwitz, 1978; Wen, 1993; Wellborn & Bartholf, 2005; Wellborn & Cothran, 2007).

En relación con las especies sudamericanas de *Hyalella*, existen algunos estudios referidos a *H. castroi* y *H. pleoacuta*. En ellos analizan el apareamiento y éxito reproductivo (Castiglioni & Bond Buckup, 2008b), producción de huevos (Castiglioni & Bond Buckup, 2009), duración de la pre cópula, desarrollo embrionario y postembrionario en condiciones de laboratorio (Castiglioni & Bond- Buckup, 2007; García-Schroeder & Araujo, 2009).

En Argentina, los estudios referidos a aspectos reproductivos de *Hyalella* son escasos. El comportamiento reproductivo y desarrollo embrionario de la especie nativa *H. pampeana* ha sido estudiado en laboratorio por Lopretto (1982, 1983), siendo éstos los únicos trabajos concernientes al tema hasta el momento. Por otro lado, Ferreira (2015) analizó la proporción de sexos, tamaño de las hembras ovígeras y fecundidad de poblaciones de *H. curvispina* provenientes de arroyos de la llanura pampeana caracterizados por diferente calidad de agua.

## OBJETIVOS

- Estudiar la proporción de sexos de cada especie de *Hyaella*, así como su variación estacional y por estructura de tallas.
- Analizar las variaciones en la densidad de hembras ovígeras a lo largo del año y determinar la fecundidad promedio de cada especie.
- Evaluar las variables ambientales que pueden relacionarse con las variaciones en la fecundidad de *Hyaella* en cada sitio.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los individuos de *Hyalella* obtenidos en los muestreos mensuales en los distintos ambientes acuáticos interiores de la Isla Martín García durante el año 2006, fueron determinados taxonómicamente y clasificados en: machos (individuos con el primer par de gnatópodos desarrollados), hembras (individuos con oostegitos visibles), hembras ovígeras (hembras con huevos o juveniles en el marsupio) y juveniles (individuos sin caracteres sexuales diferenciados).

La proporción sexual de toda la población de cada especie de *Hyalella* se determinó a partir de la razón: abundancia de machos/abundancia de hembras; H: M (excepto hembras ovígeras). Esta proporción, llamada "operacional" (*operational sex ratio*, en inglés), tiene en cuenta el número promedio de hembras fertilizables en relación a los machos sexualmente activos en un momento dado (Emlen & Oring, 1977). La proporción de sexos de *Hyalella* también se analizó estacionalmente y por clases de tallas (mm) para cada sitio de muestreo. En todos los casos, se realizó un test de chi-cuadrado ( $\chi^2$ ;  $\alpha=0,05$ ), estableciendo como hipótesis nula una proporción de sexos 1M: 1H (Sokal & Rohlf, 1979).

La densidad media (ind/m<sup>2</sup>) de las hembras ovígeras de *Hyalella* se calculó mensualmente para cada sitio de muestreo. Además, se analizó la talla (media  $\pm$  DS, en mm) y el rango de tamaños (min.-máx.) de las hembras ovígeras de cada especie.

La fecundidad se determinó a partir del conteo del número de huevos o juveniles presentes en el marsupio de cada hembra. Las variaciones en la fecundidad media mensual de *Hyalella* se analizaron en cada ambiente acuático interior.

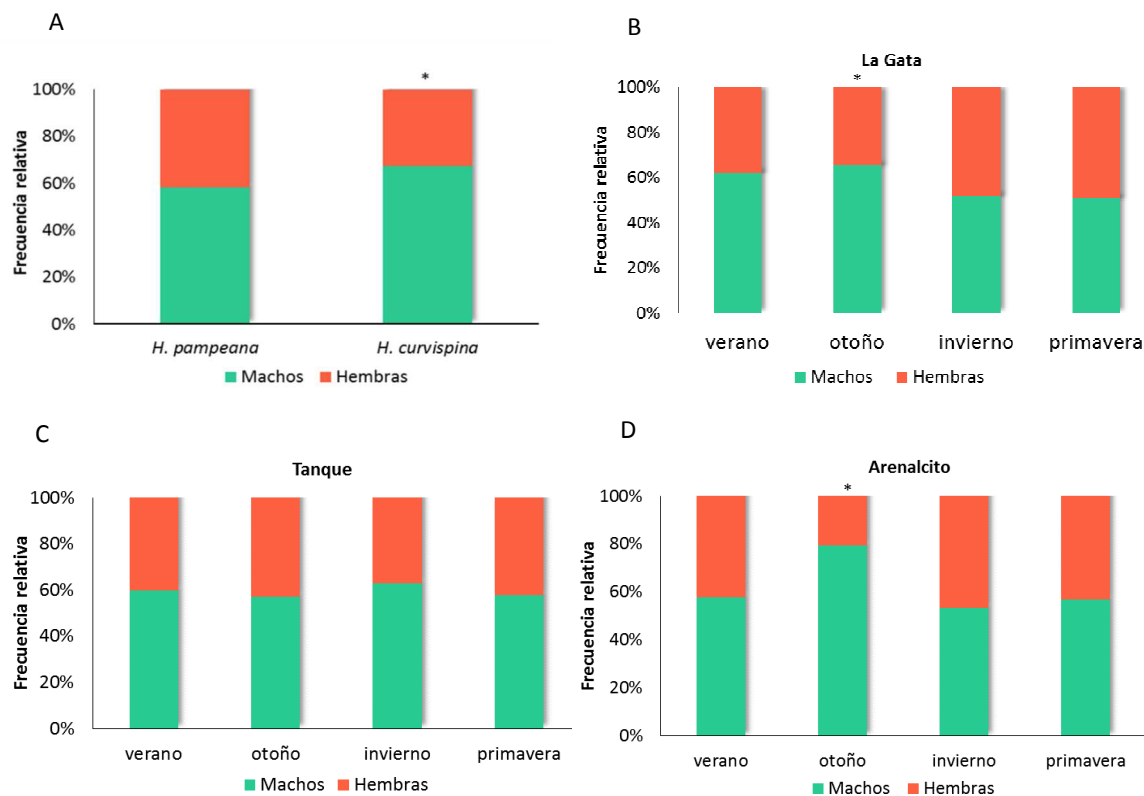
Con la finalidad de estudiar las relaciones entre talla media mensual de las hembras ovígeras y fecundidad media mensual de cada especie, se realizó un análisis de correlación de Pearson en cada sitio de muestreo. Las correlaciones que resultaron significativas ( $p<0,05$ ) se evaluaron mediante un análisis de regresión simple. Finalmente, se llevó a cabo un análisis de correlación de Pearson entre las variables ambientales: Temperatura del agua (°C), pH, Oxígeno disuelto (mg/l) y Conductividad ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) y los valores promedios de fecundidad obtenidos mensualmente en cada sitio de muestreo. Las variables que se correlacionaron significativamente se incluyeron en un análisis de regresión múltiple por pasos, a fines de determinar cuál de ellas explica el mayor porcentaje de variabilidad en la fecundidad. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa SPSS v. 22.

## RESULTADOS

### PROPORCIÓN DE SEXOS

La proporción de sexos fue cercana a la igualdad en *H. pampeana*, (1,4 macho: 1 hembra;  $\chi^2= 2,12$ ;  $p>0,05$ ), y predominaron machos en relación a hembras en *H. curvispina*, (2,1 macho: 1 hembra;  $\chi^2 =5,12$ ;  $p<0,05$ ) (Figura 4.1 A).

El análisis de la variación estacional en la proporción de sexos se realizó sólo para *H. pampeana*, ya que la ocurrencia de *H. curvispina* en los sitios de muestreo no fue continua durante los meses del año y además presentó muy baja densidad poblacional (Capítulo 2). En general, la proporción fue de 1 macho por cada hembra, excepto en otoño en La Gata y Arenalcito, donde predominaron los machos ( $p<0,05$ ) (Figura 4.1 B, C y D).

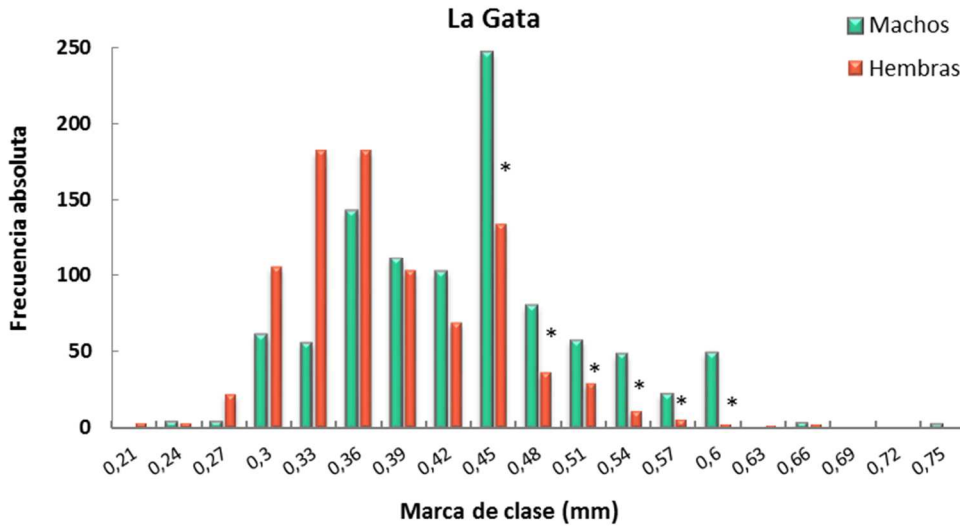


**Figura 4.1.** Proporción de sexos expresada como frecuencia relativa (%) de toda la población de *H. pampeana* y *H. curvispina* (A). Proporción de sexos de *H. pampeana* analizada estacionalmente, por sitio de muestreo: La Gata (B), Tanque (C) y Arenalcito (D). El asterisco indica diferencias significativas a 1M:1H ( $p<0,05$ ).

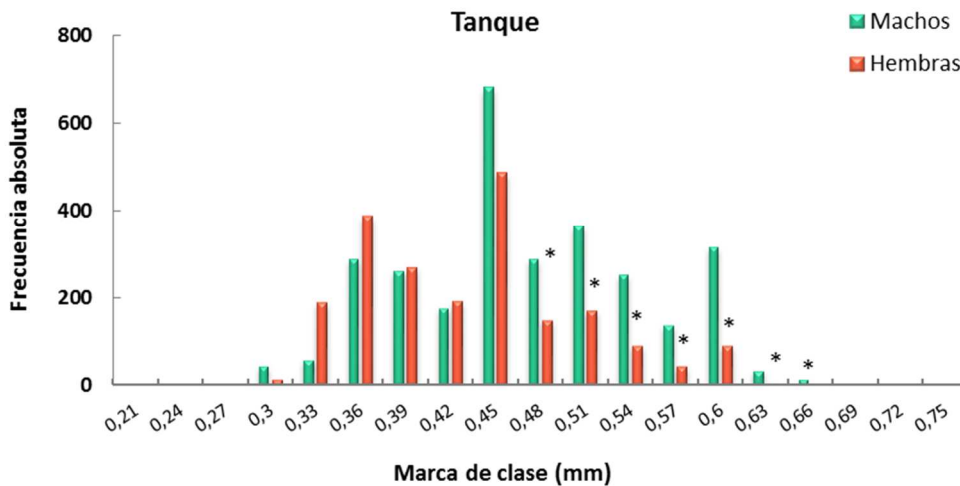


### PROPORCIÓN DE SEXOS DE *H. PAMPEANA* POR CLASES DE TALLAS

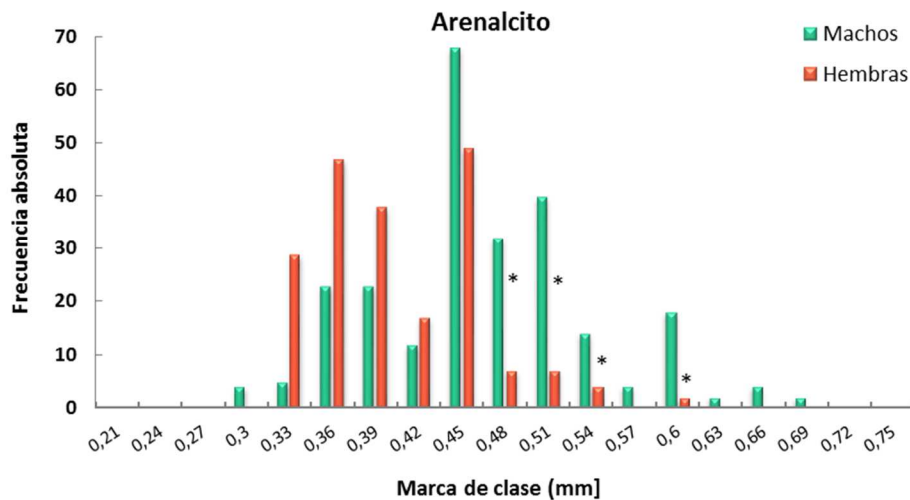
La proporción de sexos de *H. pampeana* se analizó por clases de tallas (mm), en cada sitio donde esta especie fue encontrada (Figuras 4.2, 4.3 y 4.4)



**Figura 4.2.** Proporción de sexos por clases de tallas (marca de clase, en mm) de *H. pampeana* en la cantera La Gata, año 2006. Los asteriscos indican diferencias significativas a 1M: 1H ( $p < 0,05$ ).



**Figura 4.3.** Proporción de sexos por clases de tallas (marca de clase, en mm) de *H. pampeana* en la cantera Tanque, año 2006. Los asteriscos indican diferencias significativas a 1M: 1H ( $p < 0,05$ ).



**Figura 4.4.** Proporción de sexos por clases de tallas (marca de clase, en mm) de *H. pampeana* en la laguna Arenalcito, año 2006. Los asteriscos indican diferencias significativas a 1M: 1H ( $p < 0,05$ ).

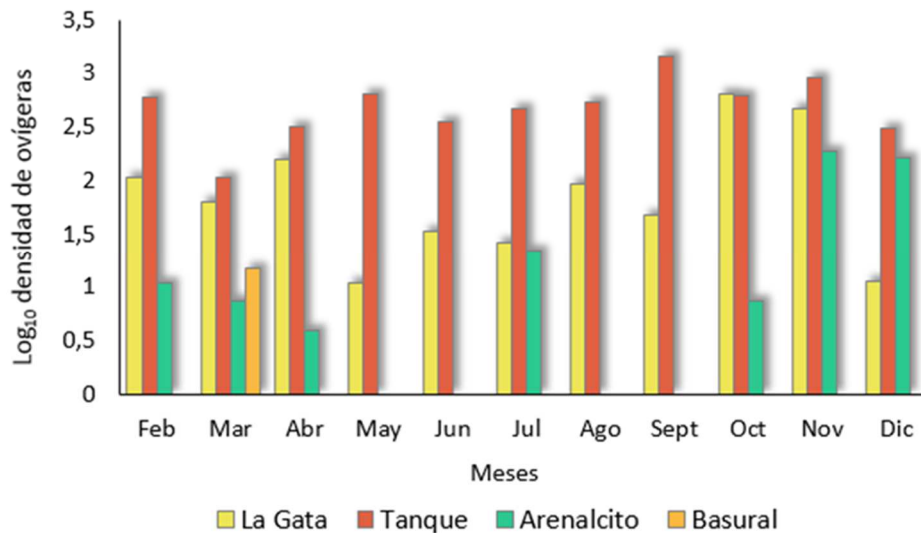
En todos los sitios, ocurrió una mayor cantidad de hembras en relación a machos en las clases de tallas menores (marca de clase: 0,36 mm en La Gata y 0,42 mm en Tanque y Arenalcito), aunque esta proporción no resultó significativamente distinta de 1M: 1H ( $p > 0,05$ ). Sin embargo, en las clases de tallas mayores (marca de clase, 0,45 mm en la Gata y 0,48 mm en Tanque y Arenalcito) la proporción de machos fue mayor a la de las hembras en todos los sitios ( $p < 0,05$ ).

#### DENSIDAD Y TAMAÑO DE LAS HEMBRAS OVÍGERAS

Las hembras ovígeras de *H. pampeana* se registraron durante todo el año 2006 en dos sitios: cantera La Gata y cantera Tanque. La densidad media en el primer sitio, osciló entre  $11 \pm 0$  y  $637 \pm 607$  ind/m<sup>2</sup> en los meses de Mayo y Octubre, respectivamente. En la cantera Tanque, la densidad media de hembras ovígeras estuvo comprendida entre  $107 \pm 90$  ind/m<sup>2</sup> en Marzo y  $1.425 \pm 427$  ind/m<sup>2</sup> en Septiembre. En la laguna Arenalcito, se registró una densidad mínima de  $4 \pm 0$  ind/m<sup>2</sup> en Abril y máxima de  $185 \pm 36$  ind/m<sup>2</sup> en Noviembre. En este sitio, no se registraron hembras con huevos en los meses de Mayo, Junio, Agosto y Septiembre. Finalmente, en la Cantera Basural, esta categoría estuvo pobremente representada, con  $15 \pm 0$  ind/m<sup>2</sup> sólo en el mes de Marzo (Figura 4.5).

En el caso de *H. curvispina*, durante el año 2006 las hembras ovígeras se registraron sólo en los meses de Septiembre y Octubre en la cantera La Gata ( $4 \pm 0$  ind/m<sup>2</sup> en cada mes), y en Abril y Noviembre en la cantera Basural ( $4 \pm 0$  y  $7 \pm 0$  ind/m<sup>2</sup> respectivamente).

Las hembras ovígeras de *H. pampeana* midieron entre 0,3 y 0,66 mm de longitud de cefalotórax (media  $\pm$  DS: 0,49  $\pm$  0,07 mm), mientras que el tamaño de las hembras ovígeras de *H. curvispina* osciló entre 0,45 y 1,05 mm de longitud de cefalotórax (media  $\pm$  DS: 0,78  $\pm$  0,22 mm).



**Figura 4.5.** Variación mensual del  $\log_{10}$  de la densidad media de las hembras ovígeras de *H. pampeana* en cada sitio de muestreo durante el año 2006.

## FECUNDIDAD

La fecundidad (número de huevos por hembra) de toda la población de *H. pampeana* osciló entre 6 y 19, con un valor medio de  $11 \pm 3$  huevos/hembra (Figura 4.6).

*Hyaella curvispina* estuvo pobremente representada en los ambientes acuáticos analizados durante el año 2006. Para efectuar el análisis de la fecundidad de su población, los datos de fecundidad del año 2006 se promediaron con datos disponibles de los años 2005 y 2007. Los promedios se efectuaron entre datos del mismo mes y sitio de muestreo (cantera La Gata y cantera Basural). La fecundidad media de *H. curvispina* fue de  $31 \pm 14$  huevos por hembra, con valores mínimos de 8 y máximos de 63 huevos por marsupio (Figura 4.7).

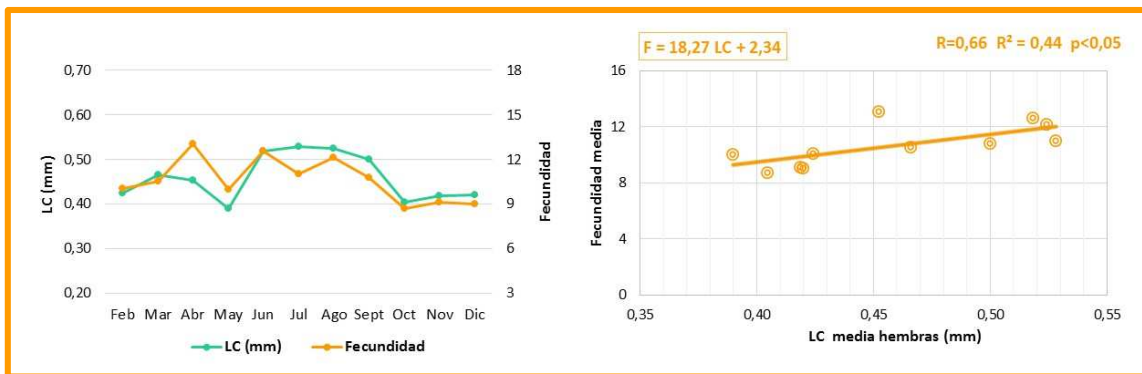


**Figura 4.6.** Hembra ovígera de *H. pampeana*. Los huevos se han extraído del marsupio para realizar su conteo.

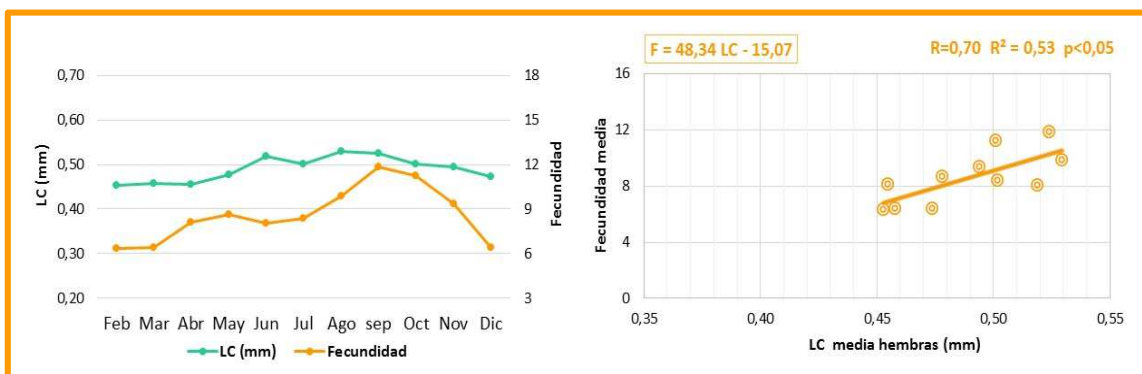


**Figura 4.7.** Hembra ovígera de *H. curvispina*. Los huevos se han extraído del marsupio para realizar su conteo.

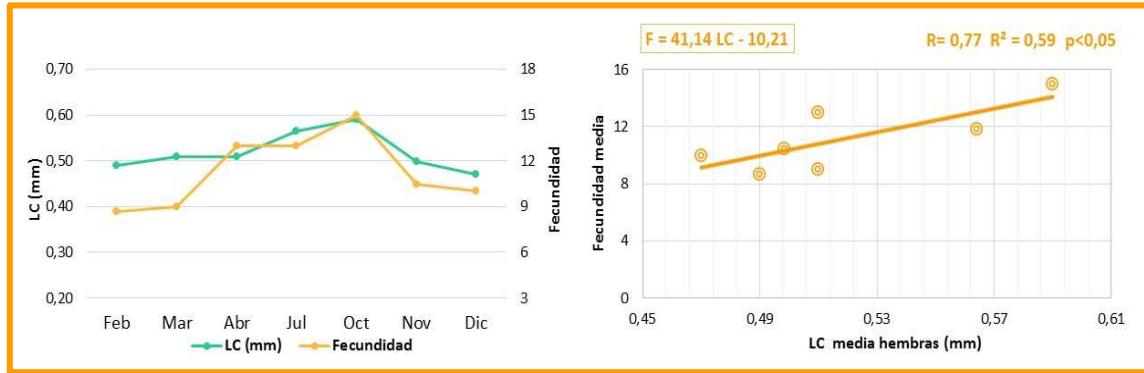
La fecundidad media mensual de cada especie mostró variaciones a lo largo del año. En las poblaciones de *H. pampeana* el número promedio de huevos por hembra y la longitud media del cefalotórax de hembras ovígeras se incrementaron durante los meses de invierno y comienzo de la primavera y disminuyeron durante el verano y otoño. Ambas variables se correlacionaron de manera positiva y significativa en todos los ambientes ( $p < 0,05$ ). En esta especie las variaciones en la talla media de las hembras explicaron el 44 % de las variaciones en la fecundidad media en la cantera La Gata; el 52 % en la cantera Tanque, y el 59 % en la laguna Arenalcito (Figuras 4.8, 4.9 y 4.10).



**Figura 4.8. Izquierda:** Variaciones de la fecundidad media mensual y talla media (LC) de hembras ovígeras de *H. pampeana* en la Cantera la Gata durante el año 2006. **Derecha:** Regresión lineal entre la talla media mensual de las hembras ovígeras y la fecundidad media mensual de *H. pampeana* en este ambiente. F= Fecundidad media; LC= Longitud de cefalotórax; R= Coeficiente de correlación de Pearson,  $R^2$ = Coeficiente de determinación; p=significación estadística.

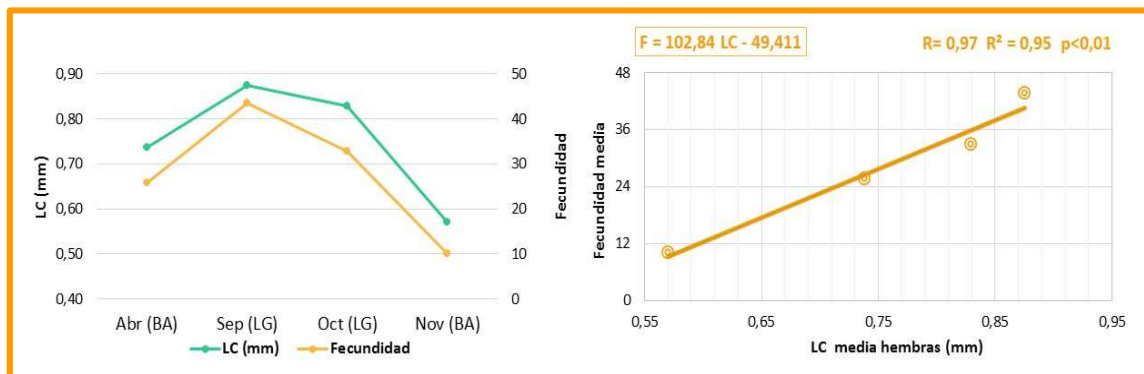


**Figura 4.9. Izquierda:** Variaciones de la fecundidad media mensual y talla media de hembras ovígeras de *H. pampeana* en la Cantera Tanque durante el año 2006. **Derecha:** Regresión lineal entre la talla media mensual de las hembras ovígeras (LC media, mm) y la fecundidad media mensual de *H. pampeana* en este ambiente. Referencias como en la Figura 4.8.



**Figura 4.10. Izquierda:** Variaciones de la fecundidad media mensual y talla media de hembras ovígeras de *H. pampeana* en la laguna Arenalcito durante el año 2006. **Derecha:** Regresión lineal entre la talla media mensual de las hembras ovígeras (LC media, mm) y la fecundidad media mensual de *H. pampeana* en este ambiente. Referencias como en la Figura 4.8.

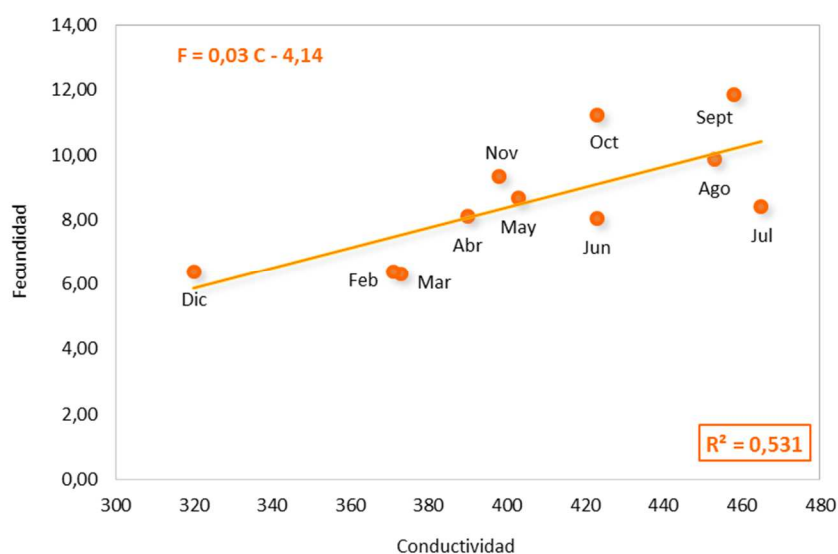
En el caso de *H. curvispina*, el análisis de las variaciones en la fecundidad media mensual y el tamaño de las hembras ovígeras se realizó considerando los dos sitios donde esta especie fue registrada (La Gata y Basural). Como se mencionó anteriormente, *H. curvispina* tuvo una ocurrencia esporádica y baja abundancia en los ambientes acuáticos interiores. Por ello, se tuvieron en cuenta los datos de fecundidad y talla de ovígeras de los años 2005, 2006 y 2007 para esta especie, los cuales se promediaron con los correspondientes al mismo mes del año 2006. Las variaciones en la talla media de las hembras ovígeras explicaron el 95 % de las variaciones en la fecundidad media en esta especie (Figura 4.11).



**Figura 4.11. Izquierda:** Variaciones de la fecundidad media mensual y talla media de hembras ovígeras de *H. curvispina* en los sitios La Gata (LG) y Basural (BA). **Derecha:** Regresión lineal entre la talla media mensual de las hembras ovígeras (LC media, mm) y la fecundidad media mensual de *H. curvispina* considerando los datos de ambos ambientes. Referencias como en la Figura 4.8.

El análisis de correlación entre las variables ambientales y la fecundidad media mensual de cada sitio no reveló correlaciones significativas en los sitios La Gata, Arenalcito y Basural ( $p > 0,05$ ). Sin embargo, en la cantera Tanque, la variable conductividad se correlacionó de manera positiva y significativa con la fecundidad de *H. pampeana* ( $R = 0,70$ ;  $p < 0,05$ ). El análisis de regresión múltiple por pasos seleccionó solo a ésta variable como explicativa del 53 % en las variaciones de la fecundidad de las hembras de *H. pampeana* en ese ambiente ( $p < 0,01$ ) (Figura 4.12).

Los resultados de los principales aspectos reproductivos analizados en ambas especies de *Hyaella* se resumen en la Tabla 4.1



**Figura 4.12.** Regresión lineal entre la conductividad eléctrica del agua ( $\mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$ ) y la fecundidad media (huevos/hembra) mensual de *H. pampeana* en la Cantera Tanque. Se indica la ecuación de regresión (F: fecundidad; C: conductividad) y el valor de  $R^2$ .

**Tabla 4.1.** Principales aspectos reproductivos analizados en *H. pampeana* y *H. curvispina*.

Aspecto reproductivo	<i>H. pampeana</i>	<i>H. curvispina</i>
Proporción sexual (M/H)	1:1	2:1
Tamaño mínimo y máximo de hembras ovígeras	0,3-0,66	0,45-1,05
Tamaño medio de hembras ovígeras ( $\pm DS$ )	0,49 $\pm$ 0,07	0,78 $\pm$ 0,22
Número mínimo y máximo de huevos por hembra	6-19	8-63
Fecundidad media ( $\pm DS$ )	11 $\pm$ 3	31 $\pm$ 14
Relación tamaño medio de ovígeras y fecundidad media	Lineal, positiva	Lineal, positiva

## DISCUSIÓN

### PROPORCIÓN SEXUAL

La proporción sexual operacional (proporción promedio de hembras fertilizables y machos sexualmente activos en un momento dado), y proporción sexual adulta, (proporción de machos en la población adulta) ofrecen información diferente, aunque complementaria entre sí, sobre la evolución de los sistemas reproductivos en las poblaciones animales. La proporción sexual operacional es afectada por diversos factores, entre ellos la depredación diferencial, parasitismo y enfermedades, (Székely *et al.*, 2014) y factores genéticos (Bulnheim, 1978; Ward, 1986).

En los Amphipoda, la hembra está disponible para el apareamiento durante un corto período durante su ciclo de muda (Wen, 1993). De acuerdo con Emlen & Oring, (1977), el grado de agrupamiento espacial y temporal del sexo limitante es un factor principal que produce proporciones sexuales asimétricas. Períodos continuos de actividad sexual de machos, junto con períodos cortos y asincrónicos de receptividad de las hembras, provoca desvíos en la proporción sexual, ya que se intensifica la búsqueda de pareja por parte de los machos, y los mismos se exponen a mayores posibilidades de depredación. Cuando la proporción favorece a los machos, como se observó en toda la población de *H. curvispina* y durante el otoño en algunos ambientes acuáticos para *H. pampeana*, se intensifica la competencia entre machos por las hembras y se incrementa la duración de la custodia de la pareja durante la pre cópula (Elwood & Dick, 1990). Proporciones sexuales operacionales asimétricas pueden reflejar una asimetría en la proporción adulta, y/o diferencias comportamentales entre los sexos en actividades como la receptividad sexual y cuidado parental (Székely *et al.*, 2014). La población de *H. pampeana* mostró predominancia de machos en relación a las hembras durante el otoño en las canteras La Gata y Arenalcito. Según Moore (1981), los ciclos de vida de algunos anfípodos pueden presentar cambios en la proporción sexual entre estaciones del año, con dominancia de machos en las estaciones más frías y dominancia de hembras o proporciones cercanas a la unidad, en las estaciones más cálidas. Proporciones sexuales operacionales que favorecen a los machos son comunes en distintas especies de *Hyaella*, como *H. longistila*, *H. carstica* (Bastos-Pereira, 2014), *H. bonariensis*, *H. castroi*, *H. pleoacuta* y *H. curvispina* (Rodrigues, 2011).

El análisis de la proporción de sexos por clases de tallas, mostró predominancia de machos en las clases mayores de *H. pampeana*. Resultados semejantes fueron reportados para *H. castroi*, *H. pleoacuta* (Castiglioni & Bond Buckup, 2008) y *H. longistila* (Bastos-Pereira, 2014). Esto podría explicarse por diferencias en el gasto energético entre sexos. Las hembras de



Amphipoda invierten la mayor parte de su energía en la producción de gametas, mientras que los machos lo hacen en la búsqueda de hembras y el apareamiento. Este hecho podría generar diferencias en el tamaño adulto de ambos sexos (Wen, 1993) e influenciar la proporción sexual en las poblaciones animales (Székely *et al.* 2014).

### DENSIDAD Y TAMAÑO DE OVÍGERAS

Las hembras ovígeras de *H. pampeana* se registraron durante todo el año en las canteras La Gata y Tanque, y en casi todo el año en la laguna Arenalcito con mayor densidad durante los meses de primavera (septiembre a diciembre). Como se discutió en el Capítulo 3, la presencia de hembras ovígeras durante la mayor parte de los meses indica que la reproducción es continua a lo largo del año. Resultados semejantes fueron reportados por Bastos-Pereira (2014) en *H. longistila*, y por Castiglioni & Bond-Buckup (2008) en *H. castroi* y *H. pleoacuta*.

En el caso de *H. curvispina*, la baja densidad y ocurrencia esporádica de las hembras ovígeras registrada en los sitios La Gata y Basural es coincidente con la baja densidad poblacional total de esta especie en estos sitios (Capítulo 2). Ambos ambientes son temporales y se ven afectados por el aporte del agua del Río de La Plata durante las crecidas del mismo. Por otro lado, la cantera Basural presentó períodos prolongados de sequía durante el año 2006. De acuerdo con Wellborn & Caps (2013), la estocasticidad ambiental es uno de los factores que pueden derivar en la disminución de la densidad y consecuente extinción de pequeñas poblaciones de anfípodos, como la de *H. curvispina* en los ambientes analizados. Sin embargo, el género *Hyalella* presenta un alto potencial reproductivo, con capacidad de establecer una nueva población viable a partir de una sola hembra ovígera. También presenta una alta capacidad de recuperación después de perturbaciones o eventos ambientales (como por ejemplo, la sequía), que producen disminuciones drásticas de sus densidades poblacionales. Estos factores podrían explicar las fluctuaciones en la densidad poblacional total y la densidad de hembras ovígeras de *H. curvispina* en la cantera La Gata y Basural.

Con respecto al tamaño promedio de las hembras ovígeras, no se encontró en la literatura información referente a *H. pampeana*, por lo que, este trabajo es el primero en informar dicho parámetro para esta especie. El tamaño de *H. curvispina*, y de otras especies de *Hyalella* de distintas áreas húmedas de Brasil, fue analizado por Rodrigues (2011). Esta autora reportó una longitud promedio de cefalotórax de 0,64 mm en las hembras ovígeras, valor que no coincide con el registrado en este trabajo (LC media de hembras ovígeras: 0,78). De acuerdo con Strong (1972), distintas poblaciones de la misma especie de *H. azteca* pueden presentar

tamaños corporales adultos diferentes entre sí, de acuerdo a las presiones selectivas del hábitat donde se encuentran. Estas presiones incluyen cambios estacionales en el crecimiento y la reproducción, características del ambiente acuático (tipo de sustrato, productividad, disponibilidad de alimento), y presencia o ausencia de depredadores.

## FECUNDIDAD

La fecundidad media de toda la población de *H. pampeana* fue de  $11 \pm 3$  huevos/hembra. Estos valores se asemejan a los reportados por Lopretto (1983) en cultivos de laboratorio para esta especie (14 y 12 huevos/hembra a regímenes térmicos de 10-22 °C y 23-26 °C, respectivamente). La fecundidad media de la población estudiada de *H. curvispina* fue de  $31 \pm 14$  huevos/hembra. Estos son valores comparables ( $28 \pm 15$  huevos/hembra) con los reportados por Ferreira (2015), en la población de *H. curvispina* de cuatro arroyos bonaerenses.

Tanto la fecundidad media como el tamaño de las hembras ovígeras de ambas especies de *Hyaella* analizadas en este trabajo fueron mayores durante los meses de invierno y comienzos de primavera en relación a los meses de verano. La temperatura es considerada el principal factor en la generación de estas diferencias de tamaño y fecundidad en las poblaciones de anfípodos de invierno y verano. Villarroel *et al.* (2000) analizaron el efecto de la temperatura en algunos parámetros poblacionales de *H. azteca* en laboratorio. Con un incremento de 6 °C (24 a 30 °C), disminuyó la longitud promedio de los individuos, número de huevos, tiempo de incubación y duración del amplexo sexual. De acuerdo con Kruschwitz (1978), incrementos en la temperatura de cultivo de *H. azteca* reducen el tiempo requerido en la maduración ovárica, acortan los intervalos entre oviposiciones y mudas e incrementan la actividad reproductiva. La disminución de la fecundidad y el tamaño de los anfípodos durante los meses cálidos podría deberse a un efecto metabólico. El incremento de la temperatura resulta en costos mayores en las hembras en el mantenimiento metabólico, lo cual podría derivar en una menor cantidad de energía invertida en la producción de huevos durante los meses cálidos (Nelson, 1980; Ward, 1986).

## RELACIÓN ENTRE EL TAMAÑO DE LAS HEMBRAS OVÍGERAS Y LA FECUNDIDAD

En este trabajo, el tamaño promedio mensual de las hembras ovígeras de ambas especies de *Hyaella* se correlacionó significativamente con la fecundidad promedio mensual. Estos datos son coincidentes con los reportados por otros autores para *H. azteca* (France, 1992; Othman & Pascoe, 2001; Strong, 1972), *H. castroi* y *H. pleoacuta* (Castiglioni & Bond-Buckup, 2009, Rodrigues, 2011), *H. bonariensis* (Rodrigues, 2011) y *H. curvispina* (Ferreira, 2015).

## FECUNDIDAD Y VARIABLES AMBIENTALES

Como se mencionó anteriormente, factores tales como temperatura del agua, salinidad, estación del año, tamaño de las hembras y disponibilidad de alimento, pueden afectar la fecundidad en las poblaciones de anfípodos (Sutcliffe, 1993). En este trabajo se encontró una correlación positiva y significativa entre la fecundidad de *H. pampeana* y la conductividad del agua en la cantera Tanque. Los estudios sobre este tipo de correlación para las poblaciones de anfípodos son escasos. Kestrup & Ricciardi (2010) analizaron la influencia de la conductividad en distintos parámetros poblacionales de dos especies de anfípodos en un lago fluvial de Canadá. Estos autores concluyeron que, si bien la conductividad se correlacionó positivamente con el crecimiento y supervivencia de los anfípodos no influyó en la fecundidad específica por tallas.

Sin embargo, existen trabajos que relacionan la fecundidad de los anfípodos de aguas continentales y marinos con la salinidad del agua. Skadsheim (1989), analizó las variaciones en el número de huevos por hembra de *Gammarus salinus*, y encontró que a 20 °C, la fecundidad de este anfípodo se incrementó con la salinidad del agua. Hynes (1954) reportó menores valores de fecundidad media en las poblaciones de *G. duebeni* que habitan ambientes continentales, en comparación con aquellas poblaciones de la misma especie que habitan en aguas salobres. De acuerdo con Sutcliffe (1993) el costo metabólico de la osmorregulación en aguas con menor salinidad podría reducir la cantidad de energía disponible en la ovogénesis, y de esta manera, disminuir la fecundidad en *Gammarus*. Algunos autores reportaron la preferencia de especies de *Hyaella* por aguas con conductividad elevada (Miserendino & Pizzolón 2000, Galassi *et al.*, 2006), tal como se observó en este trabajo en *H. pampeana* (Capítulo 2). Este fenómeno estaría relacionado con los requerimientos de iones, principalmente el calcio, el cual es fundamental en la osmorregulación, particularmente en el momento de la ecdisis, y esencial en el crecimiento del exoesqueleto y regulación de los procesos intracelulares (Skadsheim, 1989). Estos factores, podrían explicar, en parte, la correlación encontrada en este trabajo, donde las variaciones en la conductividad media a lo largo del año en la cantera Tanque explicaron el 53 % de la variación en la fecundidad media de *H. pampeana*. No obstante, se plantea la necesidad de realizar estudios que amplíen el conocimiento referente a esta posible relación en poblaciones naturales de *Hyaella*.

## CAPÍTULO 5: VARIACIÓN DE LA DENSIDAD POBLACIONAL DE *HYALELLA* ENTRE LOS PERÍODOS PRIMAVERA 2005-INVIERNO 2006 Y PRIMAVERA 2013- INVIERNO 2014. RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES

### INTRODUCCIÓN

Los atributos de las poblaciones, tales como la densidad, suelen experimentar cambios a medida que las especies se ajustan constantemente a las variaciones físicas, químicas y biológicas en un ecosistema. El estudio de estos cambios, permite analizar los posibles factores que los explican, y conocer la capacidad de adaptación de las poblaciones a su ambiente (Odum & Warrett, 2005).

La mayoría de los trabajos sobre la dinámica poblacional de *Hyaella* se realizaron analizando las variaciones en densidad, biomasa y producción secundaria a lo largo de un año (Cooper, 1965; Lindeman & Momot, 1983; Edwards & Cowel, 1992). Estos autores coinciden en resaltar a la temperatura como el factor más importante que afecta el crecimiento poblacional, reproducción y mortalidad de poblaciones naturales del anfípodo *H. azteca*. Sin embargo, no se encontraron en la literatura estudios semejantes realizados antes y después de un período de varios años.

En el presente capítulo se comparan los datos estacionales obtenidos durante el período primavera 2005-invierno 2006, con los relevados durante la primavera 2013 a invierno 2014, en cuanto a la densidad poblacional de *Hyaella* en cuatro ambientes acuáticos interiores de la Isla Martín García. Además de las variaciones en la densidad poblacional, se analizan las variables ambientales de los distintos ambientes acuáticos y la distribución de las especies de *Hyaella* comparando ambos períodos.

## OBJETIVOS

- Describir los ambientes acuáticos interiores en base a sus características fisicoquímicas y analizar su variación estacional y anual durante el período primavera 2013-invierno 2014.
- Analizar las variaciones en la densidad poblacional de *Hyaella* entre sitios de muestreo y estaciones climáticas del período temporal más reciente.
- Comparar los ambientes acuáticos analizados durante los períodos primavera 2005-invierno-2006 y primavera 2013-invierno 2014, en relación a sus características ambientales, número de especies y densidad poblacional de *Hyaella*.
- Establecer la composición específica de las poblaciones de *Hyaella* de los ambientes acuáticos interiores y litorales.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### OBTENCIÓN DE LAS MUESTRAS DE PLEUSTON

Las campañas de muestreo estacionales se realizaron en distintos ambientes acuáticos de la Isla Martín García y correspondieron a los meses de noviembre de 2013 (primavera), febrero (verano), junio (otoño) y agosto (invierno) de 2014. La obtención de las muestras de pleuston se realizó con la misma metodología que durante los muestreos del año 2006 (Capítulo 2). El arte de muestreo utilizado fue una red estandarizada (marco de 30 x 30 cm, con una red de 150  $\mu\text{m}$  de abertura de malla) y se tomaron tres réplicas en cada ambiente: canteras La Gata, Tanque y Basural, y laguna Arenalcito.

Además, se tomaron muestras de bentos del litoral de la isla para el análisis cualitativo de las poblaciones de anfípodos. En cada sitio se extrajeron cinco réplicas, utilizando un muestreador corer de 6 cm de diámetro. A diferencia de los muestreos del año 2006, donde se estudiaron cuatro puntos del litoral (Playa de arena, Playa Casa de Bombas, Playa del Basural y Puerto Nuevo), durante el período primavera 2013-invierno 2014 se incluyeron los sitios Playa de La Gata, Juncal y Punta Cañón (Figura 5.1).

En todos los ambientes, tanto interiores como litorales, el material se fijó *in situ* con formol al 10 %. Simultáneamente, se midieron las variables ambientales: temperatura del aire y del agua ( $^{\circ}\text{C}$ ), pH, oxígeno disuelto ( $\text{mg/l}$ ), porcentaje de saturación de oxígeno (%), conductividad ( $\mu\text{S/cm}$ ) y total de sólidos disueltos (TDS, ppm), utilizando un multímetro digital (Water Quality Meter Sper Sc. LTD).

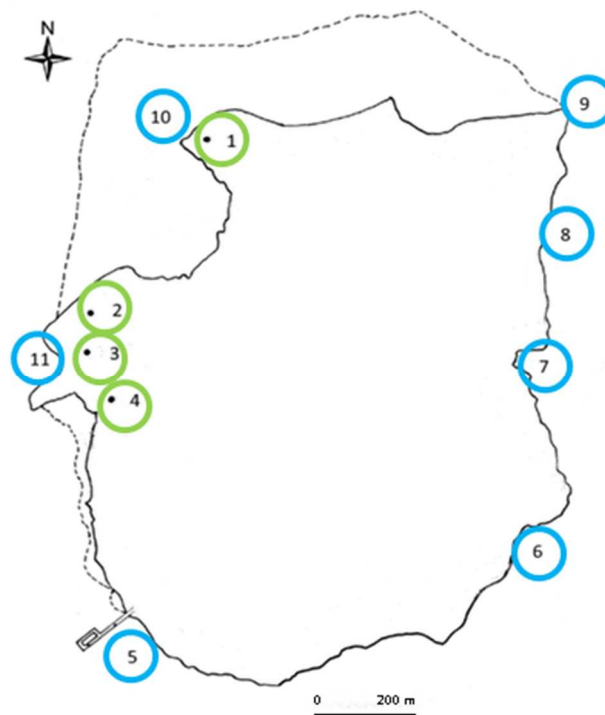
### PROCESAMIENTO DE LAS MUESTRAS

En el laboratorio, cada muestra de pleuston fue colocada en una bandeja plástica donde se removió la vegetación flotante utilizando un colador metálico. Para obtener el peso seco de la carpeta vegetal, el material se secó en estufa durante 48 hs. a  $105^{\circ}\text{C}$  y se pesó utilizando una balanza de precisión (Dahus Explorer). Previamente se realizó la identificación taxonómica de las especies vegetales presentes (Lahitte y Hurrel, 1996).

Las muestras de pleuston, ya sin vegetación, fueron analizadas utilizando un microscopio estereoscópico binocular y los anfípodos presentes en ellas se identificaron taxonómicamente, siguiendo la misma metodología que con las muestras del año 2006 (Capítulo 2). El número de individuos por metro cuadrado ( $\text{ind/m}^2$ ), resultado del promedio de las tres

réplicas de cada sitio, se expresó como densidad poblacional media. Este análisis se efectuó para cada especie y ambiente acuático estudiado.

La muestras de sedimento (bentos), fueron teñidas con colorante Rosa de Bengala y tamizadas utilizando una malla de 250  $\mu\text{m}$  para retener a los organismos bentónicos. Los anfípodos obtenidos en cada sitio costero fueron determinados taxonómicamente mediante la consulta de bibliografía especializada (Shoemaker, 1942; Cavalieri, 1969; Bousfield, 1996; Grosso y Peralta, 1999).



**Figura 5.1.** Mapa de la Isla Martín García, donde se muestran los sitios de muestreo interiores (1-4) y los sitios litorales (5-11) analizados durante el período 2013-2014. 1: Cantera La Gata; 2: Laguna Arenalcito; 3: Cantera Basural; 4: Cantera Tanque; 5: Puerto Nuevo; 6: Casa de Bombas; 7: Playa de arena; 8: Juncal; 9: Punta Cañón; 10: Playa de La Gata; 11: Playa del Basural.

## ANÁLISIS DE DATOS

Los ambientes acuáticos interiores estudiados estacionalmente durante el período primavera 2013-invierno 2014, se describieron en primer lugar en base a sus características fisicoquímicas. A tal fin, se realizó un análisis de varianza (ANOVA de un factor, factor="sitios") complementado con un test de Bonferroni para comparar los valores medios anuales de las variables: temperatura del agua ( $^{\circ}\text{C}$ ), pH, oxígeno disuelto (mg/l) y conductividad eléctrica

( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ). Previo a los análisis estadísticos, los datos de las variables ambientales fueron analizados mediante la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk ( $p < 0,05$ ) y mediante el test de Levene para comprobar la homogeneidad de varianzas. En caso de no cumplir con los supuestos del análisis, se realizó la transformación logarítmica de las mismas (excepto el pH).

La caracterización de los ambientes acuáticos se completó con el estudio de las poblaciones de anfípodos presentes en cada uno. La densidad poblacional media de *Hyaella* en cada ambiente se analizó anual y estacionalmente mediante un test ANOVA (Bonferroni,  $p < 0,05$ ) utilizando el software estadístico SPSS v. 22.

Los análisis comparativos entre períodos se realizaron teniendo en cuenta los datos mensuales, es decir, se compararon los valores de las variables fisicoquímicas y la densidad poblacional de *Hyaella* entre los mismos meses de los distintos años (Noviembre 2005-Noviembre 2013; Febrero 2006-Febrero 2014; Junio 2006-Junio 2014; Agosto 2006-Agosto 2014). Cuando se analizó la variación espacial de las variables se obtuvo el promedio de los cuatro meses de cada año ( $n=4$ ).

Con la finalidad de analizar la existencia de variaciones en las características fisicoquímicas de los ambientes acuáticos entre los distintos períodos de muestreo (2005-2006 y 2013-2014) se realizó un test t (T de Student,  $p < 0,05$ ) comparando los valores medios anuales de cada variable ambiental.

La densidad poblacional de *Hyaella* se analizó entre los períodos de estudio. En primer lugar, se comparó la densidad media anual de todos los anfípodos en cada ambiente acuático. Posteriormente, se analizó la densidad media estacional de cada especie, por sitios de muestreo. Todas las comparaciones se realizaron mediante un test t para muestras independientes ( $p < 0,05$ ) mediante el software SPSS v. 22.

Las posibles relaciones entre las variables ambientales y composición de especies de las carpetas vegetales y de anfípodos presentes en cada sitio se analizaron mediante técnicas multivariadas de ordenación utilizando el programa CANOCO (versión 4.5). Las variables temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), pH, oxígeno disuelto ( $\text{mg}/\text{l}$ ) y  $\log_{10}$  de la conductividad fueron previamente estandarizadas (ter Braak, 1986). De acuerdo a la longitud de los gradientes que explican a las variables se aplicó el método de análisis de redundancia como lo sugieren ter Braak y Smilauer (1998). La significación estadística de la variación de las variables y la importancia de la ordenación se analizaron con la prueba de permutación de Monte-Carlo (499 permutaciones sin



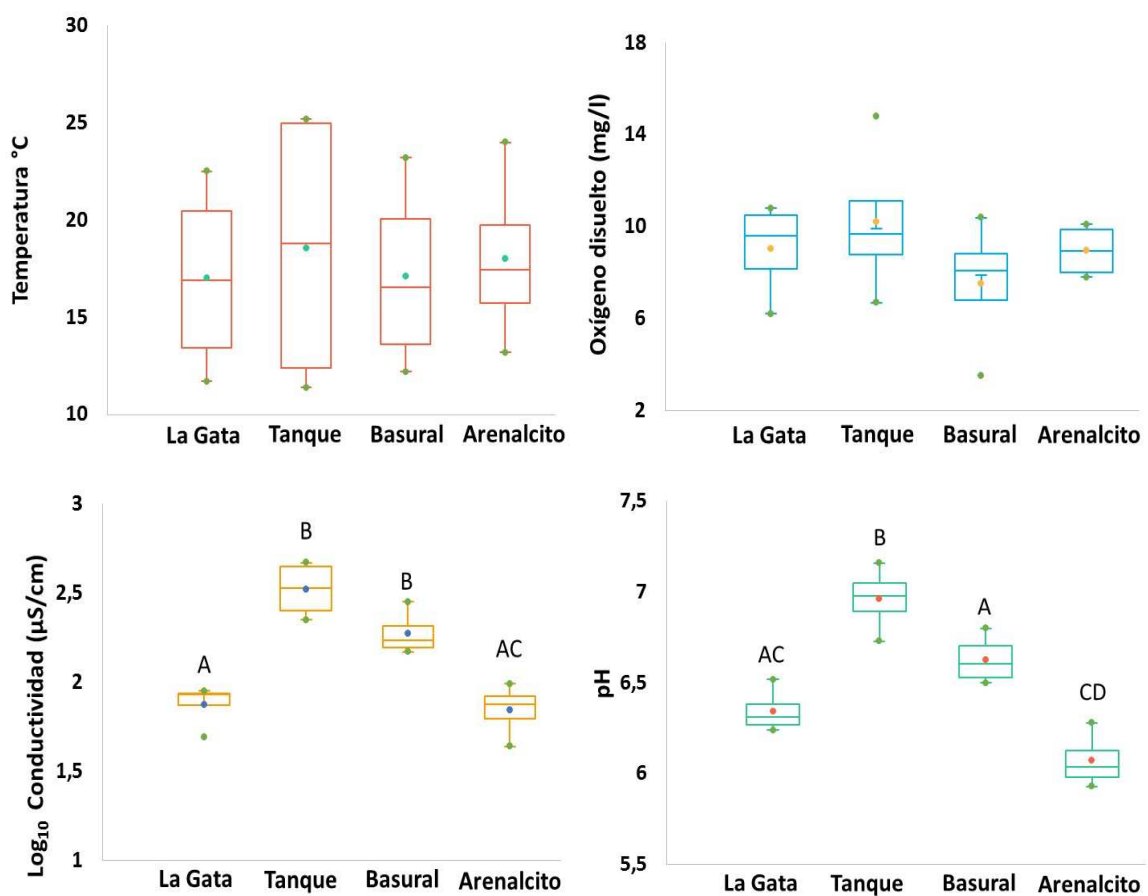
restricciones;  $p < 0,01$ ). Todas las variables ambientales se mantuvieron en el análisis ya que presentaron factores de inflación de la varianza inferiores a 10 y si exhibieran un valor mayor indicaría multicolinealidad (ter Braak y Verdonschot, 1995).

Finalmente, se confeccionó un mapa con la distribución espacial de las especies de *Hyalella* presentes en los distintos ambientes acuáticos de la Isla Martín García durante el período 2013-2014.

## RESULTADOS

### CARACTERÍSTICAS DE LOS AMBIENTES ACUÁTICOS (PRIMAVERA 2013-INVIERNO 2014)

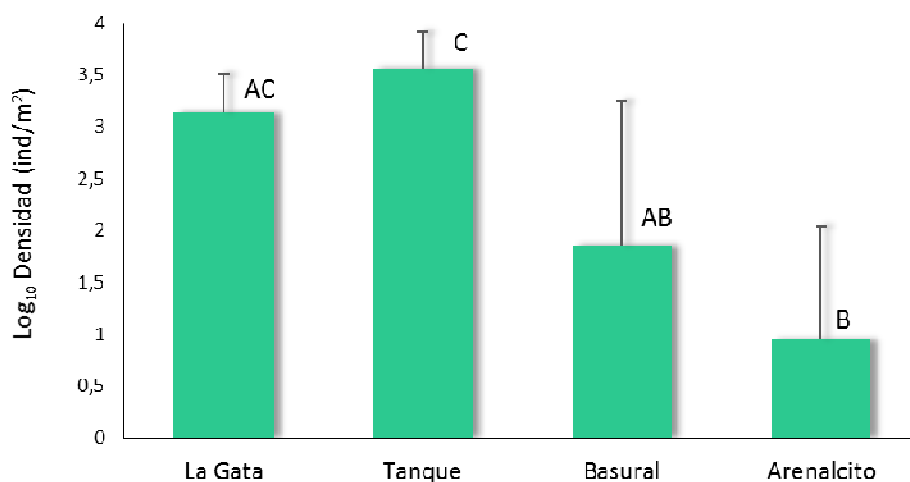
La Figura 5.2 muestra los valores medios de las variables: conductividad, pH, temperatura y oxígeno disuelto para cada ambiente acuático durante el período primavera 2013-invierno 2014. La temperatura del agua y oxígeno disuelto no presentaron variaciones significativas entre los sitios ( $p > 0,05$ ). Los valores medios de pH y conductividad fueron significativamente diferentes entre los ambientes ( $p < 0,05$ ). Los mayores valores de conductividad se registraron en las canteras Tanque y Basural. En cuanto al pH, el mayor valor se registró en la cantera Tanque.



**Figura 5.2.** Valores medios anuales de cuatro variables ambientales en los sitios analizados. Los sitios con al menos una letra en común representan diferencias no significativas ( $p > 0,05$ ).

## VARIACIÓN DE LA DENSIDAD POBLACIONAL DE HYALELLA

La densidad poblacional (ind/m<sup>2</sup>) media de todos los anfípodos recolectados en cada sitio de muestreo durante el período 2013-2014 se ilustra en la Figura 5.3. La cantera Tanque presentó la mayor densidad de anfípodos (4.363 ± 2231 ind/m<sup>2</sup>), mientras que los valores más bajos de densidad se registraron en la laguna Arenalcito 40 ± 46 ind/m<sup>2</sup>. Los resultados del análisis de varianza indicaron diferencias significativas en la densidad poblacional media entre los sitios de estudio (p<0,01).



**Figura 5.3.** Log<sub>10</sub> de la densidad media (ind/m<sup>2</sup>) del género *Hyalella* (según su variación estacional por sitio), durante el período 2013-2014. Las líneas indican la desviación estándar. Los sitios con letras en común presentan densidades que no difieren estadísticamente (p>0,05).

## VARIACIÓN ESTACIONAL DE LAS VARIABLES AMBIENTALES

La Tabla 5.1 resume los valores de siete variables ambientales medidas estacionalmente en cada sitio de muestreo, durante el período primavera 2013-invierno 2014. En general, la temperatura del aire osciló entre 12,5 °C en otoño y 26,3 °C en verano, mientras que la del agua varió entre 11,4 °C en primavera y 25,2 °C en verano. Como se muestra en la Tabla 5.1, la temperatura del agua en todos los sitios fue superior en invierno que la registrada en otoño, resultando en valores atípicos para la estación. El oxígeno disuelto presentó amplia variabilidad, con valores mínimos de 3,5 mg/l en la cantera Basural y máximos de 14,8 mg/l en la cantera Tanque. El porcentaje de saturación de oxígeno (%), coincidió con los valores de contenido de oxígeno disuelto, con un valor mínimo de 7,2 % en la cantera Basural y máximo de 33,6 % en la

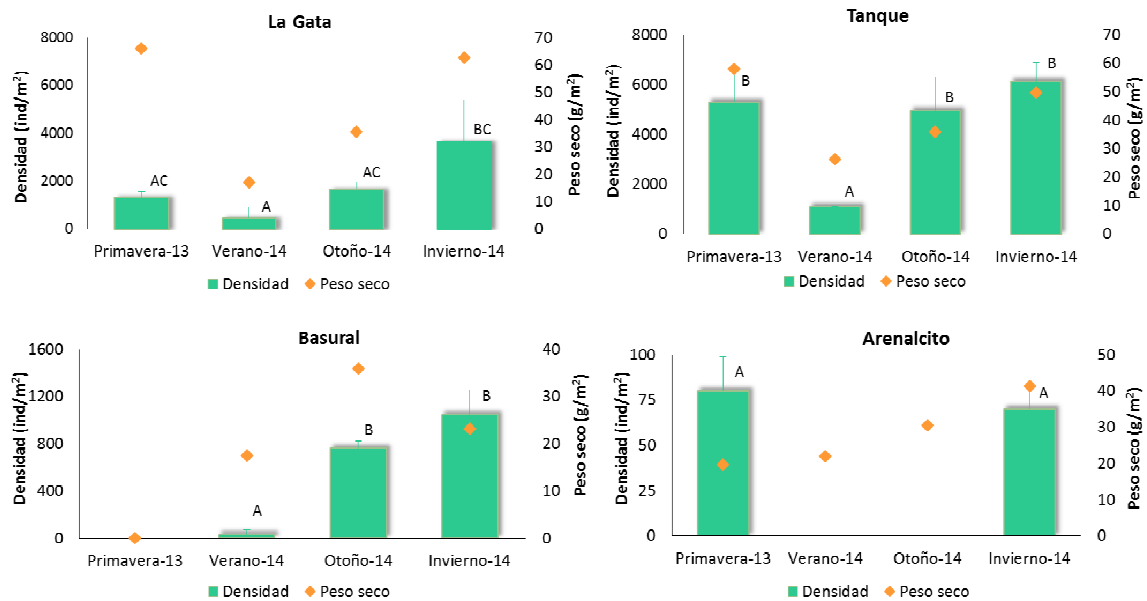
cantera Tanque. En cuanto al pH, el valor más bajo se registró en la laguna Arenalcito (5,93) y el más alto en la cantera Tanque (7,2). La conductividad y total de sólidos disueltos también presentaron variaciones importantes entre los sitios, (44  $\mu$ S/cm y 29 ppm en la laguna Arenalcito, contra 469  $\mu$ S/cm y 313 ppm en la cantera Tanque, respectivamente).

**Tabla 5.1.** Variables ambientales registradas en cada sitio de muestreo durante las cuatro estaciones del período primavera 2013-invierno 2014.

Sitios	Estaciones	Variables ambientales						
		Temp. Aire	Temp. Agua	pH	OD	Ox %	Conductividad	TDS
La Gata	primavera-2013	20,4	19,8	6,3	6,2	12,3	85,0	59,0
	verano-2014	21,9	22,5	6,5	8,8	21,3	90,0	60,0
	otoño-2014	14,8	11,7	6,3	10,8	20,8	85,0	58,0
	invierno-2014	13,5	14,0	6,2	10,4	20,8	49,0	33,0
Tanque	primavera-2013	19,9	11,4	6,7	14,8	33,6	226,0	151,0
	verano-2014	26,3	25,2	7,0	9,5	23,4	263,0	195,0
	otoño-2014	12,5	12,7	7,0	6,7	14,6	434,0	289,0
	invierno-2014	24,6	24,9	7,2	9,9	23,9	469,0	313,0
Basural	primavera-2013	18,5	19,0	6,5	7,9	18,7	185,0	124,0
	verano-2014	22,8	23,2	6,8	8,3	20,5	280,0	186,0
	otoño-2014	13,3	12,2	6,5	10,4	21,0	159,0	107,0
	invierno-2014	13,3	14,1	6,7	3,5	7,2	148,0	99,0
Arenalcito	primavera-2013	22,0	18,3	5,9	8,1	20,7	80,0	56,0
	verano-2014	24,1	24,0	6,0	7,8	19,7	98,0	65,0
	otoño-2014	15,6	13,2	6,3	9,8	19,0	71,0	47,0
	invierno-2014	21,7	16,6	6,1	10,1	21,3	44,0	29,0

## VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA DENSIDAD DE *HYALELLA*

Las variaciones en la densidad media estacional de *Hyaella* junto a los valores medios de biomasa de la carpeta vegetal en cada sitio de muestreo se presentan en la Figura 5.4. La correlación entre ambas variables en cada ambiente no resultó estadísticamente significativa ( $p > 0,05$ ). En la cantera La Gata, la mayor densidad se registró en invierno, con  $3.641 \pm 1741$  ind/m<sup>2</sup>, seguida por otoño con  $1.659 \pm 298$  y primavera con  $1.319 \pm 242$  ind/m<sup>2</sup>. La menor densidad en este ambiente se registró en verano con  $456 \pm 446$  ind/m<sup>2</sup>. En la cantera Tanque, se registró la mayor densidad en invierno, ( $6.122 \pm 774$  ind/m<sup>2</sup>), la cual no fue diferente estadísticamente de la obtenida en otoño ( $4.941 \pm 1.376$  ind/m<sup>2</sup>) y primavera ( $5.289 \pm 1587$  ind/m<sup>2</sup>). En verano, las poblaciones de anfípodos presentaron un mínimo de densidad en este ambiente ( $1.100 \pm 11$  ind/m<sup>2</sup>). En la cantera Basural, la densidad fue mínima en verano ( $33 \pm 38$  ind/m<sup>2</sup>) y se incrementó durante el otoño ( $759 \pm 63$  ind/m<sup>2</sup>), y el invierno ( $1.044 \pm 212$  ind/m<sup>2</sup>). No se registraron anfípodos en primavera en este ambiente. Finalmente, en la laguna Arenalcito se obtuvieron anfípodos sólo durante primavera ( $80 \pm 19$  ind/m<sup>2</sup>), e invierno ( $70 \pm 13$  ind/m<sup>2</sup>), con densidades semejantes entre ambas estaciones ( $p > 0,05$ ).



**Figura 5.4.** Variación estacional de la densidad de *Hyalella* (ind/m<sup>2</sup>) y del peso seco de la carpeta vegetal (g/m<sup>2</sup>) en cada sitio de muestreo durante el período primavera 2013-invierno 2014. Las barras indican el desvío estándar. Las estaciones con al menos una letra en común presentan valores de densidad que no difieren significativamente ( $p > 0,05$ ).

### ANÁLISIS COMPARATIVO DE LAS VARIABLES AMBIENTALES Y LA DENSIDAD POBLACIONAL MEDIA DE *HYALELLA* ENTRE PERÍODOS DE MUESTREO (PRIMAVERA 2005-INVIERNO 2006 Y PRIMAVERA 2013-INVIERNO 2014)

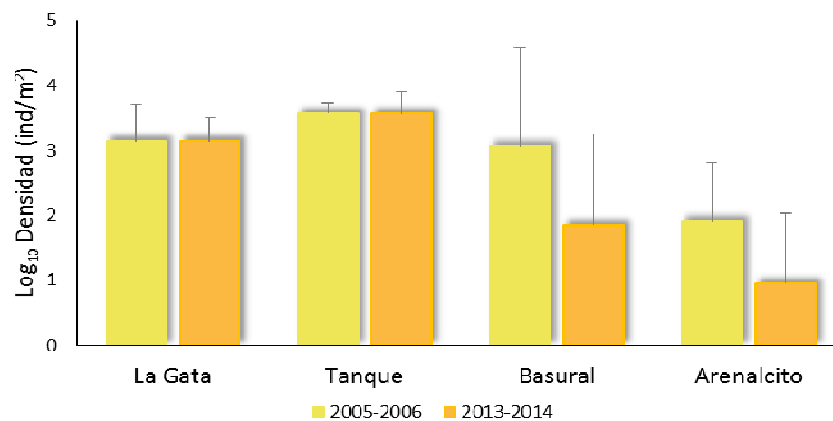
Los resultados del análisis comparativo entre los valores medios de temperatura, oxígeno disuelto, pH y conductividad de cada sitio entre los períodos estudiados se resumen en la Tabla 5.2.

La temperatura del agua no mostró variación significativa entre los años analizados en ninguno de los sitios. Los valores medios anuales de pH, oxígeno disuelto y conductividad fueron superiores en el período 2013-2014 en la laguna Arenalcito, comparado con los valores medios del período 2005-2006 en este ambiente ( $p < 0,01$ ). La conductividad media fue significativamente superior en la cantera La Gata durante el período 2013-2014 que durante 2005 a 2006 ( $p < 0,01$ ).

**Tabla 5.2.** Variación de los valores medios anuales ( $\pm$ desvío estándar, DS), de la temperatura del agua, pH, oxígeno disuelto y conductividad en cada sitio de muestreo, comparando los períodos primavera 2005-invierno 2006 y primavera 2013-invierno 2014. Los asteriscos indican diferencias significativas ( $p < 0,01$ ).

Variables (media $\pm$ DS)	Sitios	Año 2006		Año 2014		p
		Media	DS	Media	DS	
Temperatura (°C)	La Gata	16,63	6,21	17,00	5,01	0,92
	Tanque	17,83	6,85	18,55	7,53	0,89
	Basural	19,00	0,71	17,13	4,96	0,41
	Arenalcito	19,73	8,15	18,03	4,51	0,73
pH	La Gata	6,21	0,09	6,35	0,12	0,09
	Tanque	6,88	0,14	6,96	0,18	0,60
	Basural	7,39	0,97	6,63	0,14	0,15
	Arenalcito	5,61	0,06	6,07	0,15	$p < 0,01^*$
Oxígeno disuelto (mg/l)	La Gata	6,05	2,63	9,05	2,09	0,12
	Tanque	4,30	3,82	10,23	3,37	0,06
	Basural	4,00	2,97	7,53	2,90	0,30
	Arenalcito	5,00	1,54	8,95	1,17	$p < 0,01^*$
Conductividad ( $\mu$ S/cm)	La Gata	19,00	3,74	77,25	18,98	$p < 0,01^*$
	Tanque	411,75	34,25	348,00	121,31	0,35
	Basural	131,00	9,90	193,00	60,04	0,12
	Arenalcito	30,00	11,52	73,25	22,50	$p < 0,05^*$

Las variaciones registradas en las variables del agua consideradas no estuvieron acompañadas de variaciones significativas en la densidad media de las poblaciones de *Hyaella* ( $p > 0,05$ ). La Figura 5.5 muestra el análisis comparativo entre los valores de densidad media anual en los distintos ambientes acuáticos, durante los períodos primavera 2005-invierno 2006 y primavera 2013- invierno 2014.



**Figura 5.5.** Variación de la densidad media anual ( $\text{ind}/\text{m}^2$ ) de *Hyaella* en cada sitio de muestreo comparando los datos estacionales de los períodos primavera 2005-invierno 2006 y primavera 2013-invierno 2014. Las barras representan el desvío estándar.

## ESPECIES DE *HYALELLA* Y VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA DENSIDAD

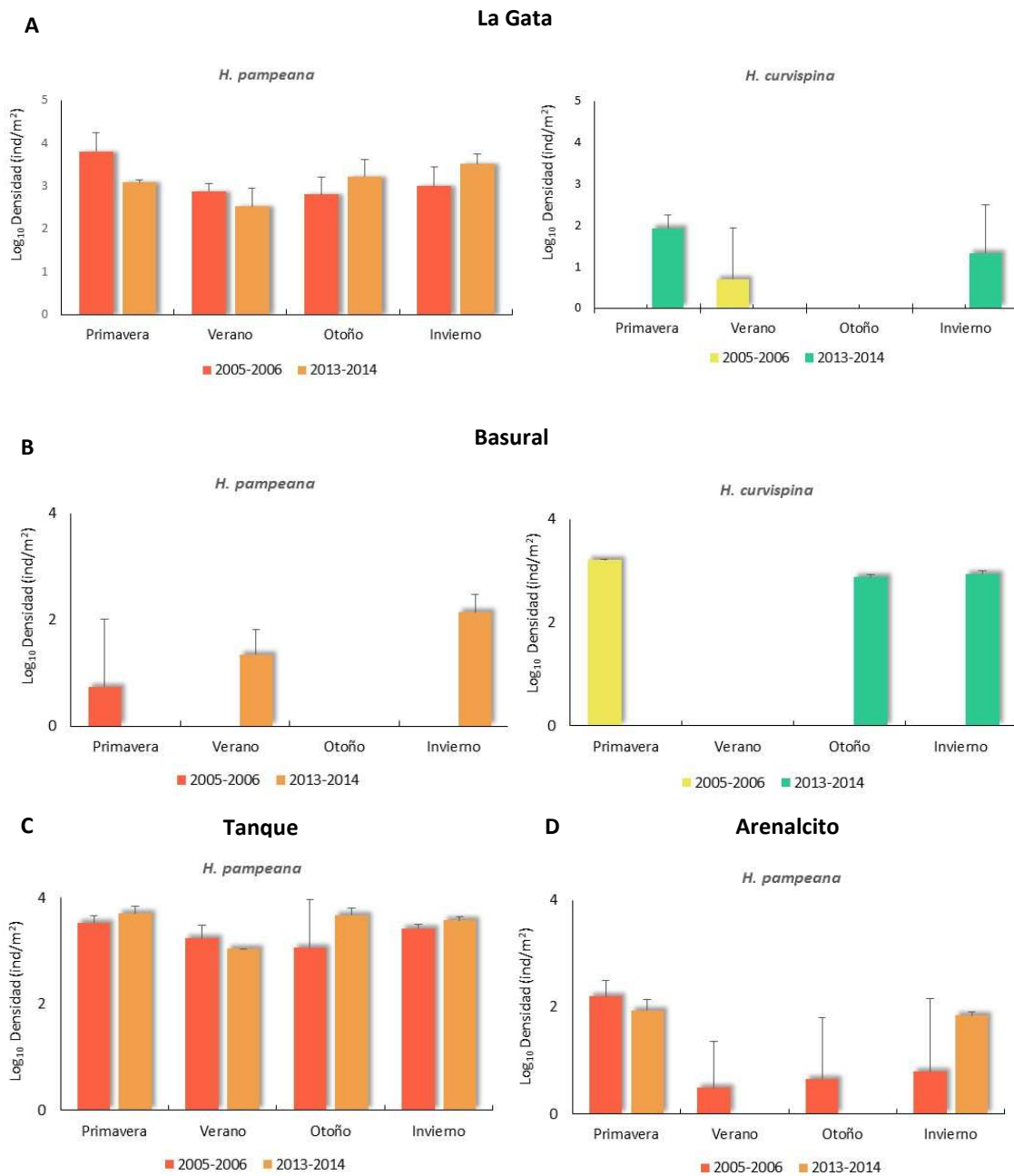
La densidad media estacional de cada especie de *Hyaella*, se analizó comparativamente entre los períodos antes mencionados, para cada ambiente acuático (Figura 5.6). Ninguna de las comparaciones resultó en diferencias significativas entre las estaciones ( $p > 0,05$ ).

En la cantera La Gata (Figura 5.6 A) estuvieron presentes *H. pampeana* y *H. curvispina*. *Hyaella pampeana* se registró durante todas las estaciones del año de ambos períodos. *Hyaella curvispina* estuvo representada en menor proporción que *H. pampeana*, registrándose sólo en el verano del período 2005-2006 y en primavera e invierno del período 2013-2014. Durante los muestreos de verano y otoño del período más reciente, no se registraron individuos de *H. curvispina* en este ambiente.

En la cantera Basural (Figura 5.6 B) se registraron ambas especies de *Hyaella*. Dicha laguna estuvo seca durante los meses de Febrero, Junio y Agosto de 2006, de manera que sólo pudieron obtenerse datos de densidad poblacional para realizar el estudio comparativo del mes de Noviembre (primavera) de 2005. Durante los muestreos del período 2013-2014, si bien este ambiente presentó agua durante todas las estaciones del año, *H. pampeana* sólo se registró en verano e invierno. *Hyaella curvispina*, por su parte, se registró en primavera de 2005 y otoño e invierno de 2014 en este ambiente. No se registraron individuos de esta especie durante el verano en ninguno de los períodos de estudio.

En la cantera Tanque, se registró únicamente a *H. pampeana*, durante las cuatro estaciones de ambos períodos (Figura 5.6 C).

Finalmente, en la laguna Arenalcito, se registró a *H. pampeana* durante las cuatro estaciones del período 2005-2006, y sólo en primavera de 2013 e invierno de 2014 (Figura 5.6 D).

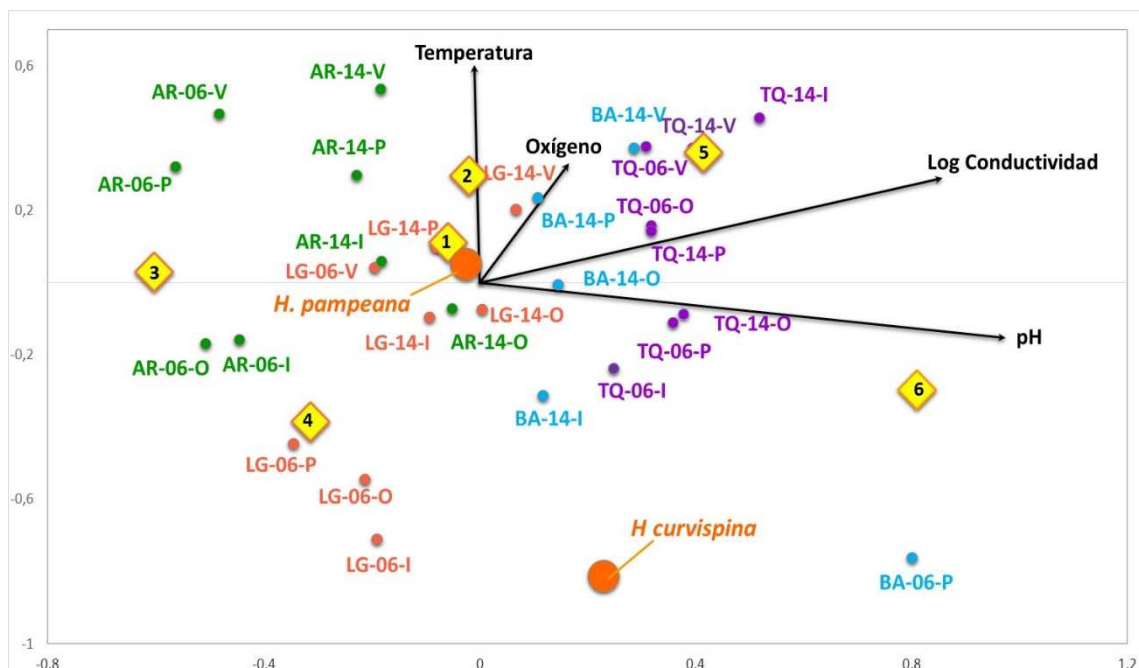


**Figura 5.6.** Variación estacional de la densidad poblacional de *H. pampeana* y *H. curvispina* en los cuatro ambientes acuáticos, comparando ambos períodos de estudio. Sitios: **A**, La Gata; **B**, Basural; **C**, Tanque y **D**, Arenalcito. Las líneas indican la desviación estándar.

Los resultados del análisis de redundancia indicaron que el primer eje canónico y la suma de todos los ejes canónicos explica una parte significativa de la variación en la presencia de las especies ( $p = 0,002$ ;  $p = 0,002$ , respectivamente). Los dos primeros ejes canónicos explican 74% de la varianza acumulativa. El primer eje fue asociado con las variaciones del pH y la conductividad, mientras que el segundo eje agrupó a los sitios y a las especies de acuerdo a las

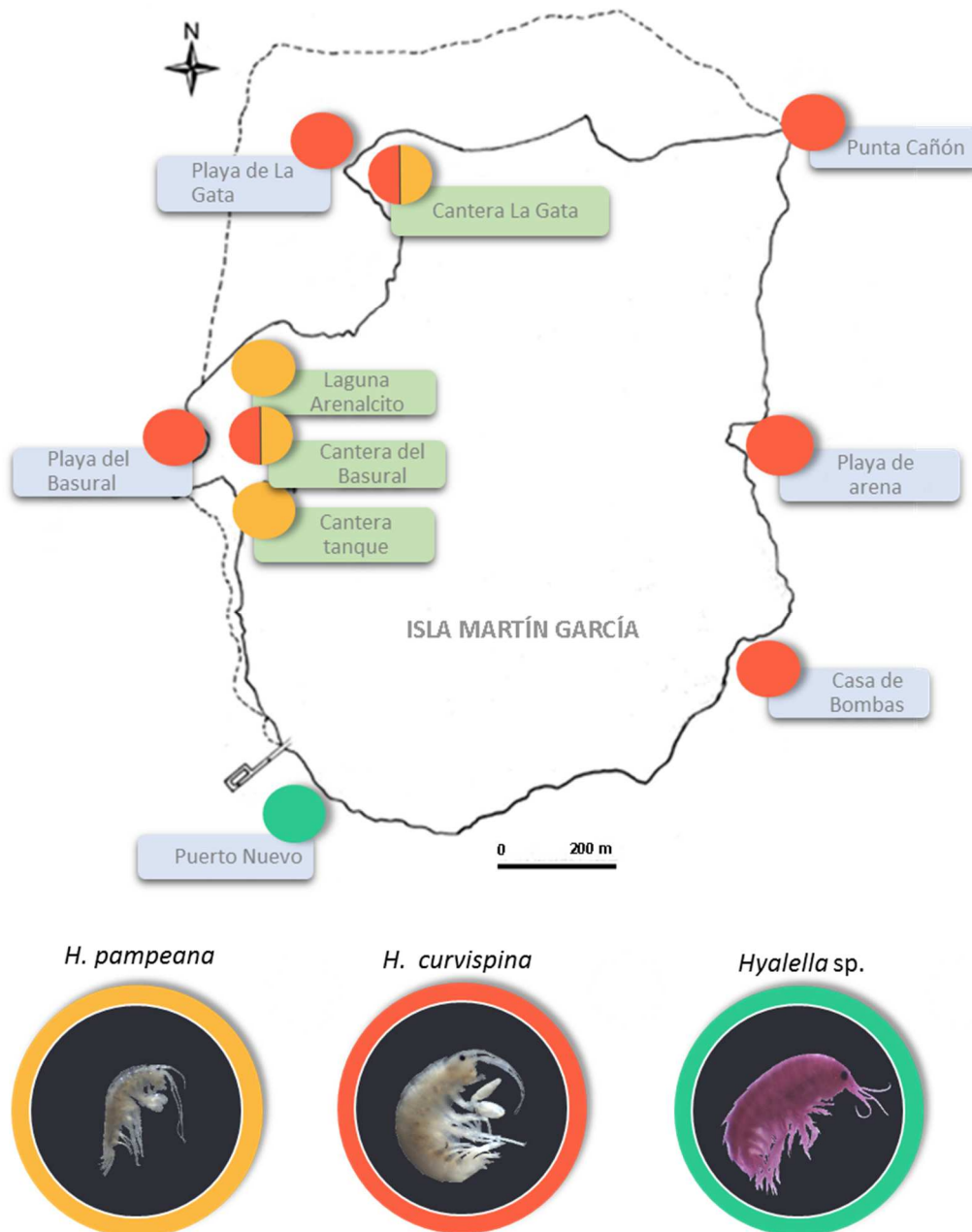


variaciones en la temperatura y el contenido de oxígeno disuelto (Figura 5.7). Los sitios de muestreo analizados estacionalmente en ambos períodos se distribuyeron de manera semejante al ordenamiento realizado mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP), realizado para el año 2006 (Capítulo 2). Las canteras Tanque y Basural, se asociaron a valores medios a altos de conductividad y pH, y la cantera La Gata y la laguna Arenalcito, en el extremo opuesto del gradiente de ambas variables. La muestra de la cantera Basural de primavera del año 2006 se ubicó en el cuadrante inferior derecho, asociada a bajos valores de oxígeno disuelto (1,9 mg/l). La presencia de las dos especies de *Hyaella* se relacionó con distintas características del ambiente acuático. *Hyaella pampeana*, se ubicó cercana al origen de ambos ejes, relacionada con valores intermedios de las cuatro variables analizadas y asociada a la presencia de *Lemna minuta* y *Spirodella intermedia* en la carpeta vegetal. La ocurrencia de *H. curvispina*, en cambio, se relacionó con valores bajos de temperatura y oxígeno disuelto, y con las especies vegetales *Azolla filiculoides* y *Lemna gibba*. En el diagrama de ordenación (Figura 5.7), los sitios de muestreo se codificaron con dos letras, seguidas de las últimas cifras del año al que corresponden y la primera letra de la estación del año donde se tomó la muestra. (Ej.: BA-14-O, Cantera Basural, año 2014, otoño).



**Figura 5.7.** Análisis de redundancia. Diagrama de ordenación basado en los datos de ocurrencia de las especies vegetales y de anfípodos, las variables ambientales y los sitios de muestreo. Los números representan a las especies vegetales (1: *Lemna minuta*; 2: *Spirodella intermedia*; 3: *Limnobiium spongia*; 4: *Azolla filiculoides*; 5: *Wolffiella oblonga*; 6: *Lemna gibba*).

Con respecto al análisis cualitativo de las especies de *Hyaella* en los sitios costeros, *H. curvispina* se registró en cinco de los siete sitios analizados: Casa de Bombas, Playa de arena, Playa Basural, Punta Cañón y Playa de La Gata. No se registraron individuos de esta especie en Juncal y en Puerto Nuevo. *Hyaella* sp., se registró en el sitio Puerto Nuevo, del mismo modo que durante los muestreos del año 2006 (Figura 5.8).



**Figura 5.8.** Distribución de las tres especies de *Hyaella* encontradas en los ambientes acuáticos interiores y litorales de la Reserva de Usos Múltiples Isla Martín García (período primavera 2013-invierno 2014).

## DISCUSIÓN

### CARACTERIZACIÓN DE LOS AMBIENTES ACUÁTICOS DURANTE EL PERÍODO PRIMAVERA 2013-INVIERNO 2014

Los ambientes acuáticos analizados durante el período 2013-2014 se diferenciaron entre sí por los valores de conductividad y pH. Estas diferencias fisicoquímicas entre los ambientes son coincidentes con el tipo de sustrato que presentan (rocas o arena), régimen hidrológico (temporal o permanente) y aportes o ingresos de agua (Ver apartado Discusión, Capítulo 2). Del mismo modo que en el año 2006, en el período 2013-2014 las canteras Tanque y Basural se distinguieron por sus valores intermedios a altos de conductividad eléctrica y pH, mientras que la cantera La Gata y la laguna Arenalcito presentaron valores bajos de ambas variables. Las variaciones en la densidad poblacional de *Hyalella* en cada ambiente durante el período 2013-2014, coincidieron con las que presentaron estos sitios durante el año 2006. La mayor densidad poblacional se registró en la cantera Tanque, densidades intermedias en la cantera La Gata y densidades bajas en la cantera Basural y la laguna Arenalcito.

Con respecto a las variaciones estacionales de las variables ambientales durante el período 2013-2014, se destacaron los valores de temperatura del agua, los cuales fueron mayores durante el invierno (agosto), que en el otoño (junio). De acuerdo con Panov y McQueen (1998) la temperatura del agua es el factor más importante que afecta las características del ciclo de vida y la distribución en los animales ectotérmicos. Esta variable influye directamente en varios parámetros poblacionales de *Hyalella*, como el tiempo de desarrollo de los huevos, tasa de crecimiento, fecundidad y mortalidad (Cooper 1965; Strong 1972; De March, 1978). Por otro lado según Lopretto (1983), las hembras de *H. pampeana* mudan en promedio cada 15 días a temperatura ambiente (10-22 °C), y cada 12 días a temperaturas constantes de 23-26 °C. Durante la muda se produce el apareamiento y la subsiguiente oviposición. Los valores más altos de temperatura del agua incrementan la actividad reproductiva, y acortan los intervalos entre mudas y oviposiciones en *H. azteca* (Kruschwitz, 1978). La actividad reproductiva intensa se asocia a mayor reclutamiento de individuos juveniles, lo que genera aumentos bruscos en la densidad poblacional de *Hyalella* (Wen, 1992). Posiblemente, las temperaturas invernales elevadas registradas en los ambientes acuáticos analizados podrían explicar la mayor densidad poblacional de *Hyalella* encontrada en esta estación del año.

## COMPARACIÓN DE LOS AMBIENTES INTERIORES ENTRE LOS PERÍODOS PRIMAVERA 2005-INVIERNO 2006 Y PRIMAVERA 2013-INVIERNO 2014

Las variaciones fisicoquímicas de los ambientes entre los períodos estudiados fueron significativas en algunos sitios, como el aumento de pH, conductividad y oxígeno disuelto en la laguna Arenalcito y el incremento en la conductividad en la cantera La Gata. De acuerdo con Waterkeyn *et al.* (2008), las principales variaciones en los ambientes acuáticos temporales corresponden a la salinidad y pH, ya que ambas variables dependen del hidroperíodo. En ambientes someros, (como es el caso de la laguna Arenalcito), a medida que el cuerpo de agua se va secando por evaporación, incrementa la salinidad y pH, y esto afecta la estructura y diversidad de la microfauna de estos ambientes. Sin embargo, en este estudio no se encontraron diferencias significativas entre la densidad poblacional de *Hyalella* entre los períodos analizados en ninguno de los sitios.

Otro factor que influye en la estructura de las comunidades de invertebrados en los ambientes temporales es la presencia de peces (Waterkeyn *et al.*, 2008). En los ambientes acuáticos analizados no se registró la presencia de peces en ninguno de los períodos estudiados, aunque sí se registraron larvas de coleópteros y odonatos, particularmente abundantes en la laguna Arenalcito. La depredación de *Hyalella* por otros macroinvertebrados acuáticos, posiblemente sea un factor importante que explique los valores bajos de densidad de anfípodos en este ambiente.

La cantera Basural durante el período 2005-2006 presentó signos de contaminación antrópica (pañales, botellas, neumáticos, latas, etc.), debido a su cercanía al basural de la isla. Durante el período 2013-2014 este ambiente tuvo un incremento (aunque no significativo,  $p > 0,05$ ) en sus valores medios de oxígeno disuelto. Estas variaciones en los valores de oxígeno disuelto posiblemente se expliquen por el régimen temporal de este ambiente, ya que durante el año 2006 este sitio permaneció seco durante períodos prolongados mientras que durante los muestreos de 2013-2014, presentó agua durante todas las estaciones del año. Otro factor que pudo contribuir al incremento de los valores de oxígeno es la remoción del basural cercano, realizada durante el año 2006.

Las canteras La Gata y Tanque presentaron alta densidad poblacional de *Hyalella* en ambos períodos de estudio (2005-2006 y 2013-2014). Ambos ambientes tienen mayor tamaño y profundidad que la cantera Basural y laguna Arenalcito, y además presentaron agua durante todos los muestreos realizados. De acuerdo con Waterkeyn *et al.* (2008), los ambientes con

régimen permanente y aquellos con hidroperíodos largos proveen de condiciones fisicoquímicas más estables que los ambientes pequeños, posibilitando a los invertebrados que los habitan completar sus ciclos de vida. Estas condiciones estables se traducen en mayores posibilidades de colonización y desarrollo de las poblaciones acuáticas con altas densidades y menores posibilidades de extinción local.

El número de especies y la distribución de *Hyaella* presentó el mismo patrón antes y después de un período de ocho años. *Hyaella pampeana* predominó en los cuatro ambientes acuáticos interiores, mientras que *H. curvispina* se encontró sólo en las canteras con influencia del río (La Gata y Basural), y en cinco de los siete sitios costeros analizados. La tercera especie de *Hyaella* encontrada en este trabajo, *Hyaella* sp. (no identificada), sólo se registró en el sitio litoral Puerto Nuevo, en ambos períodos de estudio. La distribución de *H. curvispina*, permite suponer que esta especie ingresa a los ambientes interiores durante los períodos de crecidas del río, donde se establece y reproduce. Por otro lado, de acuerdo al análisis de redundancia realizado, la ocurrencia de cada especie de *Hyaella* se relacionó con distintas características de los ambientes acuáticos. *Hyaella pampeana* se asoció con ambientes acuáticos con valores intermedios de temperatura, conductividad, pH y oxígeno disuelto y presencia de *Lemna minuta* y *Spirodella intermedia* en la carpeta vegetal, mientras que *H. curvispina* se asoció a aguas más frías, con valores medios de conductividad y pH y la presencia de las especies vegetales *Azolla filiculoides* y *Lemna gibba*. De acuerdo con Ferreiro *et al.* (2011), la heterogeneidad del hábitat en los ambientes acuáticos pampeanos, es generada principalmente por la vegetación acuática, la cual provee de alimento y refugio a las comunidades de macroinvertebrados. Las especies vegetales encontradas en los ambientes acuáticos estudiados son componentes frecuentes de la carpeta vegetal de los limnótopos pampeanos, ya reportadas para estos sitios por César *et al.*, (2009); Ronderos *et al.*, (2011); Liberto *et al.*, (2012); César (2014). *Hyaella pampeana* ha sido asociada a ambientes con cobertura vegetal integrada por *A. filiculoides* y *S. intermedia* (Lopretto, 1983), mientras que *H. curvispina* se registró en ambientes con *Lemna* sp, *Azolla* sp y *Pistia stratiotes* (Mugni *et al.*, 2011, Galassi *et al.*, 2006; Saigo *et al.*, 2009).

Cada ambiente acuático interior estudiado en este trabajo conservó determinadas características fisicoquímicas y biológicas que lo diferenciaron de los restantes sitios, las cuales se mantuvieron relativamente sin modificaciones sustanciales a través del tiempo. Las variaciones en las variables ambientales, tanto en los sitios de muestro como en los períodos de tiempo considerados, se hallaron dentro de rangos aceptables según los niveles guía para la

---

preservación de la vida acuática (pH: 6-9; TDS: hasta 1500 ppm; Oxígeno disuelto: >5 mg/l) (INAPNCA /FREPLATA, 2012).

Debido a su amplia distribución, tolerancia a valores intermedios de contaminación orgánica (Rodrigues Capítulo *et al.*, 2001), y sensibilidad a distintos metales pesados presentes en el medio acuático, los anfípodos del género *Hyaella* (como es el caso de la especie nativa *H. curvispina*), son utilizados como bioindicadores de calidad ambiental y como organismos prueba en ensayos de toxicidad de sedimentos (Di Marzio *et al.*, 1999, 2005; Peluso *et al.*, 2011; Giusto *et al.*, 2014). De acuerdo a los resultados obtenidos en este trabajo, las poblaciones de *Hyaella* no mostraron cambios significativos en la densidad poblacional después de un período de 8 años. Teniendo en cuenta que el área donde se llevó a cabo el estudio es una Reserva Natural e Histórica, la cual alberga una población humana estable y es frecuentada por turistas durante todo el año, y por lo tanto es susceptible a posibles impactos antrópicos, la preservación de estos ambientes es de fundamental importancia. Los datos presentados en este trabajo, podrán servir de referencia para estudios posteriores acerca de las poblaciones naturales de *Hyaella* sp. y sobre el estado de conservación de los ambientes acuáticos internos en la Reserva de Usos Múltiples Isla Martín García.

## CONCLUSIONES GENERALES

- Se registraron tres especies de *Hyalella* en los ambientes acuáticos analizados: *H. pampeana*, *H. curvispina* y *Hyalella* sp.
- *Hyalella pampeana* fue la especie mejor representada, y se presentó en los cuatro ambientes acuáticos interiores, con densidades variables. En los sitios costeros, no se registraron individuos de esta especie.
- *Hyalella curvispina* se registró en cinco de los siete sitios costeros analizados. Esta especie posiblemente ingresa a los ambientes interiores que se sitúan cercanos a la costa durante las crecidas del Río de La Plata, y coexiste con *H. pampeana* en dichos ambientes. *Hyalella* sp, sólo se encontró en el sitio costero Puerto Nuevo.
- La estructura poblacional anual de *H. pampeana* y *H. curvispina* estuvo representada por cuatro categorías de individuos: machos, hembras, hembras ovígeras y juveniles. Los juveniles representaron una fracción importante de la población, con frecuencias superiores a 46% en todos los sitios de muestreo en *H. pampeana*, y superiores a 80% en *H. curvispina*.
- La mayor densidad poblacional de *H. pampeana* y *H. curvispina* durante el año 2006 se registró durante la primavera en los cuatro ambientes estudiados.
- Las variaciones en la densidad poblacional de *Hyalella* sp. durante el año 2006 se correlacionaron de manera positiva y significativa con las variaciones en el pH del agua.
- Los individuos de *H. pampeana* midieron entre 0,09 y 0,75 mm longitud del cefalotórax (LC) y los machos presentaron mayor tamaño que las hembras. La longitud del cefalotórax de *H. curvispina* varió entre 0,12 y 1,05 mm.
- La correlación entre la longitud del cefalotórax y la longitud total de cada categoría (machos, hembras y juveniles) se comprobó en *H. pampeana* y *H. curvispina*. La medición de la longitud cefalotorácica representa un método simple y rápido de obtener información sobre el tamaño de los organismos y puede reemplazar a la medición de la longitud total.
- La talla media de machos y hembras de *H. pampeana* se correlacionó inversamente con la temperatura del agua. Los adultos de *H. pampeana* y *H. curvispina* presentaron mayor tamaño durante el invierno en relación con el verano.

- La distribución de frecuencias de tallas de la población de *H. pampeana* fue polimodal en todos los sitios analizados.

- Si bien la reproducción y el reclutamiento de juveniles de *H. pampeana* ocurrió durante todo el año 2006, se determinaron períodos donde ambos eventos se produjeron con mayor intensidad. La reproducción aumentó a fines del verano y durante el otoño-invierno, mientras que los períodos de reclutamiento de juveniles de esta especie ocurrieron de manera moderada durante el mes de abril y más intensa durante la primavera.

- La proporción de sexos operacional de toda la población de *H. pampeana* fue cercana a 1M: 1H, mientras que en *H. curvispina*, fue de 2M: 1H.

- La proporción de machos de *H. pampeana* fue mayor a la de hembras en las clases de tallas mayores. En las clases de tallas menores predominaron las hembras.

- La fecundidad promedio de *H. pampeana* fue de  $11 \pm 3$  huevos por hembra, y la de *H. curvispina* fue de  $31 \pm 14$  huevos por hembra. En ambas especies, la fecundidad media mensual se correlacionó con el tamaño medio de las hembras ovígeras.

- Las hembras ovígeras de ambas especies de *Hyalella*, presentaron mayor tamaño y mayor número de huevos por hembra durante los meses de invierno y comienzos de la primavera, y menores valores de ambas variables durante los meses más cálidos.

- La presencia de hembras ovígeras y juveniles durante todos los meses analizados indica que los ciclos reproductivos de *H. pampeana* se suceden consecutivamente durante el año en las poblaciones naturales.

- La fecundidad media mensual de *H. pampeana* se correlacionó de manera positiva con la conductividad eléctrica del agua. Esta variable explicó el 53 % de las variaciones en la fecundidad media de *H. pampeana* en la cantera Tanque.

- Las variables ambientales analizadas en los distintos ambientes acuáticos se mantuvieron dentro del rango establecido para la protección de la vida acuática (INA-PNCA/FREPLATA, 2012).

- El análisis comparativo de las variables ambientales entre períodos de estudio (2005-2006 y 2013-2014) mostró variaciones significativas en dos ambientes. En la cantera La Gata hubo un incremento en los valores medios anuales de oxígeno disuelto en el período más reciente. En la laguna Arenalcito se registraron mayores valores medios de oxígeno disuelto, pH y



conductividad en el periodo 2013-2014. Sin embargo, estas variaciones no estuvieron acompañadas de cambios significativos en la densidad poblacional de *Hyalella* sp. en estos sitios.

- La presencia de *H. pampeana* se relacionó con valores intermedios de las cuatro variables analizadas (temperatura, pH, oxígeno disuelto y conductividad) en los ambientes acuáticos interiores y presencia de *L. minuta* y *S. intermedia* en la carpeta vegetal.

-La presencia de *H. curvispina* se asoció a ambientes acuáticos con menor temperatura, valores intermedios de conductividad y pH y presencia de *A. filiculoides* y *L. gibba* en la carpeta vegetal.

-Las poblaciones de *H. pampeana* y *H. curvispina* analizadas anual y estacionalmente en los distintos ambientes acuáticos interiores de la Reserva Isla Martín García no presentaron variaciones significativas en sus valores de densidad media después de un período de ocho años.

## PERSPECTIVAS

En esta tesis se analizaron aspectos poblacionales de las especies de *Hyalella* presentes en ambientes acuáticos interiores de la Reserva de Usos Múltiples Isla Martín García. Los resultados obtenidos aportan información básica sobre la biología y ecología del género en su ambiente natural que podrán servir de referencia en estudios futuros. A diferencia de *H. curvispina*, la información referente a *H. pampeana* en nuestro país es muy escasa y prácticamente se reduce a trabajos clásicos de taxonomía y algunos de laboratorio. Algunas posibles líneas de investigación en esta especie se proponen a continuación:

- Ampliar el conocimiento sobre poblaciones de *H. pampeana*. Los estudios a campo donde se consideren mayor número de variables ambientales y biológicas permitirán incrementar el conocimiento sobre distribución, hábitos alimentarios, relación con variables ambientales, asociación con especies de las carpetas vegetales, simpatría con otras especies de *Hyalella*, entre otros.
- Analizar en laboratorio aspectos relacionados con el ciclo de vida, reproducción, metabolismo y crecimiento individual.
- Evaluar rangos de tolerancia de esta especie a distintas variables ambientales y elementos químicos con la finalidad de estudiar su posible utilización como organismo prueba en ensayos ecotoxicológicos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, C. A., 2003. Estudo ecotoxicológico no trecho médio da bacia do Rio Doce- MG. Dissertação de mestrado. USP, São Carlos. 195 p.
- Armendáriz, L. C. & César, I. I., 2001. The distribution and ecology of littoral Oligochaeta and Aphanoneura (Annelida) of the Natural and Historical Reserve of Isla Martín García, Río de la Plata river, Argentina. *Hydrobiologia*, 463, 207-216.
- Armendáriz, L. C., César, I. I. y Damborenea, M. C., 2000. Oligoquetos en ambientes lénticos en la Reserva Natural e Histórica de la Isla Martín García, Río de la Plata Superior, Argentina. *Asociación Ciencias Naturales del Litoral*, 31(1-2), 73-79.
- Atkinson, D., 1994. Temperature and organism size, a biological law for ectotherms? *Advances in ecological research*, 2504, 1-58.
- Austin, J. J. Bidau, C. J. Cavanna, L., Hasson, ER. Kaisin, F. & Roccatagliata, D., 1981. Informe sobre un viaje de recolección de material zoológico a la Isla Martín García, organizado por la Asociación Argentina de Ciencias Naturales. *Physis Sección C*, 39, (97) p. 10.
- Baldinger, A. J., 2004. A new species of *Hyaella* (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae) from Ash Springs, Lincoln County, USA, with a key to the species of the genus in North America and the Caribbean region. *Journal of Natural History*, 38, 1087-1096.
- Barnard, J. L., & Barnard C. M., 1983. *Freshwater Amphipoda of the World. I. Evolutionary Patterns and II. Handbook and Bibliography.* Hayfield Associates.Mt. Vernon, Virginia. 830 pp.
- Bastos-Pereira, R. 2014. Ecología de populações e biologia reprodutiva em *Hyaella* (Crustacea, Amphipoda, Hyaellidae). Dissertação (mestrado). Universidade Federal de Lavras. UFLA, 113 págs.
- Bastos-Pereira, R., & Bueno, A. A. P., 2013. A new species of freshwater amphipod (Dogielinotidae, *Hyaella*) from Southeastern Brazil. *Nauplius*, 21(1), 79-87.
- Bellan-Santini, D., 1999. *Ordre des Amphipodes (Amphipoda Latreille, 1816).* In: P. GRASSÉ (ed.), *Traité de Zoologie. Peracarides. Amphipodes.* Mémoires de l'Institut océanographique, Mónaco, 19, 93- 176.
- Bond-Buckup, G., & Araujo, P. B., 1998. *Hyaella montenegrinae* sp. n., um amphipoda de águas continentais do sul do Brasil (Crustacea, Peracarida, Hyaellidae). *Nauplius*, 6, 53-58.
- Bond-Buckup, G., Gomes, K. M., Bueno, A. A. P., Cardoso, G. M., & Araujo, P. B., 2013. Two new species of *Hyaella* (Amphipoda, Dogielinotidae) from Brazil. *Crustaceana*, 86(7-8), 802-819.

- Borgmann, U., & Munawar, M., 1989. A new standardized sediment bioassay protocol using the amphipod *Hyaella azteca* (Saussure). *Hydrobiologia*, 188-189(1), 425–431.
- Borgmann, U., Couillard, Y., Doyle, P., & Dixon, D. G., 2005. Toxicity of sixty-three metals and metalloids to *Hyaella azteca* at two levels of water hardness. *Environmental Toxicology and Chemistry / SETAC*, 24(3), 641–652.
- Bousfield E. L., 1996. A contribution to the reclassification on Neotropical freshwater Hyalellid amphipods (Crustacea: Gammaridea, Talitroidea). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 20, 175–224.
- Bulnheim, H. P., 1978. Interaction between genetic, external and parasitic factors in sex determination of the crustacean amphipod *Gammarus duebeni*. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 31(1-2), 1–33.
- Carusela, M. F., Momo, F. R. & Romanelli, L. 2009. Competition, predation and coexistence in a three trophic system. *Ecological Modelling*, 220, 2349–2352
- Casset, M. A., Momo, F., y Giorgi, A., 2001. Dinámica poblacional de dos especies de anfípodos y su relación con la vegetación acuática en un microambiente de la cuenca del río Luján (Argentina). *Biologia Austral*, 11, 79–85.
- Castiglioni, D., & Bond-Buckup, G., 2007. Reproductive strategies of two sympatric species of *Hyaella* Smith, 1874 (Amphipoda, Dogielinotidae) in laboratory conditions. *Journal of Natural History*, 41(25-28), 1571–1584.
- Castiglioni, D., & Bond-Buckup, G., 2008a. Ecological traits of two sympatric species of *Hyaella* Smith, 1874 (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) from southern Brazil. *Acta Oecologica*, 33(1), 36–48.
- Castiglioni, D., & Bond-Buckup, G., 2008b. Pairing and reproductive success in two sympatric species of *Hyaella* (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) from southern Brazil. *Acta Oecologica*, 33(1), 49–55.
- Castiglioni, D., & Bond-Buckup, G., 2009. Egg production of two sympatric species of *Hyaella* Smith, 1874 (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) in aquaculture ponds in southern Brazil. *Journal of Natural History*, 43(21-22), 1273–1289.
- Cavaliere, F., 1959. Una nueva especie de anfípodo de agua dulce. *Physis*, 21, 278–288.
- Cavaliere, F., 1968. *Hyaella pampeana* sp. nov., una nueva especie de anfípodo de agua dulce (Gammaridea: Hyalellidae). *Neotropica*, 14(45), 106–117.

- César, I. I., 2014. Annelida (Oligochaeta and Aphanoneura) from the Natural Reserve of Isla Martín García (upper Río de la Plata estuary, Argentina): biodiversity and response to environmental variables. *Brazilian Journal of Biology*, 74(1), 128–136.
- César, I. I., Armendáriz, L. C. y Damborenea, M.C., 2001. Ostrácodos (Crustacea) de la Isla Martín García, Río de la Plata, Argentina. *Natura Neotropicalis*, 32(2), 147–151.
- César, I. I., Martín, S. M., Gullo, B. S., & Liberto, R., 2009. Biodiversity and ecology of Hirudinea (Annelida) from the Natural Reserve of Isla Martín García, Río de la Plata, Argentina. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 69(4), 1107–1113.
- CITAB, 2011. Centro de Investigaciones Territoriales y Ambientales Bonaerenses. Atlas Turístico de la provincia de Buenos Aires. Delta Bonaerense e Isla Martín García. 167-184
- Colla, M. F., & César, I. I., 2015. A new species of *Hyaella* (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) from the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *ZooKeys*, 481, 25–38.
- Conde, J. E., & Díaz, H., 1989. Population dynamics and life history of the mangrove crab *Aratus pisonii* (Brachyura, Grapsidae) in a marine environment. *Bulletin of Marine Science*, 45(1), 148–163.
- Conlan, K. E., 1991. Precopulatory mating behavior and sexual dimorphism in the amphipod Crustacea. *Hydrobiologia*, 223(1), 255–282.
- Conlan, K. E., 1994. Amphipod crustaceans and environmental disturbance: a review. *Journal of Natural History*, 28(3), 519–554.
- Cooper, W.E., 1965. Dynamics and production of a natural population of a freshwater amphipod, *Hyaella azteca*. *Ecological Monographs* 35, 377–394.
- Correa-Araneda, F., Contreras, A., & De Los Ríos, P., 2010. Amphipoda and Decapoda as potential bioindicators of water quality in an urban stream (38°S, Temuco, Chile). *Crustaceana*, 83(8), 897–902.
- Damborenea, M. C., I. I. César y L. C. Armendáriz, 1997. Especies de Temnocephala (Platyhelminthes, Themnocephalidae) de la Isla Martín García, Buenos Aires, Argentina. *Neotropica*, 43, 123–124.
- De los Ríos-Escalante, P., Morrone, J. J., & Rivera, R., 2013. A checklist of *Hyaella* (Amphipoda) from Chile. *Crustaceana*, 86(12), 1426–1432.
- De March, B. G. E., 1978. The effects of constant and variable temperatures on the size, growth, and reproduction of the freshwater amphipod *Hyaella azteca* (Saussure). *Canadian Journal of Zoology*, 56, 1801–1806.

- Di Marzio, W. D., Sáenz, M. E., Alberdi, J. L., & Tortorelli, M. C., 1999. Assessment of the toxicity of stabilized sludges using *Hyalella curvispina* (Amphipod) bioassays. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 63, 654–659.
- Di Marzio, W. D., Sáenz, M., Alberdi, J., Tortorelli, M., & Silvana, G., 2005. Risk assessment of domestic and industrial effluents unloaded into a freshwater environment. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 61(3), 380–391.
- Dos Santos, A. L. F., Araujo, P. B., & Bond-Buckup, G., 2008. New species and new reports of *Hyalella* (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) from Argentina. *Zootaxa*, 1760, 24–36.
- Doyle, S. R & Momo, F. R. 2009. Effects of body weight and temperature on the metabolic rate of *Hyalella curvispina* Shoemaker, 1942 (Amphipoda). *Crustaceana*, 82(11), 1423–1439.
- Edwards, T. D., & Cowell, B. C., 1992. Population dynamics and secondary production of *Hyalella azteca* (Amphipoda) in *Typha* stands of a subtropical Florida Lake. *Journal of the North American Benthological Society*, 11(1), 69.
- Elwood R. W., & Dick J. T. A., 1990. The amorous *Gammarus*: the relationship between precópula duration and size-assortative mating in *G. pulex*. *Animal Behaviour* 39, 828–833.
- Emlen, S. T., & Oring, L. W., 1977. Ecology, sexual selection, and evolution of mating systems. *Science*, 197, 215–223.
- Fernández, L. A. y López Ruf, M., 1999. Coleptera y Heteroptera acuáticos y semiacuáticos de la Isla Martín García (Provincia de Buenos Aires). *Physis Secc B*, 57(132- 133), 1-4.
- Ferreira, A. C., 2015. Respuestas poblacionales de macroinvertebrados a distintas calidades de agua en cuerpos lóticos de la llanura pampeana. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata. 179 pág.
- Ferreiro, N., Feijoó, C., Giorgi, A., & Leggieri, L., 2011. Effects of macrophyte heterogeneity and food availability on structural parameters of the macroinvertebrate community in a Pampean stream. *Hydrobiologia*, 664(1), 199–211.
- France, R. L., 1992. Biogeographical variation in size-specific fecundity of the amphipod *Hyalella azteca*. *Crustaceana*, 62(3), 240–248.
- Galassi, M. E., Franceschini, M. C., & Neiff, A. P., 2006. Population estimates of *Hyalella curvispina* Shoemaker (Amphipoda) in aquatic vegetation of Northeastern Argentinian ponds. *Acta Limnologica Brasileira*, 18(1), 101–108.
- García-Barros, E., 1999. Implicaciones ecológicas y evolutivas del tamaño en los artrópodos. *Boletín Sociedad Aragonesa de Entomología*. 26, 657-678.

- García-Madrigal, M. D. S., 2007. Clave ilustrada para las familias de anfípodos gamáridos (Peracarida: Amphipoda) litorales del Pacífico oriental tropical y glosario de términos. *Ciencia Y Mar*, XI (32), 3–27.
- García, M. E., Rodrigues Capítulo, A., & Ferrari, L., 2010. Age-related differential sensitivity to cadmium in *Hyalella curvispina* (Amphipoda) and implications in ecotoxicity studies. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 73(5), 771–778.
- García-Schroeder, D. L., & Araujo, P. B., 2009. Post-marsupial development of *Hyalella pleoacuta* (Crustacea: Amphipoda): stages 1-4. *Zoologia*, 26(3), 391–406.
- Ghisso, N. D. “La isla Martín García”. 1986. En: *Revista del Instituto Geográfico Militar (IGM)*. Buenos Aires, 1, 54-60.
- Giorgi, A., Feijoó, C., & Tell, G., 2005. Primary producers in a Pampean stream: temporal variation and structuring role. *Biodiversity and Conservation*, 14(7), 1699–1718.
- Giusto, A. & Ferrari, L. 2008. Copper toxicity on juveniles of *Hyalella pseudoazteca* González and Watling, 2003. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 81, 169–173.
- Giusto, A., Salibián, A., & Ferrari, L., 2014. Biomonitoring toxicity of natural sediments using juvenile *Hyalella curvispina* (Amphipoda) as test species: evaluation of early effect endpoints. *Ecotoxicology*, 23(2), 293–303.
- Glazier, D. S., Horne, M. T., & Lehman, M. E., 1992. Abundance, body composition and reproductive output of *Gammarus minus* (Crustacea: Amphipoda) in ten cold springs differing in pH and ionic content. *Freshwater Biology*, 28, 149-163.
- González, E. R., Bond-Buckup, G., & Araujo, P. B. 2006. Two new species of *Hyalella* from Southern Brazil (Amphipoda: Hyalellidae) with a taxonomic key. *Journal of Crustacean Biology*, 26(3), 355–365.
- González, E. R., & Watling, L., 2001. Three new species of *Hyalella* from Chile (Crustacea: Amphipoda: Hyalellidae). *Hydrobiologia*, 464, 175–199.
- Gonzalez, E. R., & Watling, L., 2002. Redescription of the freshwater amphipod *Hyalella faxoni* from Costa Rica (Crustacea: Amphipoda: Hyalellidae). *Revista de Biología Tropical*, 50(2), 659–67.
- González, E. R., & Watling, L., 2003a. Two new species of *Hyalella* from Lake Titicaca, and redescrptions of four others in the genus (Crustacea: Amphipoda). *Hydrobiologia*, 497, 181–204.
- González, E. R., & Watling, L., 2003b. A new species of *Hyalella* from Brazil (Crustacea: Amphipoda: Hyalellidae), with redescrptions of three other species in the genus. *Journal of Natural History*, 37(17), 2045–2076.

- Grafen, A., & Ridley, M., 1983. A model of mate guarding. *Journal of Theoretical Biology*, 102(4), 549–567.
- Grapentine, L. C., & D. M. Rossenberg. 1992. Responses of the freshwater amphipod *Hyalella azteca* to environmental acidification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 49, 52-64.
- Grosso, L. E., y Peralta, M., 1999. Anfípodos de agua dulce sudamericanos. Revisión del género *Hyalella* Smith. I. *Acta Zoológica Lilloana*, 45(1), 79–98.
- Hargrave, B., 1970. The utilization of benthic microflora by *Hyalella azteca* (Amphipoda). *The Journal of Animal Ecology*, 39(2), 427–437.
- Hynes, H. B. N., 1954. The ecology of *Gammarus duebeni* Lilljeborg and its occurrence in fresh water in Western Britain. *Journal on Animal Ecology*, 23(1), 38–84.
- Ingersoll, C., & Brunson, E., 1998. Use of sublethal endpoints in sediment toxicity tests with the amphipod *Hyalella azteca*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 17(8), 1508–1523.
- Instituto Nacional del Agua, 2012. Diseño del programa de monitoreo permanente de calidad del agua para la franja costera sur del Río de La Plata. Informe final. 109 págs.
- Jaime, P.R., Menéndez, A.N, y Natale, O., 2001. Balance y Dinámica de Nutrientes Principales en el Río de la Plata. Informe Proyecto INA 10.4, 01, pp. 158.
- Javidmehr, A., Kass, P. H., Deanovic, L. A., Connon, R. E., & Werner, I., 2015. 10-Day survival of *Hyalella azteca* as a function of water quality parameters. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 115, 250–256.
- Jormalainen V., 1998. Precopulatory mate guarding in crustaceans: male competitive strategy and intersexual conflict. *Quarterly Review of Biology*, 73, 275–304.
- Kaestner, A., 1970. *Invertebrate Zoology*, Vol. III Crustacea. J. Wiley-Interscience. New York. 523 pp.
- Kestrup, Åsa, & Ricciardi, A., 2010. Influence of conductivity on life history traits of exotic and native amphipods in the St. Lawrence River. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 176(3), 249–262.
- Kokkotis, A. T., & McLaughlin, J. D., 2002. Instar-specific head and body lengths of *Hyalella* (Amphipoda): criteria for starting and endpoints in experimental studies. *Hydrobiologia*, 474, 223–227.
- Kröpfl, PF., 2006. *Misteriosa Martín García (La Cenicienta del Plata)*. 2 ed. Buenos Aires: Dunken. p. 249.
- Kruschwitz, L. G., 1978. Environmental factors controlling reproduction of the amphipod *Hyalella azteca*. *Proceedings of the Oklahoma Academic Science*, 58(15), 16–21.



- Lahitte, HB. y Hurrell, JA., 1994. Los árboles de la Isla Martín García: árboles y arbustos arborescentes (nativos y naturalizados) de la Reserva Natural y Cultural Isla Martín García. La Plata: CIC. p. 200.
- Lasier, P. J., & Urich, M. L., 2014. A simple control for sediment-toxicity exposures using the amphipod *Hyaella azteca*. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 93(3), 263–267.
- Liberto, R., Mesquita-Joanes, F., & César, I., 2012. Dynamics of pleustonic ostracod populations in small ponds on the Island of Martín García (Río de la Plata, Argentina). Hydrobiologia, 688(1), 47–61.
- Lindeman, D. & Momot, W., 1983. Production of the amphipod *Hyaella azteca* (Saussure) in a northern Ontario Lake. Canadian Journal of Zoology, 61, 2051-2059.
- Lopretto, E. C., 1982. Contribución a la bioecología del anfípodo dulciacuícola *Hyaella pampeana* Cavalieri. II. Nota preliminar sobre el desarrollo embrionario (Amphipoda Hyaellidae). Neotropica 28(80), 97–99.
- Lopretto, E. C., 1983. Contribución a la bioecología del anfípodo dulciacuícola *Hyaella pampeana* Cavalieri I. Comportamiento reproductivo. Limnobiología, 2(6), 371–378.
- Low, B.S., 1978. Environmental uncertainty and parental strategies of marsupials and placentals. American Naturalist, 112, 319-335.
- Lowry, J. K., & Myers, A. A., 2013. A Phylogeny and classification of the Senticaudata subord. nov. (Crustacea: Amphipoda). Zootaxa, 3610(1), 1-80.
- Martin, J. W. & G. E. Davis., 2001. An updated classification of the recent Crustacea. Science Series, Natural History Museum of Los Angeles County 39, 1-124.
- Martín, S.M., César, I. I. & Liberto, R., 2009. Distribution of *Deroceras reticulatum* (Müller, 1774) (Pulmonata Stylommatophora) in Argentina with first record of the Reserva de Usos Múltiples Isla Martín García, Río de la Plata superior. Brazilian Journal of Biology, 69(4), 1115-1119.
- Martín, S.M. y Negrete, L.H.L., 2006. Primer registro de *Heleobia guaranítica* (Doering, 1884) (Gastropoda: Cochliopidae) en la Reserva Natural de Usos Múltiples Isla Martín García. Comunicaciones Sociedad Malacología Uruguay, 9(89), 71-73.
- Miserendino, M. L., 2001. Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian Rivers and Streams: Environmental relationships. Hydrobiologia, 444, 147–158.
- Miserendino, M. L., & Pizzolón, L., 2000. Macroinvertebrates of a fluvial system in Patagonia: altitudinal zonation and functional structure. Archiv Fur Hydrobiologie, 150(1), 55–83.

- Moore, D. W. & Farrar, J. D., 1996. Effect of growth on reproduction in the freshwater amphipod, *Hyaella azteca* (Saussure). *Hydrobiologia*, 328, 127-134.
- Mourguiart, P., 1991. Los ostrácodos. El lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual. Eds. La Paz. Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération. ORSTOM- Instituto de Historia Social Boliviana. Hisbol, 345-352.
- Mugni, H., Ronco, A., & Bonetto, C., 2011. Insecticide toxicity to *Hyaella curvispina* in runoff and stream water within a soybean farm (Buenos Aires, Argentina). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 74(3), 350–354.
- Nebeker, A. V., Dominguez, S. E., Chapman, G. A., Onjukka, S. T., & Stevens, D. G., 1992. Effects of low dissolved oxygen on survival, growth and reproduction of *Daphnia*, *Hyaella* and *Gammarus*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 11(3), 373–379.
- Negro, C. L., Castiglioni, M., Senkman, L. E., Loteste, A. & Collins, P. 2013. Changes in metabolism and endosulfan lethality caused by reproductive behavior in *Hyaella curvispina* (Crustacea: Amphipoda). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 90, 121–127.
- Nelson, W. G., 1980. Reproductive patterns of gammaridean amphipods. *Sarsia*, 65(2), 61–71.
- Odum, E.P. & Warrett, G.W., 2005. *Fundamentos de Ecología*. Thomson. Quinta Edición. 598 p.
- Othman, M. S., & Pascoe, D., 2001. Growth, development and reproduction of *Hyaella azteca* (Saussure, 1858) in laboratory culture. *Crustaceana*, 74(2), 171–181.
- Panov, V. E., & McQueen, D. J., 1998. Effects of temperature on individual growth rate and body size of a freshwater amphipod. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 1107–1116.
- Parsons, J. K., & Matthews, R. A., 1995. Analysis of the associations between macroinvertebrates and macrophytes in a freshwater pond. *Northwest Science*, 69(4), 265–275.
- Pedersen, S., Palmqvist, A., Thorbek, P., Hamer, M., & Forbes, V., 2013. Pairing behavior and reproduction in *Hyaella azteca* as sensitive endpoints for detecting long-term consequences of pesticide pulses. *Aquatic Toxicology (Amsterdam, Netherlands)*, 144-145, 59–65.
- Peluso, M. L., 2011. Evaluación de efectos biológicos y biodisponibilidad de contaminantes en sedimentos del Río de la Plata y afluentes. Tesis Doctoral. Centro de Investigaciones del Medio Ambiente, CIMA, Departamento de Química, Facultad de Ciencias Exactas, Universidad Nacional de La Plata. 170 págs.
- Pilgrim, W., & Burt, M. D. B., 1993. Effect of acute pH depression on the survival of the freshwater amphipod *Hyaella azteca* at variable temperatures: field and laboratory studies. *Hydrobiologia*, 254(2), 91–98.

- Pöckl, M., 1992. Effects of temperature, age and body size on moulting and growth in the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. *Freshwater Biology*, 27(2), 211–225.
- Poi de Neiff, A. & Carignan, R., 1997. Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the River floodplain. *Hydrobiologia*, 345, 185–196.
- 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(3), 220–225.
- Por, F. D. & Rocha C. E. F., 1998. The Pleustal, a third limnic biochore and its Neotropical centre. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie* 26, 1876–1881.
- Poretti, T. I., Casset, M. A., & Momo, F., 2003. Composición química y dinámica poblacional de *Hyalella curvispina* en el Arroyo Las Flores (cuenca del Río Luján). *Biología Acuática*, 20, 45–48.
- Ravizza, GB., 1984. Principales aspectos geológicos del cuaternario en la isla Martín García, Río de la Plata Superior. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 39, 1-2, 125-130.
- Rodrigues Capítulo, A., Ocón, C. S. y Tangorra, M. 2003. Una visión bentónica de arroyos y ríos pampeanos En: Diatomeas y macroinvertebrados bentónicos en el monitoreo de sistemas lóticos bonaerenses. *Biología Acuática* Nº 21
- Rodrigues Capítulo, A., Tangorra, M. & Ocón, C. S. 2001. Use of benthic macroinvertebrates to assess the biological status of Pampean streams in Argentina. *Aquatic Ecology*, 35, 109–119.
- Rodrigues, S. G., 2011. *Hyalella Smith, 1874* (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) em áreas úmidas do Rio Grande do Sul, Brasil. 2011. 139 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada)-Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- Rodríguez, M., & Mora, R. (2001). *Estadística informática: casos y ejemplos con el SPSS*. Publicaciones Universidad de Alicante, España. 336 págs.
- Roldán Pérez, G., 2008. *Fundamentos de Limnología neotropical*. Imprenta: Medellín, Colombia. Universidad de Antioquía. 2008. xx, 440 p. 2a ed.
- Ronderos, M. M., Marino, P. I., Díaz, F., & Estévez, A. L., 2011. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from Martín García Island, Argentina, 59, 1183–1194.
- Rumi, A., Gutiérrez Gregoric, D.E., Roche, M. A. & Tassara, M.P., 2004. Population structure in *Drepanotrema kermatoides* and *D. cimex* (Gastropoda, Planorbidae) in natural conditions. *Malacologia*, 45(2), 453-458.

- Rumi, A., Martin, S. M., Tassara, M. P. y Darrigran, G. A., 1996. Moluscos de agua dulce de la Reserva Natural e Histórica Isla Martín García. Río de la Plata, Argentina. Comunicaciones Sociedad Malacológica de Uruguay, 8(70-71), 7-12.
- Saigo, M., Marchese, M., y Montalto, L., 2009. Hábitos alimentarios de *Hyalella curvispina* Shoemaker, 1942 (Amphipoda: Gammaridea) en ambientes leníticos de la llanura aluvial del Río Paraná medio, 40(1 y 2), 43–59.
- Sainte-Marie, B., 1991. A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. *Hydrobiologia*, 223(1), 189–227.
- Saussure, H., 1858. Memoire sur divers crustaces nouveaux de Antilles et du Mexique, *Memoire de la Societe Physique du Histoire Naturelle*, 14(2), 417–496
- Serejo, C. S., 2004. Cladistic revision of talitroidean amphipods (Crustacea, Gammaridea), with a proposal of a new classification. *Zoologica Scripta*, 33(6), 551–586.
- Shoemaker, C. R., 1942. A new species of Amphipoda from Uruguay and Brazil. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 32(3), 80–82.
- Skadsheim, A., 1989. Regional variation in amphipod life history: effects of temperature and salinity on breeding. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 127(1), 25–42.
- Sokal, R. R. y Rohlf J. F. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones, Madrid, España. 832 pág.
- Stock, J. H., & Platvoet, D., 1991. The freshwater Amphipoda of the Falkland Islands. *Journal of Natural History*, 25(6), 1469–1491.
- Strong, D. R., 1972. Life history variation among populations of an Amphipod (*Hyalella Azteca*). *Ecology*, 53(6), 1103-1111.
- Sutcliffe, D. W., 1993. Reproduction in *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): female strategies. *Freshwater Forum*, 3, 26–64.
- Székely, T., Weissing, F. J., & Komdeur, J., 2014. Adult sex ratio variation: implications for breeding system evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(8), 1500–1512.
- ter Braak, C. J. F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167–1179.

- ter Braak, C. J. F. & Smilauer, P. 1998. CANOCO Reference Manual and Canoco Draw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca.
- ter Braak C. J. F. & Verdonschot, P. F. M. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences*, 57, 255–289.
- Thiel, M., 1999. Extended parental care behavior in crustaceans- A comparative review. *Crustacean Issues*, 12, 211-226.
- Thiel, M., & Hinojosa, I., 2009. Peracarida – Amphipods, Isopods, Tanaidaceans and Cumaceans. *Marine Benthic Fauna of Chilean Patagonia*, 671–718.
- Thomaz S.M., Pagioro T.A., Bini L.M., Roberto M.C. & Rocha R.R.A., 2004. Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In: *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation* (Eds S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn), pp. 75–102. Backhuys Publishers, Leiden.
- Väinölä, R., Witt, J. D. S., Grabowski, M., Bradbury, J. H., Jazdzewski, K., & Sket, B., 2008. Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 241–255.
- Viana, M.J., 1937. Lista de los insectos de la isla Martín García. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 9, 101–109.
- Villarroel, E. J., Graziani, C. A., & Moreno, C. A., 2000. Efecto de la temperatura en parámetros poblacionales de *Hyalella azteca* Smith, 1874 (Crustacea: Amphipoda), especie introducida en Venezuela. *Saber*, Universidad de Oriente, Venezuela, 12, 21–24.
- Ward, P. I., 1986. A comparative field study of the breeding behaviour of a stream and a pond population of *Gammarus pulex* (Amphipoda). *Oikos*, 46(1), 29–36.
- Waterkeyn, A., Grillas, P., Vanschoenwinkel, B., & Brendonck, L., 2008. Invertebrate community patterns in Mediterranean temporary wetlands along hydroperiod and salinity gradients. *Freshwater Biology*, 53(9), 1808–1822
- Wellborn, G. A., 1994. The mechanistic basis of body size differences between two *Hyalella* (Amphipoda) species. *Journal of Freshwater Ecology*, 9(2), 159–168.
- Wellborn, G.A., 1995. Predator community composition and patterns of variation in life history and morphology among *Hyalella* (Amphipoda) populations in Southeast Michigan. *American Midland Naturalist* 133, 322–332.

- 
- Wellborn, G. A., 2000. Selection on a sexually dimorphic trait in ecotypes within the *Hyalella azteca* species complex (Amphipoda: Hyalellidae). *The American Midland Naturalist*, 143(1), 212–225.
- Wellborn, G. A., & Bartholf, S. E., 2005. Ecological context and the importance of body and gnathopod size for pairing success in two amphipod ecomorphs. *Oecologia*, 143(2), 308–316.
- Wellborn, G. A., & Capps, E., 2013. Establishment of a new population by a single gravid colonist: implications for *Hyalella* biogeography and speciation. *Evolutionary Ecology*, 27(1), 101–115.
- Wellborn, G. A., & Cothran, R. D., 2007. Ecology and evolution of mating behavior in freshwater amphipods. *Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems - Crustaceans as Model Organisms*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 148–166.
- Wen, Y. H., 1992. Life history and production of *Hyalella azteca* (Crustacea: Amphipoda) in a hypereutrophic prairie pond in southern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 70, 1417–1424.
- Wen, Y. H., 1993. Sexual dimorphism and mate choice in *Hyalella azteca*. *The American Midland Naturalist*, 129, 153–160.
- WoRMS, 2015. World Register of marine Species. <http://www.marinespecies.org>
- Zimmer, A., Araujo, P. B., & Bond-Buckup, G., 2009. Diversity and arrangement of the cuticular structures of *Hyalella* (Crustacea: Amphipoda: Dogielinotidae) and their use in taxonomy. *Zoologia* 26(1), 127–142.