

**Efectos del gradiente ambiental sobre
floraciones fitoplanctónicas en el sistema**

**Río Uruguay-Río de la Plata: una
aproximación funcional**

Maestría en Ciencias Biológicas, Opción Ecología y Evolución

Lucía Nogueira Traverso



**UNIVERSIDAD
DE LA REPUBLICA**
URUGUAY



PEDECIBA

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
Universidad de la República - Ministerio de Educación y Cultura

**Efectos del gradiente ambiental sobre floraciones fitoplanctónicas
en el sistema Río Uruguay-Río de la Plata: una aproximación
funcional**

Lic. Lucía Nogueira Traverso (lapostina@gmail.com)

Directora de tesis:

Dra. Carla Kruk (ckruk@yahoo.com)

Co-directora:

Dra. Cecilia Alonso (ceci.babilonia@gmail.com)

Resumen

Las clasificaciones funcionales de fitoplancton son cada vez más utilizadas en ecología de diferentes ecosistemas acuáticos ya que mejoran la capacidad de explicar y predecir la dinámica de la comunidad fitoplanctónica y la ocurrencia de floraciones a lo largo de gradientes ambientales. Las floraciones de fitoplancton nocivas son frecuentes en el Río Uruguay y Río de la Plata desde hace décadas. Sin embargo, la comunidad ha sido muy poco estudiada desde un punto de vista funcional. En este trabajo nos planteamos evaluar la estructura comunitaria y factores ambientales condicionantes del fitoplancton en el continuo Río Uruguay-Río de la Plata utilizando una clasificación funcional: grupos funcionales basados en morfología (GFBM), en el entendido de que los rasgos morfológicos individuales reflejarán las respuestas a los cambios en el ambiente. Además, evaluamos la dinámica de dos grupos en particular, que tienen efectos negativos en la calidad del agua, como son el grupo V (flagelados unicelulares) y grupo VII (grandes colonias con mucilago). Para esto se realizaron 6 campañas de muestreo a lo largo de un año, cubriendo un amplio gradiente espacial desde el embalse de Salto Grande en el Río Uruguay hasta el límite exterior del Río de la Plata en Punta del Este. Se midieron las principales variables abióticas y se analizó la comunidad de fitoplancton y zooplancton. Las principales variables que modularon la biomasa y composición de la comunidad fitoplanctónica fueron el tipo de sistema (léntico o lótico) y la salinidad. La descripción funcional logró predecir la dominancia del grupo VII que formó floraciones en el sistema léntico eutrófico y fue escaso o nulo en el resto de los sitios. El grupo V estuvo presente en todos los muestreos y su composición y morfología varió con el tipo de sistema y la salinidad. En este caso la descripción funcional no logró predecir adecuadamente su dominancia en el ambiente, identificándose tres subgrupos de flagelados unicelulares que difirieron en morfología, rangos de tolerancias y preferencias ambientales. Una posible explicación a esto puede ser que al estar la clasificación de GFBM basada en sistemas lénticos de agua dulce (lagos) no incluye la diversidad funcional de los organismos marinos y/o estuarinos. La aplicación de esta clasificación en otros ambientes (ej. marinos) permitirá dilucidar que otros rasgos funcionales se necesitan incorporar para capturar la diversidad funcional de los organismos en estos ambientes.

Abstract

Phytoplankton functional classifications are increasingly used in aquatic ecology. These classifications improve the ability to explain and predict the dynamics of the phytoplankton community and the occurrence of blooms along environmental gradients. Noxious phytoplankton blooms have been observed in Río Uruguay and Río de la Plata for decades. However, few studies using functional groups has been applied to study this community. Here we evaluate phytoplankton community temporal and spatial dynamics and environmental conditioning factors in the Río Uruguay and Rio de la Plata gradient using morphology-based functional groups (MBFG), with the understanding that individual morphological traits will reflect community responses to environmental changes. We focus in two MBFG which have negative effects on water quality: MBFG V (unicellular flagellates) and MBFG VII (large colonies with mucilage). Six sampling campaigns were carried out over a year, covering a wide spatial gradient from Salto Grande reservoir on the Uruguay River to the outer limit of the Río de la Plata in Punta del Este. The main abiotic variables were measured and phytoplankton and zooplankton community were analyzed. Results indicate that salinity and type of system (lentic or lotic) are the main explaining variables affecting biomass and composition of the community. MBFG predicted well the dominance of group VII that formed blooms in the eutrophic lentic system (Salto Grande reservoir) and was low or null in the rest of the sites. MBFG V was present in all samples and its composition and morphology varied with the type of system and salinity. In this case, the classification into MBFG failed to adequately predict its dominance in the environment. To improve the predictability of these organisms along the environmental gradient, we identified three subgroups of unicellular flagellates that differed in morphology, salinity tolerance, and environmental preferences. One possible explanation for this may be that GFBM classification was constructed based on freshwater lake systems and does not include the functional diversity of marine and or estuarine organisms. The application of this classification in other environments (eg. marine) will allow to elucidate which other functional traits could be included to capture the functional diversity of the organisms in these environments.

Agradecimientos

A Carla y Cecilia por aceptar ser mis tutoras. Especialmente a Carla por su dedicación y paciencia durante todo el transcurso de la maestría.

A mis compañeros de proyecto Carmela, Nacho, Gaby, Ángel y Claudia por poder trabajar con ellos y compartir muestreos divertidos.

A Flo Sarthou, Amelia y Flo Bertoglio por su grata compañía.

A todos los que compartieron alguna instancia de estudio conmigo, Leti, Vale, Nico y compañeros de generación.

A compañeros de la OSE, Pepe y Rosana por acompañarme y a Mariana, Fernando y Alejandro por gestionar la licencia para poder terminar la maestría.

A Fabricio por bancarme hablar monotématicamente de la tesis este último tiempo

A Feli por acompañarme

A mi familia, especialmente mamá, papá y hermanos, por apoyarme siempre a que siga estudiando.

A mi abuela Nene, que estaría contenta y orgullosa de mí.

¡Gracias!

Contenido

Contenido.....	6
Introducción	8
Importancia del fitoplancton	8
Aproximación funcional al estudio del fitoplancton.....	9
Clasificaciones funcionales y su aplicación en ecología.....	10
Fitoplancton en embalses, ríos y estuarios: Río Uruguay y Río de la Plata.....	11
Floraciones de cianobacterias en el Río Uruguay y Río de la Plata.....	13
Floraciones de dinoflagelados en el Río de la Plata.....	14
Relación entre floraciones nocivas y GFBM	14
Aplicación de GFBM en el Río Uruguay y Río de la Plata	15
Hipótesis	16
Predicciones	16
Objetivos	17
Objetivo general.....	17
Objetivos específicos	17
Materiales y Métodos.....	17
Área de estudio	17
Río Uruguay.....	17
Río de la Plata	18
Campañas de muestreo	19
Colecta de muestras y medición de variables <i>in situ</i>	21
Análisis de muestras en laboratorio	22
Clorofila-a.....	22
Fitoplancton	22
Zooplancton	23
Nutrientes y alcalinidad	24
Toxinas.....	24
Análisis de datos	25
Resultados.....	27
Caracterización ambiental.....	27
Descriptores de la comunidad fitoplanctónica; biovolumen, clorofila-a y riqueza específica.....	34

Relación del biovolumen total con las variables ambientales.....	36
Composición de GFBM y géneros dominantes	38
GFBM y toxinas.....	42
Composición y dinámica del grupo VII: grandes colonias mucilaginosas	42
Relación del Grupo VII con las variables ambientales	46
Composición y dinámica del grupo V: flagelados unicelulares de tamaño medio a grande.....	48
Relación del Grupo V con las variables ambientales.....	54
Discusión	56
Variación del biovolumen total con las variables ambientales	57
Sistema léntico: Salto.....	57
Sistema lótico: Fray Bentos a Punta del Este.....	58
Grupo VII: grandes colonias mucilaginosas	60
Grupo V: Flagelados unicelulares de tamaño medio a grande.....	64
Perspectivas.....	68
Conclusiones.....	69
Referencias bibliográficas.....	70
Presentaciones en congresos:	84
Publicaciones en revistas:	84
Anexo I	86

Introducción

Importancia del fitoplancton

El fitoplancton es la comunidad de microorganismos autótrofos que viven suspendidos en la zona pelágica de los sistemas acuáticos (Field et al., 1998; Reynolds, 2006). Es el principal productor primario en estos sistemas e interviene en los procesos biogeoquímicos, regulando y modificando las diferentes formas de los compuestos químicos disponibles (Iglesias-Rodríguez et al. 2002; Le Quéré et al., 2005). El fitoplancton cumple un papel fundamental en el ciclo global del carbono, capturando anhídrido carbónico atmosférico, el principal gas invernadero, e incorporándolo en su biomasa. También son, junto con las bacterias, los responsables de la captación y transferencia de energía y materia a niveles tróficos superiores, muchos de los cuales tienen como predadores topes a peces de importancia económica (Ryther, 1969; Sherr & Sherr, 1991; Bowler et al. 2009). Además, a través de la fotosíntesis oxigénica, generaron hace aproximadamente 2 billones de años el oxígeno atmosférico necesario para la existencia de organismos aerobios (Falkowski et al., 2003; Bekker et al., 2004). Desde entonces han experimentado una diversificación dramática (incluyendo la fundación del linaje de plantas terrestres) y numerosos eventos de extinciones, y han conquistado los ecosistemas de agua dulce (Falkowski et al., 2004; Katz et al., 2004)

Algunos de sus integrantes causan floraciones nocivas que son perjudiciales para la salud humana y ecosistémica. Una floración consiste en un incremento de la abundancia de una o pocas especies en un corto período de tiempo por encima de las abundancias “normales” del ambiente particular (Smayda, 1997; Chorus & Bartram, 1999). El desarrollo de floraciones fitoplanctónicas, particularmente en ambientes con alta carga de nutrientes, genera aumento de la turbidez, aumento de materia orgánica y provoca cambios en las interacciones biológicas. A la vez, un aumento de la materia orgánica puede generar agotamiento de oxígeno disuelto en el agua, mortalidad de peces y liberación de sustancias tóxicas como sulfuro de hidrógeno o fosfatos desde los sedimentos anóxicos al agua (Chorus & Bartram, 1999). Muchas de las especies que producen floraciones, además, pueden producir toxinas de distinto tipo como hepatotoxinas, neurotoxinas o dermatotoxinas (Hallegraef, 1993; Zanchett & Oliveira-Filho, 2013). Dentro de las más comunes están las hepatotoxinas llamadas microcistinas (MCs). Estas

son producidas por varios géneros de cianobacterias y hasta la fecha se conocen más de 90 variantes químicas de diferente toxicidad (Niedermeyer et al., 2014). Las floraciones provocan un deterioro de la calidad de agua de los sistemas acuáticos y constituyen un riesgo para la vida en general, siendo más frecuentes en los cuerpos de agua que han sido perturbados por la acción humana. Actividades como la agricultura, deforestación o el vertido de efluentes domésticos e industriales a los cursos de agua aumentan las concentraciones de nitrógeno y fósforo favoreciendo el crecimiento fitoplanctónico (Anderson et al., 2002; Conely et al., 2009). La modificación del régimen hidrológico, como el embalsado de ríos, que modifica el tiempo de retención del agua, también favorece el crecimiento del fitoplancton. Incrementos de temperatura o variabilidad en el régimen de lluvias causadas por fenómenos climáticos pueden favorecer también el desarrollo de floraciones de algunas especies nocivas (Moss et al., 2011). Por todo esto se vuelve crucial entender la dinámica de la comunidad fitoplanctónica en el ambiente y las condiciones ambientales que favorecen su desarrollo y la ocurrencia de floraciones.

Aproximación funcional al estudio del fitoplancton

El fitoplancton está compuesto por organismos con orígenes filogenéticos muy variados (Tirichine & Bowler, 2011) pero con algunos requerimientos mínimos comunes (Reynolds, 2006). Toleran determinados rangos de temperatura. Necesitan incorporar nutrientes (N, P y Si, entre otros) e interceptar luz solar para sostener la fijación de carbono a través de la fotosíntesis y así mantener su metabolismo. Además, deben permanecer en las zonas iluminadas de los sistemas acuáticos al menos parte de su vida y evitar los procesos de pérdida como el transporte aguas abajo en ríos y la sedimentación. También deben ser capaces de compensar el consumo por depredadores como el zooplancton o la infección por parásitos o virus (Reynolds, 2006). Otro factor a tener en cuenta, es la salinidad y su variabilidad, especialmente en zonas de transición como son los estuarios. Esta variable afecta el crecimiento y la sobrevivencia de las especies y también afecta procesos metabólicos como la tasa de fotosíntesis o respiración, condicionando en última instancia la estructura de la comunidad de fitoplancton (Mc Lachlan, 1961; Wiencke & Lächli, 1980; Kirst, 1990). Estos procesos de ganancia (adquisición de nutrientes y luz) así como de pérdida (lavado, depredación, patógenos, variabilidad de la salinidad) modulan la distribución y abundancia del fitoplancton en el ambiente, a través de sus efectos en su adecuación biológica o *fitness* (crecimiento, reproducción y sobrevivencia) (*sensu* Violle et al., 2007).

Para maximizar la obtención de recursos y minimizar los procesos de pérdida los organismos fitoplanctónicos han desarrollado un conjunto de estrategias que se reflejan en sus rasgos funcionales y dentro de ellos en sus rasgos morfológicos. Esto es debido a que los rasgos morfológicos condicionan el desempeño de los organismos en el ambiente (Naselli-Flores et al., 2007; Litchman & Klausmier, 2008; Naselli-Flores & Barone, 2011). Por ejemplo, el tamaño y la forma de los organismos determina en gran medida su tasa de crecimiento, capacidad fotosintética y tasa metabólica (Lewis, 1976; Finkel, 2001). Además, muchos organismos fitoplanctónicos poseen flagelos o vesículas de gas que les permiten moverse y regular su posición en la columna de agua para secuestrar nutrientes o interceptar luz cuando son insuficientes (Walsby et al., 1997; Figueroa et al., 1998). La posesión de estructuras externas duras como frústulos de sílice o tecas orgánicas los protegen contra depredadores o posibles patógenos, pero aumentan su tasa de sedimentación (Smetacek, 1999). De esta manera la combinación de rasgos morfológicos y funcionales, incidirá en la adecuación biológica de los organismos determinando en última instancia qué poblaciones, especies o grupo de especies serán más exitosos bajo condiciones ambientales particulares.

Clasificaciones funcionales y su aplicación en ecología

Tradicionalmente, se ha utilizado la agrupación de las especies de fitoplancton en grupos taxonómicos para resumir la información y facilitar la descripción de la estructura y la dinámica de esta comunidad. Es decir, se han utilizado las relaciones de parentesco para agrupar a los organismos que la componen, principalmente a nivel de clases u órdenes (i.e. cianobacterias, dinoflagelados). Sin embargo, en la comunidad fitoplanctónica es frecuente que organismos filogenéticamente distantes posean rasgos funcionales similares y a la inversa que un mismo grupo taxonómico pueda estar comprendido por organismos con rasgos diversos y por lo tanto tolerancias y requerimientos ambientales muy variados (Reynolds, 1997; Salmaso & Pádisák, 2007; Kruk et al., 2011). Esto ha llevado a la creación de diversas clasificaciones ecológicas que contemplan otros aspectos además de los filogenéticos. Entre los más conocidos y utilizados, se encuentran las estrategias *r-K* de Margalef (Margalef, 1978), la clasificación C-S-R de Reynolds (Reynolds, 1988a), los Grupos Funcionales de Reynolds (GF, Reynolds et al., 2002), los Grupos Morfofuncionales (GMF, Salmaso & Pádisak, 2007) y los Grupos Funcionales Basados en Morfología (GFBM, Kruk et al. 2010). Estas clasificaciones mejoran la capacidad de explicar y predecir la distribución del fitoplancton a lo largo de gradientes ambientales y los cambios en la estructura de la comunidad a partir de cambios en las

condiciones ambientales (i.e. Kruk et al. 2011). Incluso, se ha argumentado que los patrones de diversidad funcional pueden ofrecer una mejor percepción de los procesos de cambio y respuestas de los ecosistemas (Reiss et al., 2009; Kruk et al., en prensa). En particular, la clasificación en GFBM de Kruk et al. (2010) simplifica la identificación de los organismos fitoplanctónicos ya que los agrupa no por su filiación taxonómica sino por nueve rasgos morfológicos fácilmente identificables bajo el microscopio óptico incluyendo rasgos continuos como la dimensión linear máxima y rasgos categóricos como la presencia de flagelo (Kruk et al., 2010; Kruk et al., 2011; Kruk & Segura, 2012). Dicha clasificación es independiente de la taxonomía y ha demostrado reflejar el desempeño ecológico de los organismos en el ambiente a través de sus rasgos funcionales (Kruk et al., 2010). Esto a su vez permite una mejor predicción de los organismos en el ambiente volviéndola muy útil para la predicción de floraciones nocivas (Kruk & Segura, 2012; Rangel et al., 2015, Reynolds et al., 2014). Esta clasificación ha sido construida en base al fitoplancton de lagos de agua dulce de distintas latitudes y estados tróficos, pero ha sido utilizada en distintos estudios ecológicos y de monitoreo, en lagos someros (Pacheco et al., 2010; Izaguirre et al., 2012) pero también lagos profundos (Caroni et al., 2012; Petar et al., 2014), embalses (Hu et al., 2013; Beamud et al., 2015; Rangel et al., 2015), estanques (Gallego et al., 2012), ríos y planicies de inundación (Stankóvic et al., 2012; Mihaljevic et al., 2015; Bortolini et al., 2016) así como en la generación de modelos (Reynolds et al., 2014). Han existido avances evaluando las respuestas de los distintos GFBM (tasa máxima de crecimiento, tasa de consumo de fosfato) frente a cambios en la salinidad en base a revisión de estudios experimentales (Cabrera et al., 2013). Sin embargo, la aplicación de los GFBM a ambientes estuarinos aún no se ha desarrollado y es uno de los desafíos de esta tesis.

Fitoplancton en embalses, ríos y estuarios: Río Uruguay y Río de la Plata

Los embalses se caracterizan por presentar un flujo de salida de agua controlado y en general tener cuencas de drenaje mayores que los lagos. Debido a que tienen una función de almacenamiento de agua, sea para consumo, generación de energía u otros usos, tienden a ser profundos y tener un tiempo de residencia mayor al cuerpo de agua lótico que ha sido embalsado. Estas características, junto con la temperatura y la disponibilidad de luz y nutrientes determinan la comunidad fitoplanctónica que puede desarrollarse. Por ejemplo, para embalses eutróficos tropicales y subtropicales se ha observado la dominancia de cianobacterias,

especialmente en los meses de verano (O'Farrell et al. 2012; Soares et al. 2013; Silva et al., 2014).

El estudio de la ecología del fitoplancton ha tenido menor desarrollo en sistemas fluviales que en sistemas lénticos, como lagos y embalses (Descy et al., 1987). Los primeros estudios de fitoplancton en los ambientes de aguas corrientes se centraron en si realmente existía una verdadera comunidad de fitoplancton fluvial (i.e. potamoplancton) o eran parte de formas bentónicas arrastradas o de lagos de la cuenca (Reynolds, 1988b). Posteriormente se ha reconocido que los ríos generan sus propias poblaciones de fitoplancton, sobre todo en las partes bajas de los mismos, y que su distribución espacio-temporal está condicionada por otras variables distintas a las de sistemas lénticos (ej. caudal), y que, a su vez, esto condiciona la fisiología y morfología de los organismos presentes (Reynolds & Descy, 1996; Reynolds, 2000).

Por otro lado, los estuarios son ambientes muy particulares caracterizados por gradientes pronunciados (Bianchi, 2007). Estos ambientes favorecen el crecimiento del fitoplancton y una alta productividad (Mann & Lazier, 2009). Los procesos generales que controlan la estructura del fitoplancton en estuarios turbios incluyen la disponibilidad de recursos y la hidrodinámica y están condicionados por la confluencia de aguas marinas y dulces (Kiørboe 1993; Bianchi, 2007). Particularmente, en estuarios ricos en nutrientes la disponibilidad de luz aparece como un factor preponderante (Cole & Cloern 1984; Cole et al. 1986; Kruk et al., 2014).

Existen estudios de la comunidad fitoplanctónica de la parte baja del Río Uruguay (RU) desde la década del 70 (Sierra et al., 1977) y estos han continuado hasta el presente. Han sido principalmente motivados por entender el efecto del embalse de Salto Grande en la dinámica y estructura de la comunidad fitoplanctónica o el impacto de la instalación de emprendimientos industriales como una planta de celulosa en la costa uruguaya a la altura de Fray Bentos (*véase* O'Farrell & Izaguirre, 2014 para una revisión de trabajos). Sin embargo, en el RU son muy poco frecuentes los estudios morfológicos del fitoplancton. Algunos trabajos han utilizado agrupaciones funcionales como las estrategias CSR de Reynolds (De León & Chalar, 2003) y los grupos de Reynolds (Kruk & De León, 2004), pero la gran mayoría han utilizado grupos taxonómicos para agrupar a los organismos de la comunidad.

En el Río de la Plata (RdIP) los estudios de la comunidad fitoplanctónica empezaron hace décadas, existiendo estudios taxonómicos de diatomeas desde la década del 20 (Carbonell & Pascual, 1925) y se han mantenido hasta el presente (*véase* Calliari, et al. 2003 y Ferrari &

Vidal, 2006 para una revisión de trabajos en el área). Sin embargo, la mayoría han agrupado a los organismos con criterio taxonómico y sólo algunos trabajos lo han hecho por tamaño (Gómez et al., 2002; Kruk et al., 2014), por estrategias de CSR de Reynolds (1988) (Ferrari, 2008) o generando una clasificación según sus rasgos morfológicos (Nogueira et al., 2011). Tanto para el RU como para el RdIP no se ha utilizado una clasificación que esté basada únicamente en los rasgos funcionales de los organismos. El desarrollo de una clasificación funcional de fácil aplicación y predicción a partir de las variables ambientales sería muy relevante para prever y gestionar las floraciones fitoplanctónicas que se registran desde hace décadas tanto para el RU (Chalar, 2006; Kruk et al., 2015) como para el RdIP (Méndez & Ferrari, 2002). Asimismo, son muy recientes los estudios que abarcan en forma simultánea el estudio del Río Uruguay y Río de la Plata analizando estos ambientes como un continuo (Kruk et al., 2015, Martínez de la Escalera et al., 2016; esta Tesis).

Floraciones de cianobacterias en el Río Uruguay y Río de la Plata

Las floraciones de cianobacterias son frecuentes en sistemas acuáticos de todo el país (Bonilla et al., 2015). En el RU y RdIP hay registros de floraciones desde 1981 (Quirós & Luchini, 1982; CARP-SHIN-SOMA, 1990), siendo los géneros dominantes *Microcystis* seguido por *Dolichospermum* (Pérez et al., 2013; O'Farrell & Izaguirre, 2014). El primer registro de floración tóxica en el RdIP fue en 2001 (De León & Yunes, 2001) y a partir de allí hay registros de floraciones productoras de microcistinas (MCs) hasta el presente para la costa norte del RdIP (Ferrari & Vidal, 2006) y para la costa sur (Gianuzzi et al., 2012; Pérez et al., 2013). En el RU las floraciones de cianobacterias se han detectado tanto a nivel de la represa de Salto Grande (O'Farrell et al., 2012), como río abajo frente a la ciudad de Fray Bentos y Carmelo (Ferrari et al., 2011). En el caso del Río Uruguay las floraciones han afectado la calidad de agua para la extracción de agua potable (OSE, 2009), y en el caso de Salto Grande y del Río de la Plata el uso de las playas con fines recreativos y turísticos (IMM, 2011), llegando a la clausura de playas dado la existencia de floraciones potencialmente tóxicas o de toxicidad probada (Ferrari & Sienna, 2006). En el RU las floraciones han sido asociadas a condiciones de bajo caudal y alta temperatura (Berón, 1990; Ferrari et al., 2011), mientras que en el RdIP han sido asociadas a altas descargas del RU, cercanas a los 10.000 m³/s, y sus efectos descendiendo la salinidad (Sienna & Ferrari, 2006; Pérez et al., 2013).

Floraciones de dinoflagelados en el Río de la Plata

Las floraciones de dinoflagelados tóxicos son frecuentes en el RdLP y la Costa Atlántica de Uruguay. Las especies nocivas son *Gymnodinium catenatum* y *Alexandrium tamarense* que producen neurotoxinas como las saxitoxinas (STXs) incluyendo a las gonyauxtoxinas (GTXs). Además, las especies *Dinophysis acuminata* y *Dinophysis caudata* producen las dinophysistoxinas (DTX) y ácido okadaico (AO) (Méndez & Ferrari, 2002; Camacho et al., 2007). Todas estas especies han producido floraciones tóxicas en las costas uruguayas (Méndez & Ferrari, 2002) y dado que las toxinas producidas pueden ser bioacumuladas en algunos organismos, principalmente en moluscos filtradores, se han establecido períodos de veda en donde se prohíbe su extracción y comercialización (Méndez, 2006). Estos organismos son típicamente marinos, por lo que la menor salinidad del estuario afecta su distribución. Las floraciones de algunas especies han sido asociadas a bajo caudal en el Río de la Plata y alta salinidades, como las floraciones de *A. tamarense* (Méndez et al., 1996) o alta temperatura del agua como *G. catenatum* que florece en el periodo de febrero a abril (Méndez y Ferrari, 2002).

Relación entre floraciones nocivas y GFBM

Dentro de los GFBM existen tres grupos que incluyen organismos que forman floraciones y son notoriamente nocivos: el VII (colonias mucilaginosas de gran tamaño), el III (filamentos con alta relación superficie/volumen y presencia de aerótopos) y el V (flagelados de tamaño medio a grande). Morfológicamente las especies de *Microcystis* quedan clasificadas como grupo VII. Este grupo incluye todos los organismos que forman grandes colonias mucilaginosas con altos valores promedio de volumen (V) y baja relación superficie/volumen (S/V). Se caracterizan por presentar baja tasa de sedimentación y baja vulnerabilidad de consumo por depredadores (Colina et al., 2015). Debido a sus bajas tasas de crecimiento son muy susceptibles al arrastre frente a altos flujos de agua, solo pudiendo desarrollarse en remansos o zonas de aguas quietas. Sin embargo, en condiciones de alta temperatura y estabilidad de la columna de agua pueden llegar a desarrollar altas biomasas en el ambiente dominando el sistema y causando los problemas de salud ecosistémica y humana ya mencionados (Kruk et al., 2010; Kruk & Segura, 2012). A la vez, muchas especies tienen células con la capacidad de permanecer latentes en el sedimento durante períodos desfavorables y constituir el inóculo para el siguiente período de crecimiento, pudiéndose diferenciar tres fases en el ciclo de vida; hibernación en el sedimento (ausencia en la columna de agua);

crecimiento exponencial (rápida multiplicación celular) y crecimiento estacionario (gran abundancia y desarrollo de floraciones) (Vidal, 2002). Estos organismos son de agua dulce y tienen baja tolerancia a la salinidad (Cabrera et al., 2013; Tonk et al., 2007). Sin embargo, se ha registrado su presencia en zonas estuarinas debido al arrastre desde ambientes dulceacuícolas y a su capacidad de mantenerse en superficie formando acúmulos relativamente resistentes (Lehman et al., 2005; Ferrari & Sienra, 2006; Pérez et al., 2013). Los dinoflagelados morfológicamente son clasificados como grupo V. Los organismos de este grupo son flagelados unicelulares de mediano a gran tamaño. La posesión de flagelo les confiere baja tasa de hundimiento, así como capacidad para movilizarse hacia zonas con mayor disponibilidad de recursos. Además, muchas especies poseen la capacidad de mixotrofia (Flynn et al., 2013). Esta característica les permite sobrevivir en ambientes con poca disponibilidad de luz o nutrientes disueltos. Los representantes de ambientes dulceacuícolas son susceptibles a la depredación por el zooplancton de gran tamaño, como los cladóceros y copépodos, pero no por rotíferos (Colina et al., 2015). En ambientes dulceacuícolas dominan en ambientes con baja luz $k_d > 3,9 \text{ m}^{-1}$, temperatura $< 20 \text{ }^\circ\text{C}$ y NT $< 2800 \text{ } \mu\text{gL}^{-1}$ (Kruk & Segura, 2012). En relación a la salinidad tienen un rango muy amplio de tolerancias, ya que incluyen representantes de todo el gradiente ambiental, desde ambientes dulceacuícolas a marino (Cabrera et al., 2013).

Aplicación de GFBM en el Río Uruguay y Río de la Plata

Tanto el RdIP como el RU tienen problemas de pérdida de calidad de agua por la ocurrencia de floraciones nocivas de fitoplancton, principalmente causadas por la interacción entre los procesos de eutrofización y la variabilidad climática, siendo parte de la tendencia nacional y mundial (Paerl & Otten, 2013). Es necesario generar estudios de la comunidad de fitoplancton que capturen el comportamiento ecológico de los organismos para poder entender los mecanismos que favorecen su desarrollo y así generar modelos de predicción y medidas de gestión adecuadas que eviten o mitiguen sus efectos negativos. Para esto se necesitan estimadores de la comunidad que por un lado sean fáciles de usar pero que además capturen la información relevante de la comunidad. En este sentido la clasificación en GFBM que esté basada en rasgos funcionales y por tanto reflejan la adecuación biológica de los organismos parece adecuada. Además, es interesante conocer la eficacia de esta clasificación para describir la comunidad en sistemas distintos a los que ha sido creada. Si bien ha sido aplicada en distintos ambientes los resultados han arrojado conclusiones disímiles sobre su utilidad, desde ser la

aproximación más exitosa hasta mostrar poca sensibilidad sobre los cambios de la comunidad en el ambiente (Izaguirre et al., 2012; Rangel et al., 2015). Esta clasificación nunca ha sido utilizada en el RU ni en el RdIP por lo que su aplicación sería novedosa. Por lo tanto, en este trabajo evaluaremos la efectividad de una aproximación funcional (GFBM) para explicar las respuestas del fitoplancton a los cambios ambientales en el RU y RdIP y de dos grupos en particular, grupo V y VII que tienen efectos nocivos en la calidad del agua.

Hipótesis

- 1) Los rasgos morfológicos reflejan la adecuación biológica de los organismos al ambiente debido a que afectan los procesos de ganancia (adquisición de recursos, crecimiento, reproducción) y pérdida (depredación, patógenos, sedimentación, arrastre) de la comunidad de fitoplancton.
- 2) El gran tamaño, bajo S/V, y la presencia de mucílago de los organismos del grupo VII los vuelve susceptibles a la baja concentración de nutrientes y al arrastre en los sistemas fluviales principalmente debido a sus bajas tasas de crecimiento. Asimismo, su baja tolerancia a la salinidad limita su desarrollo en aguas estuarinas.
- 3) La posesión de flagelo, la capacidad de mixotrofia y el moderado tamaño de los organismos del grupo V les permite sobrevivir en ambientes con poca disponibilidad de luz y mezcla de la columna de agua. Su tolerancia a amplios rangos de salinidad les permite desarrollarse en ambientes dulceacuícolas a marinos.

Predicciones

- 1) El grupo VII dominará en los sitios lénticos y eutróficos.
- 2) El grupo V dominará en ambientes con baja disponibilidad de luz (turbios) y mezcla de la columna de agua.

Objetivos

Objetivo general

Evaluar la estructura comunitaria y factores ambientales condicionantes del fitoplancton en el Río Uruguay – Río de la Plata utilizando grupos funcionales fitoplanctónicos basados en morfología (GFBM).

Objetivos específicos

- 1) Explorar la variabilidad temporal y espacial de las variables ambientales físicas y químicas.
- 2) Analizar la variación espacial y temporal de los estimadores globales de la comunidad de fitoplancton y su relación con las variables ambientales.
- 3) Analizar la variación espacial y temporal de los grupos VII y V y su relación con las variables ambientales.

Materiales y Métodos

Área de estudio

Río Uruguay

El Río Uruguay (RU) es el segundo río más caudaloso en la cuenca del Plata, nace en el estado de Santa Catarina (Brasil) y tiene un recorrido de 1800 km hasta su desembocadura en el Río de la Plata (RdIP). Las principales actividades del uso del suelo en su cuenca son la cría extensiva de ganado, y el cultivo de soja, arroz y maíz (O'Farrell & Izaguirre, 2014). Sólo pequeños fragmentos del bosque nativo asociado al río están conservados, sobre todo en los valles fluviales y laderas más empinadas (O'Farrell & Izaguirre, 2014). Con la excepción de estos lugares, casi toda la vegetación nativa ha sido sustituida por cultivos y pasturas. Además de estas actividades agrícolas y ganaderas uno de los factores más importantes que afectan la calidad del agua del río es la construcción de más de 20 represas hidroeléctricas, una de ellas en territorio uruguayo (Ferrari et al., 2011). En particular, el bajo RU, se ve muy afectado por

la represa de Salto Grande. Esta represa fue construida en 1979, tiene un caudal medio histórico que oscila entre 2800 y 5563 m³s⁻¹, una profundidad media de 6,4 m (máx. 35 m) y un tiempo de retención del agua que varía estacionalmente, pero en promedio es de 11,3 días (O'Farrell & Izaguirre, 2014). El embalse tiene forma dendrítica con dos subambientes bien diferenciados, una zona central que abarca el 70% de la superficie y cinco brazos laterales con distintas características (Berón, 1990). El brazo correspondiente al arroyo Gualeguaycito se encuentra en las proximidades de la represa y ha desarrollado históricamente floraciones de algas y cianobacterias (Bordet, 2003). Frente a este brazo, en el lado uruguayo se encuentra el brazo Itapebí. Entre la ciudad de Paysandú hasta la ciudad de Fray Bentos el río contiene grandes sistemas de islas en su cauce. A partir de la ciudad de Fray Bentos las islas desaparecen y el río se ensancha hasta su desembocadura. 80 km aguas debajo de Fray Bentos, frente a la ciudad de Nueva Palmira, desemboca el Río Paraná que por su extensión y caudal es el río más importante de la cuenca del Plata.

Río de la Plata

El Río de la Plata (RdLP) comienza en la latitud 33° 55' 00"10 S, que en la margen uruguaya corresponde a unos kilómetros aguas arriba de la ciudad de Nueva Palmira, y en la margen argentina al Delta del Paraná. Las principales actividades económicas que se desarrollan son el transporte, la pesca y el turismo. A la vez, en sus márgenes se localizan dos grandes ciudades como lo son Buenos Aires y Montevideo, por lo que recibe la descarga de sus desechos domésticos e industriales (Gómez, 2014). Los principales tributarios del RdLP son el Río Paraná (17000-21700 m³s⁻¹) y el RU (4600-5300 m³s⁻¹) que juntos constituyen el 97% de la descarga total (Gómez, 2014), y por otro la intrusión marina del Océano Atlántico. Esto lo convierte en un estuario micromareal (amplitud mareal < 1 m, Sathicq et al., 2015) con fuertes gradientes en salinidad, turbidez, luz, concentración de nutrientes, entre otros (Bianchi, 2007). El tiempo de residencia medio del agua es de 35 días. La marea, el viento y la descarga fluvial, que varían a distinta escala temporal, juegan un papel preponderante en la hidrodinámica del sistema. La marea varía a escala horaria mientras que la intensidad de viento lo hace a escala diaria y la descarga fluvial a escala mensual e interanual (Nagy et al., 1998). Está dividido en tres zonas morfo-hidrológicas diferentes. La zona superior interna, con un régimen fluvial, se extiende hasta el límite máximo histórico de la intrusión salina, que corresponde aproximadamente al límite entre los departamentos de Colonia y San José en la costa Norte del RdLP. Luego le sigue una región intermedia caracterizada por un régimen fluvial y mareal que se extiende hasta el

delta fluvio-mareal progresivo llamado la Barra del Indio (Nagy et al., 1998). Por último, está comprendido por una zona exterior que se extiende hasta la línea imaginaria que une Punta Rasa y Punta del Este, en las márgenes sur y norte, respectivamente. Esta zona contiene aguas salobres y marinas de salinidad variable según las mareas, vientos y aportes de agua dulce de la cuenca (Boschi, 1988).

Campañas de muestreo

Se realizaron 6 campañas de muestreo en los meses de enero, marzo, junio, octubre y diciembre de 2013 y marzo de 2014, cubriendo las cuatro estaciones del año (Tabla 1). Se muestrearon seis sitios a lo largo del RU y RdIP; Salto, Fray Bentos, Carmelo, Colonia, Montevideo y Punta del Este (Fig. 1, Tabla 1). En cada uno de los sitios se tomaron muestras en dos estaciones correspondientes a aguas abiertas (AA) y costa (CO), excepto en el caso de Salto, donde no se mantuvo el esquema costa-aguas abiertas, sino que las estaciones de AA y CO correspondieron a los brazos del embalse generados por los ríos Gualeguaycito e Itapebí, respectivamente. Para acceder a los sitios de muestreo se utilizaron embarcaciones de la Asociación Honoraria de Salvamentos Marítimos y Fluviales (ADES) desde Carmelo hasta Punta del Este, en Salto Grande gracias a la Comisión Técnica Mixta de Salto Grande (CTM) y en Fray Bentos a bordo de una embarcación privada contratada.

Tabla 1. Descripción de los sitios muestreados incluyendo el código para cada sitio donde AA corresponde a aguas abiertas y CO a costa. Se incluye información sobre la localidad, el sitio de referencia, coordenadas, distancia a la costa y fechas de cada muestreo. RU: Río Uruguay, RdIP: Río de la Plata.

Código	Localidad	Sitio de referencia	Latitud	Longitud	Distancia Costa (km)	Fechas de muestreo
SAAA	Salto (RU)	Brazo Gualeguaycito	31° 12' S	57° 59' O	3,7	23/01, 20/03, 26/06, 09/10 y 04/12 de 2013 y 25/03 de 2014
SACO	Salto (RU)	Brazo Itapebí	31° 11' S	57° 52' O	0	
FRAYAA	Fray Bentos (RU)	Frente a las Cañas	33° 10' S	58° 23' O	2,4	24/01, 21/03, 27/06, 10/10, 05/12 de 2013 y 24/03 de 2014
FRAYCO	Fray Bentos (RU)	Al S de la Prefectura Nacional Naval	33° 10' S	58° 21' O	0	
CAAA	Carmelo (RdIP)	Frente a Carmelo, Veril de canal	34°00' S	58°22' O	5,8	20/01, 16/03, 22/06, 06/09, 08/12 de 2013 y 29/03 de 2014
CACO	Carmelo (RdIP)	Entre Punta Piedras y muelle	34°00' S	58° 17' O	0	
COAA	Colonia (RdIP)	Canal del medio NW de isla San Gabriel	34°28' S	57° 55' O	5,9	21/01, 17/03, 23/06, 05/10, 07/12 de 2013 y 30/03 de 2014
COCO	Colonia (RdIP)	Ensenada de la Colonia	34°27' S	57° 51' O	0	
MOAA	Montevideo (RdIP)	Al SE de Buen Viaje	34°58' S	56° 05' O	7,7	22/01, 23/03, 28/06, 12/10, 30/11 de 2013 y 23/03 de 2014
MOCO	Montevideo (RdIP)	Playa Pocitos	34°55' S	56° 08' O	0	
PEAA	Punta del Este (RdIP)	W de Punta Britos Isla Gorriti	34°57' S	55° 02' O	6,4	27/01,24/03, 30/06, 13/10, 01/12 de 2013 y 01/03 de 2014
PECO	Punta del Este (RdIP)	Playa Mansa	34°55' S	54° 58' O	0	



Figura 1. Mapa indicando los sitios muestreados en el bajo Río Uruguay y Río de la Plata. Salto (SAAA y SACO), Fray Bentos (FRAYAA y FRAYCO), Carmelo (CAAA y CACO), Colonia (COAA y COCO), Montevideo (MOAA y MOCO) y Punta del Este (PEAA y PECO). Los sitios terminados en AA, representan el muestreo en aguas abiertas y los terminados en CO el muestreo en costa.

Colecta de muestras y medición de variables *in situ*

En cada estación de muestreo se midió la intensidad del viento (ms^{-1}), la intensidad de la luz en agua y aire con fotoradiómetro ($\mu\text{mol fotón m}^2 \text{seg}^{-1}$), la temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$), la profundidad de la columna de agua con ecosonda (m) y disco de Secchi (DS). Utilizando un multiparámetro HORIBA U-50 se registraron en superficie y fondo la temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), conductividad (mScm^{-1}), oxígeno disuelto (OD, mgL^{-1}), turbidez (NTU) y salinidad. También se realizaron perfiles en profundidad y en cada estación de muestreo de temperatura ($^{\circ}\text{C}$), irradiancia ($\mu\text{mol fotón m}^{-2}\text{s}^{-1}$), salinidad y fluorescencia (UFR) para los meses de junio,

octubre, diciembre de 2013 y febrero de 2014 con el equipo CTD Seabird 19V plus. El coeficiente de extinción de la luz (k_d , m^{-1}) se calculó con los datos del fotoradiómetro. Se tomaron muestras de agua para nutrientes, alcalinidad y variables biológicas (fitoplancton, toxinas, zooplancton) con una botella Niskin (subsuperficialmente). Las muestras para toxinas fueron congeladas, las muestras para conteo de fitoplancton fueron fijadas con solución de Lugol (0,3 a 1% según concentración de la muestra) y las muestras para nutrientes fueron filtradas (GF/F filtro de fibra de vidrio Milipore) y congeladas ($-20^{\circ}C$). Para la cuantificación de mircozooplancton se filtraron de 10 a 20 litros de agua por un tamiz de $50 \mu m$ y se fijaron con solución Lugol. Se realizaron también muestreos cualitativos de fitoplancton con red de arrastre con una malla de $25 \mu m$ de poro donde se sacaron dos réplicas, una fijada con formol al 4% y otra conservadas en frío. Para analizar la comunidad de mesozoplancton se realizaron arrastres con una red de $68 \mu m$ de poro y posteriormente se fijaron con formaldehído.

Análisis de muestras en laboratorio

Clorofila-a

La determinación de clorofila-a (clo-a, $\mu g L^{-1}$) fue realizada en el Laboratorio de Microbiología del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (IIBCE) mediante extracción con etanol. Para esto se filtraron volúmenes entre 50 y 200 mL de agua por filtros Whatman GF/F (tamaño de poro nominal ca. $0,7 \mu m$) que se conservaron a $-20^{\circ}C$. El pigmento se extrajo en etanol 95% en oscuridad por 24hs a $4^{\circ}C$ (Jespersen & Christoffersen, 1987).

Fitoplancton

La identificación, conteo y biovolumen de fitoplancton fueron realizados en el laboratorio de Ecología, Evolución y Etología (EEE) del IIBCE. La identificación taxonómica de fitoplancton, a partir de las muestras de arrastre con red se realizó con microscopio óptico invertido Olympus CKX41 con una magnificación de hasta 1000X. La cuantificación de los organismos fitoplanctónicos se realizó en el microscopio invertido Olympus IX81 usando objetivos de 10-40X, el cual tiene integrada una cámara CCD de alta velocidad marca Olympus DP71, donde se fotografiaron y tomaron medidas de los organismos utilizando el software Cell F. Las muestras para análisis cuantitativo se sedimentaron en cámaras Utermöhl de diferente volumen; 2, 10 y 25 ml de acuerdo a la concentración de la muestra. Se realizaron conteos por

bandas hasta alcanzar 100 organismos de la especie más abundante o 400 organismos en total. La abundancia fitoplanctónica se calculó según:

$$N = CA/aSV$$

Donde N es la abundancia de organismos en org.ml⁻¹, C es el número de organismos contados, A el área del fondo de la cámara (mm²), a el área del campo o banda contada (mm²), S el número de bandas contadas y V el volumen de la cámara (ml) (Uthermöhl, 1958). Durante el conteo se tomaron medidas de todos los organismos observados registrando las dimensiones correspondientes al largo, ancho y profundidad de los organismos con el software antes mencionado. Con ellas se realizaron los cálculos de volumen (V, μm³) y superficie (S, μm²) individual utilizando las aproximaciones geométricas más adecuadas (Hillebrand et al., 1999; Sun & Liu, 2003). Con estos últimos dos se calculó la relación superficie/volumen individual (S/V, μm⁻¹). Además, se consideró la dimensión lineal máxima (MLD, μm) como rasgo de la morfología individual. Para organismos coloniales con mucílago, los cálculos de volumen fueron hechos para toda la colonia incluyendo el mucílago. En los casos de colonias de gran tamaño, se registró explícitamente la medida de profundidad, que se realizó moviendo el micrómetro del microscopio desde la primera célula visible hasta la última célula visible. El biovolumen (BV) se calculó multiplicando la abundancia de los organismos por su volumen individual. De acuerdo con sus rasgos morfológicos los organismos fueron clasificados en GFBM utilizando la clasificación propuesta por Kruk et al., (2010) y el algoritmo desarrollado en el software libre R y disponible en Kruk & Segura, (2012). Las especies fueron además clasificadas en las principales clases taxonómicas (cianobacterias, diatomeas, dinoflagelados, criptofitas, clorofitas, silicoflagelados y crisofitas).

Zooplankton

Los conteos de zooplankton fueron realizados en la sección Limnología de la Facultad de Ciencias, (UdelaR) mediante alícuotas según Paggi & José de Paggi (1974). Cada muestra de zooplankton fue llevada a 100 o 200 ml en un recipiente graduado dependiendo de la densidad de organismos. Luego de homogeneizar se retiró una alícuota con una pipeta automática y fue contada en cámaras Sedgewick-Rafter de 1 y 5 ml a 100 X y 200 X. Se cuantificaron un total de 50 organismos de la especie más abundante de cada grupo en cada muestra. La abundancia

se expresó como ind L⁻¹ y las especies se agruparon en los principales grupos taxonómicos (i.e. copépodos, rotíferos, apendicularia, etc).

Nutrientes y alcalinidad

Los análisis de nutrientes se realizaron en el Departamento de Análisis de Productos Agropecuarios – Laboratorio de Toxinas Naturales (TOX) del LATU por espectrofotometría, cromatografía de iones y métodos electroquímicos, según el caso. El amonio se midió por inyección en flujo, basado en QuikChem Method 10-107-06-2-P (modificado) y por el método electrométrico basado en la norma estadounidense Standard Methods: 4500 NH₃-D. El nitrato (NO₃) fue estimado mediante inyección de flujo (FIA, por su sigla en inglés), QuikChem Method 10-107-04-1. El nitrito (NO₂) reducido a NO₃, más el NO₂ pre-existente, fueron determinados por diazotización con sulfanilamida seguida de una reacción acoplada con diclorhidrato de N-(1-naftil) etilendiamina y el color magenta resultante se midió a 520 nm. El nitrógeno total (NT) se estimó según la norma ISO/TR 11905-2:1997. El fósforo reactivo (PRS) fue determinado de acuerdo a lo establecido en la norma ISO 6878:2004 y los resultados fueron confirmados por cromatografía de iones de acuerdo a ISO 10304-1:2007. El fósforo total (PT) también se analizó utilizando FIA, pero según el método del fabricante del equipo Lachat, QuikChem Method 31-115-01-3-D. Los silicatos (SiO₂) fueron evaluados por medio del método de determinación espectrofotométrico del molibdosilicato siguiendo la norma estadounidense Standard Methods: 4500-SiO₂ C. La alcalinidad fue estimada por titulación (APHA, 1998).

Toxinas

El análisis de microcistina-LR se realizó en el Departamento de Análisis de Productos Agropecuarios – Laboratorio de Toxinas Naturales (TOX) del LATU. La microcistina-LR fue cuantificada por HPLC mediante cromatografía líquida con detector arreglo de diodo PEC.AGROPEC.071, basado en la Norma ISO 20179; 2005 y Lawton et al. (1994). La puesta a punto de la metodología para la detección y cuantificación de Gonyautoxinas (GTX) 1, 2, 3 y 4 se llevó a cabo en el Departamento de Análisis de Productos Agropecuarios – Laboratorio de Toxinas Naturales (TOX) del LATU. La técnica seleccionada se basó en la detección por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC) con detector de fluorescencia (Oshima, 1995).

Análisis de datos

Todos los análisis fueron realizados con el programa estadístico R (R Core Team, 2016). Se analizaron las relaciones bivariadas entre las variables ambientales, las variables de respuesta, y entre las variables ambientales y de respuesta mediante el coeficiente de correlación de Spearman, indicado como r_s en el texto. Las diferencias entre distintos grupos de organismos fueron testeadas con la prueba de Kruskal-Wallis (KW).

Se utilizaron análisis de componentes principales (ACP) para conocer el ordenamiento de los muestreos y su relación con las variables ambientales. Las variables explicativas fueron centradas y estandarizadas. Este análisis fue hecho con el comando “rda” del paquete vegan (Oksanen et al., 2016)

Se creó una variable categórica con dos niveles llamada “tipo de sistema”, que separa a los sitios en “lótico” si el principal movimiento del agua es unidireccional horizontal y “léntico” si el principal movimiento del agua no es unidireccional horizontal y el tiempo de residencia del agua es alto.

Se utilizaron modelos lineales para evaluar la relación entre el BV total de fitoplancton y las variables ambientales. La elección de los modelos fue mediante selección por pasos, criterio de Akaike (AIC) y análisis de los residuales (para verificación de los supuestos). La variable de respuesta fue logaritmizada (en base 10) y las explicativas centradas y estandarizadas. La selección por pasos fue realizada en ambas direcciones (direction = “both”) con el comando “step” del programa estadístico R (R Core Team, 2016).

Para analizar la relación entre el BV del grupo VII y las variables ambientales se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM). Debido a la distribución (conteo con exceso de ceros) y sobredispersión (varianza mucho mayor que la media) de la variable de respuesta se utilizó una distribución binomial negativa. La elección de los modelos fue mediante selección por pasos, AIC y análisis de los residuales. La variable de respuesta fue logaritmizada (en base 10) y las explicativas centradas y estandarizadas. La selección por pasos fue realizada en ambas direcciones (direction = “both”) con el comando “step” del programa estadístico R. También

fueron considerados los modelos con menos de 2 puntos de diferencia del modelo con el menor AIC (Burnham & Anderson, 2002).

Luego para conocer qué variables ambientales explicaban la dominancia de los subgrupos se construyó un árbol de clasificación (CART). Los árboles de clasificación son creados por partición binaria recursiva de la variable de respuesta en regiones que son cada vez más homogéneas (nodos), hasta construir los nodos finales, con la menor varianza posible (Breiman, 2001). El árbol fue construido con el comando “rpart” de la librería “rpart” (Therneau et al., 2015) programa estadístico R. La variable dependiente utilizada fue categórica, con tres niveles, DC, DG y M, según el subgrupo que representara más del 50% del BV del grupo V en cada muestreo, las variables explicativas incluidas inicialmente fueron una categórica: sistema, y varias continuas: PT, NT, temperatura, SiO₂, salinidad, viento, turbidez, profundidad y caudal en salto.

Se evaluó el desempeño del árbol construido por el método de validación cruzada. Los parámetros para evaluar el desempeño fueron la exactitud y la confiabilidad. Un buen modelo predictivo debe tener altos valores de exactitud y confiabilidad. La exactitud se calcula a partir de una matriz de confusión, que es una tabla utilizada para describir el desempeño de un modelo de clasificación. En esta tabla se clasifican los resultados del modelo en predichos y observados, cuando el resultado predicho (tanto negativo como positivo) coincide con lo observado se lo llama “verdadero”, y cuando no coincide se lo llama “falso”. A partir de esto se calcula la exactitud con la siguiente fórmula;

$$Exactitud = \frac{Verdaderos\ Positivos + Verdaderos\ Negativos}{Total\ de\ Casos}$$

Y la confiabilidad a partir de la exactitud como:

$$Confiabilidad = \frac{Exactitud\ observada - Exactitud\ esperada}{1 - Exactitud\ esperada}$$

Se llevó a cabo una revisión bibliográfica en revistas arbitradas utilizando el buscador Google Scholar, sobre tasas de crecimiento máxima ($\mu_{m\acute{a}x}$) de las especies de fitoplancton clasificadas como grupo V. Se buscaron experimentos bajo condiciones no limitantes (luz o nutrientes) a una misma temperatura (20° C) y salinidad 0 si eran especies de agua dulce y 30 si eran especies

marinas. En total se recabaron 35 $\mu_{\text{máx}}$ de 15 especies diferentes y se realizaron test no paramétricos para saber si éstas eran significativamente diferentes entre los subgrupos creados.

Resultados

Caracterización ambiental

Se observó un amplio gradiente en el espacio tanto en las variables físicas (i.e. viento, luz incidente, temperatura, entre otras) como químicas (conductividad, nutrientes disueltos, etc) (Tabla 2, Apéndice I) entre sitios. La salinidad fue cero desde Salto a Colonia en todos los meses de estudio, aumentando hacia Montevideo con los valores máximos en Punta del Este (Fig. 2A). La mayor variabilidad fue observada en Montevideo (CV= 154%) con un rango de 5,3 a 33,8. La temperatura mostró un gradiente espacial siendo mayor en Salto y disminuyendo hacia Punta del Este, independientemente de la época del año (Fig. 2B). La turbidez fue máxima en Carmelo y Colonia, y estuvo correlacionada con los demás indicadores del ambiente lumínico; negativamente con DS ($r_s = -0,83$, $p < 0,01$) y positivamente con el k_d ($r_s = 0,72$, $p < 0,01$) (Fig. 2C). El PT y PRS no mostraron una tendencia en el espacio ni estuvieron correlacionadas con ninguna de las variables medidas (Fig. 4A, Tabla 2). La salinidad estuvo correlacionada negativamente con algunas formas de nitrógeno (NT, NO_3 y $r_s = -0,73$, $r_s = -0,73$) y el SiO_2 ($r_s = -0,85$, $p < 0,001$, respectivamente) y positivamente con el aumento de la luz en el agua (DS: $r_s = 0,43$, turbidez: $r_s = -0,38$ y k_d : $r_s = -0,62$, $p < 0,01$) y la conductividad ($r_s = 0,87$, $p < 0,001$). Es decir, los sitios con mayor salinidad tuvieron menores concentraciones de nitrógeno y sílice y mayor transparencia. Temporalmente las variables que mostraron mayor variación fueron la temperatura y la intensidad de luz que fueron menores en los meses de invierno y mayores en los meses de verano (Fig. 2D).

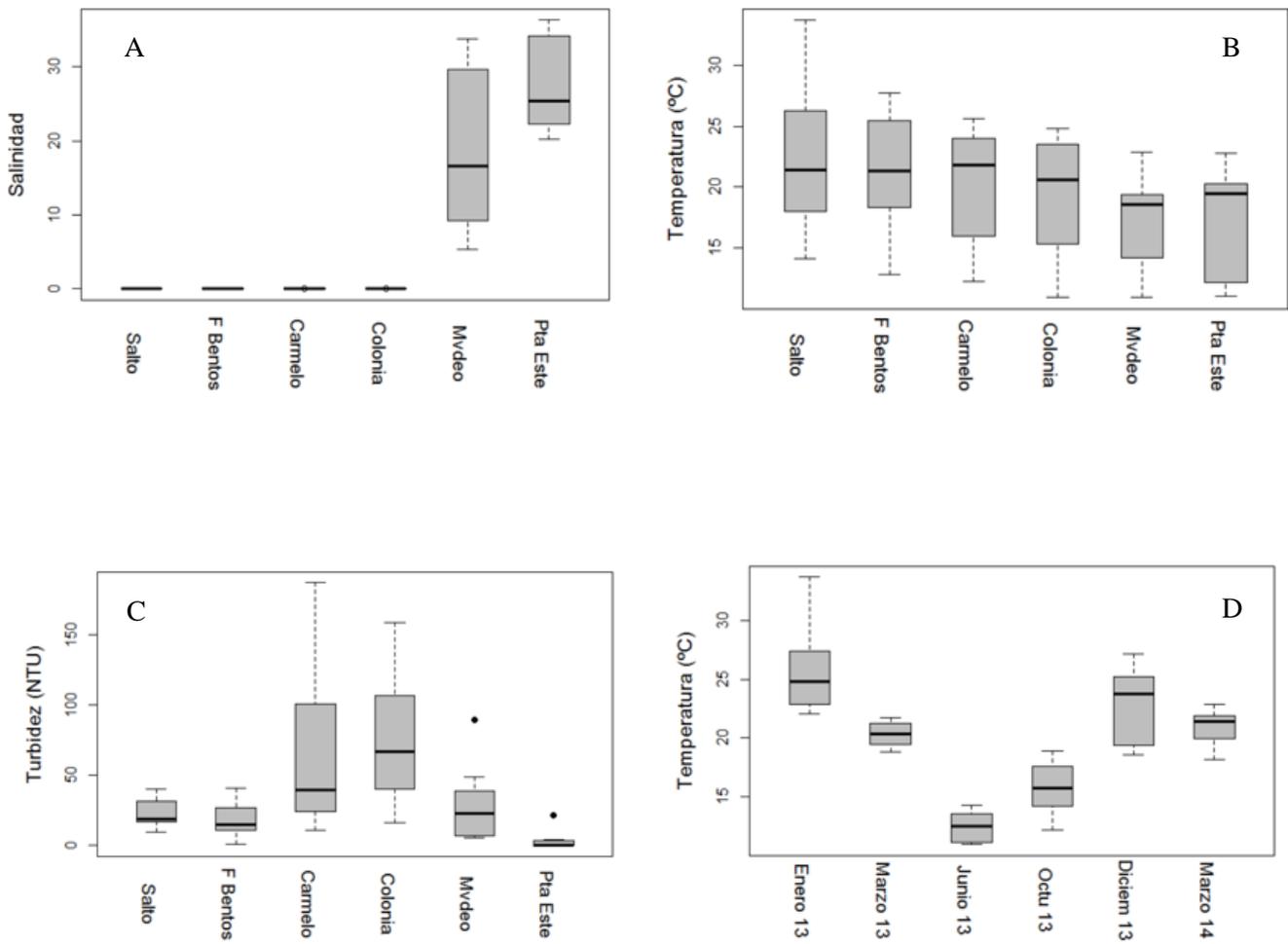


Figura 2. Variación espacial de la salinidad (A), temperatura (B), y turbidez (C) de los sitios muestreados y variación temporal de la temperatura (D). En los diagramas de cajas la línea negra representa la mediana, el piso y techo representan el primer y tercer cuartil respectivamente, los extremos de las líneas punteadas el intervalo de confianza del 95% y los puntos negros los valores extremos de la variable. Los sitios muestreados fueron Salto, Fray Bentos (F Bentos), Carmelo, Colonia, Montevideo (Mvdeo) y Punta del Este (Pta Este) en los meses de enero, marzo, junio, octubre (Octu 13) y diciembre de 2013 (Diciem 13) y marzo de 2014.

Tabla 2. Promedio y rangos por sitio combinando todas las réplicas, zonas y fechas de clorofila-a (clo-a), biovolumen total de fitoplancton (BV) y nutrientes disueltos; amonio (NH₄), nitrato (NO₃), sílice reactivo (SiO₂) y fósforo reactivo soluble (PRS).

Sitio	Clo-a (µgL ⁻¹)	BV (mm ³ L ⁻¹)	NH ₄ (mgL ⁻¹)	NO ₃ (mgL ⁻¹)	SiO ₂ (µgL ⁻¹)	PRS (µgL ⁻¹)
Salto	7,9	361,4	3	1,8	14375	19,9
	0,89-29,8	0,2-2188	<0,01-16	0,4-3,6	12300-16600	<4-53
Fray Bentos	0,6	0,5	6,2	2,1	16236	19,9
	0,1-2,1	0,1-3,4	<0,01-19	0,7-3,8	13000-25400	<4-59
Carmelo	0,8	1,4	7,4	1,8	14183	27,7
	0,3-1,9	ind-3,8	<0,01-19	1,1-3,3	11900-16600	<4-64
Colonia	0,8	4,7	4,5	1,7	14250	31,4
	0,1-1,4	ind-42,6	<0,01-16	1,4-2,5	12400-16100	<4-67
Montevideo	1,2	2,35	0,04	0,6	6142	23,8
	0,3-2,5	0,1-6,7	<0,01-0,15	0,4-1,5	2200-11900	3-69
Punta del Este	2,4	19,8	3,6	0,4	4707	21,6
	0,6-7,9	0,6-141,4	<0,01-16	0,4-0,5	640-11100	<4-67,6

Comparando los perfiles en profundidad de distintas variables, observamos que en general Montevideo y Punta del Este fueron los sitios con mayor frecuencia de estratificación, mientras que los demás sitios estuvieron mayormente mezclados. En ninguno de los meses muestreados hubo variaciones de temperatura entre superficie y fondo para Fray Bentos, Carmelo y Colonia, mientras que para Salto, Montevideo y Punta del Este se observaron distintas situaciones dependiendo de la época del año. Por ejemplo, en invierno (junio) la temperatura en toda la columna de agua fue la misma para Salto (14,5°C), Fray Bentos (14,7°C), Carmelo (14,4°C) Colonia (13,8°C) y Punta del Este (11,9°C) mientras que en Montevideo la temperatura fue mayor en fondo (14,4°C) que en superficie (11,8°C), encontrándose la columna de agua inversamente estratificada (Fig. 3B). En verano (diciembre 2013) tampoco hubo variaciones de temperatura entre superficie y fondo para Fray Bentos (25,9°C), Carmelo (25°C), Colonia (24,4°C) y Montevideo (19,5°C), mientras que se observó mayor temperatura en superficie que en fondo para Salto (27,6-25,2°C, respectivamente) y Punta del Este (20,1-17,5°C, respectivamente) (Fig. 3A). La salinidad de Salto, Fray Bentos, Carmelo y Colonia fue de cero

en toda la columna de agua en todos los meses muestreados, mientras que en Montevideo hubo variación entre superficie y fondo tanto en junio (8,8-24,9°C, respectivamente) como en diciembre (15,6-21,2°C, respectivamente), observándose una estratificación salina ambos meses. La misma diferencia de salinidad entre superficie y fondo se observó en Punta del Este en diciembre (26,2-31,4°C, respectivamente) pero no en junio (18,7°C) (Fig. 3C y D).

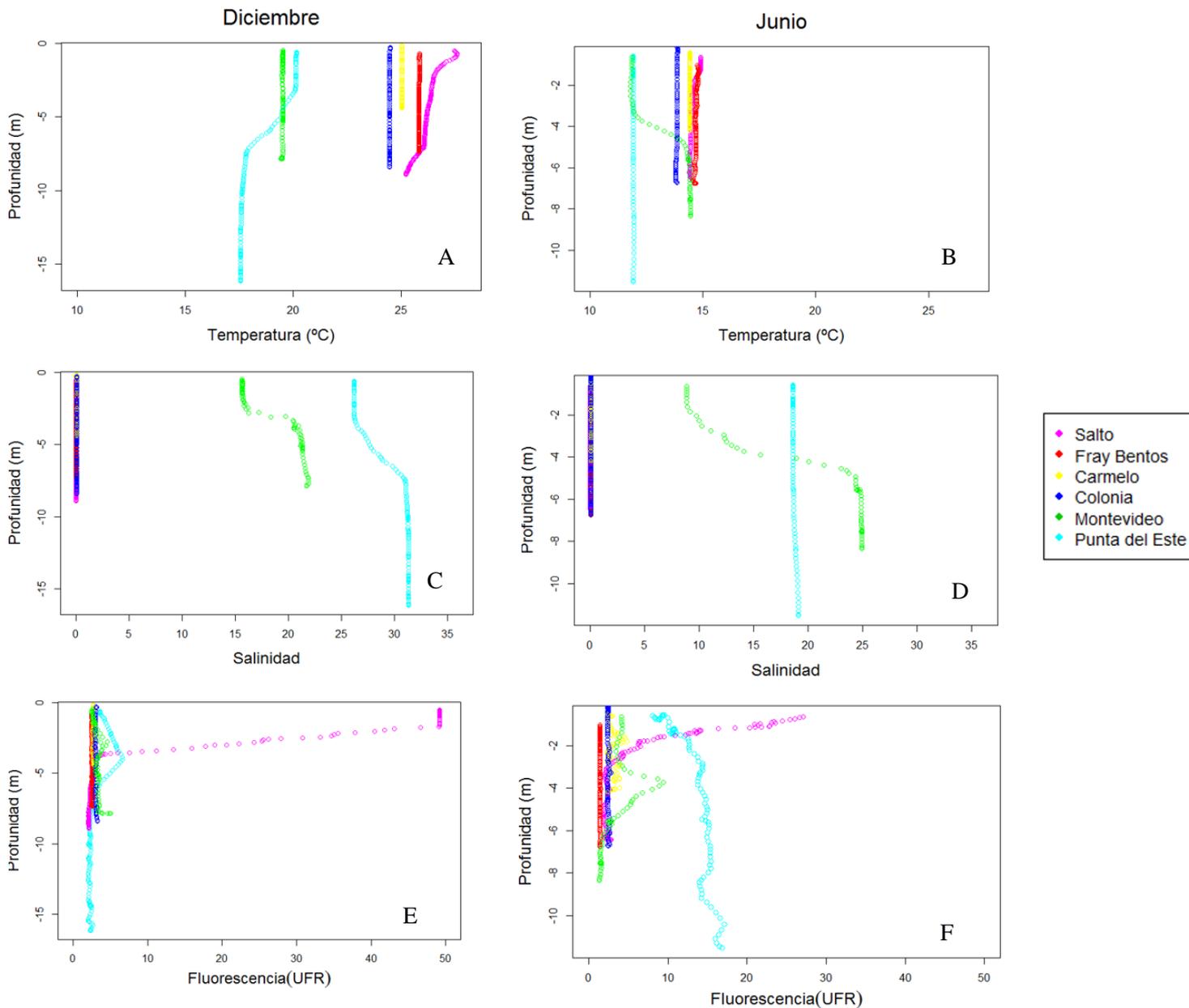


Figura 3. Perfiles de temperatura (°C), salinidad y fluorescencia (UFR) para los diferentes sitios en el muestreo de diciembre de 2013 (A, C y E, respectivamente) y junio de 2013 (B, D y F, respectivamente).

La abundancia zooplanctónica aumentó hacia los extremos del gradiente, Salto y Punta del Este (Fig. 4C). Sin embargo, la composición de la comunidad difirió entre sitios. En Salto dominaron los rotíferos, siendo los géneros *Brachionus*, *Polyarthra* y *Keratella* los más comunes. Los rotíferos fueron el grupo más abundante en todos los sitios límnicos, disminuyendo desde Salto hacia Colonia. En los sitios estuarino-marinos, Montevideo y Punta del Este, la composición de la comunidad cambió radicalmente, siendo los copépodos y cladóceros marinos los más abundantes. También hubo una gran diversidad de otros grandes grupos marinos, como Apendicularios, Ctenóforos, Quetognatos, entre otros.

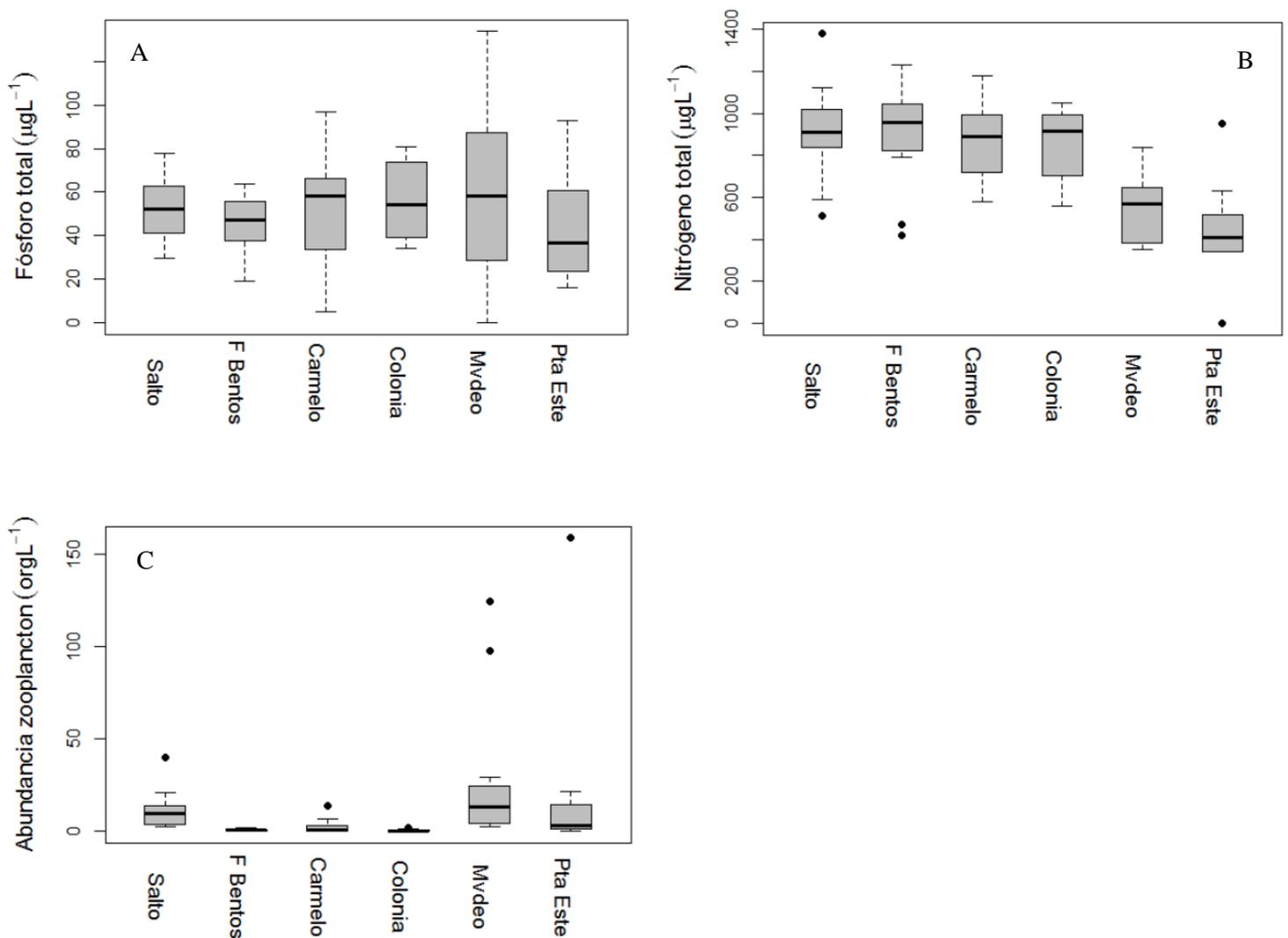


Figura 4. Variación espacial del fósforo total (A), nitrógeno total (B) y abundancia de zooplancton (C) en los sitios muestreados. En los diagramas de caja la línea negra representa la mediana, el piso y techo representan el primer y tercer cuartil respectivamente, los extremos de las líneas punteadas el intervalo de confianza del 95% y los puntos negros los valores extremos de la variable. Los sitios muestreados fueron Salto, Fray Bentos (F Bentos), Carmelo, Colonia, Montevideo (Mvdeo) y Punta del Este (Pta Este).

En el análisis de la distribución de los sitios en función de las variables ambientales con el análisis de componentes principales (ACP) mostró a la temperatura, abundancia de zooplancton, NT, profundidad, salinidad y k_d como las más importantes. La proporción de varianza explicada por los dos primeros ejes fue de 65 % y por los tres primeros fue de 82 %. Las variables que más aportaron al primer eje fueron la salinidad de forma positiva y el k_d y el NT de forma negativa, mientras que al segundo eje fueron la temperatura y profundidad positivamente. Las muestras se asociaron según los sitios en el espacio sin reflejar un patrón temporal claro (Fig. 5). Especialmente se observó que los muestreos en Montevideo y Punta del Este estuvieron asociados a altos valores de salinidad, profundidad y abundancia de zooplancton, junto con bajo k_d y concentración de NT (Fig. 5). Por otro lado, las estaciones de Fray Bentos, Carmelo y Colonia, estuvieron asociadas a altos valores de NT y k_d (Fig. 5). Finalmente, los muestreos de Salto estuvieron asociados a mayores temperaturas y profundidad, separadamente de los demás sitios.

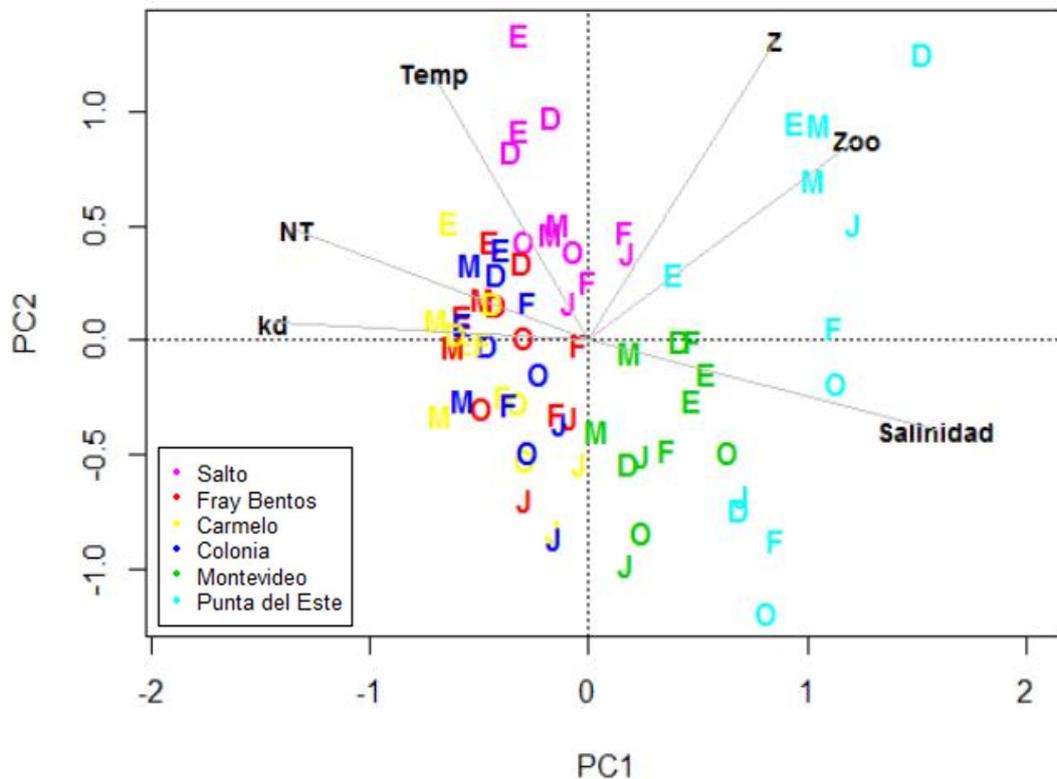


Figura 5. Diagrama de ordenación del análisis de componentes principales (ACP) para todos los muestreos realizados. Las variables ambientales centradas y estandarizadas están representadas por flechas sólidas con los nombres en negrita; nitrógeno total (NT, μgL^{-1}), temperatura (Temp, $^{\circ}\text{C}$), abundancia zooplancton (Zoo, orgL^{-1}), coeficiente de extinción de la luz (k_d , m^{-1}), profundidad (Z, m) y salinidad. Los sitios están representados con letras de distintos colores y cada letra simboliza la letra inicial del mes en que se realizó el muestreo. E; enero, M; marzo, J; junio, O; octubre, D; diciembre, F; marzo 2014.

Descriptores de la comunidad fitoplanctónica; biovolumen, clorofila-a y riqueza específica

Los tres indicadores de abundancia de fitoplancton estuvieron correlacionados entre sí (BV - clo-a, $r_s=0,60$, BV - abundancia, $r_s=0,55$, clo-a - abundancia, $r_s=0,54$, en todos los casos $p<0,001$) y fueron máximos hacia los extremos del gradiente, en las estaciones de Salto y Punta del Este, y mínimo en Fray Bentos, Colonia y Carmelo (Fig. 6 A y B). No hubo una tendencia temporal marcada en ninguno de los indicadores, salvo el BV que fue levemente mayor en los meses de verano de 2013 (datos no mostrados). La riqueza estuvo correlacionada positivamente con la clo-a ($r_s=0,38$, $p<0,01$), el BV total ($r_s=0,35$, $p<0,01$) y la abundancia ($r_s=0,36$, $p<0,01$). El número de especies fue máximo en Punta del Este y Montevideo y mínimo en las estaciones fluviales mientras que Salto mostró una situación intermedia (Fig. 6C). Temporalmente no se observó una tendencia en cuanto al número de especies.

La fluorescencia del CTD en superficie estuvo correlacionada con el BV total ($r_s=0,55$, $p<0,001$), abundancia de organismos ($r_s=0,65$, $p<0,001$), y clo-a ($r_s=0,63$, $p<0,001$). En las estaciones de Salto, la mayor cantidad de biomasa se acumuló en la superficie del embalse en todos los meses muestreados (Fig. 3E y F). En Punta del Este, en todos los meses el máximo de fluorescencia se ubicó por debajo de los cuatro metros de profundidad (Fig. 3C y E). En Montevideo, en el muestreo de junio y octubre, el máximo de fluorescencia también se encontró entre los dos y cuatro metros de profundidad (Fig. 3B, D y F). Para el resto de los sitios y fechas la fluorescencia se distribuyó homogéneamente en la columna de agua.

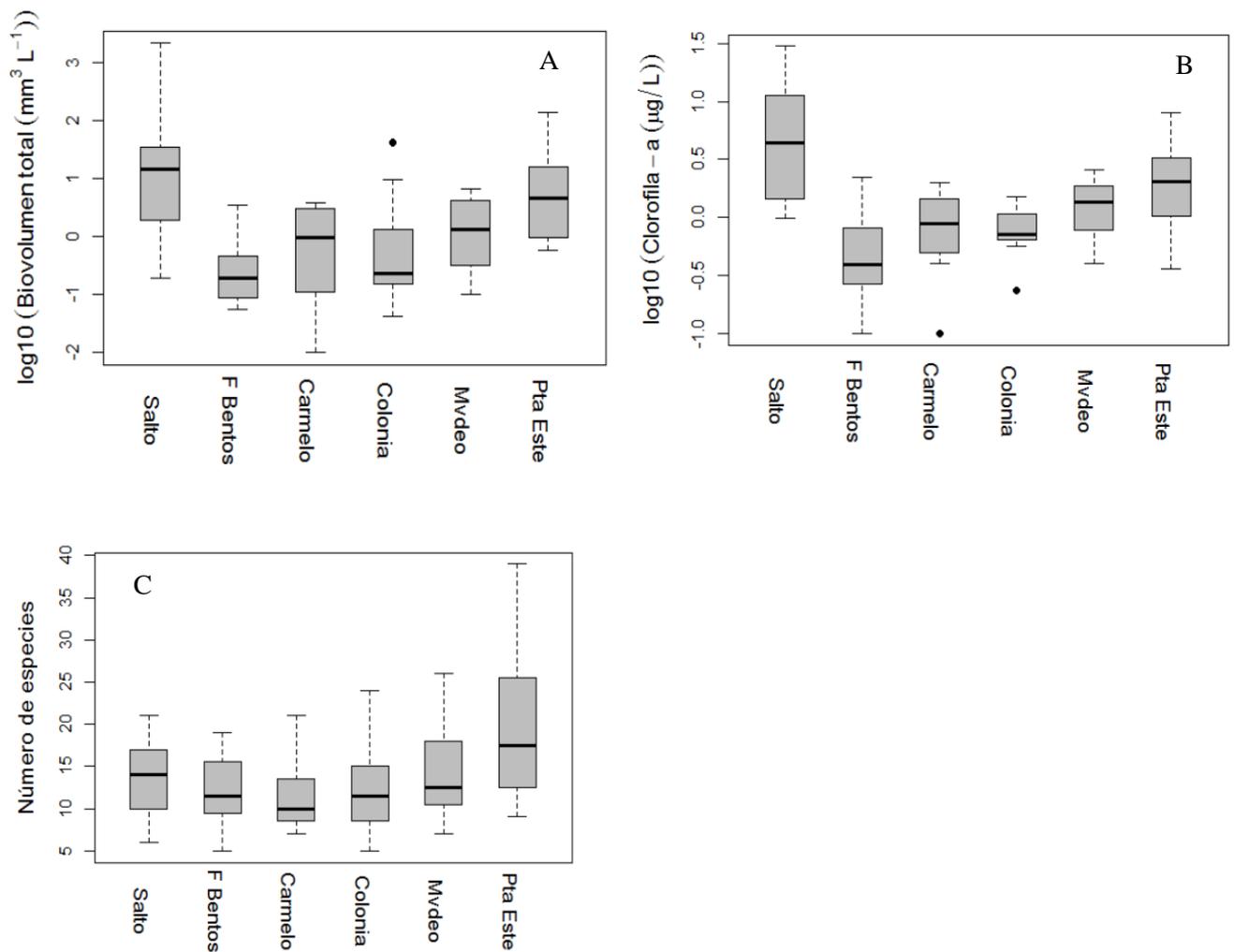


Figura 6. Variación espacial del biovolumen total de fitoplancton logaritmizado (A), clorofila-a logaritmizada (B) y número de especies (C). En los diagramas de caja la línea negra representa la mediana, el piso y techo representan el primer y tercer cuartil respectivamente, los extremos de las líneas punteadas el intervalo de confianza del 95% y los puntos negros los valores extremos de la variable. Los sitios muestreados fueron Salto, Fray Bentos (F Bentos), Carmelo, Colonia, Montevideo (Mvdeo) y Punta del Este (Pta Este) en los meses de enero, marzo, junio, octubre (Octu 13) y diciembre de 2013 (Diciem 13) y marzo de 2014.

Relación del biovolumen total con las variables ambientales.

El BV y la clo-a estuvieron únicamente correlacionadas con la abundancia de zooplancton ($r_s=0,61$ y $r_s=0,62$, $p<0,001$) y la profundidad ($r_s= 0,35$ y $r_s= 0,45$, $p<0,001$) respectivamente. Al dividir los casos según la variable tipo de sistema el número de variables ambientales que se correlacionaron con el BV aumentaron. En el caso de los sistemas lóticos, el BV estuvo correlacionado positivamente con la abundancia de zooplancton, sílice reactivo, profundidad, y NT y negativamente con el k_d mientras que las mismas variables se correlacionaron en los sistemas lénticos pero de forma inversa o no tuvieron relación (Tabla 4).

Tabla 4. Coeficiente de correlación de Spearman (r_s) y nivel de significancia (p) entre el biovolumen total de los sistemas lénticos (BV Léntico; Salto) y lóticos (BV Lótico, Fray Bentos, Carmelo, Colonia, Montevideo y Punta del Este) con distintas variables ambientales; abundancia de zooplancton (Ab Zoo), sílice reactivo (SiO_2), profundidad (Prof), coeficiente de atenuación de la luz (k_d), nitrógeno total (NT), salinidad y nitrato (NO_3). * $p<0,05$, ** $p<0,01$, *** $p<0,001$.

Tipo de Sistema	Ab Zoo (orgL^{-1})	SiO_2 (μgL^{-1})	Prof (m)	k_d (m^{-1})	NT (μgL^{-1})	Salinidad	NO_3 (μgL^{-1})	Cond (mScm^{-1})
BV Léntico (r_s)	0,67*	0,16	-0,56*	0,51*	0,07	-	-0,45	-0.60*
BV Lótico (r_s)	0,41**	0,51***	0,32*	-0,33**	0,41***	0,49***	0,39***	-0,01

En función de estos resultados se decidió dividir los datos en dos conjuntos según el tipo de sistema, en léntico incluyendo solo a Salto y lótico incluyendo al resto de los sitios para modelar el BV total de fitoplancton en función de las variables ambientales. Para ambos conjuntos de datos en los modelos se incluyeron inicialmente las mismas variables ambientales: salinidad, turbidez, SiO_2 , temperatura, profundidad, PT, NT, NO_3 , viento, caudal en Salto, k_d y sistema como variable explicativa. Se obtuvieron dos modelos lineales incluyendo distintas variables ambientales. Para el modelo con los sitios lóticos las variables ambientales seleccionadas fueron la salinidad, la profundidad y el PT (Tabla 5). De estas variables sólo la salinidad tuvo un coeficiente significativo. Este modelo fue el que tuvo el menor AIC con un

$R^2 = 0,30$ ($p < 0,001$). Para el modelo del sistema léntico (sólo Salto) las variables ambientales seleccionadas fueron la profundidad, el k_d y el PT (Tabla 5). De estas variables la profundidad y el k_d fueron significativas. El R^2 del modelo fue de 0,65 ($p < 0,05$) (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados de las regresiones lineales construidas para analizar el efecto de las variables ambientales en el biovolumen de fitoplancton (BV) de los sistemas léntico y lóticos. Para el modelo del sistema léntico (Salto), las variables explicativas seleccionadas fueron; profundidad (Prof), fósforo total (PT) y coeficiente de extinción de la luz (k_d). Para el modelo de los sistemas lóticos (Fray Bentos a Punta del Este) las variables fueron: profundidad (Prof), fósforo total (PT) y salinidad (Sal). Las variables significativas fueron señaladas con asteriscos; * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$. También se muestra el estadístico de calidad de ajuste (R^2), su significancia (p) y el criterio de información de Akaike (AIC) para cada modelo.

Tipo de sistema	MODELOS	R^2 y p	AIC
Léntico	$\log_{10}(\text{BV}) = -0,7\text{Prof}^* + 5,2k_d^* - 2,3\text{PT} + 7,1$	0,65, $p < 0,05$	36,4
	$\log_{10}(\text{BV}) = -1,11\text{Prof}^* + 2,2k_d^* + 7,8$	0,53, $p < 0,05$	37,8
Lótico	$\log_{10}(\text{BV}) = 0,32\text{Sal}^{**} + 0,17\text{Prof} + 0,14\text{PT} + 5,9$	0,27, $p < 0,001$	144,4
	$\log_{10}(\text{BV}) = 0,36\text{Sal}^{***} + 5,9$	0,19, $p < 0,001$	145,1

Composición de GFBM y géneros dominantes

Considerando la totalidad de los muestreos fue posible registrar los siete GFBM (Tabla 6). Los grupos más frecuentes fueron el V (flagelados unicelulares) y el VI (organismos no flagelados con exoesqueleto de sílice), seguido por el grupo IV (organismos de tamaño medio sin rasgos especializados) y VII (grandes colonias con mucílago). Los grupos V y VI estuvieron presentes en el 100% y 95% de los muestreos, mientras que el grupo IV estuvo presente en el 50% y el grupo VII sólo en el 35%. La distribución espacial de la ocurrencia y biovolumen fue diferente entre grupos (Fig. 7). El grupo VII fue el que más biomasa desarrolló, integrado casi exclusivamente por especies de *Microcystis* spp. y fue dominante únicamente en Salto. En este sitio el grupo VII se alternó en dominancia con el grupo V, que disminuyó su BV cuando el grupo V aumentó, principalmente en los meses de junio, octubre y diciembre 2013 (Fig. 8). De Fray Bentos a Punta del Este el grupo que dominó fue el VI, con especies del género *Aulacoseira* spp. dominando Fray Bentos, Carmelo y Colonia, y diatomeas marinas de varios géneros (ej. *Leptocylindrus*, *Cylindrotheca* o *Rhizosolenia*) en Montevideo y Punta del Este (Fig. 7 y 9). En estos últimos sitios también hubo codominancia del grupo V. El grupo I, II y III fueron poco frecuente en los muestreos y mientras el grupo III alcanzó su mayor biomasa en Salto por cianobacterias del género *Dolichospermum*, el resto de los grupos, sobre todo el I y II, estuvieron en bajas biomásas en todos los sitios (Fig. 9). El grupo II que estuvo presente solo en Montevideo representado exclusivamente por silicoflagelados del género *Dyctiocha* (Fig. 7, Tabla 6)

Figura 7. Mapa indicando el biovolumen de cada GFBM encontrado en cada sitio muestreado, representado como un círculo de distinto color y tamaño, según el grupo al que pertenece y la magnitud del biovolumen (representada por el diámetro del círculo) respectivamente.

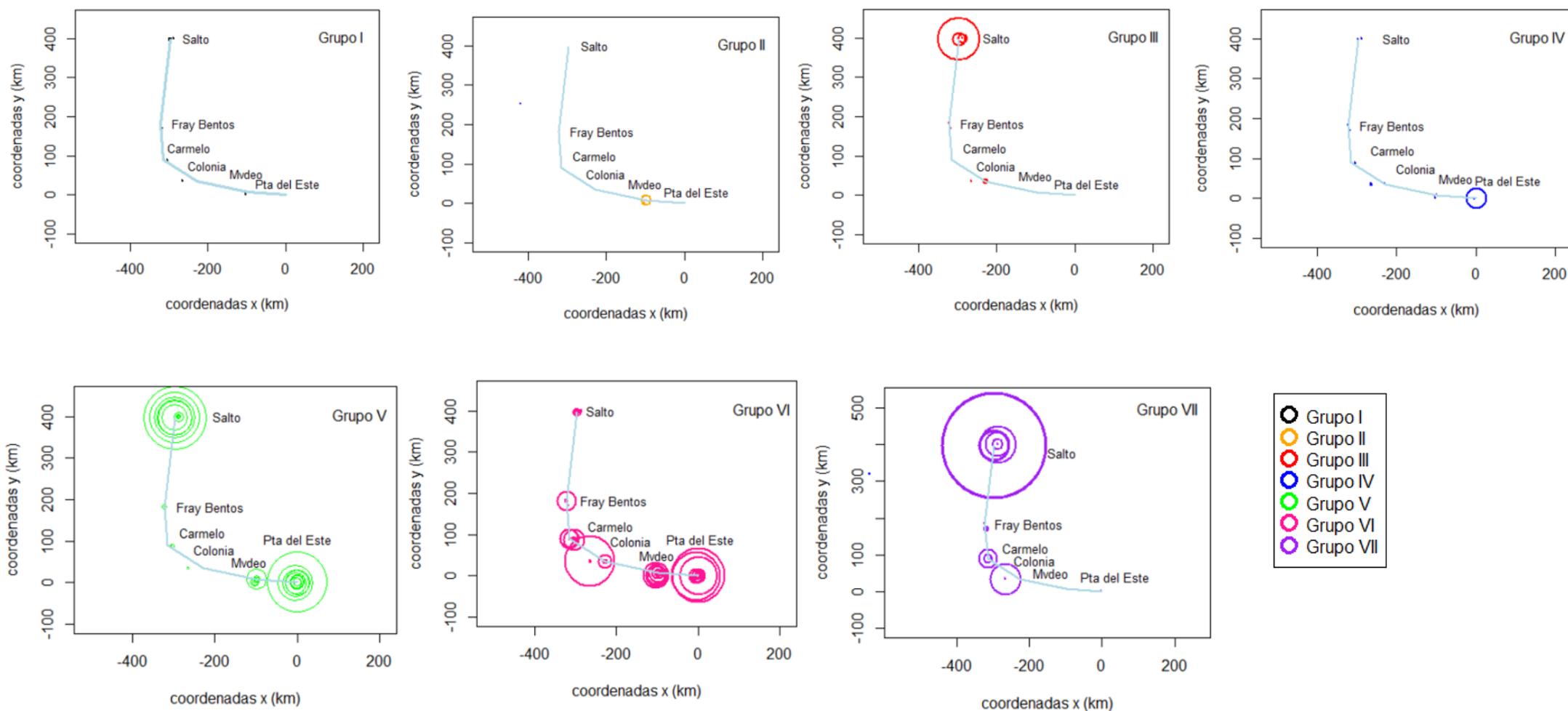


Tabla 6. Descripción de los siete grupos funcionales basados en morfología para las 72 muestras. En la tabla se detalla para cada grupo el nombre, los taxa más representativos, los grupos taxonómicos que incluyen, el valor medio y los rangos de los rasgos morfológicos: volumen (V, μm^3), relación superficie/volumen (S/V, μm^{-1}), máxima dimensión línea (MLD, μm), si produce toxina y de qué tipo.

GFBM	Taxa representativos	Grupos taxonómicos	V (μm^3)	S/V (μm^{-1})	MLD (μm)	Toxicidad potencial/Toxina ^{1,2}
GI	<i>Monoraphidium minutum</i> , <i>Pseudanabaena mucicola</i>	Clorofita, Cianobacteria	19,4 3,6-29,8	2,9 1,5-6,5	8,2 3,2-16,8	No
GII	<i>Dyctiocha fibula</i> , <i>D. speculum</i>	Silicoflagelados	31,1x10 ³ 17,1x10 ³ - 39,6x10 ³	0,15 0,14- 0,19	39,9 37,5- 42,3	No
GIII	<i>Dolichospermum circinalis</i> , <i>Microcystis</i> spp. (célula)	Cianobacteria	6,5x10 ³ 36- 81,9x10 ⁴	0,98 0,06- 1,46	22 4-512	MCs;LPS;ANA; STX
GIV	<i>Actinastrum</i> sp., <i>Chlorella</i> sp., <i>Coelastrum</i> sp., <i>Desmodesmus</i> sp., <i>Monoraphidium</i> spp., <i>Pseudanabaena</i> sp.	Clorofita, Cianobacteria	2,9x10 ³ 27,4- 38,8x10 ³	1,48 0,14- 4,12	144 5-858	LPS
GV	<i>Cryptomonas marsonii</i> , <i>Trachelomonas planctonica</i> , <i>Ceratium furcoides</i> , <i>Scropsiella trochoidea</i> , <i>Neoceratium</i> spp., <i>Dinophysis acuminata</i> , <i>Pyramimonas</i> spp.	Criptofita, Euglenofita, Dinoflagelado, Clorofita	18,3x10 ³ 9,4- 3,3x10 ⁶	0,74 0,04- 2,4	30 3-538	STXs, OA, DTXs, YTX,s PTXs,
GVI	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Nitzschia</i> spp., <i>Actynocyclus normanii</i> , <i>Rhizosolenia</i> sp. <i>Ulnaria ulna</i>	Diatomea	9,6x10 ⁴ 32,2- 58,9x10 ⁷	0,64 0,03- 3,22	200 4,5- 10,1x10 ³	AD
GVII	<i>Microcystis</i> spp., <i>Merismopedia</i> sp.	Cianobacteria, Clorofita	10,8x10 ⁵ 41,4- 6,88x10 ⁶	146 6-479	0,17 0,02- 1,45	MCs, LPS

1. He et al., 2016, 2. Camacho et al., 2007

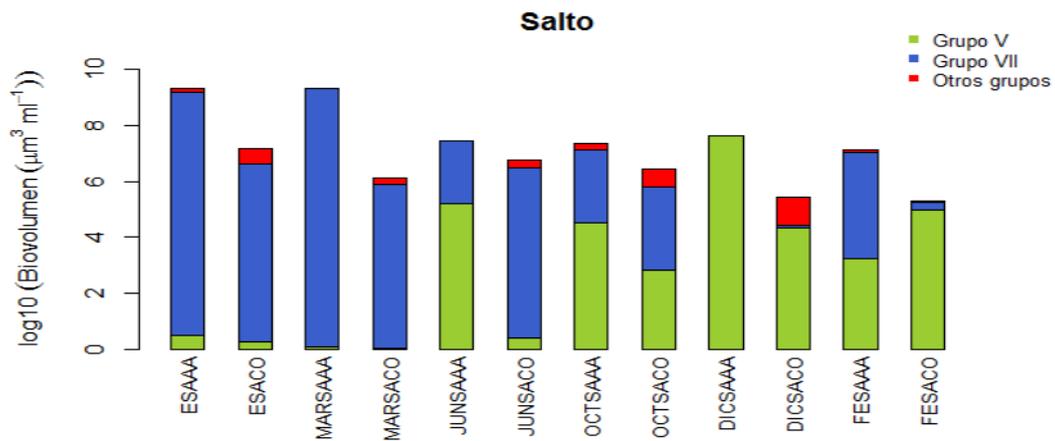


Figura 8. Logaritmo en base 10 del biovolumen del grupo V (verde), grupo VII (azul) y resto de los grupos funcionales basados en morfología (GFBM) (rojo) para los distintos muestreos en Salto.

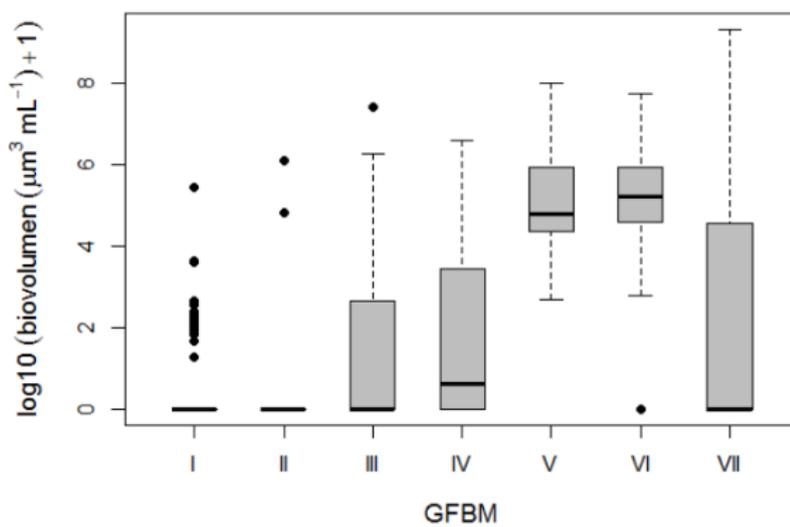


Figura 9. Diagramas de cajas del logaritmo en base 10 del biovolumen de cada grupo funcional basado en morfología (GFBM) en el total de casos (sitios y fechas). La línea negra representa la mediana, el piso y techo de las cajas grises representan el primer y tercer cuartil respectivamente, los extremos de las líneas punteadas el intervalo de confianza (del 95%) y los puntos negros los valores extremos de la variable.

GFBM y toxinas

Sólo se detectó microcistina LR en los muestreos de Salto en enero ($15 \mu\text{gL}^{-1}$) y junio ($5,8 \mu\text{gL}^{-1}$) de 2013. Esta cianotoxina estuvo asociada a la presencia de los grupos III y VII (KS, $p < 0,05$). En estos muestreos ambos grupos estuvieron compuestos por especies productoras de microcistinas como: *Dolichospermum circinale*, *D. planctonicum*, *D. crassum*, *Microcystis aeruginosa*, *M. cf. protocystis*, *M. panniformis*, entre otras. Por otro lado, las gonyautoxinas estuvieron presentes a lo largo de todo el gradiente. La GTX1 tuvo valores máximos en Salto ($652 \mu\text{gL}^{-1}$, diciembre) y siguió un patrón espacial disminuyendo aguas abajo desde Salto hacia Punta del Este donde no fue detectable. La concentración de GTX1 fue significativamente mayor cuando hubo presencia de *D. circinale* (KW, $p < 0,01$). No se registró GTX2 en ningún muestreo. La GTX3 estuvo presente en todos los sitios, aunque fue más frecuente en Fray Bentos. La máxima concentración fue de $37 \mu\text{gL}^{-1}$ y se detectó en Punta del Este en el muestreo de marzo de 2014. La GTX4 fue máxima hacia Colonia disminuyendo hacia los extremos del gradiente (Salto y Punta del Este) y estuvo asociada a la presencia del grupo III (KW, $p < 0,05$). Si bien la biomasa del grupo V y de las especies potencialmente tóxicas de este grupo no estuvieron asociadas a la concentración de ningún tipo de GTXs, hubo presencia de especies potenciales productoras *Gymnodinium catenatum* y *Alexandrium tamarense* en las muestras cuantitativas y cualitativas respectivamente en marzo de 2014 en Punta del Este.

Composición y dinámica del grupo VII: grandes colonias mucilaginosas

El BV del grupo VII no estuvo correlacionado con el BV total de fitoplancton ni la clo-a ($p > 0,05$). Estuvo presente en el 35% de los muestreos y tuvo una distribución diferencial entre sitios, dominando en Salto, donde formó floraciones superficiales en los meses de enero, marzo, junio de 2013, y marzo de 2014. El valor máximo de BV y abundancia para el grupo fue de $1886 \text{ mm}^3\text{L}^{-1}$ y $11170 \text{ org.ml}^{-1}$ respectivamente y se registró en enero de 2013 en el Brazo Gualeguaycito en Salto (SAAA). En este brazo el BV del grupo siempre fue mayor que en el Itapebí (SACO). Sin embargo, esta diferencia no fue significativa (KW, $p > 0,1$). En Fray Bentos, Carmelo y Colonia el grupo estuvo presente en baja biomasa, y no se observó en Montevideo o Punta del Este para ninguno de los meses muestreados (Fig. 10A y B). No hubo diferencias en el BV del grupo entre meses excepto para diciembre de 2013 donde fue menor (Fig. 10B). Salto fue el sitio con mayor riqueza de especies (1 a 4), siendo 1 o nula en el resto de los sitios (Fig. 10C). El grupo estuvo compuesto únicamente por cianobacterias, incluyendo

varias especies del género *Microcystis*: *M. aeruginosa*, *M. cf. panniformis*, *M. novacekii*, *M. cf. protocystis*, y especies de otros géneros como *Merismopedia* sp., así como también algunas colonias Chroococcales no identificadas. Los organismos del grupo VII fueron los de mayor tamaño en comparación con el resto de la comunidad de fitoplancton analizada en este estudio (Tabla 6). Dentro del grupo VII, no hubo diferencias en el volumen, MLD y S/V individual de las colonias entre sitios o meses (Fig. 11A y B). En los muestreos de mayor BV, generalmente Salto, hubo co-dominancia de especies de este grupo. Si bien se alcanzó un máximo de riqueza de 4, no hubo más de 2 especies co-dominando (Fig. 12). En estos sitios se comparó la morfología de las especies que aparecían juntas. En general, hubo diferencias significativas entre el volumen, S/V y MLD de las colonias de las diferentes especies (KW, $p < 0,01$). Se observó la presencia de células “sueltas” del género *Microcystis* spp. Por su morfología fueron clasificadas como del grupo III y no dentro del grupo VII, presentaron un MLD promedio de $5,5 \mu\text{m}$ (rango de $4,1$ a $7,4 \mu\text{m}$), un volumen promedio de $93 \mu\text{m}^3$ (rango de 36 a $215 \mu\text{m}^3$) y un S/V promedio de $1,1 \mu\text{m}^{-1}$ (rango $0,8$ a $1,4 \mu\text{m}^{-1}$). Además, contaron con vesículas de gas en todos los casos, pero no mucílago. Se observaron cohabitando con colonias del grupo VII y con correlación positiva entre ambas formas (células y colonias, $r_s = 0,58$, $p < 0,01$), aunque estas últimas tendieron a observarse a partir de biovolúmenes del grupo VII mayores a $0,1 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$.

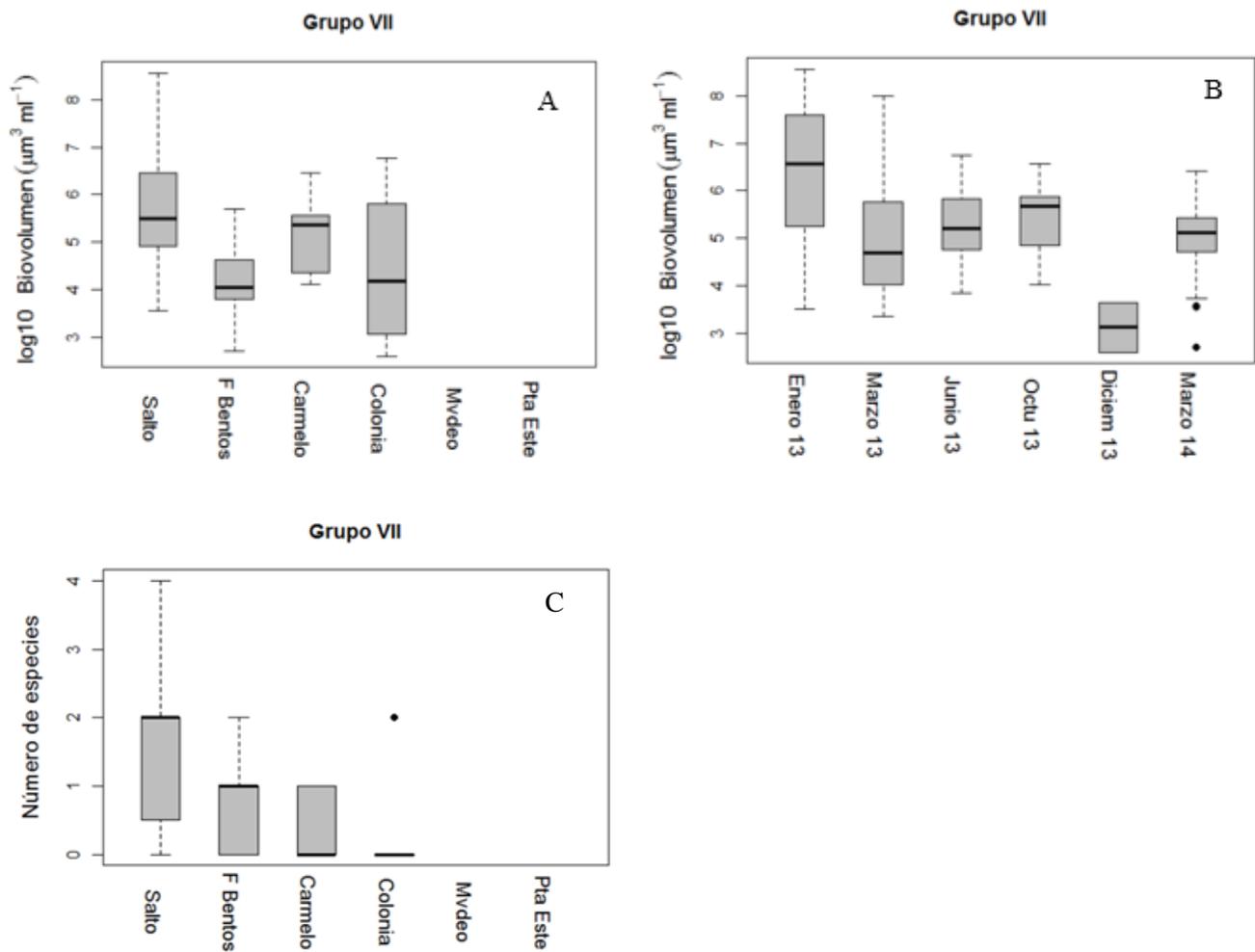


Figura 10. Variación espacial del biovolumen (A), variación temporal del biovolumen (B) y variación espacial del número de especies (C) del GFBM VII. En el diagrama de cajas la línea negra representa la mediana, el piso y techo representan el primer y tercer cuartil respectivamente, los extremos de las líneas punteadas el intervalo de confianza del 95% y los puntos negros los valores extremos de la variable. Los sitios muestreados fueron Salto, Fray Bentos (F Bentos), Carmelo, Colonia, Montevideo (Mvdeo) y Punta del Este (Pta Este) en los meses de enero, marzo, junio, octubre (Octu 13) y diciembre de 2013 (Diciem 13) y marzo de 2014.

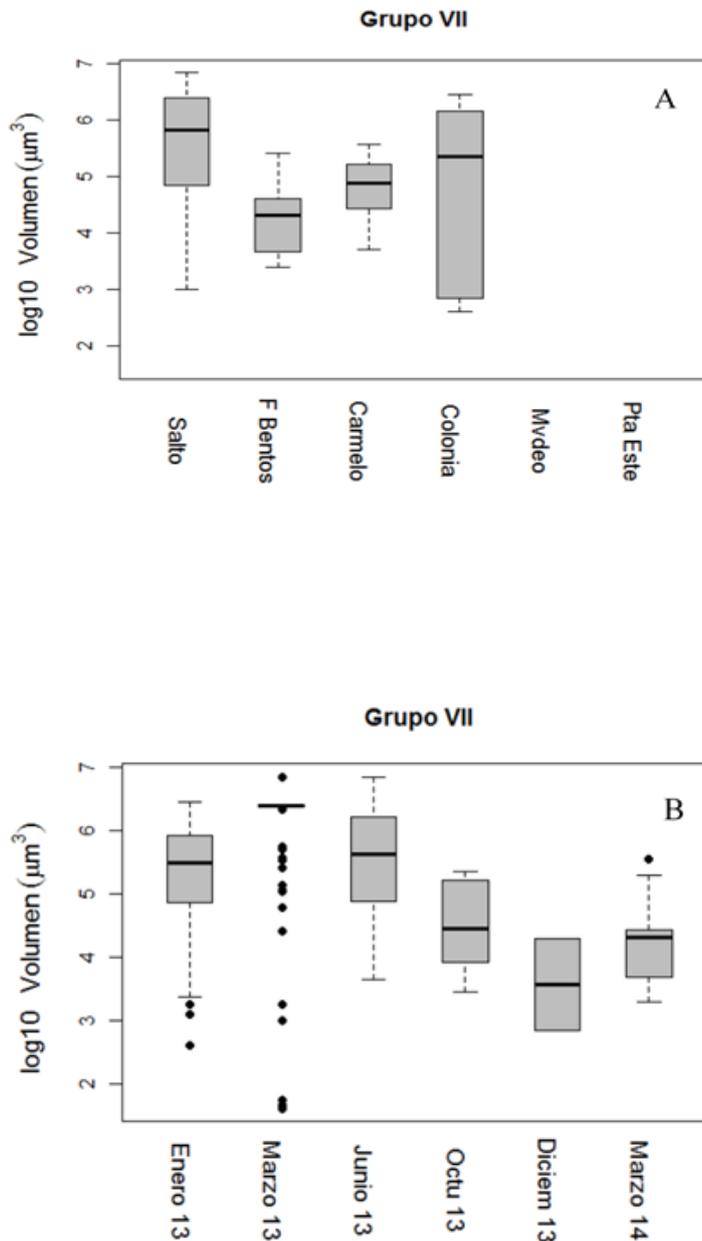


Figura 11. Variación espacial (A) y temporal (B) del volumen individual (μm^3) de los organismos del GFBM VII. En los diagramas de caja la línea negra representa la mediana, el piso y techo representan el primer y tercer cuartil respectivamente, los extremos de las líneas punteadas el intervalo de confianza del 95% y los puntos negros los valores extremos de la variable. Fray Bentos (F Bentos), Montevideo (Mvdeo) y Punta del Este (Pta Este). Octubre de 2013 (Octu 13) y diciembre 2013 (Diciem 13).

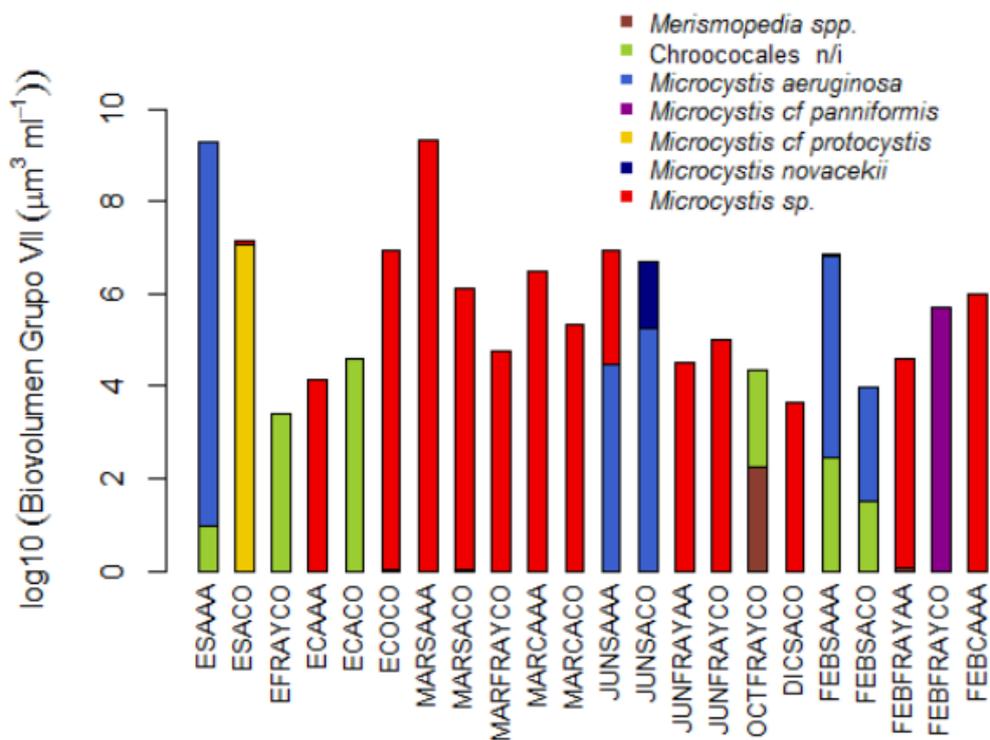


Figura 12. Biovolumen acumulado de las distintas especies del grupo VII encontradas en los muestreos. Se omitieron los muestreos donde no se encontraron especies de grupo VII.

Relación del Grupo VII con las variables ambientales

Se analizó en qué condiciones ambientales el grupo VII dominaba la comunidad. Las principales variables en explicar el porcentaje del grupo VII sobre el biovolumen total del fitoplancton fueron la temperatura, el k_d y el SiO_2 . Sin embargo, no presentaron una clara relación, sino que fue posible identificar umbrales a partir de los cuales se alcanzaba determinado porcentaje de dominancia, en particular el 80% parece estar asociado a altas temperaturas, turbidez y concentración de SiO_2 (temperatura $> 21^\circ\text{C}$, $k_d > 2,5 \text{ m}^{-1}$ y $\text{SiO}_2 > 12\text{mgL}^{-1}$) (Fig. 13). La mayoría de las veces esta alta dominancia ocurrió en Salto, aunque hubo muestreos de fluviales donde el grupo VII dominó (Fray Bentos, Carmelo, Colonia) pero por lo general con bajos biovolúmenes $< 1\text{mm}^3\text{L}^{-1}$.

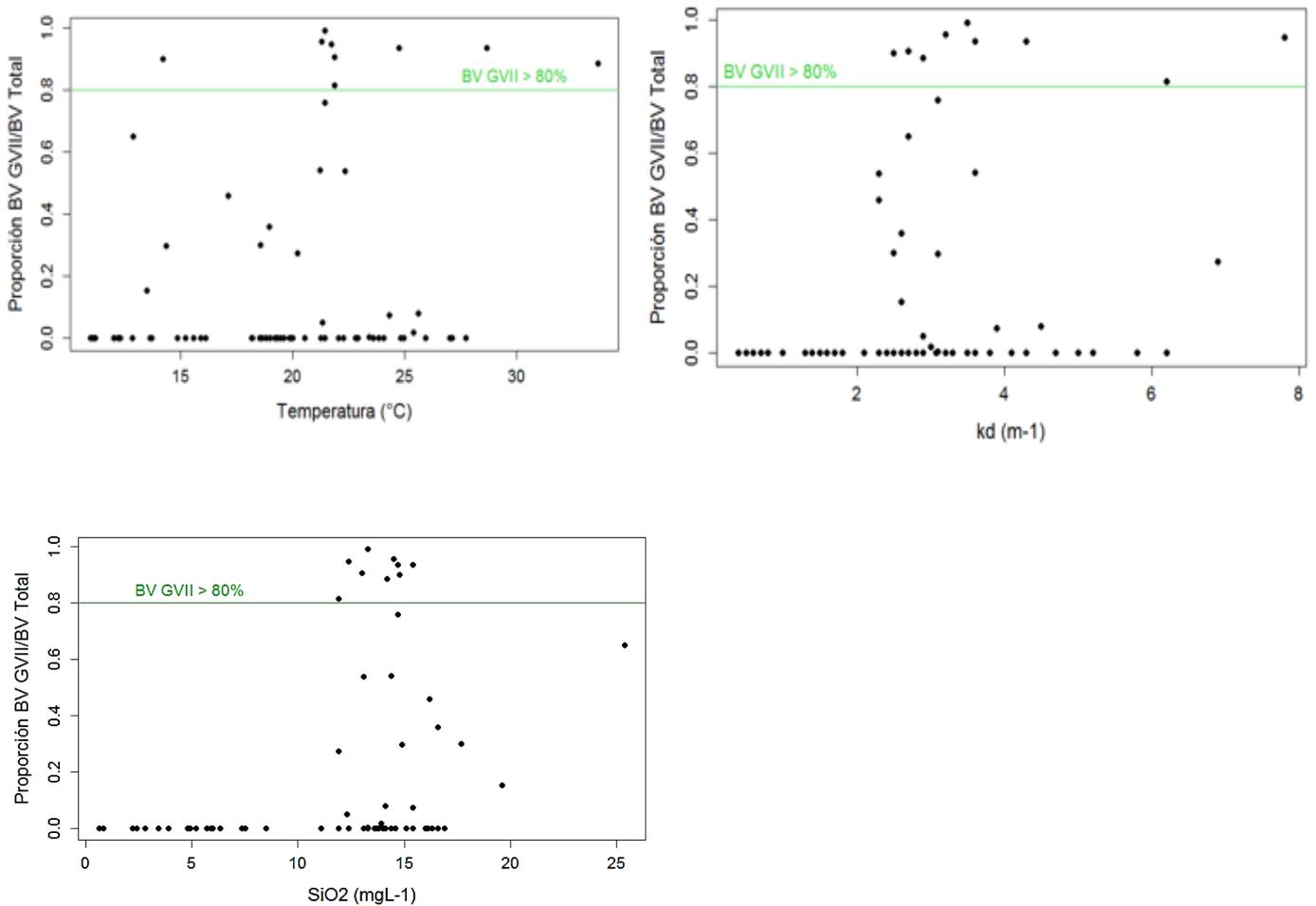


Figura 13. Proporción de biovolumen del grupo VII sobre el biovolumen total de fitoplancton en función de la temperatura, k_d y SiO_2 . Los puntos por encima de la línea verde representan los muestreos en donde el grupo VII representó más del 80% del biovolumen total.

Cuando se modeló el BV del grupo VII en función de las variables ambientales el modelo resultante fueron dos ecuaciones, una para cada tipo de sistema (léntico y lóxico). Dichas ecuaciones tuvieron diferente intercepto, pero similar pendiente. Esto significa que la tasa de cambio del BV con las variables ambientales es igual para los dos tipos de sistemas, pero en el sistema lóxico se parte de un BV inicial menor (intercepto menor) que en el léntico. La variable de respuesta, el logaritmo del BV del grupo VII, se relacionó de forma exponencial negativa con la conductividad y de forma positiva con la turbidez. Todas las variables fueron

significativas (Tabla 7). En la tabla 7 se muestra el modelo seleccionado por pasos, sus parámetros estimados y el porcentaje de deviancia explicado.

Tabla 7. Resultados de los modelos lineales generalizados construidos para analizar el efecto de las variables ambientales sobre el BV del grupo VII. En todos los casos las variables incluidas fueron tipo de sistema (niveles: lóxico, léxico), salinidad (Sal), turbidez (Turb), SiO₂, temperatura, profundidad, caudal en Salto, intensidad del viento, conductividad (Cond), NT y PT. El modelo seleccionado incluyó la variable; tipo de sistema, conductividad y turbidez siendo todas significativas. En la tabla se detallan los coeficientes de cada modelo y su deviancia explicada.

Tipo de Sistema	Modelo lineal generalizado	% Deviancia explicada
Léxico**	$\log_{10}(\text{BVGVII}) = e^{(-22.7 \text{ Cond}^{***} + 0.01 \text{ Turb}^* + 2.3)}$	60%
Lóxico**	$\log_{10}(\text{BVGVII}) = e^{(-22.7 \text{ Cond}^{***} + 0.01 \text{ Turb}^* - 1.1)}$	

Composición y dinámica del grupo V: flagelados unicelulares de tamaño medio a grande

El BV del grupo V estuvo correlacionado con el BV total de fitoplancton y la clo-a ($r_s=0,70$, $0,67$; $p < 0,001$). Este grupo estuvo presente a lo largo de todo el gradiente y en todos los muestreos. Presentó mayores biovolúmenes en Salto y Punta del Este, sin mostrar un patrón temporal claro (Fig. 14A y B). A diferencia del grupo VII, el grupo V varió su composición y morfología entre los diferentes sitios y su riqueza de especies aumentó hacia Punta del Este (Fig. 14C y 15). Dentro del grupo V se observó una variabilidad en el origen filogenético incluyendo un total de 82 especies de 4 grupos, dinoflagelados, criptofitas, clorofitas y euglenofitas. Por otra parte, el rango de tamaño individual de los organismos varió de $10 \mu\text{m}^3$ a $3,2 \times 10^6 \mu\text{m}^3$. El grupo incluyó organismos de tamaño pequeño, como *Cryptomonas* spp. y otros flagelados unicelulares, que representaron una gran fracción del BV del grupo en Fray Bentos, Carmelo y Colonia y organismos de mayor tamaño como *Ceratium furcoides* en Salto y *Dinophysis acuminata* en Punta del Este (Fig. 14). Hubo diferencias significativas en los rasgos morfológicos de los organismos del grupo V del embalse (Salto) y de río (Fray Bentos

a Colonia). Los organismos estuarinos tuvieron valores morfológicos intermedios, pero difirieron en composición (Fig. 16).

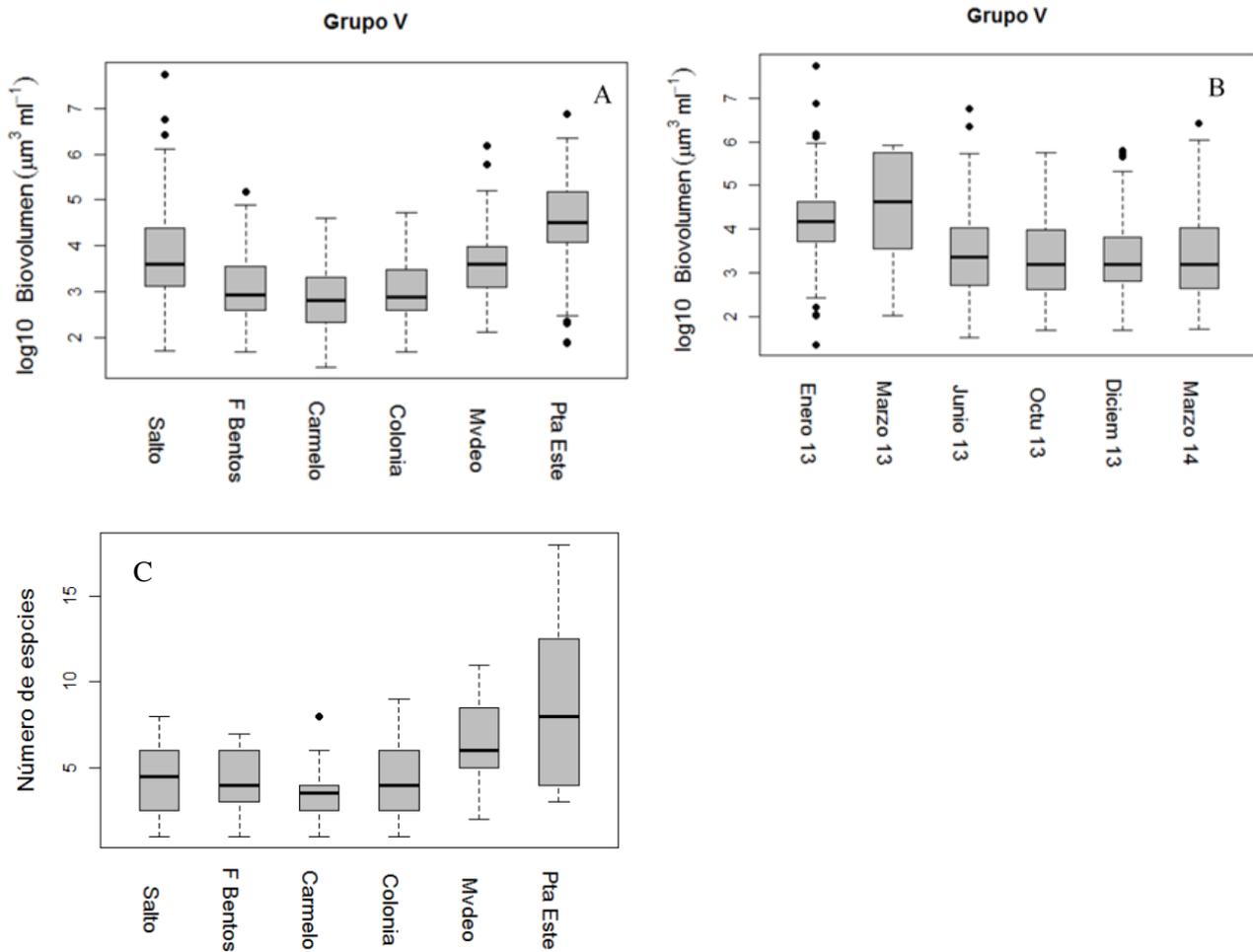


Figura 14. Variación espacial (A) y temporal (B) del biovolumen del grupo V y número de especies del GFBM V por sitio (C). En el diagrama de cajas la línea negra representa la mediana, el piso y techo grises representan el primer y tercer cuartil respectivamente, los extremos de las líneas punteadas el intervalo de confianza del 95% y los puntos negros los valores extremos de la variable. Los sitios muestreados fueron Salto, Fray Bentos (F Bentos), Carmelo, Colonia, Montevideo (Mvdeo) y Punta del Este (Pta Este) en los meses de enero, marzo, junio, octubre (Octu 13) y diciembre de 2013 (Diciem 13) y marzo de 2014.

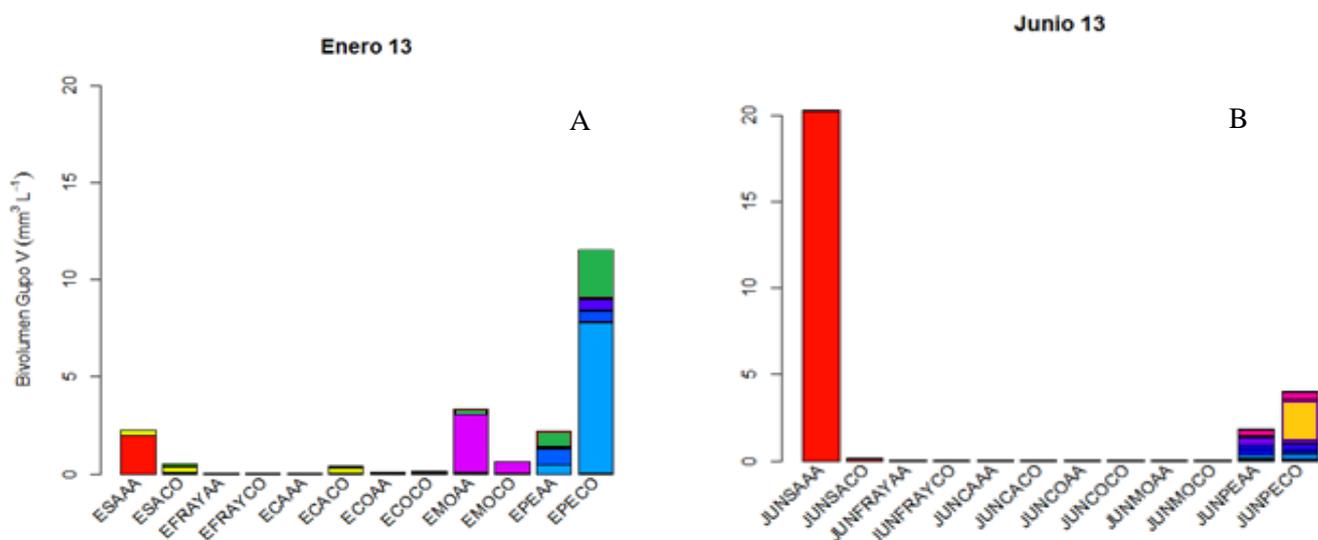


Figura 15. Biovolumen acumulado de las especies del grupo V para los muestreos de enero (A) y junio (B) de 2013. En Salto predominó la especie *Ceratium furcoides* (color rojo) seguido por *Cryptomonas marssonii* (amarillo) principalmente en enero. En enero en Montevideo predominó la especie *Protoperdinium depressum* (color violeta) y en Punta del Este *Akashiwo sanguinea* (celeste) y *Scropsiella trochoidea* (verde), en junio un dinoflagelado gymnodinial no determinado (naranja) y *Pyramimonas* spp. (fucsia).

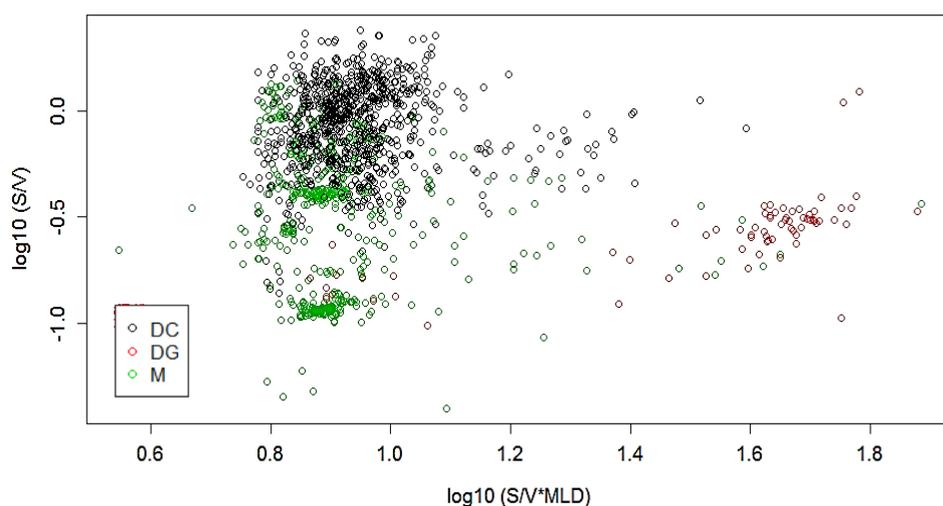


Figura 16. Ordenación morfológica de los organismos unicelulares flagelados del Río Uruguay y Río de la Plata según la relación superficie/volumen (S/V) y la máxima dimensión lineal (MLD) (n total=3206). Se identifican tres regiones de diferente color que corresponden a los tres subgrupos creados a partir del grupo V. DC; dulceacuícolas chicos (negro), DG; dulceacuícolas grandes (rojo) y M; marinos (verdes).

En Salto (embalse), la mayor parte si no todo el BV del grupo V, estuvo representado por organismos de la especie *Ceratium furcoides*. En Fray Bentos, Carmelo y Colonia (río), el BV del grupo V disminuyó considerablemente. Las especies más frecuentes fueron criptofitas del género *Plagioselmis* sp. o *Cryptomonas* spp., aunque también hubo presencia de euglenofitas, clorofitas unicelulares (por ejemplo, *Chlamydomonas*) entre otras. Esta disminución de BV no estuvo atribuida a diferencias en la abundancia de organismos sino a la diferencia en su volumen individual, siendo de menor volumen y mayor S/V que en el embalse. En Montevideo y Punta del Este (estuario) el BV del grupo volvió a aumentar (Fig. 14 A) ya que hubo un reemplazo por especies de mayor tamaño y menor S/V, pero compuesto por representantes típicamente marinos (Fig. 15).

Debido a la gran diversidad de este grupo y a su diferenciación morfológica y de distribución en los distintos ambientes, se decidió dividir a estos organismos en tres subgrupos; DG: flagelados dulceacuícolas grandes con MLD mayor a 35 μm , DC: flagelados dulceacuícolas chicos con MLD menor a 35 μm y M: flagelados marinos con MLD entre 4 a 130 μm y tolerantes a altas salinidades (Fig. 16 y 17, Tabla 8). Estos subgrupos tuvieron diferencias significativas en sus rasgos morfológicos; V, S/V y MLD (KW, $p < 0,001$). Analizando información recabada en la literatura se observaron diferencias en las tasas de crecimiento de los organismos ya que el grupo de flagelados dulceacuícolas chicos (DC) tuvo tasas de crecimiento mayores que los organismos de los subgrupos DG y M (Tabla 8, $p < 0,001$). No se observaron diferencias en las tasas de crecimiento entre los grupos de flagelados dulceacuícolas grandes (DG) y flagelados marinos (M). Por otra parte, el grupo DC estuvo compuesto principalmente por especies que carecen de estructuras externas rígidas (ej. teca) a diferencia de los organismos agrupados en los grupos DG y M. La principal diferencia entre los DG y M su tolerancia a la salinidad y por tanto la preferencia de ambientes

Tabla 8. Descripción de los organismos del grupo V, subdivididos en tres subgrupos, dulceacuícolas grandes (DG), dulceacuícolas chicos (DC) y marinos (M). Se detalla para cada subgrupo los taxas más representativos, los grupos taxonómicos que incluyen, el valor medio y los rangos de los rasgos morfológicos, como volumen (V, μm^3), relación superficie/ volumen (S/V, μm^{-1}) y máxima dimensión línea (MLD, μm), si posee estructura externa rígida, la tasa de crecimiento (d^{-1}), si tiene el potencial para producir toxinas y en qué sistema dominó.

Subgrupos	Taxa representativos	Grupos taxonomicos	V (μm^3)	S/V (μm^{-1})	MLD (μm)	Estructura externa rígida	Tasa de crecimiento (d^{-1})*	Producción de Toxinas	Sistema que dominó
DG	<i>Ceratium furcoides</i> ,	Dinoflagelado	39,4 $\times 10^3$ 12- $1,54 \times 10^6$	0,54 0,09- 2,25	70 4-539	Sí (Todos)	0,22	No	Embalse (Salto)
DC	<i>Cryptomonas marsonii</i> , <i>Trachelomonas</i> sp. <i>Plagioselmis</i> sp.	Criptofita, Euglenofita Clorofita	752 9,4- 94×10^3	1,04 0,21- 2,4	11 3-183	No	0,60	No	Río (Fray Bentos, Carmelo y Colonia)
M	<i>Akashiwo sanguinea</i> , <i>Protoperdinium</i> spp., <i>Prorocentrum</i> spp., <i>Dinophysis</i> spp.	Dinoflagelado, Clorofita	26×10^3 19- $32,6 \times 10^5$	0,53 0,04- 1,99	30 4-313	Sí (Algunos)	0,23	Sí	Estuario (Montevideo y Punta del Este)

* Las referencias utilizadas para calcular las tasas medias de crecimiento por subgrupo fueron: Morgan & Kalff, 1979; Mahoney & Mac Laughin 1979; Sommer et al., 1984; Nishijima et al., 1990; Bravo & Anderson, 1994; Butterwick et al., 2005; Baek et al., 2008; Mender-Deuer & Montalbano., 2015

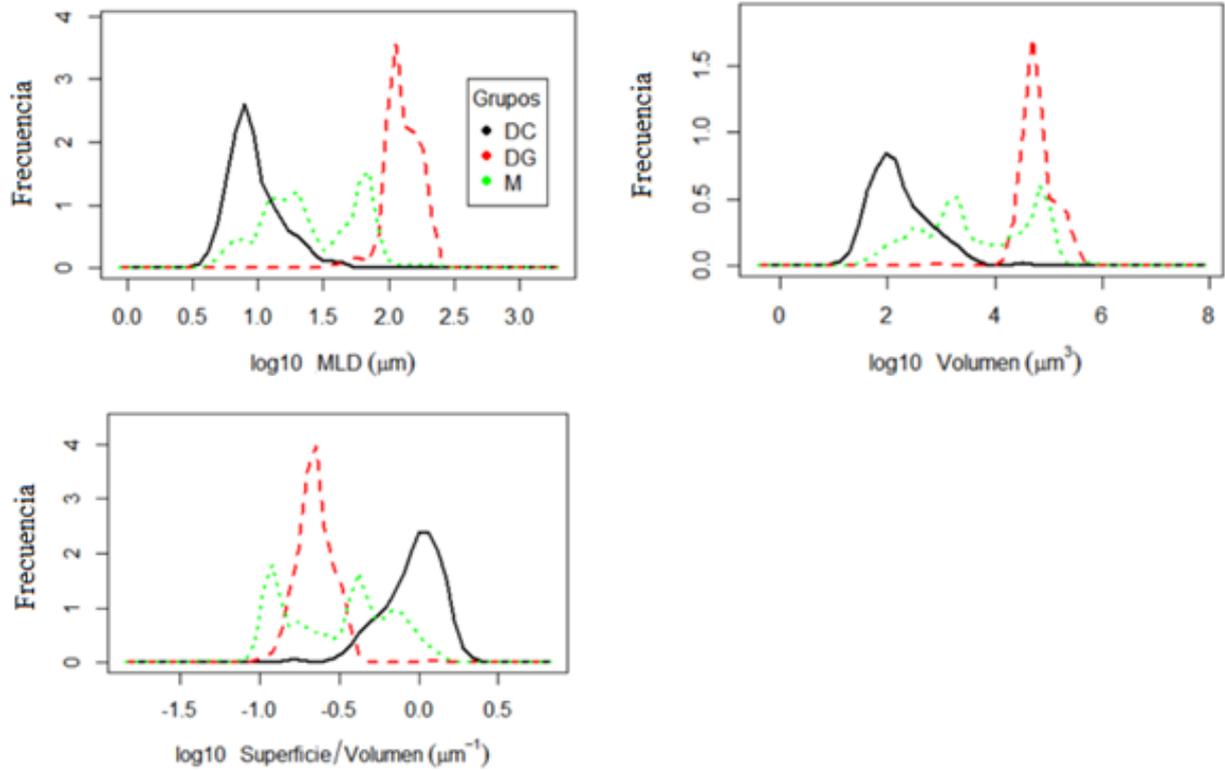


Figura 17. Histogramas de los rasgos morfológicos; máxima dimensión lineal (MLD), volumen (V) y relación superficie/volumen (S/V), de los tres subgrupos creados; dulceacuícola grande (DG), dulceacuícola chico (DC) y marinos (M) a partir de los organismos del Río Uruguay y Río de la Plata clasificados como grupo V.

Relación del Grupo V con las variables ambientales

El BV del grupo V y su volumen individual promedio estuvieron correlacionados negativamente con el k_d ($p < 0,05$, $r_s = -0,45$ y $-0,40$) y el SiO_2 ($p < 0,001$, $r_s = -0,38$ y $-0,33$). La S/V presentó una correlación positiva con la turbidez, k_d y SiO_2 ($p < 0,001$, $r_s = 0,47$, $0,44$, $0,38$) y negativa con el disco de Secchi ($p < 0,001$, $r_s = 0,49$). Ninguno de los indicadores de abundancia del grupo en su totalidad estuvo correlacionado con alguna variable ambiental mientras que la riqueza específica aumentó con la salinidad ($p < 0,001$, $r_s = 0,48$).

El árbol CART agrupó los casos de dominancia en BV (mayor a 50% del BV del grupo V) de los subgrupos DG, DC y M en función de las variables ambientales. Quedaron seleccionadas la salinidad y el tipo de sistema (lótico, léntico) como variables explicativas de la dominancia de cada subgrupo sobre el biovolumen total del grupo V. Cuando la salinidad fue $> 19,6$ dominaron en un 100% los organismos marinos (M) no ocurriendo casos mal clasificados. Cuando la salinidad fue $\leq 19,6$ la dominancia estuvo determinada por la variable tipo de ambiente. Para un sistema lótico (ej. río, arroyo) con baja salinidad, el 85% de los casos estuvieron dominados por DC, con un 15% de casos mal clasificados (10% M y 5% DG). En los sistemas lénticos de baja salinidad se ubicaron el 75% de los casos dominados por DG y un 25% de los dulceacuícolas chicos. La exactitud y confiabilidad del modelo fue de 0,80 y 0,64 respectivamente (Fig. 18).

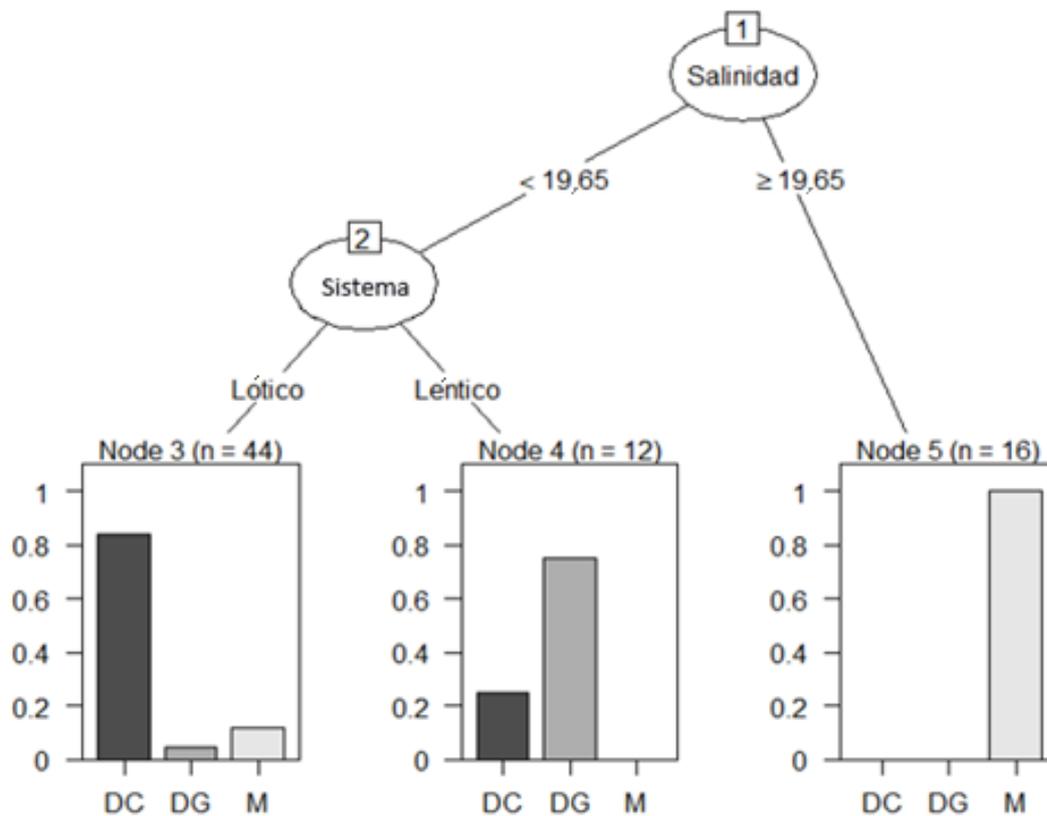


Figura 18. Árbol de clasificación de la dominancia (mayor a 50% de biovolumen del grupo V) de los subgrupos; dulceacuícolas chicos (DC), dulceacuícolas grandes (DG) y marinos (M) creados a partir del grupo V (unicelulares flagelados) en base a variables ambientales. Los nodos terminales, que se ilustran en forma de barra, detallan la proporción de cada subgrupo en cada nodo. Cada nodo no terminal está representado por una variable ambiental, nodo 1) Salinidad, nodo 2) Sistema, que a la vez se bifurca en un valor para dar lugar a un nodo terminal.

Discusión

En este trabajo se analizó la estructura comunitaria del fitoplancton en el Río Uruguay y el Río de la Plata utilizando grupos funcionales basados en morfología (GFBM). Es el primer trabajo en donde se utiliza esta clasificación para un estuario y la primera en aplicarla al RU. Asimismo, si bien existen muchos trabajos que analizan la distribución y estructura de la comunidad de fitoplancton en estos ambientes (ej. Calliari, et al., 2003; Ferrari & Vidal, 2006; O'Farrell & Izaguirre, 2014), hasta donde tenemos conocimiento este es uno de los primeros que analiza el RU y el RdIP en forma simultánea. Las principales variables ambientales condicionantes tanto del BV total como de los principales grupos formadores de floraciones nocivas fueron la salinidad y el tipo de sistema (léntico, lótico), observándose una variabilidad principalmente espacial. La composición en GFBM y especies también fue distinta según el tipo de sistema, siendo dominante el grupo VII en Salto y el grupo VI en el resto del gradiente con distintas especies de diatomeas según el sitio. Esto ya ha sido observado en otros sistemas en donde el flujo de agua condiciona los rasgos funcionales predominantes y por lo tanto los grupos funcionales más exitosos (Fraisse et al., 2013). En este sentido, la clasificación en GFBM capturó correctamente esta diferencia de grupos y especies dominantes entre estos dos sistemas.

En este trabajo se utiliza el BV como estimador de la biomasa de la comunidad fitoplanctónica, lo cual fue poco explorado en estudios previos en el RU y el RdIP (Kruk & De León, 2004; Kruk et al., 2014; Kruk et al., 2015). El BV es un buen estimador de la comunidad fitoplanctónica. La clorofila-a es un indicador global, que responde adecuadamente a los cambios ambientales, pero no da cuenta de la estructura comunitaria (Hillebrand, 1999). Por otro lado, la abundancia puede ser menos explicativa que el BV en términos de cambios ambientales (Smayda, 1978). Esto debido a que el BV pondera la abundancia de las especies u organismos por su volumen individual. Esto es muy importante dado los varios órdenes de magnitud de diferencia existentes en el tamaño y volumen de las especies de fitoplancton (Finkel et al., 2010, MLD: 0,5 a 1000 μm). Esta diferencia afecta la abundancia natural (i.e. las pequeñas son las más abundantes) y contribución al BV (Hillebrand, 1999). En este trabajo los tres estimadores (clo-a, BV y abundancia) estuvieron correlacionados entre sí y se observó una menor concentración de clo-a por unidad de BV en junio y octubre, y una mayor concentración de clo-a por organismo en Salto y Punta del Este (organismos con mayor cantidad de clorofila).

Variación del biovolumen total con las variables ambientales

El tipo de sistema tuvo un papel fundamental en los mecanismos moduladores del BV total de fitoplancton. El transporte horizontal, rápido y unidireccional en los sistemas fluviales mantiene las poblaciones fitoplanctónicas con bajas biomasa respecto de lo que ocurre en sistemas lénticos (Reynolds, 1994; Rojo et al., 1994; Reynolds & Descy, 1996; Salmaso & Zignin, 2010)

Sistema léntico: Salto

En el embalse de Salto el BV total estuvo relacionado de forma positiva con el k_d . La alta biomasa de organismos en suspensión en Salto fue la principal causa de la disminución de luz en la columna de agua. Esto es coherente con otros estudios en sistemas lénticos eutróficos en donde la acumulación en la superficie de organismos capaces de regular su posición en la columna de agua disminuye la disponibilidad de luz para el resto de la comunidad, perpetuando las condiciones para su éxito y disminuyendo la riqueza del sistema (Reynolds, 2006; Crosetti et al., 2008). Este mecanismo de retroalimentación positiva mantiene el estado de agua turbia debido a la permanencia de las especies que lo generan (Lin 1972; Williams, 2005).

También en Salto el BV estuvo relacionado negativamente con la profundidad, la cual decrece desde el canal central hacia los brazos laterales del embalse (Berón, 1990). En los brazos el tiempo de residencia del agua aumenta lo que permite que se desarrollen organismos con menores tasas de crecimiento en general asociados a mayor volumen como son los organismos del grupo VII, coincidiendo con estudios anteriores (Berón 1990; Conde 1996; Chalar 2006). Las demás variables ambientales no fueron seleccionadas como importantes en los modelos. Los valores de nutrientes totales e inorgánicos fueron altos y se encontraron dentro de lo reportado previamente (Berón, 1990; Chalar, 2006). Según la clasificación de Lamparelli (2004) para valores anuales de PT, el sitio fue clasificado como eutrófico por lo que los nutrientes no constituirían un recurso limitante. El zooplancton estuvo dominado por rotíferos. Estos se caracterizan por ejercer un bajo control sobre la biomasa del fitoplancton, particularmente sobre los de mayor tamaño (i.e. Colina et al., 2015).

Sistema lótico: Fray Bentos a Punta del Este

En los modelos lineales construidos para los sitios lóticos la salinidad fue la única variable que significativamente explicó el incremento del BV hacia Punta del Este. Esta variable estuvo correlacionada negativamente con la turbidez y el k_d , reflejando su efecto en la mejora de las condiciones lumínicas. Todos los sitios en todos los muestreos, excepto Punta del Este, tuvieron $k_d > 2 \text{ m}^{-1}$ (Anexo I). Para Kirk et al. (1994) estos sitios ($k_d > 2 \text{ m}^{-1}$) pueden ser clasificados como muy turbios, lo que podría implicar una limitación en la disponibilidad de luz desde Fray Bentos a Montevideo. En Carmelo y Colonia además se observó el efecto de la descarga del Río Paraná en la turbidez llegando a valores máximos. En estos sitios fueron dominantes GFBM que tienen bajos requerimientos de luz, resistentes a la mezcla, caracterizados por un alto S/V (Grupo VI) u organismos con alta tasa de crecimiento, movilidad, alto S/V y mixotrofia (Grupo V), concordando con otros estudios (Reynolds & Descy, 1996; Kruk et al. 2010). Estos mismos GFBM también han sido dominantes en estudios anteriores en el Río Paraná (Bortoloni et al., 2015) y otros trabajos en el área en donde las estaciones fluviales del RU e interna del RdIP dominaron flagelados nanoplanctónicos con bajo V y alta S/V como *Cryptomonas* spp. o cadenas de diatomeas con células elongadas como *Aulacoseira* spp. (Gómez et al., 2004; Licursi, 2006; Ferrari et al., 2011). En Montevideo, tanto la salinidad como la turbidez fueron muy variables estacionalmente. Esto se debe a que en esta zona frente a la costa oeste de Montevideo (o Barra del Indio) se ubica el frente de turbidez del RdIP, el cual está controlado estacionalmente por la descarga del RU y Río Paraná, pero puede ser espacialmente variable (Nagy et al., 1998). Por ejemplo, en la costa norte del RdIP, el frente de turbidez puede variar su ubicación entre 57°O y $54^\circ 12'\text{O}$ (Framiñan & Brown, 1996). Luego del frente de turbidez ocurre una reducción del material particulado (por floculación y sedimentación) y un incremento de salinidad que mejoran la penetración de la luz, y por tanto la disponibilidad de luz para la comunidad fitoplanctónica (Acha, 2008; Kruk et al., 2014). Con la mejora de las condiciones lumínicas se alcanza un mayor crecimiento poblacional y de organismos más grandes, que se refleja en mayores BV de la comunidad en Punta del Este. Esta tendencia ha sido observada en otros trabajos del área de estudio, donde hubo un incremento en el BV y tamaño de los organismos hacia la parte exterior del estuario (Gómez et al., 2004; Calliari et al., 2005; Kruk et al., 2014).

Si bien en el sistema lótico los GFBM dominantes fueron siempre los mismos (VI y V), hubo una gran variación en la composición de especies entre sitios. Esta diferencia de especies se observó principalmente en la transición de agua dulce a marina en el RdIP. Una posible explicación es que la salinidad establece un límite a los organismos de agua dulce, permitiendo el desarrollo de organismos que toleran alta salinidad y restringiendo los que no, lo que refuerza la idea de que el estuario del RdIP actúa como una doble ecoclina (Attrill & Rundle, 2002), como ya ha sido propuesto en otros trabajos (Gómez, 2014). En este sentido la utilización de GFBM únicamente, no reflejó la respuesta del fitoplancton a la variabilidad en la salinidad, probablemente porque la clasificación fue construida en base a sistemas lénticos de agua dulce (lagos) y no en base a organismos estuarinos y/o marinos. La comunidad zooplanctónica también cambió su estructura comunitaria desde sitios de agua dulce a sitios de mayor salinidad. De Fray Bentos a Colonia estuvo representada principalmente por rotíferos, mientras que en Montevideo y sobre todo en Punta del Este, la abundancia aumentó y los grupos dominantes cambiaron hacia organismos con mayor capacidad de herbivoría como son los copépodos y cladóceros marinos, entre otros (Hansen et al., 1994; Lampert & Sommer, 2007). Por lo que en estos sitios el fitoplancton pudo estar expuesto a una mayor presión de depredación que en los sitios aguas arriba (Colina et al., 2015).

Los valores de nutrientes totales e inorgánicos fueron altos y se encontraron dentro de lo reportado en Fray Bentos (Saizar et al., 2010) y el RdIP (Nagy et al., 2002; Calliari et al., 2005). Según la clasificación de Lamparelli (2004) para valores anuales de PT, todos los sitios lóticos se clasificaron como mesotróficos. Temporalmente no se observó una tendencia en la concentración de nutrientes mientras que espacialmente hubo una disminución desde los sitios de agua dulce hacia los sitios con más influencia marina. Este patrón fue muy claro para el NT, NO_3 y SiO_2 , pero no para el PT ni PRS. Esta tendencia ya ha sido observada en el RdIP y en otros estuarios en donde el aumento de la salinidad trae aparejado una disminución en la concentración de nutrientes, especialmente en las formas disueltas de nitrógeno y sílice (Cloern, 1987; Kocum et al., 2002a; Nagy et al., 2002; Calliari et al., 2005; Kruk et al., 2014). Si bien la disminución de nutrientes en la zona de Punta del Este podría constituir una limitación para el crecimiento fitoplanctónico los valores de nutrientes disueltos estuvieron por encima de la concentración estimada como limitante, $10 \mu\text{gL}^{-1}$ para PRS y $100 \mu\text{gL}^{-1}$ para el nitrógeno inorgánico (Rangel et al., 2012). Esto es consistente con otros estudios en estuarios donde las concentraciones limitantes de nutrientes no se observaron dentro del estuario sino fuera de los mismos (Kocum et al., 2002b; Calliari et al., 2005). Además, el hecho de que en

Punta del Este el BV y clo-a aumentarían respecto de sitios con mayor concentración de nutrientes también apoya esta afirmación.

Grupo VII: grandes colonias mucilaginosas

La clasificación de organismos en el grupo VII describió correctamente su desempeño en el ambiente logrando predecir su distribución espacial y temporal a partir de su morfología. Debido a su gran tamaño y baja S/V, es exitoso en condiciones de alta disponibilidad de recursos, bajo flujo de agua y su mucílago y presencia de aerótopos le permite mantenerse en superficie formando acúmulos (Kruk et al. 2010; Kruk & Segura, 2012). Debido a esto dominó en sistemas lénticos, eutróficos en el período estival principalmente.

El único sitio donde el grupo dominó y formó floraciones fue en Salto. El valor máximo de abundancia del grupo fue similar a lo reportado por Bordet (2003, 11135 org.ml⁻¹) para el brazo Gualaguaycito en Salto (SAAA). La clorofila-a que fue máxima en este sitio y tuvo valores similares a los reportadas por Quirós & Luchini (1982), Berón (1990), Bordet (2003) y Bordet (2009) para la parte media del brazo, pero menor al extremo del brazo donde se hallaron valores de clo-a mayores de 100 µgL⁻¹. En el RU a la altura de FB la abundancia del grupo fue menor a las reportadas en otros trabajos donde este formó floraciones en los meses de verano alcanzando altas abundancias en 2006 (CELA, 2006) y en 2008 (Ferrari et al., 2011). En el año 2012 si bien el grupo estuvo presente en la zona no formó floraciones y la abundancia estuvo en el orden de lo observado en este estudio (LATU, 2012).

Los individuos del grupo fueron de mayor tamaño, MLD y menor S/V que en Kruk et al. (2010) y Chen et al. (2015). Esto puede deberse a que en estos trabajos el grupo VII también estuvo compuesto por clorofitas coloniales que son de menor tamaño, mientras que en este estudio no. El grupo estuvo compuesto por 14 especies de cianobacterias, del género *Microcystis* spp. como *M. aeruginosa*, *M. cf. panniformis*, *M. novacekii*, *M. cf. protocystis*, del género *Merismopedia* sp. y por algunas colonias Chroococcales no identificadas. Las colonias de *M. aeruginosa* fueron las de mayor tamaño excepto por *M. cf. protocystis* en Salto. En este sitio fue donde se registró la mayor riqueza del grupo. Si bien aguas abajo del embalse se encontró este género, debido al bajo biovolumen encontrado y la gran cantidad de material particulado no se pudieron identificar a nivel de especie. Sin embargo, en otros estudios han sido citadas varias especies del grupo a la altura de Fray Bentos como *M. wesenbergii*, *M. protocystis*, *M. panniformis*, *M. novacekii*, *Merismopedia tenuissima* y *Radiocystis fernandoi* (Ferrari et al.,

2011). Mientras que para RdIP ha sido citada *M. aeruginosa* como principal formadora de floraciones y en menor proporción otras especies del género como *M. flos-aquae*, *M. novacekii*, *M. panniformis*, y *M. wesenbergii* (Pérez et al. 2013).

Fue en Salto donde se observó el mayor número de especies del género *Microcystis*, a veces coexistiendo en el mismo muestreo. Aunque morfológicamente se han identificado varias especies dentro del género (Komárek & Anagnostidis, 1999), cuando se han utilizado marcadores moleculares (16S rDNA) para delimitar las especies, su reasociación ha tendido más de un 70% de similitud, indicando que pertenecen a la misma especie basado en el criterio para definir especies procariotas (Otsuka et al. 1999; Otsuka et al., 2000). A partir de esto se ha propuesto la unificación de las especies de *Microcystis* en un único complejo *Microcystis aeruginosa* (MAC) (Otsuka et al., 2001; Harke et al., 2016). Por otro lado, no hubo diferencias en el volumen promedio de las colonias comparando las colonias de todos los sitios. Esto se contradice con otros estudios que suponen que las colonias de *Microcystis* son más grandes cuando forman floraciones, porque las colonias grandes migran más rápido a la superficie, condición necesaria para formar espumas (Cao & Yang, 2010; Wang et al., 2014). Una posible explicación es que las colonias encontradas aguas abajo del embalse de Salto sean parte de las floraciones de este sitio y luego sean arrastradas aguas abajo. Por otro lado, la existencia de unicélulas a partir de BV mayores a $0,1 \text{ mm}^3\text{L}^{-1}$ y la correlación positiva entre estas dos formas, no concuerda con lo observado en estudios en zonas templadas donde las unicélulas existieron solo en las fases iniciales de crecimiento de la población a bajos BV (van Gremberghe, 2009). Sin embargo, en sistemas subtropicales donde la temperatura es superior a 10°C , las colonias pueden estar replicándose todo el año pudiendo coexistir estas dos formas a la vez. Igualmente se ha observado que las formas coloniales en *Microcystis* son fisiológicamente superiores a las unicelulas en la formación y mantenimiento de las floraciones debido que el alto contenido en carbohidratos, sobre todo por el mucílago, les provee distintas funciones para sobrevivir a condiciones de estrés (Reynolds, 2007; Wu & Song, 2008). Las unicélulas según su morfología fueron clasificadas como grupo III. Debido a su alta relación S/V podrían tolerar condiciones de menor disponibilidad de luz. Esto fue lo observado por Rangel et al. (2015) en un embalse tropical en donde las unicelulas de *Microcystis* co-ocurrieron con otras especies del grupo III también adaptadas a menor luz.

El grupo VII en general dominó a temperaturas $> 21^\circ\text{C}$, pero también se lo encontró formando floraciones a temperaturas bajas de 14°C (Kruk et al., 2015). Este género se beneficia con temperaturas altas tanto directamente favoreciendo su tasa de crecimiento ya que su óptima

está en los 25°C (Huisman et al., 2005) como indirectamente por el efecto de la temperatura en la estratificación de la columna de agua. Sin embargo, también puede crecer y formar floraciones a temperaturas bajas (13 °C) como fue observado en este estudio y en Quirós & Luchini (1982) en donde ocurrieron floraciones de *Microcystis* en los meses de invierno (junio y agosto de 1980). En ambientes subtropicales donde la temperatura supera los 10°C todo el año, las cianobacterias que se acumulan en verano pueden permanecer en invierno en alta abundancia (Reynolds, 2002). El amplio rango de temperatura en que el grupo puede crecer y formar floraciones pudo ser la razón por la cual la temperatura no quedó seleccionada en los modelos construidos. Además, si bien se han podido identificar distintas fases de crecimientos a lo largo del año para el embalse de Salto (Vidal, 2002) y para otros sistemas de regiones cálidas (Minillo et al., 2000) sólo se ha podido comprobar que el género tiene un ciclo de vida con hibernación en los sedimentos en sistemas templados (Verspagen et al., 2005). Esto refuerza la idea de que *Microcystis* podría estar presente todo el año en sistemas subtropicales, con distintas formas (células y colonias) y etapas de ciclo de vida coexistiendo al mismo tiempo.

Tomando en cuenta los modelos construidos la conductividad o salinidad (pendiente negativa) y el tipo de sistema (intercepto negativo para sistemas lóticos) fueron las principales variables que se relacionaron negativamente con el BV de este grupo. Estas dos variables ya han sido utilizadas para controlar las floraciones de *Microcystis* en algunos sistemas (Maier et al., 2004; Verspagen et al., 2006; Paerl et al., 2014). Si bien *Microcystis* es un género de agua dulce, y en el estuario del RdIP su presencia estuvo asociada a salinidades < 5 (Sienra & Ferrari, 2006), distintos experimentos de laboratorio han probado que esta cianobacteria puede crecer hasta salinidades de 10 (Orr et al., 2004; Tonk et al., 2007). Además, se ha demostrado que el grupo VII puede crecer hasta salinidades mayores a 12,5 (Cabrera et al., 2013). Por lo tanto, la salinidad no estaría actuando como una barrera efectiva en la distribución de esta cianobacteria en el estuario. Aunque no hubo presencia del grupo en Montevideo ni Punta del Este, en este mismo proyecto, con otra metodología que implica un mayor esfuerzo de muestreo (arrastre de red de 100 µm de poro, Alcántara, 2015), sí se observó la presencia de colonias de *Microcystis* en estos sitios a salinidades típicamente estuarinas, aunque a bajos BV (Kruk et al., 2015). La diferencia en los resultados entre los conteos de muestras tomadas por arrastre de red y aquellas tomadas con botella puede deberse a una limitación de este último en captar la presencia de estos organismos a bajos BV debido a la baja abundancia que presentan organismos de gran tamaño (Alcántara, 2015). Esto resalta la importancia de incorporar otros métodos de muestreo

y análisis para el monitoreo del grupo sobre todo cuando se encuentra en bajo BV (Segura et al., en revisión).

La presencia de mucílago y aerótopos en los organismos de este grupo les confiere flotabilidad y la capacidad de regular su posición en la columna de agua. Esto les provee de una ventaja adaptativa en la captación de luz frente a otros miembros de la comunidad (Walsby & Reynolds, 1980; Reynolds, 2007). Sin embargo, los vuelve susceptible a la mezcla de la columna de agua, prefiriendo columnas de agua estratificadas. Además, las colonias del grupo VII son de crecimiento lento ($0,30-0,40 \text{ d}^{-1}$, Cabrera et al., 2013) y necesitan tiempo para desarrollar sus poblaciones, por lo que son favorecidas en sistemas con altos tiempos de residencia del agua que son propias de sistemas lénticos y no de sistemas lóxicos donde la mezcla continua de la columna de agua junto con el flujo horizontal impide su desarrollo (Romo et al., 2012). Esto ha sido observado en otros trabajos en donde el grupo estuvo asociado a altos tiempos de residencia del agua tanto en ríos como en embalses (Stánkovic et al., 2012; Hu et al., 2013). Si bien el BV promedio del grupo fue bajo en las estaciones fluviales (desde Fray Bentos a Colonia) este grupo ya ha formado floraciones en el RU, aguas abajo de Salto y se las ha asociado a situaciones de bajo caudal y altas temperaturas (CELA, 2006; Ferrari et al., 2011).

Varios autores postulan que el embalse de Salto Grande tiene dos subsistemas bien diferenciados desde un punto de vista hidrológico (Berón, 1990; Conde et al., 1996; Chalar, 2006; Chalar, 2009). Por un lado, está el canal central donde la corriente y la alta turbulencia favorecen a especies como las diatomeas *Aulacoseira* spp. e inhiben a especies que flotan como *Microcystis* spp. mientras que, en los brazos laterales, especialmente en períodos de bajo caudal (verano) y alto tiempo de residencia, la turbidez disminuye, la luz aumenta y se favorece el crecimiento de *Microcystis* spp. que forma floraciones. En este estudio hubo diferencias de biovolumen del grupo entre brazos del embalse y en otros trabajos existieron diferencias entre el extremo y la parte media del mismo brazo (Quirós & Luchini, 1982; Berón, 1990; Bordet, 2003; Bordet, 2009). Esto evidencia la importancia de la morfometría del embalse en la determinación del biovolumen del grupo, que está en directa relación con la profundidad del sitio de muestreo, variable seleccionada en los modelos como explicativa.

El grupo VII está compuesto por organismos coloniales de gran V y baja relación S/V. Esto los hace particularmente sensibles a la baja disponibilidad de nutrientes (Kruk et al., 2010). Por lo tanto, se espera que dominen en sistemas enriquecidos en nutrientes. A pesar de que los

nutrientes no quedaron seleccionados en los modelos construidos, el grupo dominó a altas concentraciones de SiO₂. Si bien este no es un nutriente esencial para el grupo está altamente correlacionado con el área de la cuenca y el acceso a los mismos (Kruk et al., 2009). Además, el grupo ha sido asociado a altas concentraciones de SRP en grandes ríos (Bortolini et al., 2016), PT en lagos profundos (Petar et al., 2014) y NT en lagos someros (Pacheco et al., 2010).

Los individuos del grupo VII son de gran tamaño y poseen mucílago, esto los vuelve no palatables, siendo nulas o muy bajas las tasas de aclaramiento e ingestión del grupo para la mayoría de los grupos de zooplancton (Colina et al., 2015). Si bien en Salto la abundancia de zooplancton fue alta es posible que esta comunidad no afectara la dinámica del grupo.

El BV del grupo VII estuvo asociado a la presencia de MC-LR en los muestreos de enero y marzo de 2013 donde estuvo formando floración. Debido a que las poblaciones de *Microcystis* están compuestas por distintos genotipos (tóxicos y no tóxicos) es importante conocer la distribución de estos en el ambiente (Kardinal & Visser, 2005). En un trabajo paralelo de este mismo proyecto se determinó por PCR cuantitativo en tiempo real (qPCR) que la mayor cantidad de genotipos tóxicos (mcy productores de microcystinas) estuvieron en Salto en enero y marzo 2013, lo que sugiere que fueron los que produjeron MC-LR medida en el ambiente (Martinez de la Escalera et al., 2016). Estas herramientas moleculares describen adecuadamente el potencial tóxico de las distintas poblaciones de cianobacterias dentro de las floraciones de éste género y aportan información que mediante la observación por microscopio no se logra (Kardinal & Visser, 2005). Aunque también hubo presencia de organismos potencialmente productores de MC-LR del género *Dolichospermum* sp., integrantes del grupo III, que también pudieron estar produciendo la toxina, estos tuvieron abundancias mucho menores.

Grupo V: Flagelados unicelulares de tamaño medio a grande

Este grupo estuvo representado por una variedad de especies que van desde tipo *r* a tipo *K*, de distintos grupos filogenéticos (dinoflagelados, clorofitas, criptofitas y euglenofitas). Los organismos tuvieron en promedio mayor volumen, S/V y MLD y mayor rango de variación que los descritos por Kruk et al. (2010). Por ejemplo, en Kruk et al. (2010) el máximo valor de MLD del grupo fue de 190 µm mientras que los flagelados en Salto tuvieron un MLD máximo de 538 µm y en Punta del Este de 313 µm. Una de las razones de esta diferencia puede

deberse a la diferencia en composición de especies. Por ejemplo, mientras que en este trabajo el grupo estuvo compuesto por organismos marinos en Kruk et al. (2010) no. En general los organismos planctónicos marinos tienden a ser de mayor tamaño que los de agua dulce debido a la mayor densidad del agua (Lichtman et al., 2009; Segura et al., 2013; Kruk et al., 2014) Además, *Ceratium furcoides* que tiene gran volumen y MLD estuvo muy representado en las muestras de Salto respecto a otros organismos, lo que pudo haber aumentado el promedio de los rasgos en general. Si bien todos los organismos de este grupo son unicelulares flagelados, la diferencia de tamaño existente entre ellos puede determinar una gran diferencia en varios rasgos que afectan su adecuación biológica, uno es la movilidad. Por ejemplo, mientras la velocidad de nado de los flagelados nanoplanctónicos (2-20 μ m) está entre 3-30 ms^{-1} , para organismos más grandes como *Ceratium* este valor ronda los 200-500 ms^{-1} (Reynolds, 2006). Otro rasgo es la tasa de crecimiento. Según la revisión bibliográfica realizada en este trabajo los organismos más grandes como *Ceratium furcoides* o los dinoflagelados marinos tienen una tasa de crecimiento significativamente menor (0,22 d^{-1}) que los más pequeños del grupo (0,60 d^{-1}). Es decir, los flagelados unicelulares más chicos estarían creciendo tres veces más rápido que los grandes. Otra de las características en la que incide el tamaño es la susceptibilidad a la depredación por el zooplancton. Colina et al. (2015) establece que el grupo V es consumido principalmente por grandes depredadores como copépodos y cladóceros. Sin embargo, al establecer esto dejan afuera a los dinoflagelados del género *Ceratium* argumentando que estos no son consumidos por el zooplancton. A partir de esto, y dada la distribución diferencial que tuvo la comunidad zooplanctónica en el ambiente, tres escenarios de presión de depredación sobre el grupo son posibles. En Salto donde dominó *Ceratium furcoides* y los rotíferos, no existiría presión de depredación, debido al gran tamaño del organismo fitoplanctónico respecto al de los rotíferos. La relación entre el depredador y la presa en este caso sería casi de 1:1 cuando los rotíferos prefieren una relación de 18:1 (Hansen et al., 1994). De Fray Bentos a Colonia donde dominaron organismos de menor tamaño y mayor palatabilidad, el zooplancton también estuvo dominado por rotíferos, que si bien, pudieron depredarlos, estos no ejercerían demasiada presión sobre el grupo V (Colina et al. 2015). Por último, en Montevideo y Punta del Este, si bien los organismos fitoplanctónicos marinos del grupo V fueron de mayor tamaño que los fluviales, la composición y abundancia de los grupos dominantes de zooplancton cambió hacia organismos más abundantes y de mayor capacidad de ingestión como son los copépodos y cladóceros marinos, entre otros (Hansen et al., 1994; Lampert & Sommer, 2007). En estos sitios si existiría una verdadera presión de depredación sobre los organismos del grupo V. Otras de las características morfológicas que podría ejercer una diferencia en la adecuación

biológica de los organismos del grupo V es la posesión de estructuras orgánicas externas, como es la teca en los dinoflagelados o la lórica en algunas euglenofitas. Según Lau et al. (2007) la posesión de teca en los dinoflagelados le confiere resistencia a la célula. Lo que podría actuar como protección frente a depredadores, dificultando o impidiendo su ingestión. Chen et al. (2015) que adaptó la clasificación en GFBM para ríos, dividieron al grupo V dependiendo de si poseían o no estructuras exoesqueléticas externas (no silíceas). En este trabajo también se argumenta que si bien la teca puede dar protección a la célula también aumentaría la tasa de sedimentación de los organismos que la poseen. Nogueira et al. (2011) utilizó organismos estuarinos del RdIP para crear una clasificación morfo-funcional y fue la teca el primer rasgo seleccionado para formar los grupos a pesar de no haber sido un rasgo frecuente en la comunidad. De esta forma dividir a los flagelados unicelulares en tecados y no tecados resulta razonable.

Por último, en la clasificación de fitoplancton de agua dulce en grupos funcionales de Reynolds et al. (2002), las especies de *Ceratium* (L_M) *Cryptomonas* (Y), *Chlamydomonas* (X₂) y Euglenofitas (W1) ocupan distintos grupos funcionales porque según el autor aparecen en distintos ambientes. Según Kruk & Segura (2012) el grupo V alcanza la dominancia a baja luz ($k_d > 3.9$) y temperaturas < 20 °C. Sin embargo, en este estudio el grupo alcanzó los mayores biovolúmenes ($> 10 \text{ mm}^3\text{L}^{-1}$) en enero y marzo en Salto y Punta del Este donde la temperatura fue > 20 °C y en Punta del Este el $k_d < 3.9$. Por todo lo anteriormente expuesto se concluye que, si bien en la clasificación en GFBM el grupo V es coherente y homogéneo, al incorporar otros sistemas con diferentes características (como un río y un estuario) se observaron organismos flagelados unicelulares con diferencias morfológicas, fisiológicas y de preferencia de ambientes que ameritan una subdivisión y que se describen a continuación:

Subgrupo DG: flagelados dulceacuícolas grandes

Este subgrupo dominó en Salto, sobre todo en los meses menos cálidos cuando el grupo VII disminuyó su BV. Estuvo compuesto exclusivamente por un único grupo taxonómico (dinoflagelados) y una única especie: *Ceratium furcoides*. Tienen alto V, MLD y baja S/V, resultando además en una baja tasa de crecimiento que, junto con su tamaño, su forma tipo de gota y la posesión de teca, aumentan su tasa de hundimiento volviéndolos susceptibles al arrastre en sistemas turbulentos, como los sistemas fluviales (Chen et al., 2015). Por otro lado, la posesión de flagelo y su gran capacidad de migración vertical diaria les permite controlar la posición vertical y acceder a los recursos de nutrientes no disponibles a otras especies. Esto

redunda en una mayor posibilidad de supervivencia sobre todo en sistemas lénticos donde la columna de agua se estratifica (Reynolds, 2006). Su gran tamaño y la posesión de teca les confiere protección contra depredadores. Esta especie junto a *Ceratium hirundinella*, son formadores de floraciones en embalses eutróficos de América del Sur (Silverio et al. 2009) y recientemente se observó una expansión regional en su distribución (Cavalcante et al., 2013; Meichtry de Zaburlin et al., 2014). La capacidad de producir quistes que germinen en condiciones de mezcla les asegura la persistencia en los ambientes ya colonizados (Reynolds, 2006). Pueden causar mortalidad de peces o invertebrados debido al agotamiento de oxígeno por las floraciones (Silva et al., 2012) y también pueden dar problemas de olor en el agua destinada a potabilizar, que aumentan los costos del tratamiento, y producir oclusión de filtros debido al gran tamaño y la posesión de estructuras externas rígidas (Hart & Wragg, 2009). En la clasificación en grupos funcionales de Reynolds et al. (2002) las especies de agua dulce del género *Ceratium* están en el mismo grupo funcional (L_M) que el género *Microcystis*, debido a que ambos géneros ocurren en el epilímnion de lagos eutróficos en verano. Esto podría explicar su alternancia en el embalse de Salto y en otros sistemas (Reynolds & Bellinger, 1992)

Subgrupo DC: flagelados dulceacuícolas chicos

Este subgrupo fue el más diverso filogenéticamente, integrado por criptofitas, clorofitas, euglenofitas, y dinoflagelados. Estuvo compuesto por géneros como *Plagioselmis*, *Cryptomonas*, *Chlamydomonas*, entre otros. No poseen teca, ni estructuras externas rígidas. Tienen pequeño tamaño (MLD menor a 35 μm) y alta S/V. Una alta relación S/V permite una tasa de absorción de nutrientes mayor por unidad de biomasa, una mayor tasa máxima de crecimiento (Banse, 1976) y la absorción de la luz más eficientemente (Kirk, 1994). Sin embargo, por su pequeño tamaño son más susceptibles al pastoreo (Van Donk, 1997; Colina et al., 2015). Al ser organismos pequeños y no poseer estructuras externas rígidas su tasa de hundimiento es baja, permitiendo su permanencia en ambientes turbulentos (como ríos) a diferencia del subgrupo anterior (Reynolds, 2006). Este grupo dominó en las estaciones fluviales y si bien fue persistente en el tiempo nunca acumuló grandes biomásas. Algunos de sus integrantes como las euglenofitas son capaces de formar floraciones y producir toxinas (Zimba et al., 2010). Serían clasificados como colonizadores en la clasificación CSR de Reynolds dadas las características antes mencionadas (Reynolds, 1988a). Se separaron del subgrupo DC según el análisis CART por la variable tipo de sistema, ya que están adaptados a las condiciones de arrastre de los sistemas lóuticos, mientras que el subgrupo anterior no. En los

trabajos donde se aplicó GFBM a sistemas fluviales el grupo V estuvo constituido por organismos de este subgrupo (Stankovic et al., 2012; Bortolini et al., 2015).

Subgrupo M: flagelados marinos

Este subgrupo a diferencia de los dos anteriores no estuvo delimitado por un criterio morfológico, sino fisiológico; su tolerancia a alta salinidad (> 19). Morfológicamente tiene integrantes que se solapan con los subgrupos anteriores ya que poseen MLD desde 5 a 130 μm , con y sin teca. Estuvo integrado principalmente por dinoflagelados, pero también por clorofitas del género *Pyramimonas*. Tuvieron una alta biomasa en Montevideo en los meses de octubre, diciembre y enero 2013 y en Punta del Este en todos los muestreos. Su riqueza aumentó hacia Punta del Este, tendencia que ya ha sido observada en otros trabajos (Kruk et al., 2014). Además, las mayores biomásas del subgrupo se observaron en aguas claras, con $k_d < 1$. El subgrupo estuvo integrado por especies como *Heterocapsa triquetra*, *Scropsiella trochoidea* y *Prorocentrum mínimum* y dinoflagelados atecados como *Katodinium* sp. Estos organismos de tamaño pequeño a mediano, son propios de ambientes cercanos a la costa, más bien someros, mesohalinos y enriquecidos con nutrientes (Smayda & Reynolds, 2001). También hubo varias especies de dinoflagelados tecados de gran tamaño como *Neoceratium fusus*, *N. masiliense*, *N. tripos*, entre otros, que aparecen en hábitats lejos de la costa en aguas estratificadas (Smayda & Reynolds, 2001). Estas últimas especies (*Neoceratium*) no difieren morfológicamente del subgrupo DG. De hecho, comparten un origen evolutivo común ya que algunas especies de *Neoceratium* marinos invadieron el agua dulce, adaptándose a estos ambientes. Sin embargo, esta divergencia no fue reciente (Logares et al., 2007). Este subgrupo posee la capacidad de formar floraciones, como se ha visto en reiterados casos a nivel mundial y en las costas uruguayas tanto del RdIP como la costa atlántica (Méndez & Ferrari, 2002) y pueden producir toxinas (STX y GTX, entre otras). A pesar de esto no se observó una asociación clara entre el BV del grupo V o este subgrupo y las GTX medidas. También poseen la capacidad de formar quistes, que yacen en los sedimentos y germinan en condiciones favorables, asegurándoles la persistencia en los ambientes ya colonizados (Reynolds, 2006)

Perspectivas

Se necesitaría incorporar muestras marinas de distintas características ambientales para poder definir si el subgrupo de flagelados marinos (M) se comporta como una entidad homogénea y

queda separado de los otros subgrupos de flagelados aquí propuestos. Para esto también se necesitaría buscar rasgos de fácil identificación al microscopio óptico que permita separar más claramente este grupo de los otros dos subgrupos de flagelados. También sería interesante poder analizar la variabilidad de los GFBM que no han sido analizados en este estudio. En particular, sería muy interesante analizar la variación espacial y temporal de grupo VI que se observó a lo largo de todo el gradiente, pero con un cambio en la composición de especies especialmente en la transición de agua dulce a agua marina. Otra tarea interesante a realizar es obtener valores de tiempo de retención del agua y/o velocidad de corriente en los distintos sitios para relacionar esta variable con el BV total y BV por grupos. Además, con estos datos se podría generar un modelo hidrológico del RU y RP que permita conocer el transporte y dispersión de estos organismos. Además, con estos datos y la tasa de crecimientos de las especies se podría calcular que especies o grupo de especies serían capaces de crecer *in situ* y cuales serían arrastrados aguas abajo. Por último, se podría analizar con mayor detalle las relaciones de herbívora utilizando clasificaciones tróficas del zooplancton combinado sistemas dulceacuícolas y marinos.

Conclusiones

En este estudio mediante la clasificación de los organismos en GFBM se pudo describir en forma general la ecología del fitoplancton en el RU y RdIP. Las principales variaciones ambientales que tuvieron un efecto en el BV total fue el cambio en el tipo de sistema de léntico a lótico y el cambio en la salinidad, desde sitios de agua dulce a marinos. La clasificación pudo capturar correctamente el cambio en el tipo de sistema, siendo los grupos dominantes diferentes según el sistema. Sin embargo, el cambio en la salinidad no estuvo reflejado en un cambio de GFBM, siendo el grupo VI y V los dominantes en todo el gradiente a pesar de los cambios en las condiciones ambientales y de las especies entre sitios. En el caso del grupo VII su variación espacio temporal coincidió con lo predicho por su morfología. El grupo V fue más heterogéneo morfológicamente y fisiológicamente que en su descripción original, y su distribución no coincidió con lo predicho por la morfología. En este sentido cobra importancia la idea de la aplicación de clasificaciones funcionales para las condiciones que fueron destinadas (Salmaso et al., 2015). Ya que en el caso de grupos típicos de ambientes utilizados para construir la clasificación (grupo VII, lénticos) esto fue exitoso, mientras que para grupos que también son importantes en ambientes no utilizados para crear la clasificación (grupo V, río, estuario) el

grupo se dividió en varios subgrupos. También es importante resaltar que, si bien la clasificación en GFBM sintetiza información del comportamiento de muchas especies, hay casos en los que es necesario citar las especies o géneros dominantes en tales grupos, como es el caso de especies potencialmente productoras de toxinas (ej. *Microcystis* spp.) o con perjuicios para la calidad del agua (ej. *Ceratium furcoides*) (Abonyi et al., 2014; Salmaso et al., 2015).

La comparación de este trabajo con otros del mismo proyecto también permitió ver la importancia de incorporar otros métodos de muestreo y análisis para el monitoreo sobre todo cuando se encuentran en bajo BV (Segura et al., en revisión). Esto sería aplicable a grupos con organismos de gran tamaño, que pueden estar en bajas abundancias, como puede ser el grupo VII y el V especialmente el subgrupo de dulceacuícolas grandes (DG).

Referencias bibliográficas

Abonyi A., Leitão M., Stankovi, I. 2014. A large river (River Loire, France) survey to compare phytoplankton functional approaches : Do they display river zones in similar ways? *Ecological Indicators*, 46, 11–22.

Alcántara I. 2015. Efectos de la variabilidad ambiental sobre la presencia, estructura comunitaria y floraciones del Complejo *Microcystis aeruginosa*. Tesis de grado. Universidad de la República. Uruguay <https://www.colibri.udelar.edu.uy/handle/123456789/5124>

Anderson D., Glibert P., Burkholder J. 2002. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, compositions, and consequences. *Estuaries*, 25(4), 704–726.

APHA, 1998. Standard Methods for Examination of Water and Wastewater, 19th ed. American Public Health Association, Washington, DC.

Attrill M., Rundle, S. 2002. Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55(6), 929–936.

Baek S. H., Shimode S., Han M., Kikuchi T. 2008. Growth of dinoflagellates , *Ceratium furca* and *Ceratium fusus* in Sagami Bay , Japan : The role of nutrients. *Harmful Algae*, 7, 729–739.

Banse K. 1976. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell-size a review. *Journal of Phycology*. 12:135–40

Bekker A., Holland H. D., Wang P.L., Rumble D., Stein H. J., Hannah J. L., Beukes N. J. 2004. Dating the rise of atmospheric oxygen. *Nature*, 427(6970), 117–120.

Berón L. E. 1990. Features of the limnological behavior of Salto Grande's reservoir (Argentina- Uruguay). *Ecological Modelling*, 52, 87–102.

Bianchi, T. S. 2007. *Biogeochemistry of Estuaries*. Eos, Transactions American Geophysical Union. Oxford University Press: New York.

Bonilla S., Haakonsson, S., Somma, A., Gravier, A., Britos, A., Vidal, L., Aubriot, L. 2015. Cianobacterias y cianotoxinas en ecosistemas límnicos de Uruguay. *Innotec*, 10, 9–22.

Bordet F. 2003. Estudio del comportamiento estacional de Cianófitas, como agente biológico, para la detección de la calidad del agua en el Embalse de Salto Grande (Entre Ríos, Argentina). Tesis de grado. Universidad Nacional del Litoral. Argentina.

Bordet F. 2009. Monitoreo Emergencia de Floración de Cianofíceas: Áreas Recreativas-Embalse de Salto grande. Informe período 2007-2009. Comisión Técnica Mixta de Salto Grande.

Bortolini J. C., Moresco G. A., de Paula A. C. M., Jati S., Rodrigues L. C. 2016. Functional approach based on morphology as a model of phytoplankton variability in a subtropical floodplain lake: a long-term study. *Hydrobiologia*, 767(1), 151–163.

Boschi E. 1988. El ecosistema estuarial del Río de la Plata (Argentina y Uruguay). *An. Inst. Cs. Mar Limnol. (México)*, 15(2), 159–182.

Bowler C., Karl D. M., Colwell, R. R. 2009. Microbial oceanography in a sea of opportunity. *Nature*, 459(7244), 180–184.

Bowling L. C., Baker P. D. 1996. Major cyanobacterial bloom in the Barwon-Darling River, Australia, in 1991, and underlying limnological conditions. *Marine and Freshwater Research*, 47(4), 643–657.

Bravo I., Anderson D. M. 1994. The effect of temperature, growth medium and darkness on excystment and growth of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from northwest Spain. *Journal of Plankton Research*, 16, 513–25.

Breiman L., 2001. Random forests. *Machine Learning* 45:15–32.

Burnham K. P., Anderson D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer: New York.

Butterwick C., Heaney S. I., Talling J. F. 2005. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. *Freshwater Biology*, 50, 291–300.

Cabrera C, Rodríguez-Gallego L, Kruk, C.2013. Efectos de la salinidad y la concentración de nutrientes en las floraciones de cianobacterias de una laguna costera de Uruguay. En: Cirelli, A. F. & G. C. Marquisa (eds), El Agua en Iberoamérica de la Limnología a la Gestión en

Sudamérica. CETA – Centro de Estudios Transdisciplinarios del Agua Facultad de Ciencias Veterinarias, Buenos Aires: 91–106.

Camacho F. G., Rodríguez J. G., Mirón A. S., García M. C. C., Belarbi E. H., Chisti Y., Grima E. M. 2007. Biotechnological significance of toxic marine dinoflagellates. *Biotechnology Advances*, 25(2), 176–194.

Calliari D., Gómez M., Gómez N. 2005. Biomass and composition of the phytoplankton in the Río de la Plata: Large-scale distribution and relationship with environmental variables during a spring cruise. *Continental Shelf Research*, 25(2), 197–210.

Cao H., Yang, Z. 2010. Variation in Colony Size of *Microcystis aeruginosa* in a Eutrophic Lake during Recruitment and Bloom Formation. *Journal of Freshwater Ecology*, 25(3), 331–335.

Caroni R., Free G., Visconti A., Manca M. 2012. Phytoplankton functional traits and seston stable isotopes signature: A functional-based approach in a deep, subalpine lake, Lake Maggiore (N. Italy). *Journal of Limnology*, 71(1), 84–94.

CARP-SHIN-SOHMA. 1990. Estudio para la evaluación de la contaminación en el Río de la Plata. Informe de avance 1989.422 pp

Cavalcante K. P., Zanotelli J. C., Müller C. C., Scherer K. D. 2013. First record of expansive *Ceratium* Schrank, 1793 species (Dinophyceae) in Southern Brazil, with notes on their dispersive patterns in Brazilian environments. *Check List*, 9(4), 862–866.

Centro de Estudios Limnológicos Aplicados (CELA). 2006. Establecimiento de una línea de base de las comunidades de fitoplancton, zooplancton y bentos en el Río Uruguay (desde Nuevo Berlín a Las Cañas), Dpto. Río Negro–Uruguay. 92 pp.

Chalar G. 2006. Dinámica de la eutrofización a diferentes escalas temporales: Embalse Salt Grande (Argentina-Uruguay). *InterAmerican Network of Academies of Sciences.*, 87–101.

Chalar G. 2009. The use of phytoplankton patterns of diversity for algal bloom management. *Limnologica*, 39(3), 200–208.

Chen N., Liu L., Li Y., Qiao D., Li Y., Zhang Y., Lv Y. 2015. Morphology-based classification of functional groups for potamoplankton. *Journal of Limnology*, 74 (3), 559–571.

Chorus I. and Bartram J. 1999. *Toxic cyanobacteria in water. A guide to their public health consequences, monitoring and management*, ed. WHO., Chapman & Hall. London

Cole B. E., Cloern J. E. 1984. Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 17(1), 15–24.

Cole B. E., Cloern J. E., Alpine A. E., Park, M. 1986. Biomass and Productivity of Three Phytoplankton Size Classes in San Francisco Bay. *Estuaries*, 9(2), 117–126.

Cloern J. E. 1987. Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. *Continental Shelf Research*, 7, 1367–1381.

- Colina M., Calliari D., Carballo C., Kruk C. 2015. A trait-based approach to summarize zooplankton–phytoplankton interactions in freshwaters. *Hydrobiologia*, 767(1), 221–233.
- Conde D., Pintos W., Gorga J., De León L., Chalar G., Sommaruga R. 1996. Factors inducing chemical spatial heterogeneity in the Salto Grande, reservoir on the Uruguay River. *Archiv Für Hydrobiologie, Suppl. 113 Large Rivers*, 10(c), 571–578.
- Conley D. J., Paerl H. W., Howarth R. W., Boesch D. F., Seitzinger S. P., Havens K. E., Likens G. E. 2009. Controlling eutrophication: nitrogen and phosphorus. *Science*, 323(5917), 1014–1015.
- Crossetti L. O., Bicudo D. C., Bicudo C. E. M., Bini, L. M. 2008. Phytoplankton biodiversity changes in a shallow tropical reservoir during the hypertrophication process. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 68(4 Suppl), 1061–1067
- da Silva L. C., Carnielli Leone I., dos Santos-Wisniewski M. J., Carvalho Peret A., Rocha, O. (2012). Invasion of the dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925 at tropical reservoir and its relation to environmental variables. *Biota Neotrop. Biota Neotrop*, 12(2), 93–100.
- De León L., & Chalar G. 2003. Abundancia y diversidad del fitoplancton en el Embalse de Salto Grande (Argentina-Uruguay). Ciclo estacional y distribución espacial. *Limnetica*, 22, 103–113.
- De León L., & Yunes J. S. 2001. First Report of a Microcystin-Containing Bloom of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in the la Plata River, South America. *Toxicology, Environmental*, 16(2), 1–2.
- Descy J. P., Servais P., Smits J. S., Billen G., & Everbecq E. 1987. Phytoplankton biomass and production in the river meuse (Belgium). *Water Research*, 21(12), 1557–1566.
- Martínez de la Escalera G, Kruk C, Segura A, Nogueira L, Alcántara I, Piccini C. En prensa. Dynamics of toxic genotypes of *Microcystis aeruginosa* complex (MAC) through a wide freshwater to marine environmental gradient. *Harmful Algae*.
- Ferrari G., Sienna D. 2006. Monitoreo de cianobacterias en la costa de Montevideo (Uruguay). En: Menafra, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. y Conde, D. (eds.). *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya.*, Vida Silvestre: Montevideo.
- Ferrari G. 2008. Fitoplancton del estuario del Río de la Plata y frente oceánico. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.
- Falkowski P. G., Laws E. A., Barber R. T., Murray J. W. 2003. Phytoplankton and their role in primary, new, and export production. En *Ocean biogeochemistry* (pp. 99-121). Springer Berlin Heidelberg.
- Falkowski P. G., Katz M. E., Knoll A. H., Quigg A., Raven J. A., Schofield, O., Taylor, F. J. R. 2004. The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton. *Science Mag*, 305(2004), 354–360.

Ferrari G. y Vidal L. 2006. Fitoplancton de la zona costera uruguaya: Río de la Plata y Océano Atlántico. En: Menafrá, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. y Conde, D. (eds.). *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*. Montevideo: Vida Silvestre. pp.45-56, Vida Silvestre: Montevideo.

Ferrari G., del Carmen Pérez M., Dabiez M., Míguez D., Saizar C. 2011. Planktic Cyanobacteria in the Lower Uruguay River, South America. *Fottea*, 11(1), 225–234.

Figuerola F. L., Niell F. X., Figueiras F. G., & Villarino M. L. 1998. Diel migration of phytoplankton and spectral light field in the Ria de Vigo (NW Spain). *Marine Biology*, 130(3), 491–499

Finkel Z.V. 2001. Light Absorption and Size Scaling of Light-Limited Metabolism in Marine Diatoms *Limnology and Oceanography*, 46 (1) 86-94.

Field C. B., Behrenfeld M. J., Randerson J. T., Falkowski P., Keeling R. F., Shertz S., Francey R. J. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237–40.

Finkel Z. V., Beardall J., Flynn K. J., Quigg A., Rees, T. A. V, Raven, J. A. 2010. Phytoplankton in a changing world: Cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 32(1), 119–137.

Flynn K. J., Stoecker D. K., Mitra A., Raven J. A., Glibert P. M., Hansen P. J., Burkholder J. M. 2013. Misuse of the phytoplankton-zooplankton dichotomy: The need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types. *Journal of Plankton Research*, 35(1), 3–11.

Fraisse S., Bormans M., Lagadeuc Y. 2013. Morphofunctional traits reflect differences in phytoplankton community between rivers of contrasting flow regime. *Aquatic Ecology*, 47(3), 315–327.

Gallego I., Davidson T. A., Jeppesen E., Pérez-Martínez C., Sánchez-Castillo P., Juan M., Casas J. J. 2012. Taxonomic or ecological approaches? Searching for phytoplankton surrogates in the determination of richness and assemblage composition in ponds. *Ecological Indicators*, 18, 575–585.

Giannuzzi L., Carvajal G., Corradini M. G., Araujo Andrade C., Echenique R., Andrinolo, D. 2012. Occurrence of toxic cyanobacterial blooms in Río de la Plata Estuary, Argentina: Field study and data analysis. *Journal of Toxicology*, 2012

Gómez M., Rodrigues A., Sierra M., Cortelezzi A., Hualde P., Paggi C, Bauer D., Tangorra M., Licursi M. 2002. Fitoplancton y Bentos de la campaña de Prospección Ambiental del Río de la Plata. Proyecto RLA/99/631 Convenio PNUD/GEF-ILPLA (FCNyM-UNLP).

Gómez N., Hualde P. R., Licursi M., Bauer, D. E. 2004. Spring phytoplankton of Río de la Plata: A temperate estuary of South America. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61(2), 301–309.

Gómez N. 2014. Phytoplankton of the Río de la Plata Estuary. Phytoplankton from Argentina. *Advances in Limnology*. Vol. 65, pp. 167–182. E. Schweizerbart Science Publishers: Stuttgart

Hallegraeff G. M. 1992. Harmful algal blooms in the Australian region. *Marine Pollution Bulletin*, 25(5–8), 186–190.

Hansen B., Bjørnsen P. K., Hansen P. J. 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography*, 39(2), 395–403.

Harke M. J., Steffen M. M., Gobler C. J., Otten T. G., Wilhelm S. W., Wood S. A., Paerl H. W. 2016. A review of the global ecology, genomics, and biogeography of the toxic cyanobacterium, *Microcystis* spp. *Harmful Algae*, 54, 4–20.

Hart R. C., Wragg, P. D. 2009. Recent blooms of the dinoflagellate *Ceratium* in Albert Falls Dam (KZN): History, causes, spatial features and impacts on a reservoir ecosystem and its zooplankton. *Water SA*, 35(4), 455–468.

Hillebrand H., Dürselen C.D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35(2), 403–424.

He X., Liu Y. L., Conklin A., Westrick J., Weavers L. K., Dionysiou D. D., Walker, H. W. 2016. Toxic cyanobacteria and drinking water: Impacts, detection, and treatment. *Harmful Algae*, 54, 174–193.

Hoetzel G., Croome R. 1994. Long-term phytoplankton monitoring of the Darling River at Burtundy, New South Wales: Incidence and significance of cyanobacterial blooms. *Marine and Freshwater Research*, 45(5): 747–759.

Hu R., Han B., Naselli-Flores L. 2013. Comparing biological classifications of freshwater phytoplankton: A case study from South China. *Hydrobiologia*, 701(1): 219–233.

Huisman J., Matthijs H. C., Visser P. M. 2005. *Harmful Cyanobacteria*. Springer Netherlands: Amsterdam.

Iglesias-Rodriguez M. D., Brown C. W., Doney S. C., Kleypas J. A., Kolber D., Kolber Z., Falkowski P. G. 2002. Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models: Coccolithophorids. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4): 47-1-47–20.

IMM, Programa de monitoreo de Agua de Playas y costa de Montevideo. Informe 2010-2011. .2011. Departamento de Desarrollo Ambiental, Servicio Laboratorio de Calidad Ambiental. Montevideo.

International Organization for Standardization, 1997. ISO/TR 11905-2: Water quality - Determination of nitrogen – Part 2: Determination of bound nitrogen, after combustion and oxidation to nitrogen dioxide, chemiluminescence detection. Ginebra: ISO.

International Organization for Standardization, 2005. ISO 20179: Water quality - Determination of microcystins - Method using solid phase extraction (SPE) and high performance liquid chromatography (HPLC) with ultraviolet (UV) detection. Ginebra: ISO.

International Organization for Standardization, 2004. ISO 6878: Water quality. Determination of phosphorus, Ammonium molybdate spectrometric method. Ginebra:ISO

- Jespersen A. M., Christoffersen, K. 1987. Measurements of chlorophyll-a from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. *Archiv für Hydrobiologie*, 109: 10.
- Kardinal WEA, Visser PM. 2005. Dynamics of Cyanobacterial Toxins. En: Harm- ful Cyanobacteria, Aquatic Ecology Series. Huisman, J, Matthijs, HCP, and Visser, PM, Dordrecht (eds.), Springer: The Netherlands.
- Katz M. E., Finkel Z. V, Grzebyk D., Knoll A. H., Paul G., Falkowski P. G. 2004. Evolutionary Trajectories and biogeochemical impacts of Marine Impacts Eukaryotic. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35, 523–556.
- Kjørboe T., Balxter J. H. S., Southward A. J. 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Advances in Marine Biology*, 29, 1–72.
- Kirk J. 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press: London.
- Kirst G. O. 1990. Salinity Tolerance of Eukaryotic Marine Algae. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41, 21–53.
- Komarek J., Anagnostidis K., 1999. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Cyanoprokaryota - Teil Chroococcales. Ettl, H., Gartner, G., Hoynig, H.& Mottenhauer, D. (Eds.) Germany.
- Kruk C., L de León. 2004. Asociaciones de fitoplancton en lagos artificiales y embalses del Uruguay: validación y aplicación a la gestión de sistemas acuáticos. En *Fernandez-Cirelli, A. & G. Chalar (Eds) El Agua En Iberoamerica: De La Limnologia a La Gestion En Sudamerica. CYTED XVII Y CETA: 143-155.*, 1(11), 1829–1841.
- Kruk C., Rodríguez-Gallego L., Meerhoff M., Quintans F., Lacerot G., Mazzeo N., Marten S. 2009. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology*, 54(12), 2628–2641.
- Kruk C., Huszar V. L. M., Peeters E. T. H. M., Bonilla S., Costa L., Lürling M., Scheffer M. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55(3), 614–627.
- Kruk C., Peeters E. T. H. M., Van Nes E. H., Huszar V. L. M., Costa L. S., Scheffer, M. 2011. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography*, 56(1), 110–118.
- Kruk C., Segura A. M. 2012. The habitat template of phytoplankton morphology-based functional groups. *Hydrobiologia*, 698(1), 191–202.
- Kruk C., Martínez A., Nogueira L., Alonso C., Calliari D. 2014. Morphological traits variability reflects light limitation of phytoplankton production in a highly productive subtropical estuary (Río de la Plata, South America). *Marine Biology*, 162(2), 331–341.
- Kruk C., Segura A. M, Nogueira L., Carballo C., Martínez de la Escalera G., Calliari D., Piccini C. 2015. Herramientas para el monitoreo y sistema de alerta de floraciones de cianobacterias nocivas: Río Uruguay y Río de la Plata. *Innotec*, 10, 23–39.

Kruk C., Segura A. M., Costa L. S., Lacerot G., Kosten S., Peeters E. T.H.M., Huzar V.L.M, Mazzeo N., Scheffer M. En prensa. Functional redundancy increases towards tropics in lake phytoplankton. *Journal of Plankton Research*.

Lamparelli M. 2004. Graus de trofia em corpos d 'água do Estado de São Paulo: Avaliação dos métodos de monitoramento. Tesis de doctorado. Universidad de São Paulo.

Lampert W., Sommer U. 2007. The individual in its habitat. *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams*, 33–88.

Laboratorio Tecnológico del Uruguay (LATU) 2012. Informe sobre caracterización biológica en el tramo inferior del Río Uruguay, febrero-noviembre 2012. Informe de Consultoría N° Solicitud 1366124 Montevideo: LATU

Lawton L. A., Edwards C., Codd G. A. 1994. Extraction and high-performance liquid chromatographic method for the determination of microcystins in raw and treated waters. *Analyst*, 119(7): 1525–1530.

Lehman P. W., Boyer G., Hall, C., Waller S., Gehrts, K. 2005. Distribution and toxicity of a new colonial *Microcystis aeruginosa* bloom in the San Francisco Bay Estuary, California, 87–99.

Le Quéré C., Harrison S. P., Colin Prentice I., Buitenhuis E. T., Aumont O., Bopp L., Wolf-Gladrow, D. 2005. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology*, 11(11), 2016–2040.

Lewis W. M. 1976. Surface/Volume ratio: implications for phytoplankton morphology. *Science*.

Licursi M., Sierra M. V., Gómez, N. 2006. Diatom assemblages from a turbid coastal plain estuary: Río de la Plata (South America). *Journal of Marine Systems*, 62(1–2), 35–45.

Lin C. K. 1972. Phytoplankton succession in a Eutrophic lake with special reference to blue-green algal blooms. *Hydrobiologia*, 39(3), 321–334.

Litchman E., Klausmeier C. 2008. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 615–639.

Litchman E., Klausmeier C. A., Yoshiyama K. 2009. Contrasting size evolution in marine and freshwater diatoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(8), 2665–2670.

Logares R., Shalchian-Tabrizi K., Boltovskoy A., Rengefors, K. 2007. Extensive dinoflagellate phylogenies indicate infrequent marine-freshwater transitions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(3), 887–903.

Mahoney J. B., McLaughlin J. J. A. 1979. Salinity influence on the ecology of phytoflagellate blooms in Lower New York Bay and adjacent waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 37, 213–223.

- Maier H. R., Kingston G. B., Clark T., Frazer A., Sanderson A. 2004. Risk-based approach for assessing the effectiveness of flow management in controlling cyanobacterial blooms in rivers. *River Research and Applications*, 20(4), 459–471.
- Mann K.H., Lazier J.R.N. 2009. Dynamics of marine ecosystems: biological–physical interactions in the oceans. Blackwell, Oxford
- Margalef R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in a unstable environment. *Oceanologica Acta*, 1, 493–509.
- Martínez de la Escalera G., Kruk C., Segura A., Nogueira L., Alcántara I., Piccini C. 2016. Dynamics of toxic genotypes of *Microcystis aeruginosa* complex (MAC) through a wide freshwater to marine environmental gradient. *Harmful Algae*.
- McLachlan J. 1961. The effect of salinity on growth and chlorophyll content in representative classes of unicellular marine algae. *Canadian Journal of Microbiology*, 7(1150), 399–406.
- Meichtry de Zaburlin N., Boltovskoy A., Rojas C. C., Rodríguez R. M. 2014. Primer registro del dinoflagelado invasor *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925 en la Argentina y su distribución en el área de influencia del Embalse Yacyretá (río Paraná, Argentina-Paraguay). *Limnetica*, 33(1), 153–160.
- Menden-Deuer S., Montalbano A. L. 2015. Bloom formation potential in the harmful dinoflagellate *Akashiwo sanguinea*: Clues from movement behaviors and growth characteristics. *Harmful Algae*, 47, 75–85.
- Méndez S.M., Ferrari G. 2002. Floraciones algales nocivas en Uruguay: antecedentes, proyectos en curso y revisión de resultados. 269-289 En: Sar Ferrario & Reguera (eds.) Floraciones algales nocivas en el cono sur americano. Publicación Especial del Instituto Español de Oceanografía: Vigo
- Méndez S., Severov D., Ferrari G., Mesones C. 1996. Early spring *Alexandrium tamarense* toxic blooms in the uruguayan waters. En: Yasumoto, T., Y. Oshima & Y. Fukuyo (eds.), Harmful and Toxic Algal Blooms. IOC of UNESCO: 113-116.
- Méndez S. M. 2006. Impacto de las floraciones algales nocivas en Uruguay: origen, dispersión, monitoreo, control y mitigación. En: Menafra, R., Rodriguez-Gallego, L., Scarabino, F. y Conde, D. (eds.). *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya* 57–69. Vida Silvestre: Montevideo
- Mihaljević M., Stević F., Spoljaric D., Zuna Pfeiffer T. 2015. Spatial pattern of phytoplankton based on the Morphology-Based Functional approach along a river–floodplain gradient. *River Research and Applications* 31, 228–238.
- Minillo A., Ferreira A. H. F., Yogui G. T., Yunes J. S. 2000. Concentrações de Microcistinas e Toxicidade nas Formas Coloniais de *Microcystis Aeruginosa* de Florações no Estuário da Lagoa dos Patos, RS. *Ecotoxicologia: Perspectivas para o Século XXI*. En: E. L. Esíndola, C. M. R. Botta Paschoal, O. Rocha, M. B. Bohrer, & A. L. de Oliveira Neto (Eds.), 521–536. Sao Carlos.

- Morgan K. C., Kalff J. 1979. Effect of light and temperature interactions on growth of *Cryptomonas erosa* (Cryptophyceae). *Journal of Phycology*, 15, 127–134.
- Moss B., Kosten S., Meerhof M., Battarbee R., Jeppesen E., Mazzeo N., Scheffer M. 2011. Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters* 1(2), 101–105
- Nagy G, Martinez C, Caffera R, Pedragosa G, Forbes E, Perdomo A, López Laborde J. 1998. Marco hidrológico y climático del Río de la Plata. En: Wells PG, Daborn GR, (eds.) El Río de la Plata Una revisión ambiental. 18 – 70. Universidad de Dalhousie: Halifax
- Nagy G. J., Gómez-Erache M., López C. H., Perdomo A. C. 2002. Distribution patterns of nutrients and symptoms of eutrophication in the Rio de la Plata River Estuary System. *Hydrobiologia*, 475/476, 125–139.
- Naselli-Flores L., Padisák J., Albay M. 2007. Shape and size in phytoplankton ecology: Do they matter? *Hydrobiologia*, 578(1), 157–161.
- Naselli-Flores L., Barone R. 2011. Fight on plankton! Or, phytoplankton shape and size as adaptive tools to get ahead in the struggle for life. *Cryptogamie, Algologie*, 32(2), 157–204.
- Niedermeyer T. H. J., Daily A., Swiatecka-Hagenbruch M., Moscow J. A. 2014. Selectivity and potency of microcystin congeners against OATP1B1 and OATP1B3 expressing cancer cells. *PLoS ONE*, 9(3), 1–7.
- Nishijima T., Hata Y., Hashimoto, N. 1990. Growth characteristics of *Plagioselmis* sp. (strain 87) causing freshwater red tide in the lower part of the Nakasuki River, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56, 353–359.
- Nogueira, L. (2011). Determinación de grupos morfo-funcionales fitoplanctónicos en el Río de la Plata. Tesis de grado. Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
<https://www.colibri.udelar.edu.uy/bitstream/123456789/1330/1/uy24-15295.pdf>
- O’Farrell I., Bordet F., Chaparro, G. 2012. Bloom forming cyanobacterial complexes co-occurring in a subtropical large reservoir: Validation of dominant eco-strategies. *Hydrobiologia*, 698(1), 175–190.
- O’Farrell I., Izaguirre, I. 2014. Phytoplankton of the middle and lower stretches of the Uruguay River. En: G. Tell, I. Izaguirre, & I. O’Farrell (Eds.), *Phytoplankton from Argentina. Advances in Limnology*. Vol. 65, pp. 113–126. E. Schweizerbart Science Publishers: Stuttgart
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O’Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Henry M., Stevens H., Szoecs E., Wagner H. 2016. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-0.
- Orr P. T., Jones G. J., Douglas G. B. 2004. Response of cultured *Microcystis aeruginosa* from the Swan River, Australia, to elevated salt concentration and consequences for bloom and toxin management in estuaries. *Marine and Freshwater Research*, 55(3), 277–283.

OSE.2009. Informe del comportamiento de las cianobacterias en el agua bruta de Fray Bentos. OSE: Montevideo. 26pp.

Oshima Y. 1995. Postcolumn derivatization liquid chromatographic method for paralytic shellfish toxins. *Journal of AOAC International*, 78(2): 528–532.

Otsuka S., Suda S., Li R., Watanabe M., Oyaizu H., Matsumoto S., Watanabe M. M. 1999. Characterization of morphospecies and strains of the genus *Microcystis* (Cyanobacteria) for a reconsideration of species classification. *Phycological Research*, 47(3), 189–197.

Otsuka S., Suda S., Li R., Matsumoto S., Watanabe M. M. 2000. Morphological variability of colonies of *Microcystis* morphospecies in culture. *The Journal of General and Applied Microbiology*, 46(1), 39–50.

Otsuka S., Suda S., Shibata S., Oyaizu H., Matsumoto S., Watanabe M. M. 2001. A proposal for the unification of five species of the cyanobacterial genus *Microcystis* Kützing ex Lemmermann 1907 under the rules of the bacteriological code. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 51(3), 873–879.

Pacheco J. P., Iglesias C., Meerhoff M., Fosalba C., Goyenola G., Teixeira-de Mello F., García-Rodríguez, F. 2010. Phytoplankton community structure in five subtropical shallow lakes with different trophic status (Uruguay): A morphology-based approach. *Hydrobiologia*, 646(1), 187–197

Paerl H. W., Otten T. G. 2013. Harmful Cyanobacterial Blooms: Causes, Consequences, and Controls. *Microbial Ecology*, 65(4): 995–1010.

Paerl H. W., Meeks J. C., Haselkorn, R. 2014. Mitigating Harmful Cyanobacterial Blooms in a Human-and Climatically-Impacted World. *Life*, 4, 988–1012.

Paggi J., José de Paggi S. 1974. Primeros estudios sobre el zooplancton de las aguas lóxicas del Paraná medio. *Physis* 33: 94–114.

Petar Ž., Marija G. U., Koraljka K. B., Anđelka P. M., Judit P. 2014. Morpho-functional classifications of phytoplankton assemblages of two deep karstic lakes. *Hydrobiologia*, 740(1), 147–166.

Pérez M., Gonzalez-sapienza G., Sienna D., Ferrari G., & Last M. 2013. Limited analytical capacity for cyanotoxins in developing countries may hide serious environmental health problems: Simple and affordable methods may be the answer. *Journal of Environmental Management*, 114, 63–71.

Quirós R., Luchini L. 1982. Características limnológicas del embalse de Salto Grande, III: Fitoplancton y su relación con parámetros ambientales. *Revista de la Asociacion de Ciencias Naturales Del Litoral*, 13, 49–66.

R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Rangel L., Huszar V. L. M. 2012. Phytoplankton biomass is mainly controlled by hydrology and phosphorus concentrations in tropical hydroelectric reservoirs. *Hydrobiologia*, 693,13–28.
- Rangel L. M., Soares M. C. S., Paiva R., Silva L. H. S. 2015. Morphology-based functional groups as effective indicators of phytoplankton dynamics in a tropical cyanobacteria-dominated transitional river-reservoir system. *Ecological Indicators*, 64, 217–227.
- Reiss J., Bridle J. R., Montoya J. M., Woodward G. 2009. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(9), 505–514.
- Reynolds C.S. 1988a Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. En: Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton, Sandgren C.D. (Ed.), pp. 388–433. Cambridge University Press, Cambridge
- Reynolds C.S. 1988b. Potamoplankton: paradigms, paradoxes and prognoses. In: F.E. Round (Editor), Algae and the Aquatic Environment. Biopress, Bristol, pp.285-311
- Reynolds C.S., 1989. Relationship among the biology properties, distribution and regulation of production by planktonic cyanobacterial. *Toxi. Assess.* 4, 229–255.
- Reynolds C. S., Bellinger E. G. 1992. Patterns of abundance and dominance of the phytoplankton of Rostherne Mere, England: Evidence from an 18-year data set. *Aquatic Sciences*, 54(1), 10–36.
- Reynolds C. S., Descy J. 1996. The production biomass and structure of phytoplankton in large rivers. *Arch. Hydrobiol.* <https://doi.org/10.1127/Ir/10/1996/161>
- Reynolds C. S. 1997 Vegetation Processes in the Pelagic. A Model for Ecosystem Theory. ECI, Oldendorf.
- Reynolds C. S. 2000. Hydroecology of river plankton the role of variability in channel flow. *Hydrological Processes*, 14(16–17), 3119–3132.
- Reynolds C. S., Huszar V., Kruk C., Naselli L., Melo, S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24(5), 417–428.
- Reynolds C. S. 2006. Ecology of phytoplankton. Ecology, biodiversity and conservation. Cambridge University Press. Cambridge.
- Reynolds C. S. 2007. Variability in the provision and function of mucilage in phytoplankton: Facultative responses to the environment. *Hydrobiologia*, 578(1), 37–45.
- Reynolds C. S., Alex Elliott, J., & Frassl, M. A. 2014. Predictive utility of trait-separated phytoplankton groups: A robust approach to modeling population dynamics. *Journal of Great Lakes Research*, 40(S3), 143–150.
- Rojó C., Cobelas M. A., Arauzo M. 1994. An elementary, structural analysis of river phytoplankton. *Hydrobiologia*, 289(1–3), 43–55.

- Romo S., Fernández F., Ouahid Y., Barón-Sola Á. 2012. Assessment of microcystins in lake water and fish (*Mugilidae*, *Liza* sp.) in the largest Spanish coastal lake. *Environmental Monitoring and Assessment*, 184(2), 939–949.
- Rousseaux C. S., Gregg W. W. 2014. Interannual Variation in Phytoplankton Primary Production at A Global Scale, 1–19. <https://doi.org/10.3390/rs6010001>
- Ryther, J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 166 (901), 72–76.
- Sathicq M. B., Bauer D. E., Gómez N. 2015. Influence of El Niño Southern Oscillation phenomenon on coastal phytoplankton in a mixohaline ecosystem on the southeastern of South America: Río de la Plata estuary. *Marine Pollution Bulletin*, 98(1–2), 26–33.
- Salmaso N., Padisák, J. 2007. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*, 578(1), 97–112.
- Salmaso N., Zignin A. 2010. At the extreme of physical gradients: Phytoplankton in highly flushed, large rivers. *Hydrobiologia*, 639(1), 21–36.
- Salmaso N., Naselli-Flores L., Padisák J. 2015. Functional classifications and their application in phytoplankton ecology. *Freshwater Biology*, 60(4), 603–619.
- Saizar C., Míguez D., Dabezies M., Teixeira-de Mello F., Clemente J., Ferrari G., Boccardi L, Tana J. 2010. Línea de base para evaluar el impacto de una planta de celulosa en el Río Uruguay. *Innotec*, (5): 11–22.
- Segura A. M., Kruk C., Calliari D., García-Rodríguez F., Conde D., Widdicombe C. E., Fort, H. 2013. Competition drives clumpy species coexistence in estuarine phytoplankton. *Scientific Reports*, 3, 1037.
- Segura A. M, Piccini C, Nogueira L, Alcántara I, Calliari D. and Kruk C. Increased sampling effort improves *Microcystis aeruginosa* complex (MAC) prediction using Random Forests. En revisión. *Ecological Indicators*
- Sherr E. B., Sherr, B. F. 1991. Planktonic microbes: Tiny cells at the base of the ocean's food webs. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(2), 50–54.
- Silva L. H. S., Huszar V. L. M., Marinho M. M., Rangel L. M., Brasil J., Domingues C. D., Roland F. 2014. Drivers of phytoplankton, bacterioplankton, and zooplankton carbon biomass in tropical hydroelectric reservoirs. *Limnologia*, 48, 1–10.
- Smayda T. J., Reynolds C. S. 2001. Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *Journal of Plankton Research*, 23(5), 447–461.
- Smayda T. J. 1997. What is a bloom? A commentary. *Limnology and Oceanography*, 42, 1132–1136.

- Smetacek V. 1999. Diatoms and the ocean carbon cycle. *Protist News*, 150(1), 25–32.
- Soares M. C. S., Huszar V. L. M., Miranda M. N., Mello M. M., Roland F., Lürling, M. 2013. Cyanobacterial dominance in Brazil: Distribution and environmental preferences. *Hydrobiologia*, 717(1), 1–12.
- Sommer U., Wedemeyerl C., Lowsky B. 1984. Comparison of potential growth rates of *Ceratium hirundinella* with observed population density changes. *Hydrobiologia*, 109, 159–164.
- Stanković I., Vlahović T., Gligora Udovič M., Várbíró G., Borics G. 2012. Phytoplankton functional and morpho-functional approach in large floodplain rivers. *Hydrobiologia*, 698(1), 217–231.
- Sun J., Liu D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 25(11), 1331–1346.
- Therneau T., Atkinson B., Ripley B. 2015. rpart: Recursive Partitioning and Regression Trees. R package version 4.1-10.
- Tirichine L., Bowler C. 2011. Decoding algal genomes: Tracing back the history of photosynthetic life on Earth. *Plant Journal*, 66(1), 45–57.
- Tonk L., Bosch K., Visser P. M., Huisman J. 2007. Salt tolerance of the harmful cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Aquatic Microbial Ecology*, 46, 117–123.
- Utermöhl H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitteilungen. Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte *Limnologie* 9: 1–38.
- Van Donk E. 1997. Defenses in phytoplankton against grazing induced by nutrient limitation, UV-B stress and infochemicals. *Aquatic Ecology* 31(1), 53–58
- van Gremberghe I. 2009. Population structure of the cyanobacterium *Microcystis* mediated by history, grazing and interstrain interactions. Doctoral thesis. Ghent University.
- Verspagen J.M., Snelder E.O., Visser P.M. et al. 2005 Benthic–pelagic coupling in the population dynamics of the harmful cyanobacterium *Microcystis*. *Freshwater Biology* 50, 854–867.
- Verspagen J. M. H., Passarge J., Jöhnk K. D., Visser P. M., Boers P., Laanbroek H. J., Huisman, J. 2006. Water Management Strategies against Toxic *Microcystis* Blooms in the Dutch Delta. *Ecological Applications*, 16(1), 313–327.
- Vidal L. 2002. Variación temporal de la morfología de *Microcystis aeruginosa* Kützing en el embalse de Salto Grande. Tesis de grado. Facultad de Ciencias. Universidad de la República. Montevideo
- Violle C., Navas M. L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892.

Walsby A. E., Reynolds C. S. 1980. Sinking and floating. En: The Physiological Ecology of Phytoplankton, I. Morris (ed.), pp. 371–412. Blackwell Scientific Publications.: Oxford

Walsby A. E., Hayes P. K., Boje R., Stal L. J. 1997. The selective advantage of buoyancy provided by gas vesicles for planktonic cyanobacteria in the Baltic Sea. *New Phytologist*, 136(3), 407–417.

Wang Z., Li D., Cao X., Song C., Zhou Y. 2014. Photosynthetic adaptation mechanism of *Microcystis* (Cyanophyceae) related to changes of colony size in a eutrophic lake. *Phycologia*, 53(6), 552–560.

Wiencke C., Läuchli A. 1980. Growth, cell volume, and fine structure of *Porphyra umbilicalis* in relation to osmotic tolerance. *Planta*, 150(4), 303–311.

Williams A. E. 2005. The Theory of Alternative Stable States in Shallow Lake Ecosystems. *Water Encyclopedia*.

Wu Z.X., Song, LR. 2008. Physiological comparison between colonial and unicellular forms of *Microcystis aeruginosa* Kütz. (Cyanobacteria). *Phycologia*, 47, 98–104.

Zanchett G., & Oliveira-Filho E. C. 2013. Cyanobacteria and cyanotoxins: From impacts on aquatic ecosystems and human health to anticarcinogenic effects. *Toxins*, 5(10), 1896–1917.

Zimba P. V., Moeller P. D., Beauchesne K., Lane H. E., Triemer, R. E. 2010. Identification of euglenophycin - A toxin found in certain euglenoids. *Toxicon*, 55(1), 100–104.

Presentaciones en congresos:

Nogueira L, Segura A, Piccini C, Carballo C, Calliari D, Miguez D, Ferrari G, Kruk C. 2013. Variables ambientales estructuradoras de los grupos funcionales de fitoplancton en el Río Uruguay-Río de la Plata. XV Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Punta del Este. Uruguay.

Nogueira L, Kruk C, Segura A, Ferrari G, Piccini C, Miguez D. 2014. Diversidad específica y morfológica de un grupo funcional fitoplanctónico formador de floraciones y su relación con gradientes ambientales. II Jornadas Interdisciplinarias en Biodiversidad y Ecología. Rocha, Uruguay.

Nogueira L, Segura A, Piccini C, Calliari D, Ferrari G, Kruk C. 2015. Preferencias ecológicas de un grupo funcional fitoplanctónico formador de floraciones en el bajo Río Uruguay y Río de la Plata. Primeras Jornadas sobre eutrofización y floraciones algales nocivas (FAN) en el Río Uruguay. Colón. Entre Ríos, Argentina.

Publicaciones en revistas:

Kruk C, Segura A, Nogueira L, Carballo C, Martínez de la Escalera G, Calliari D, Ferrari G, Simoens M, Cea J, Alcántara I, Vico P, Míguez D, y Piccini C. 2015. Herramientas para el monitoreo y sistema de alerta de floraciones de cianobacterias nocivas: Río Uruguay y Río de la Plata. *INNOTEC*, 10 (23 - 39).

Segura A. M, Piccini C, Nogueira L, Alcántara I, Calliari D. and Kruk C. Increased sampling effort improves *Microcystis aeruginosa* complex (MAC) prediction using Random Forests. En revisión. *Ecological Indicators*

Martínez de la Escalera G, Kruk C, Segura A, Nogueira L, Alcántara I, Piccini C. 2016. Dynamics of toxic genotypes of *Microcystis aeruginosa* complex (MAC) through a wide freshwater to marine environmental gradient. *Harmful Algae*.

Anexo I. Media y rango por sitios de las principales variables ambientales medidas. Temperatura (Temp), profundidad (Z), turbidez, salinidad (Sal), conductividad (Cond), coeficiente de extinción de la luz (k_d), disco de Secchi (DS), sólidos disueltos totales (SDT), alcalinidad (Alc), oxígeno disuelto (OD), pH, Viento, Luz aire, nitrógeno total (NT) y fósforo total (PT).

Sitio	Temp (°C)	Z (m)	Turbidez (NTU)	Sal	Cond (mScm ⁻¹)	k_d (m ⁻¹)	DS (m)	SDT (gL ⁻¹)	Alc (mgCaCO ₃ L ⁻¹)	OD (mL ⁻¹)	pH	Viento (ms ⁻¹)	Luz Aire (μmolfoton m ² seg ⁻¹)	NT (μgL ⁻¹)	PT (μgL ⁻¹)
Salto	22,1	10,6	23,0	0	0,037	3	0,55	20,2	17	10,8	8	2,3	2502	910	52,4
	14,2-33,6	7-14	9,3-39,9	0-0	0,013-0,066	2,3-4,3	0,4-0,9	0,02-43	11,5-30	8,8-14	7,1-9,1	ind-6	1143-3366	510-1380	29,4-77,9
Fray Bentos	21,1	4,7	17,9	0	0,043	3	0,63	27	22,4	10,1	7,5	3,2	2764	906	44,9
	12,8-27,4	1,5-7,5	0,9-40,9	0-0	0,022-0,07	2,4-4,7	0,45-0,9	0,03-46	13,5-45	7,8-12,5	7-8,6	0,2-8	2492-3005	420-1230	19,0-63,7
Carmelo	20,2	3,8	63,6	0	0,077	4,1	0,43	48,1	19,6	10,7	7,9	4	2435	869	52,5
	12,3-25,6	1,7-7,4	10,8-187	0-0,1	0,006-0,13	1,3-7,8	0,1-0,7	0,06-85	12-31,5	9,4-13,9	7-8,6	0,3-7,6	728-3810	580-1180	5,0-96,7
Colonia	19,4	5,5	72,9	0	0,096	4	0,37	53,1	23,6	10,8	7,7	4,2	2865	844	56,6
	11-24,8	2-10	16,2-159	0-0,1	0,054-0,177	2,6-6,2	0,2-0,6	0,07-78	15,5-35	9,4-12,9	4,9-8,4	1,5-8,5	1815-4193	560-1050	34,0-81,0
Montevideo	17,4	5,2	28,1	18,2	29	2,1	0,61	19,5	47,2	9,4	7,9	4	2286	543	60,4
	11-22,9	1,8-9,2	5,6-89,6	5,3-33,8	9,5-52	1-5,2	0,2-1,0	8,3-34,9	29-71,5	7,3-11,5	7,4-8,5	2-7,5	1183-3307	350-840	0-134
Punta del Este	17,5	10,4	4,2	27,6	43	0,6	1,82	22,4	60,8	10,2	8,3	4,4	2250	410	44,2
	11,1-22,8	2-17	0,0-21,7	20,2-36,3	33-56	0,4-0,8	1-2,6	ind-33,5	44-86,2	7,7-13,2	7,9-8,8	1,3-7,3	379-2872	0-950	16,0-93,1