



**Universidad de la República
Facultad de Ciencias
Informe de Pasantía de la Licenciatura en
Ciencias Biológicas**

***Efecto de las variaciones en el fotoperíodo en la
comunidad fitoplanctónica: Un enfoque funcional***

**Carolina Cabrera Di Piramo
Sección Limnología, Instituto de Ecología y
Ciencias Ambientales**

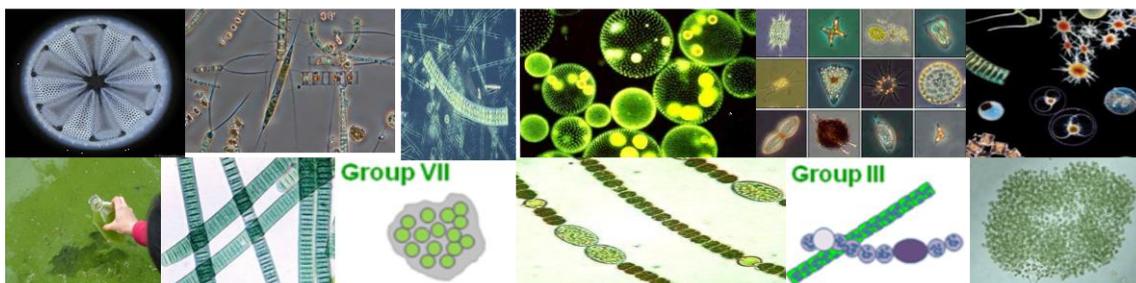
Orientadores:

Dra. Carla Kruk & Mag. Angel M. Segura

Tribunal:

Dr. Hugo Fort & Dra. Gissell Lacerot

Setiembre 2011



ÍNDICE

RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	4
HIPÓTESIS.....	9
PREDICCIONES.....	9
OBJETIVOS.....	10
<i>Objetivo general</i>	10
<i>Objetivos específicos</i>	10
METODOLOGÍA	11
<i>Grupos FBM sobrevivientes en cada fotoperiodo</i>	11
<i>Análisis de los efectos de distintos fotoperiodos</i>	13
<i>Efecto de la duración del fotoperiodo bajo distintas condiciones ambientales</i>	15
RESULTADOS	17
<i>Efectos de la duración del fotoperiodo en la riqueza funcional según R*</i>	17
<i>Efectos de la duración del fotoperiodo en la riqueza funcional durante la sucesión</i>	17
<i>Efectos de la duración del fotoperiodo en la biomasa total y los GFBM dominantes</i>	18
<i>Efectos del fotoperiodo en la diversidad funcional</i>	21
<i>Efecto de la duración del fotoperiodo en distintas condiciones ambientales: profundidad</i>	22
<i>Efecto de la duración del fotoperiodo en distintas condiciones ambientales: herbivoría</i>	23
DISCUSIÓN	25
<i>Efectos de la duración del fotoperiodo en la riqueza funcional de la sucesión</i>	25
<i>Efectos de la duración del fotoperiodo en la biomasa total y los GFBM dominantes</i>	25
<i>Efectos de la duración del fotoperiodo en la diversidad funcional</i>	28
<i>Efecto de la duración del fotoperiodo en distintas condiciones ambientales: profundidad</i>	29
<i>Efecto de la duración del fotoperiodo en distintas condiciones ambientales: niveles de presión de herbivoría</i>	30
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	32
BIBLIOGRAFÍA.....	34
AGRADECIMIENTOS	38

RESUMEN

El fitoplancton es la comunidad de individuos autótrofos que viven en la columna de agua. Esta comunidad es responsable por un lado de la mitad de la producción de oxígeno a nivel global y por otro lado de las floraciones algales nocivas, hechos que le otorgan a la misma una tremenda importancia en un contexto de cambio climático y hace necesario su estudio ecológico.

Esta comunidad está integrada por individuos muy diversos, tanto evolutivamente como ecológicamente, hecho que dificulta su estudio mediante el enfoque taxonómico clásico. Debido a esto, se hace necesario explorar otras formas de agrupar y estudiar esta comunidad desde una perspectiva ecológica y funcional, como por ejemplo los Grupos Funcionales Basados en Morfología (GFBM) desarrollados por Kruk et al. (2010). Además, el fitoplancton está expuesto a múltiples condiciones ambientales y muchas veces resulta difícil, mediante experimentos o en el campo, evaluar cuáles son las condiciones o mecanismos que determinan específicamente la sucesión de individuos en la comunidad. Resulta interesante entonces combinar una estrategia morfológica-funcional con modelos matemáticos que nos permitan evaluar el efecto de las distintas variables ambientales. Una de las variables ambientales que puede ser determinante en la estructura de la comunidad fitoplanctónica es el fotoperiodo.

En este trabajo evaluamos los efectos del fotoperiodo en la estructura de la comunidad fitoplanctónica, conjugándolo luego también con el efecto otras variables ambientales, como son la profundidad y la presión de herbivoría. Nuestra hipótesis indica que la cantidad de horas luz/oscuridad (fotoperiodo) afectarán la composición y biomasa relativa de los GFBM de la comunidad fitoplanctónica a lo largo de la sucesión directamente (afectando la tasa de crecimiento del fitoplancton) e indirectamente (afectando la tasa de mortalidad debido al zooplancton), como resultado de la competencia entre los organismos del fitoplancton en términos de su pertenencia a los GFBM.

Distintos fotoperiodos influyen en la cantidad de GFBM que se pueden desarrollar en un ambiente dado, así como en su sucesión o reemplazo temporal. Nuestros resultados coinciden con lo observado en otros trabajos, indicando que a medida que aumenta el fotoperiodo aumenta la riqueza de la comunidad. A su vez si este es bajo solo se desarrollan individuos que tienen rápida capacidad de respuesta y son malos competidores, mientras que si el fotoperiodo es más largo sobrevivirán individuos que tienen menores tasas de crecimiento y son buenos competidores.

Nuestros resultados concuerdan con la hipótesis planteada y permiten evaluar como mecanismos propuestos en estudios de campo o laboratorio afectan la presencia o abundancia de los GFBM en un ambiente dado. Asimismo, relacionamos estos resultados con el contexto científico, social y cultural de discusión de cambio climático.

INTRODUCCIÓN

El fitoplancton es la comunidad responsable de gran parte de la producción de oxígeno y fijación de dióxido de carbono en los océanos y otros sistemas acuáticos (Litchman & Klausmeier 2008). Estos organismos generan aproximadamente el 50% de la producción primaria global y juegan un papel fundamental en los ciclos biogeoquímicos globales, influyendo a su vez sobre otros niveles tróficos, sustentando las tramas tróficas y determinando la concentración y relación de carbono, oxígeno y nitrógeno disponibles (Arrigo 2005, Litchman & Klausmeier 2008). Además son responsables de las floraciones algales nocivas, las cuales causan daños a nivel ecológico, económico y social en todo el mundo (Paerl & Huisman 2008). Por todas estas razones es que se hace sumamente relevante poder predecir cómo las condiciones ambientales afectan el desarrollo del fitoplancton.

Existen ciertas características comunes a todos los individuos de la comunidad fitoplanctónica que hacen que el grupo desarrolle respuestas rápidas a las fluctuaciones ambientales, como son el tamaño pequeño y los ciclos de vida cortos (Reynolds 1993, Finkel et al. 2009). Características que además los hacen un buen modelo para estudiar procesos ecológicos en escalas de tiempo abordables por los seres humanos (Litchman & Klausmeier 2008). Por otro lado, otras características demuestran que el fitoplancton es un grupo altamente diverso y heterogéneo, incluyendo su origen polifilético, la variabilidad de sus individuos en cuanto a sus características morfológicas y fisiológicas, y la alta diversidad específica (Reynolds 1984). Debido al gran número de especies descritas y a su alta diversidad es difícil llegar a identificar a los individuos a nivel de especie (Komarek 2010). Además la clasificación en grupos filogenéticos no nos permite predecir adecuadamente la composición de la comunidad a partir de las variables ambientales (Kruk et al. 2011), ya que dentro de un mismo grupo filogenético podemos encontrar organismos con respuestas ambientales distintas (Kruk et al. 2010, Kruk et al. 2011).

Una alternativa a la clasificación taxonómica es utilizar grupos funcionales basados en morfología (GFBM, Tabla 1; Kruk et al. 2010). Esta aproximación agrupa a los individuos de acuerdo a rasgos morfológicos individuales cuantificables en microscopio óptico (ej. largo máximo, superficie/volumen, presencia de aerótopos). Los rasgos morfológicos utilizados en esta clasificación y los grupos definidos están asociados a las respuestas de los individuos a las condiciones ambientales (Kruk et al. 2010). Así, la clasificación en GFBM posee un mayor poder predictivo de los cambios en la estructura comunitaria del fitoplancton frente a los cambios

ambientales que las clasificaciones basadas en agrupaciones taxonómicas u otras clasificaciones funcionales (Kruk et al. 2011). La clasificación de GFBM de Kruk et al.(2010) permite resumir las principales características de los organismos del fitoplancton y asociarlas a los mecanismos más importantes que afectan su desarrollo (Segura et al. 2010). Los grupos representados en esta clasificación tienen características morfológicas y fisiológicas muy diversas (Tabla 1), por ejemplo: el GFBM I incluye organismos que no tienen estructuras especializadas como aerótopos, mucílago, ni estructuras silíceas y tienen tasas de crecimiento altas. Los individuos del GFBM III se caracterizan por ser largos filamentos con aerótopos y mucílago, y algunos son individuos potencialmente tóxicos. El GFBM IV está conformado por individuos de tamaño medio, sin estructuras especializadas y que pueden tener mucílago. Los individuos del GFBM VII tienen la capacidad de formar grandes colonias mucilaginosas (Kruk et al. 2010).

Tabla 1. Descripción morfológica, ejemplos de especies y parámetros fisiológicos de los siete grupos funcionales basados en morfología (GFBM). Tasa máxima de crecimiento (μ), tasa de hundimiento (s), volumen (V), dimensión lineal máxima (DLM), presencia (1) o ausencia (0) de: aerótopos (Aer), flagelos (Fla), mucílago (Muc) y heterocitos (Het). Modificado de Kruk et al. 2010

GFBM	Descripción	Ejemplos	μ día ⁻¹	S mdía ⁻¹	V μm^3	MLD μm	Aer	Fla	Muc	Het
I	Pequeños con S/V alta	<i>Chlorella minutissima</i> , <i>Scenedesmus ellipticus</i>	2.08	0.03	12.9	5	0	0	0	0
II	Pequeños flagelados con exoesqueleto con sílice	<i>Chromulina gyrans</i> , <i>Dinobryon cylindricum</i>	0.54	0	626	7.3	0	1	0	0
III*	Filamentosos largos, con aerótopos	<i>Anabaena crassa</i> , <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	0.67	0	1541	90	1	0	0	1
IV	Organismos de tamaño medio sin estructuras especializadas	<i>Coelastrum microporum</i> , <i>Scenedesmus quadricauda</i>	1.49	0.14	1543	21.8	0	0	0	0
V	Flagelados unicelulares de tamaño medio a grande	<i>Cryptomonas ovata</i> , <i>Ceratium hirundinella</i>	0.89	0.192	2444	11.6	0	1	0	0
VI	No-flagelados con exoesqueleto silíceo	<i>Acanthoceros zachariasii</i> , <i>Aulacoseira granulata</i>	0.93	0.68	3143	34	0	0	0	0
VII*	Colonias mucilaginosas grandes, baja S/V	<i>Aphanocapsa delicatissima</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>	0.94	0.078	4315	19† 2	raro	0	1	0

*Grupos con efectos potencialmente nocivos.

La presencia y biomasa de los organismos del fitoplancton en un ambiente dado dependen de varias características: disponibilidad de recursos (luz y nutrientes) (Litchman 1998, 2000, Karlsson 2009), variables físicas (hidrodinámica y temperatura) (Yoshiyama et al. 2009) y presencia de depredadores (principalmente zooplancton) (Dupuis & Hann 2009, Steiner et al. 2009). Todos estos factores operan mediante distintos mecanismos afectando el desarrollo de la comunidad fitoplanctónica (Litchman & Klausmeier 2001).

No sólo el valor absoluto de estas variables sino también sus variaciones influyen en la comunidad fitoplanctónica, teniendo además efectos distintos en los diferentes grupos funcionales de la misma (Costa et al. 2009). Esto puede causar que dominen diferentes especies en distintos momentos de un mismo sistema (Dakos et al. 2009, Sommer 1991). Ejemplos de variables que presentan fluctuaciones son la cantidad de luz que recibe un sistema o su fotoperiodo, que puede determinar la productividad de un sistema y cuáles son las especies dominantes (Litchman & Klausmeier 2008).

En la naturaleza, las fluctuaciones en la intensidad de luz tienen un comportamiento cíclico, a escala diaria o estacional y afectan el desarrollo de la competencia entre grupos de fitoplancton con características diferentes (Reynolds 1997, Litchman & Klausmaier 2001, Litchman et al. 2004, Dupuis & Hann 2009). Litchman (2000) desarrolló experimentos que permitieron observar diferencias en el reemplazo de especies (composición y biomasa) según los regímenes e intensidades de luz de un determinado ambiente. Por otra parte, las fluctuaciones de la luz pueden afectar al zooplancton y por lo tanto ejercer múltiples efectos sobre la comunidad fitoplanctónica (Dupuis & Hann 2009). En particular, en los lagos someros, los cambios en el fotoperiodo alteran la tasa de consumo del zooplancton de forma directa, por ejemplo modificando la distribución de los organismos, ya que durante el día disminuye la depredación sobre el fitoplancton porque el zooplancton se desplaza hacia zonas menos iluminadas para evadir a los predadores (peces planctívoros de tamaño pequeño) (Jeppesen et al. 2000). Asimismo, el aumento de temperatura asociado a mayores fotoperiodos puede afectar la distribución del zooplancton (Meerhoff et al. 2003) o incrementar la tasa de herbivoría del zooplancton debido a la aceleración de su metabolismo (Dupuis & Hann, 2009).

La diversidad de variables físicas, químicas y biológicas, que afectan la dinámica del fitoplancton, haciendo complejo discernir cuáles son las más importantes en cada caso, especialmente cuando trabajamos con observaciones de campo que en general no capturan las escalas de variabilidad de estos procesos (Guisan & Zimmermann 2000, Fennel & Neumann

2004). Los modelos matemáticos son una herramienta útil que nos permite explorar cuáles son los mecanismos específicos que operan sobre la comunidad determinando su estructura y la sucesión de especies de acuerdo a las condiciones bióticas y abióticas de ese ambiente en un instante dado y a múltiples escalas (i.e. competencia y depredación, temperatura y cantidad de luz, a escala diaria, estacional o anual) (Fennel & Neumann 2004).

Una estrategia adecuada para evaluar los procesos que moldean la estructura de la comunidad es combinar GFBM con un modelo que incluya los mecanismos que condicionan el desarrollo del fitoplancton (i.e. crecimiento, hundimiento, depredación, etc). Existe un modelo basado en competencia entre grupos que fue construido utilizando información empírica de las especies agrupadas en GFBM (Segura et al. 2010). El mismo reprodujo de forma general los patrones observados de estructura comunitaria y sucesión en sistemas lénticos eutróficos asumiendo condiciones de crecimiento constante del fitoplancton. Segura et al. (2010) encontraron un patrón de crecimiento acorde a la teoría clásica de sucesiones en este modelo; de acuerdo a la misma, los individuos que llegan a desarrollarse al inicio de la sucesión son aquellos que tienen tasas de crecimiento y reproducción altas, mientras que en etapas más avanzadas, donde las condiciones pueden ser más estables, se registran organismos con menores tasas de crecimiento y mayor habilidad competitiva, que han tenido tiempo de invertir energía en estructuras especializadas, que les confieren ventajas en ese medio (Connell & Slatyer 1977, Reynolds 1997). Este patrón fue hallado para simulaciones que suponían condiciones constantes de crecimiento, lo cual no simula un sistema realista.

Sin embargo, para algunos grupos funcionales el modelo desarrollado no representó lo observado en los sistemas lénticos, en particular los GFBM II, V y VI (Segura et al. 2010). Además sabemos que en la naturaleza los organismos experimentan períodos de crecimiento y períodos de ausencia o escaso crecimiento, lo que influye en la dinámica comunitaria, haciéndose relevante incluir este tipo de restricción en el modelo, y evaluar cómo afecta a las sucesiones observadas.

A modo de ejemplo se puede decir que una de las variables que cambian a lo largo de una sucesión de clima templado es la proporción de horas de luz versus oscuridad o fotoperiodo. Existen numerosos trabajos que analizan el efecto de las variaciones en la luz a distintas escalas (individual, poblacional o comunitaria); todos indican que existen múltiples efectos (Litchman 1998, Litchman & Klausmeier 2001, Litchman 2003, Litchman et al. 2004, Litchman & Klausmeier 2008, Zhao et al. 2008, Dupuis & Hann 2009).

Meseck et al. (2005) trabajando con una cepa de *Tetraselmis chui* (PLY 429) perteneciente al GFBM V observaron que se registra más crecimiento si se somete a los individuos a más horas de luz. Otros autores encuentran diferencias según el grupo filogenético o especie de la cual se trate. Por ejemplo, Fehling et al. (2005), simularon fotoperiodos de verano (12:12) y de primavera (8:16) y observaron que hay especies de diatomeas (*Bacillariophyceae*) que alcanzan una biomasa mayor en fotoperiodos largos y otras que alcanzan una mayor biomasa en fotoperiodos más cortos. Foy & Gibson (1993) vieron en varias especies de diatomeas (*Aulacoseira subartica*, *Stephanodis cusastraea* y *Stephanodiscus hantzschii*) que bajo fotoperiodos cortos se registra un mayor crecimiento. Nicklisch et al. (2008) observaron cómo para distintas especies de diatomeas (*Nitzschia acicularis* y *Stephanodiscus minutulus*) y para dos especies de cianobacterias (*Limnothrix redekei* y *Planktothrix agardhii*) el efecto de la temperatura y el fotoperiodo es particular de cada especie. Los resultados obtenidos en estos trabajos son variados y dependen de las especies e incluso varían dentro de los grupos taxonómicos que se hayan estudiado. Por estas razones, es necesario resumir la información de manera de tener en cuenta las respuestas funcionales de los organismos.

Existen trabajos que han clasificado funcionalmente a los individuos del fitoplancton para realizar estudios comunitarios y analizar su sucesión temporal considerando entre otros factores la luz. Por ejemplo el modelo PROTECH (*Phytoplankton Responses To Environmental Change*) permite utilizar un máximo de ocho especies de fitoplancton agrupadas funcionalmente de acuerdo a ciertos criterios, para evaluar cuáles son las condiciones ambientales que influyen y generan cambios en la comunidad fitoplanctónica (temperatura del agua, intensidad de luz, etc) (Elliott et al. 1999a, Elliott et al. 1999b, Elliot et al. 2003). Por otro lado, Mieleitner et al. (2008) hicieron una clasificación en 16 grupos funcionales, basándose en datos taxonómicos y fisiológicos de individuos de lagos de Suiza, y luego utilizaron estos grupos funcionales en un modelo predictivo de grupos que solamente se podía aplicar para esos sistemas; este modelo no era aplicable a cualquier situación o condición ambiental (Mieleitner et al. 2008). Es por todo esto que se hace necesario desarrollar un modelo matemático que utilice una clasificación de grupos funcionales para poner a prueba en forma general cómo es moldeada una sucesión si existe una restricción del crecimiento. En este caso la restricción al crecimiento se basa en exponer a los individuos a una cantidad de horas de luz por día variable.

HIPÓTESIS

La cantidad de horas luz/oscuridad (fotoperiodo) afectarán la composición y biomasa relativa de los GFBM de la comunidad fitoplanctónica a lo largo de la sucesión directamente (afectando la tasa de crecimiento del fitoplancton) e indirectamente (afectando la tasa de mortalidad debido al zooplancton), como resultado de la competencia entre los organismos del fitoplancton en términos de su pertenencia a los GFBM.

PREDICCIONES

i. En todos los casos la sucesión comenzará con individuos de tamaño pequeño, que tienen tasas de crecimiento rápido, S/V alta, rápida capacidad de respuesta y baja habilidad competitiva (GFBM I, GFBM IV); hacia el final de la sucesión dominarán individuos de mayor tamaño, que tienen tasas de crecimiento lentas, S/V bajas, estructuras especializadas y mayor habilidad competitiva (GFBM III).

ii. Si el fotoperiodo simulado es bajo, sobrevivirán solo individuos capaces de desarrollar biomasa con pocos recursos (por ejemplo GFBM I). Si el fotoperiodo simulado es alto, podrán desarrollarse más GFBM que en fotoperiodo bajo (por ejemplo GFBM IV, VII), ya que la luz no será un recurso limitante.

OBJETIVOS

Objetivo general

El objetivo general de este trabajo es evaluar cómo afecta la exposición a distintos fotoperiodos (proporción de horas luz/oscuridad) a la estructura y sucesión de la comunidad de fitoplancton.

Objetivos específicos

- i. Evaluar la variación en la riqueza de GFBM en función de la relación horas luz/oscuridad; simulando el efecto del fotoperiodo sobre la comunidad fitoplanctónica, o fitoplanctónica y zooplanctónica.
- ii. Evaluar qué GFBM domina y cómo cambia su biomasa en el gradiente de duración de fotoperiodo; simulando el efecto del fotoperiodo sobre la comunidad fitoplanctónica, o fitoplanctónica y zooplanctónica.
- iii. Evaluar cómo varía la diversidad funcional según el fotoperiodo.
- iv. Analizar el efecto de distintos cambios ambientales: A) variaciones en la profundidad del sistema, B) variaciones en la presión de herbivoría; simulando además el efecto del fotoperiodo sobre la comunidad fitoplanctónica, o fitoplanctónica y zooplanctónica.

METODOLOGÍA

Se utilizó un modelo mecanicista (Segura et al 2010) agrupando a los organismos en Grupos Funcionales Basados en Morfología (GFBM) (Tabla 1). Con este modelo se evaluaron los efectos de distintos fotoperiodos en la estructura de la comunidad fitoplanctónica. Los fotoperiodos evaluados estuvieron comprendidos entre 0.20 (equivalente a un ambiente con 4.8 horas luz/ 19.2 horas oscuridad) y 1 (equivalente a 24/ 0 o luz continua) (Tabla 2).

Tabla 2: Se muestran los valores de duración de fotoperiodo (R_0) simulados y a cuántas horas de luz: horas de oscuridad corresponden

R_0	Horas luz	Horas oscuridad
0,2	4,8	19,2
0,25	6,0	18,0
0,30	7,2	16,8
0,35	8,4	15,6
0,40	9,6	14,4
0,50	12	12,0
0,75	18	6,0
1	24	0

Se modeló el efecto del fotoperiodo en el desarrollo comunitario mediante tres aproximaciones. La primera aproximación simuló el efecto directo de distintos fotoperiodos en la tasa de crecimiento del fitoplancton (CF +). La segunda aproximación consideró el efecto directo de distintos fotoperiodos en la tasa de crecimiento del fitoplancton y un efecto directo positivo de la luz sobre el zooplancton (CF +/ CZ +). En esta aproximación el zooplancton aumentó la mortalidad del fitoplancton al aumentar la cantidad de horas luz. La tercera aproximación modeló el efecto directo del fotoperiodo en la tasa de crecimiento del fitoplancton y un efecto indirecto de la luz en el zooplancton (CF +/ CZ -). De esta manera el aumento de horas luz disminuía las pérdidas de fitoplancton por herbivoría. En todos los casos se considera que la reposición entre los individuos que mueren y los que nacen es instantánea.

Grupos FBM sobrevivientes en cada fotoperiodo

Se evaluó cuáles grupos son capaces de sobrevivir bajo un determinado fotoperiodo en un monocultivo. Para esto, se calculó el R^* (o R de Tilman, Eq (1)) para cada uno de los siete GFBM descritos en la Tabla 2, en cada fotoperiodo. El R^* es una característica que se puede aplicar a una población (GFBM en este caso) que indica la concentración de nutrientes mínima a la cual

una población es capaz de ser viable. Si la concentración de nutrientes de un medio está por debajo de R^* , entonces esa población disminuirá su abundancia porque los procesos de crecimiento no son suficientes para sobrellevar las pérdidas, lo cual probablemente conducirá a su desaparición (Tilman et al. 1982, Wilson et al. 2007). En las siguientes simulaciones sólo se incluyeron los grupos sobrevivientes ($R^* > 0$) de cada caso.

El R^* fue calculado como:

$$R^*_{i} = \frac{(Mort_i \cdot k)}{(Ro \cdot \mu_i - Mort_i)} \quad (1)$$

Donde:

i : grupo: 1 a 7

R^*_{i} : concentración de nutrientes en equilibrio para el grupo i .

$mort_i$: tasa de mortalidad por zooplancton del grupo. Con $Mort_i = \frac{s}{z} + f + mort_i$.

s_i : tasa empírica promedio de hundimiento del grupo i , obtenida de la bibliografía (Tabla 1, Kruk et al. 2010).

Z : profundidad del sistema en metros (con $z=1.7$ m).

f : tasa de lavado del sistema ($f=0.02m^3d^{-1}$). Los valores de f fueron elegidos según lo calculado en el Lago Rodó por Segura et al.2010.

$mort_i = a \cdot \frac{1}{MLD}$, dependiente del tamaño. Con: a : constante de presión de depredación ($a=3$) y MLD como la dimensión lineal máxima, obtenida de la bibliografía (Kruk et al. 2010; Tabla 1).

El valor de a fue elegido según un valor intermedio lo calculado en el Lago Rodó: se considera $a=1.7$ como un sistema con poca presión de depredación y $a= 3.7$ como un sistema con presión de depredación alta (Segura et al. 2010).

k : constante media de saturación: $0.007 \text{ mg PO}_4\text{L}^{-1}$

μ_i : tasa media máxima de crecimiento del grupo i .

Ro_i : Control de crecimiento por fotoperiodo, con valores discretos entre 0.20 y 1.00.

Análisis de los efectos de distintos fotoperiodos

Se simularon cuatro regímenes de luz o fotoperiodos distintos. Estos son los equivalentes a $R_o = 0.25, 0.50, 0.75$ y 1.00 (Tabla 2). El efecto del fotoperiodo fue analizado utilizando las tres aproximaciones antes mencionadas (CF+, CF+/CZ+ y CF+/CZ-).

El modelo dinámico consistió en tres sistemas de ocho ecuaciones diferenciales cada uno, donde en cada sistema, una ecuación representaba la variación de la concentración de nutrientes (N) (Eqs 2: a, b y c para las aproximaciones CF+, CF+/CZ+ y CF+/CZ- respectivamente) y siete representaban la dinámica de la biomasa (P) de cada uno de los siete GFBM (Eqs 3: a, b y c para las aproximaciones CF+, CF+/CZ+ y CF+/CZ- respectivamente). Los puntos a, b y c refieren al sistema de ecuaciones de cada una de las tres aproximaciones.

El sistema de ecuaciones para CF+ (a) fue:

$$\frac{dN}{dt} = - \left[\sum_1^7 P_i \left[(g \cdot \mu_{máxi}) R_o - \left(mort_i + \frac{s_i}{Z} \right) \right] \right] Q \quad (2.a)$$

$$\frac{dP_i}{dt} = P_i \left[\left((g \cdot \mu_{máxi}) R_o \right) - \left(mort_i + \frac{s_i}{Z} + f \right) \right] \quad (3.a)$$

El sistema de ecuaciones para CF+/CZ+ (b) fue:

$$\frac{dN}{dt} = - \left[\sum_1^7 P_i \left[(g \cdot \mu_{máxi}) R_o - \left(mort_i \cdot R_o + \frac{s_i}{Z} \right) \right] \right] Q \quad (2.b)$$

$$\frac{dP_i}{dt} = P_i \left[\left((g \cdot \mu_{máxi}) R_o \right) - \left(mort_i \cdot R_o + \frac{s_i}{Z} + f \right) \right] \quad (3.b)$$

Mientras que el sistema para CF+/CZ- (c) fue:

$$\frac{dN}{dt} = - \left[\sum_1^7 P_i \left[(g \cdot \mu_{máxi}) R_o - \left(mort_i (1 - R_o) + \frac{s_i}{Z} \right) \right] \right] Q \quad (2.c)$$

$$\frac{dP_i}{dt} = P_i \left[\left((g \cdot \mu_{máxi}) R_o \right) - \left(mort_i \cdot (1 - R_o) + \frac{s_i}{Z} + f \right) \right] \quad (3.c)$$

Donde:

P_i : biovolumen de fitoplancton ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$) del GFBM i con $i = 1$ a 7 .

N : concentración de nutrientes ($\text{mgPO}_4 \text{L}^{-1}$) ($N=0.5 \text{ mgPO}_4 \text{L}^{-1}$).

g : Función que limita el crecimiento por nutrientes según Monod: $g = \frac{N}{(N+k)}$. Donde: N : concentración de nutrientes y k : constante media de saturación.

k : constante media de saturación de nutrientes empírica $k=0.007 \text{ mg PO}_4\text{L}^{-1}$ (Promedio de todos los valores determinados empíricamente, y utilizados en modelos de competencia de algas) (Scheffer et al 1997).

$\mu_{máxi}$: tasa media máxima de crecimiento del GFBM i calculando el valor promedio de las tasas de crecimiento de los organismos en los distintos grupos obtenidos la bibliografía (Tabla 1, Kruk et al 2010).

Ro : Control de crecimiento por fotoperiodo. Este control se simuló sobre a tasa de crecimiento del fitoplancton o sobre el zooplancton dependiendo de la aproximación simulada. Se le asignaron valores discretos entre cero y uno.

$mort_i$: tasa de mortalidad por zooplancton del grupo i dependiente del tamaño. Obtenida de la bibliografía y promediada al igual que la tasa máxima de crecimiento (Kruk et al. 2010; Tabla 1). $mort_i = a \cdot \frac{1}{MLD}$. Con: a : constante de presión de depredación ($a=3$) y MLD como la dimensión lineal máxima, obtenida de la bibliografía (Kruk et al tabla 1). Los valores de a fueron elegidos según lo calculado en el Lago Rodó: se consideraba $a=1.7$ como un sistema con poca presión de depredación y $a= 3.7$ como un sistema con presión de depredación alta (Segura et al.2010).

s_i : tasa empírica promedio de hundimiento del grupo i , obtenida de la bibliografía (Tabla 1, Kruk et al. 2010).

Z : profundidad del sistema en metros (con $z=1.7 \text{ m}$).

f : tasa de lavado del sistema ($f=0.02\text{m}^3\text{d}^{-1}$). Los valores de f fueron elegidos según lo calculado en el Lago Rodó por Segura et al.2010.

Q : contenido de nutrientes dentro de las células. A partir de una cantidad de carbono determinada se asume la relación de Redfield para hallar Q : ($\text{mgPO}_4\text{L}^{-1}\text{mm}^{-3}$). ($Q=5.05 \cdot 10^{-3} \text{ mgPO}_4\text{L}^{-1}\text{mm}^{-3}$) (Reynolds, 1984 pg.31).

A partir de las ecuaciones y mediante soluciones numéricas se estimó la variación de biomasa de los GFBM en una sucesión de un año a lo largo de un gradiente de fotoperiodos indicado en la Tabla 2. Se evaluó la riqueza de GFBM en cada fotoperiodo (indicado en la Tabla 2), contando la cantidad de grupos presentes en cada aproximación.

La riqueza funcional se calculó como el número de GFBM. Se calculó la diversidad funcional de grupos en el tiempo; para esto se utilizó el índice de Shannon estandarizado (o entropía) como indicador de la diversidad para cada una de las tres aproximaciones, en los fotoperiodos correspondientes a Ro: 0.25, 0.50 y 0.75. La entropía indica el grado de diversidad en el sistema; $H = 1$ corresponde a máxima diversidad, con todos los GFBM igualmente representados, mientras que $H = 0$ corresponde a la mínima diversidad: un único grupo presente (Begon et al. 2006).

La entropía se calculó como:

$$H' = \frac{-(\sum_i^S p_i(\log P_i))}{\log S_{m\acute{a}x}} \quad (4)$$

Donde:

S: número de GFBM presentes.

$S_{m\acute{a}x}$: número máximo de GFBM posible.

$P_i = n_i/N$

N: suma de la biomasa de todos los GFBM

n_i : biomasa de los GFBM i .

Se calculó la integral bajo la curva de la relación entre biomasa y tiempo transcurrido para todos los grupos, y se definió como grupo dominante a aquel cuyo valor de la integral era mayor. Para este análisis, se dividió la sucesión de un año en tres etapas: etapa 1 (E1) de diez a 120 días, la etapa 2 (E2) de 121 a 240 días y la etapa tres (E3) al tramo entre 241 días y el final de la sucesión (365 días). En todos los casos la entropía debe ser considerada a partir del día diez de la sucesión, ya que el modelo fue diseñado de manera de comenzar la sucesión con una cantidad de inóculo igual para todos los grupos que según el R^* sobrevivirían bajo ese fotoperiodo.

Efecto de la duración del fotoperiodo bajo distintas condiciones ambientales

Se analizó el efecto de la duración del fotoperiodo bajo distintas condiciones ambientales incluyendo diferentes profundidades y presión de herbivoría. Estos efectos fueron evaluados simulando fotoperiodos con $R_o=0.25, 0.50, 0.75$ y 1.00 .

El efecto de la profundidad se evaluó simulando un sistema con $z=1.7$ y $z=10m$ para cada uno de los cuatro fotoperiodos utilizando la aproximación CF+. Se simularon tres grados de

herbivoría (incluyendo el simulado inicialmente): uno con presión de herbivoría menor ($a=1.5$) a la simulada inicialmente ($a=3$) y otro con efecto mayor a la simulada inicialmente ($a=10$), para cada uno de los cuatro fotoperiodos. El efecto de la herbivoría fue evaluado para las tres aproximaciones: CF+, CF+/CZ+ y CF+/CZ-. Ambos factores fueron evaluados a lo largo de la sucesión, considerando los grupos dominantes (hallados como la integral bajo la curva de la relación entre biomasa y tiempo transcurrido) en cada etapa de la sucesión E1, E2 y E3. Asimismo, se calculó el R^* para determinar los grupos que sobrevivieron bajo las nuevas condiciones ambientales y se agregaron al modelo los grupos donde $R^*>0$ para luego evaluar la dinámica de los grupos en un año.

RESULTADOS

Efectos de la duración del fotoperiodo en la riqueza funcional según R^*

Se observó un aumento escalonado de la riqueza funcional con el aumento de las horas luz en el fotoperiodo, sin observarse grandes variaciones entre las distintas aproximaciones (Figura 1). En ninguna de las tres aproximaciones se observaron individuos sobrevivientes en el rango de fotoperiodos entre $R_0=0$ y 0.10. Solo entre $R_0=0.30$ y 0.35 hubo diferencias entre aproximaciones, observándose un grupo más en CF+/CZ+ y CF+/CZ- y un grupo más en CF+ y CF+/CZ- respectivamente.

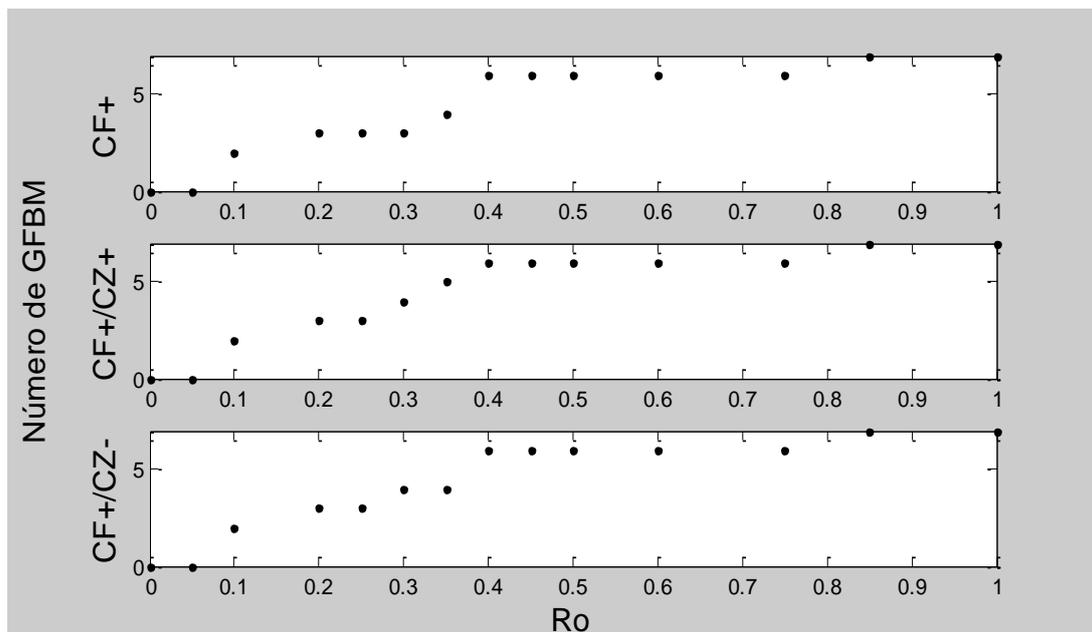


Figura 1: Riqueza (S) de GFBM en función de R_0 para las tres aproximaciones, hallado según el R^* . Donde: CF+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton, CF+/CZ+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto directo sobre el zooplancton, CF+/CZ-: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto negativo sobre el zooplancton.

En los valores de R_0 0.25, 0.50, 0.75 y 1.00 no hubo diferencias en la riqueza funcional entre las aproximaciones. El 43% de la variación de la riqueza funcional se registró entre los fotoperiodos $R_0=0.20$ y $R_0=0.40$, que corresponde a un aumento de 4.8 horas en la cantidad de horas de luz simuladas.

Efectos de la duración del fotoperiodo en la riqueza funcional durante la sucesión

De los siete GFBM solo se registraron con biomasa significativa en alguna etapa de la sucesión individuos pertenecientes a cuatro GFBM (I, III, IV y VII). La riqueza funcional aumentó a medida que aumentaba la extensión del fotoperiodo simulado, con crecimiento escalonado a medida que crecía la proporción de horas de luz/oscuridad. Sin embargo, en algunas de las simulaciones la riqueza de GFBM predicha según R^* fue en general menor a la observada en la

sucesión modelada (Tabla 3). La riqueza observada en la sucesión varió según las distintas aproximaciones, variando más entre aproximaciones en los fotoperiodos de 0.25 y 0.75

Tabla 3; Comparación de riqueza de GFBM esperado según R^* y lo observado en la sucesión para cada una de las tres aproximaciones y cada uno de los fotoperiodos simulados. Donde: CF+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton, CF+/CZ+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto directo sobre el zooplancton, CF+/CZ-: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto indirecto sobre el zooplancton.

R _o	0	0,25	0,5	0,75	1
Riqueza observada (esperada) en la sucesión CF+	0 (0)	3 (3)	3 (6)	4 (6)	4 (7)
Riqueza observada (esperada) en la sucesión CF+/CZ+	0 (0)	2 (3)	4 (6)	2 (6)	4 (7)
Riqueza observada (esperada) en la sucesión CF+/CZ-	0 (0)	3 (3)	4 (6)	3 (6)	1 (7)

Efectos de la duración del fotoperiodo en la biomasa total y los GFBM dominantes

En general, en etapas tempranas de la sucesión dominaron los GFBM pequeños (I, IV y en algunos casos VII) y en etapas medias y avanzadas dominaron GFBM de mayor tamaño (III) (Tabla 4).

Tabla 4; Resumen de los grupos dominantes en biomasa cada una de las tres etapas de la sucesión, para cada fotoperiodo, para cada una de las tres aproximaciones. Donde: CF+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton, CF+/CZ+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto directo sobre el zooplancton, CF+/CZ-: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto indirecto sobre el zooplancton. E1: etapa 1: día 10 a 120, E2: etapa 2: día 121 a 240, E3: etapa 3: día 241 a 365. Los colores corresponden a distintos GFBM: Rosado: GFBM III, Naranja: GFBM IV y VII, y Gris: GFBM I y IV, Verde: GFBM I, Rojo: GFBM IV.

		E1	E2	E3
CF+	0,25	VII	III	III
	0,5	IV y VII	III	III
	0,75	IV	III	III
	1	IV y VII	III	III
CF+/CZ+	0,25	IV	III	III
	0,5	I y IV	III	III
	0,75	IV	III	III
	1	IV y VII	III	III
CF+/CZ-	0,25	VII	III	III
	0,5	I y IV	III	III
	0,75	I	III	III
	1	I	I	I

a) Fotoperiodo $R_0=0.25$ (6 horas luz/18 horas oscuridad)

Cuando el fotoperiodo fue $R_0=0.25$, en todas las aproximaciones se registraron durante la primera etapa los GFBM IV o VII y en las etapas media y tardía el GFBM III. Además, observamos un cambio de dominancia en las etapas inicial y media del GFBM VII (si no había efecto del zooplancton) por el GFBM IV (cuando había efecto del zooplancton). En todos los casos comenzaron a registrarse grupos luego de varios días de sucesión (entre 30 y 40 días dependiendo de la aproximación) (Figura 2).

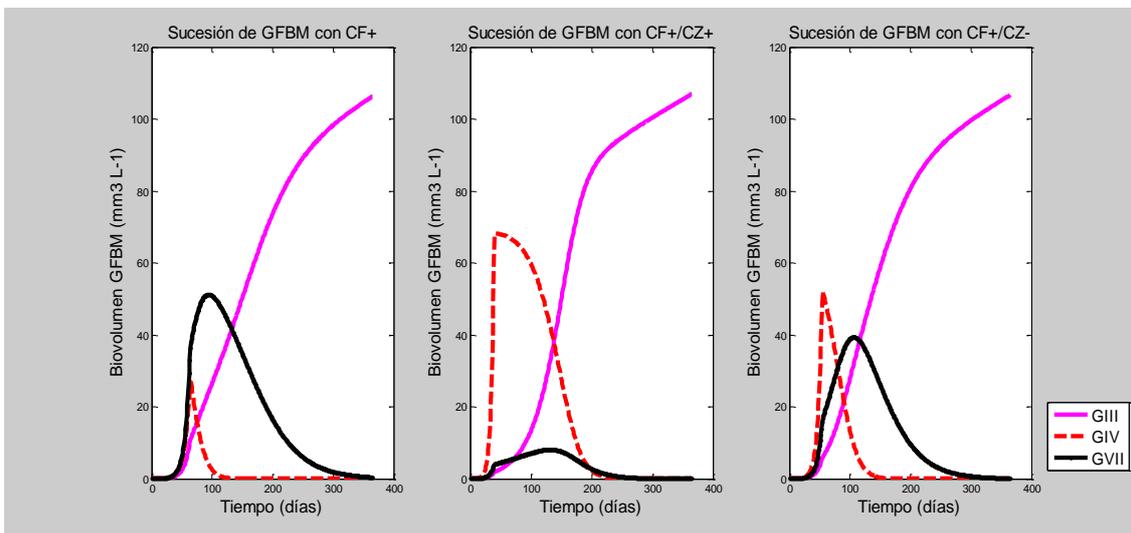


Figura 2: Sucesión de GFBM bajo $R_0=0.25$ (8 horas luz/16 horas oscuridad) para las tres aproximaciones: CF+, CF+/CZ+, CF+/CZ-, durante un año. Donde: CF+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton, CF+/CZ+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto directo sobre el zooplancton, CF+/CZ-: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto indirecto sobre el zooplancton.

b) Fotoperiodo $R_0= 0.50$ (12 horas luz/12 horas oscuridad)

Bajo fotoperiodo $R_0=0.50$ se observó que en la primera etapa de la sucesión dominaron los GFBM I, IV y VII, según la aproximación estudiada; mientras que hacia el final de la sucesión dominó el GFBM III en todos los casos. En los casos que simulaban algún efecto del zooplancton sobrevivió el GFBM I, hecho que no se observaba si el efecto del fotoperiodo era solo sobre el fitoplancton (Figura 3).

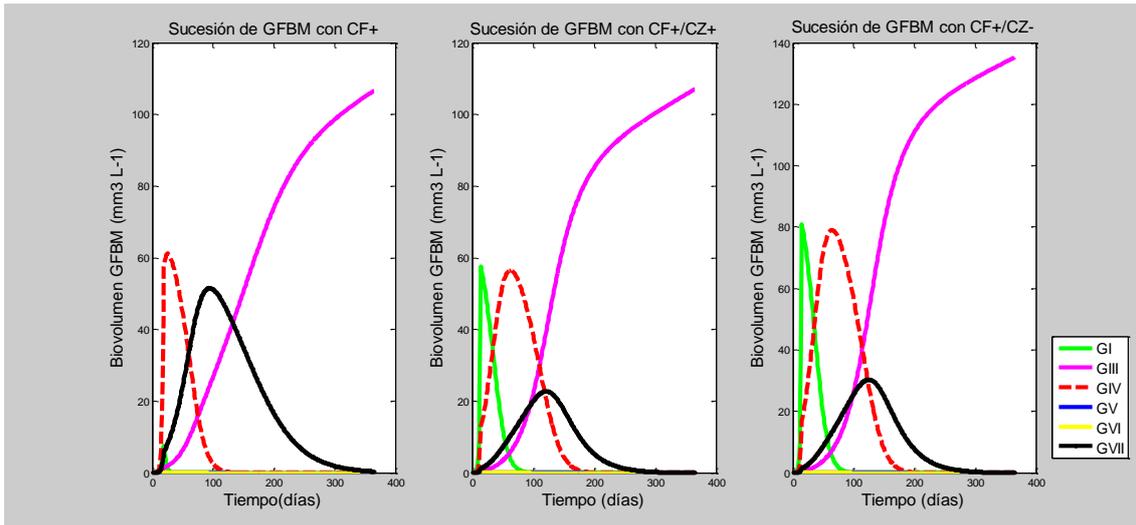


Figura 3: Sucesión de GFBM bajo $R_0=0.50$ para las tres aproximaciones: CF+, CF+/CZ+, CF+/CZ-, durante un año. Donde: CF+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton, CF+/CZ+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto directo sobre el zooplancton, CF+/CZ-: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto indirecto sobre el zooplancton.

c) Fotoperiodo $R_0=0.75$ (18 horas luz/6 horas oscuridad)

En fotoperiodo $R_0=0.75$ dominaron los GFBM I, III y IV en la primera etapa de la sucesión (dependiendo de la aproximación) y el GFBM III en las dos últimas etapas. El GFBM IV fue dominante en la primera etapa de la sucesión y desarrolló mayor biomasa si había algún tipo de efecto del zooplancton. En uno de los dos casos que tienen efecto del zooplancton se observó un GFBM más que en los otros casos (GFBM I en CF+/CZ-) (Figura 4).

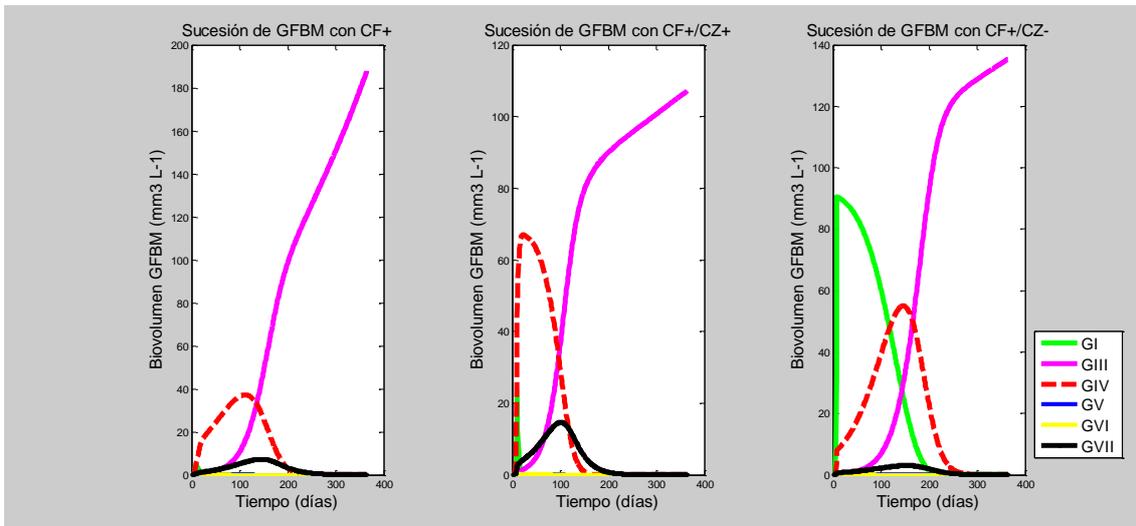


Figura 4: Sucesión de GFBM bajo $R_0=0.75$ para las tres aproximaciones: CF+, CF+/CZ+, CF+/CZ-, durante un año. Donde: CF+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton, CF+/CZ+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto directo sobre el zooplancton, CF+/CZ-: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto indirecto sobre el zooplancton.

d) Fotoperiodo $R_0=1.00$ (24 horas luz/ 0 horas oscuridad)

Bajo fotoperiodo $R_0=1.00$ se observaron, en dos aproximaciones (CF+ y CF+/CZ+), individuos pertenecientes a cuatro GFBM a lo largo de la sucesión, y en una aproximación (CF+/CZ-) individuos que pertenecen a un solo grupo (el GFBM I) (Figura 5).

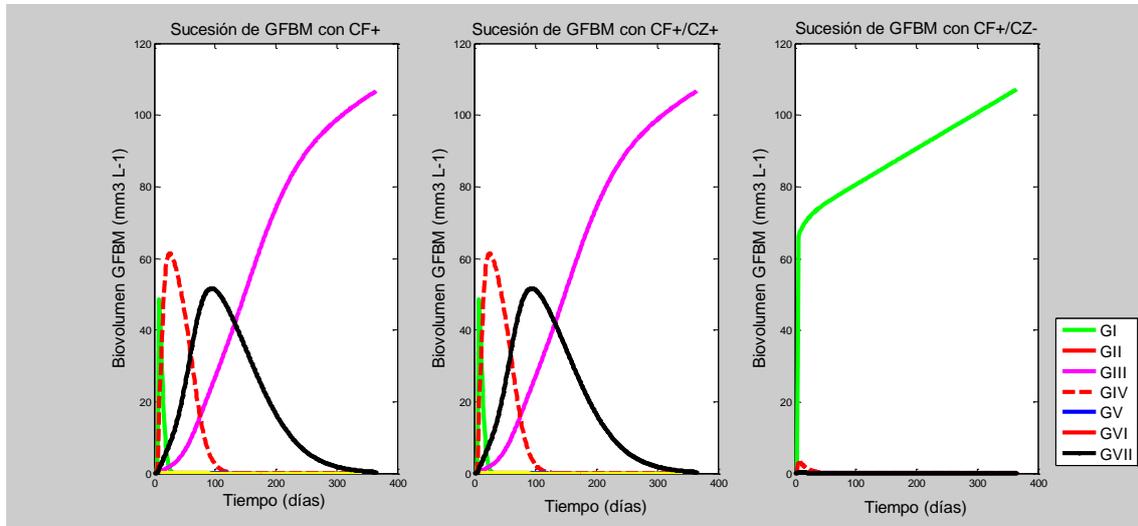


Figura 5: Sucesión de GFBM bajo $R_0=1.00$ para las tres aproximaciones: CF+, CF+/CZ+, CF+/CZ-, durante un año. Donde: CF+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton, CF+/CZ+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto directo sobre el zooplancton, CF+/CZ-: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto indirecto sobre el zooplancton.

En las simulaciones creadas se dieron dos casos triviales que fueron: en CF+/CZ+ y CF+/CZ- bajo fotoperiodo de 24 horas de luz, y en $R_0=0.50$ para las aproximaciones CF+/CZ+ y CF+/CZ-.

Efectos del fotoperiodo en la diversidad funcional

En todas las aproximaciones la diversidad medida por la entropía presentó valores altos al inicio de la sucesión. En etapas intermedias de la sucesión la diversidad presentó patrones oscilantes, llegando a valores máximos. Esta variable tuvo una tendencia a disminuir hacia el final de la sucesión, cuando generalmente dominó un solo GFBM. (Figura 6).

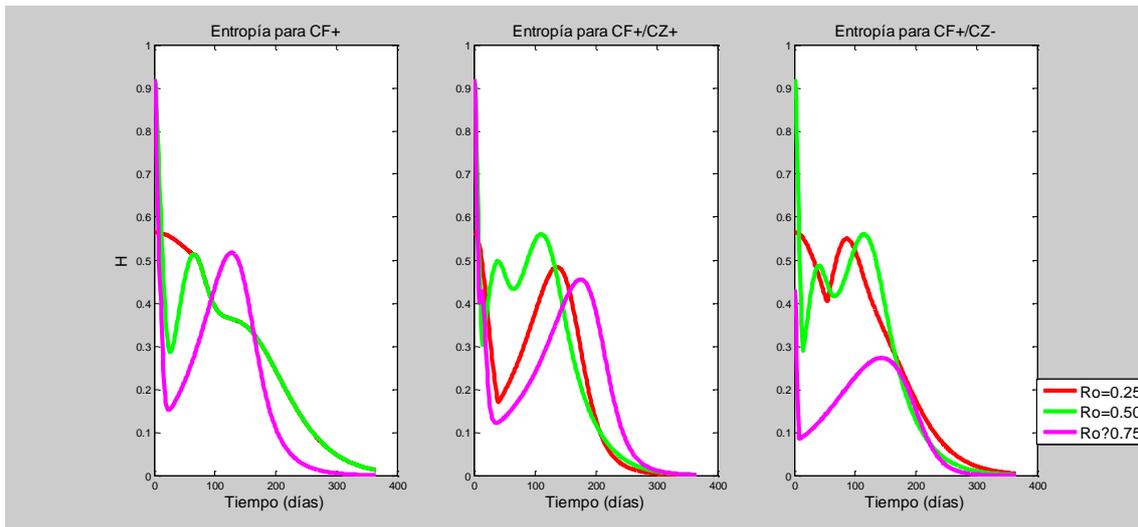


Figura 6: Entropía calculada para cada una de las aproximaciones en tres fotoperiodos (R_o): CF+(6, a), CF+/CZ+ (6,b), CF+/CZ-(6,c), durante un año. Donde: CF+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton, CF+/CZ+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto directo sobre el zooplancton, CF+/CZ-: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto indirecto sobre el zooplancton.

Efecto de la duración del fotoperiodo en distintas condiciones ambientales: profundidad

Se estudiaron las etapas de la sucesión a 1.7 metros (hallada anteriormente) y 10 metros de profundidad y se compararon los grupos dominantes de ambos casos, en los cuatro fotoperiodos estudiados anteriormente pero utilizando únicamente la aproximación CF+. Los grupos observados en la sucesión que simulaba sistemas someros ($z= 1.7$ m) y la que simulaba lagos profundos ($z= 10$ m) fueron los mismos: GFBM III, IV y VII. En situaciones de fotoperiodo y etapa de la sucesión similares, si la profundidad era baja dominaron individuos más grandes que en casos de profundidad alta. No se observaron diferencias en los grupos dominantes en cada etapa en los distintos fotoperiodos (Tabla 5). Cuando se simuló un sistema profundo al principio de la sucesión se observaron individuos de los GFBM IV y VII, dominando al final de la misma el GFBM VII. En casos de profundidad baja, en uno de los fotoperiodos simulados el grupo dominante en la etapa inicial fue el GFBM VII ($R_o=0.25$) y en los otros casos los GFBM IV y VII; a esta misma profundidad en las etapas intermedias y tardías de los tres fotoperiodos dominó el GFBM III (Tabla 5)

Tabla 5: Grupos dominantes en cada una de las etapa de la sucesión, para profundidad 1, 7m y 10 m. En la aproximación CF+ (con efecto del fotoperiodo sobre la tasa de crecimiento del fitoplancton). E1: etapa 1: día 10 a 120, E2: etapa 2: día 121 a 240, E3: etapa 3: día 241 a 365. Los colores corresponden a distintos GFBM: Rosado: GFBM III, Naranja: GFBM IV y VII, Gris: GFBM VII.

	z=1,7 m			z=10 m		
	0,25	0,5	0,75	0,25	0,5	0,75
E1	VII	IV y VII	IV y VII	IV y VII	IV y VII	IV y VII
E2	III	III	III	VII	VII	VII
E3	III	III	III	VII	VII	VII

Efecto de la duración del fotoperiodo en distintas condiciones ambientales: herbivoría

Se simularon dos niveles de presión de herbivoría: uno alto ($a=10$) y uno bajo ($a=1.5$), y se compararon los GFBM dominantes con los GFBM dominantes a presión intermedia (utilizada en todos los casos anteriores ($a=3$)).

En el caso de alta herbivoría en CF+ no se registraron diferencias en cuál fue el grupo que acumuló más biomasa en cada etapa de la sucesión entre los distintos fotoperiodos; en CF+/CZ+ y CF+/CZ- sí se observaron diferencias en las dominancias, aunque en la mayoría de los casos fue mayor la biomasa del GFBM III o GFBM VII. En el caso de la simulación con baja presión de herbivoría, en las etapas iniciales de las distintas aproximaciones dominaron los GFBM I y IV (CF+ y CF+/CZ-) y GFBM IV (CF+/CZ+); mientras que hacia el final de la sucesión dominó el GFBM III. En la etapa inicial de la sucesión se observaron más grupos de menor tamaño (GFBM I, III y IV) si la herbivoría era baja que si la herbivoría era alta (GFBM VII) (Tabla 6).

Si comparamos los grupos bajo los tres niveles de presión de herbivoría, en términos generales vemos que el caso estudiado inicialmente de herbivoría intermedia ($a=3$) y el caso de baja herbivoría ($a=1.5$) mostraron grupos similares en las distintas etapas. En términos generales en estos dos casos se impusieron los GFBM I y IV en la etapa temprana de la sucesión (fila 1 de Tabla 4 y Tabla 6) y el GFBM III en la etapa intermedia y final (en algunos pocos casos se registra el GFBM IV en la etapa intermedia) (filas 2 y 3 Tabla 4 y Tabla 6). En los casos de herbivoría alta ($a=10$), dominaron los GFBM III, IV y VII. En estas condiciones en general el GFBM VII desarrolló mayor biomasa al inicio de la sucesión, y el GFBM III en etapas intermedias y tardías (salvo en CF+, que desarrolló mayor biomasa el GFBM VII).

Tabla 6: GFBM dominantes con presión de herbivoría baja ($a=1,5$) y alta ($a=10$), en cada una de las etapas de la sucesión, para cada fotoperiodo y cada aproximación. Donde: CF+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton, CF+/CZ+: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto directo sobre el zooplancton, CF+/CZ-: efecto del fotoperiodo en el fitoplancton y efecto indirecto sobre el zooplancton E1: etapa 1: día 10 a 120, E2: etapa 2: día 121 a 240, E3: etapa 3: día 241 a 365. Los colores corresponden a distintos GFBM: Verde: GFBM I, Naranja: GFBM I y IV, Rojo: GFBM IV, Rosado: GFBM III, Gris: GFBM VII.

		a=1,5			a=10		
Grupo dominante		0,25	0,5	0,75	0,25	0,5	0,75
CF +	E1	IV	I y IV	I y IV	VII	VII	VII
	E2	III	III	III	VII	VII	VII
	E3	III	III	III	VII	VII	VII
CF+/CZ+	E1	IV	IV	IV	VII	VII	IV
	E2	III	III	III	III	VII	III
	E3	III	III	III	III	III	III
CF+/CZ-	E1	IV	I	I	VII	VII	III
	E2	III	I	IV	VII	VII	III
	E3	III	III	III	VII	III	III

DISCUSIÓN

En este trabajo se utilizó un modelo mecanicista y grupos funcionales basados en morfología para evaluar el efecto del fotoperiodo en la sucesión de la comunidad fitoplanctónica. En general en las sucesiones la riqueza funcional aumentó a medida que esta avanzaba; mientras que entre las distintas condiciones de luz se registró una mayor riqueza funcional si la cantidad de horas de luz por día era mayor. En todos los casos estudiados y bajo todos los fotoperiodos, al inicio de la sucesión crecieron individuos de tamaño pequeño y sin especializaciones, los cuales fueron remplazados por individuos de mayor tamaño y con estructuras especializadas hacia el final de la sucesión. Estos resultados destacan la importancia de la morfología en relación con la habilidad competitiva y supervivencia de los organismos en un ambiente, coincidentemente con otros trabajos (Falkowsky et al. 2004, Litchman & Klausmeier 2008, Verdy et al. 2009). El perfeccionamiento de este tipo de modelos es necesario para predecir las respuestas de la comunidad fitoplanctónica a los cambios ambientales.

Efectos de la duración del fotoperiodo en la riqueza funcional de la sucesión

El aumento de las horas de luz/oscuridad favoreció la sobrevivencia de un mayor número de grupos funcionales de fitoplancton según el R^* . Esto quizás se deba a que a medida que aumentaba el número horas de luz por día, los individuos disponían de más tiempo para crecer. Se identificó un umbral mínimo de 2,4 horas de luz por día, necesario para que pudiese sobrevivir algún grupo. A partir de las 9,6 horas de luz por día la mayor parte de los grupos sobrevivió. Similares umbrales de fotoperiodo han sido identificados por otros autores como necesarios para que distintas especies puedan sobrevivir (Huisman et al. 1999).

Las similitudes en la relación de la riqueza y el fotoperiodo entre aproximaciones aquí utilizadas quizás se deban a que la mortalidad causada por zooplancton no fue un parámetro que hayamos tenido en cuenta para representar las condiciones ambientales bajo las cuales hallamos el R^* . El único parámetro que se tuvo en cuenta para determinar la presencia o ausencia de un grupo en un ambiente dado fue la cantidad de horas de luz por día.

Efectos de la duración del fotoperiodo en la biomasa total y los GFBM dominantes

La sucesión de grupos con determinadas características morfológicas y funcionales observada en este trabajo concuerda con lo esperado según la teoría clásica de sucesiones (Reynolds 1993, Pacala & Rees 1998), y con otros autores que han trabajado con GFBM en sistemas naturales y simulaciones, evidenciando el compromiso entre la habilidad competitiva (R^*) de

los grupos y su tasa de crecimiento máxima (Segura et al. 2010). Todos estos indican que al principio de la sucesión dominan individuos pequeños, sin especializaciones, pero con capacidad para colonizar rápidamente los ambientes gracias a su elevada tasa de crecimiento, los cuales son desplazados rápidamente por otros individuos de mayor tamaño, con tasas de crecimiento más lentas, estructuras especializadas y mayor habilidad competitiva (Reynolds 1984, Passarge et al. 2006, Litchman & Klausmeier 2008). En los resultados de este trabajo, este es el caso del reemplazo del GI por el GIV o VII, y del GIV y VII por el GIII, siendo este último grupo el que incluye individuos que son los mejores competidores) (Kruk et al 2010). Esto concuerda con lo hallado por Passarge et al. (2006) que hicieron experimentos de competencia por luz y nutrientes con las especies *Chlorella vulgaris*, *Selenastrum capricornutum*, *Monoraphidium griffithii* y *Synechocystis sp.* Si se agrupan a esas especies según los GFBM de Kruk et al. 2010, se ve que la sucesión observada por estos investigadores corresponde a individuos del GFBM I que fueron desplazados por individuos del GFBM IV, y de esos pertenecientes al GFBM IV, dominaron al final de la sucesión los que pudieron sobrevivir con menor cantidad de luz. Los individuos que dominan al final de la sucesión tienen mayor habilidad competitiva y desplazan al resto de los individuos (Passarge et al. 2006, Huisman et al. 2004).

En los casos simulados en el presente trabajo se ve que cuando el fotoperiodo es equivalente a 6 horas de luz diarias, al inicio de la sucesión solo llegaron a desarrollar biomásas considerables grupos de tamaño intermedio y es a partir del día 120 que comenzaron a dominar grupos de tamaño grande; mientras que en condiciones de 12, 18 y 24 horas de luz por día se observó una sucesión con mayor riqueza de GFBM. Asimismo, no hubo grandes diferencias en la cantidad de grupos observados con luz continua frente a otras condiciones de luz, luego que se pasaba un umbral máximo de crecimiento (ej. 18 horas de luz), al igual que en otros trabajos mencionados (Litchman 2000). Coincidentemente, otros autores han evaluado la adquisición de nutrientes de individuos de la especie *Tetraselmis chui* (GFBM V) o de especies de los géneros *Nitzschia*, *Sphaerocystis*, *Phormidium* y *Anabaena*, (GFBM VI, VII, III y III respectivamente) a distintas condiciones de intensidad de luz y fotoperiodo y también observaron que los individuos que más crecieron no fueron los que habían sido sometidos a mayor fotoperiodo (Litchman 2000, Meseck et al. 2005). En otro trabajo en donde se expuso a tres especies de algas pertenecientes a los GFBM VI y VII (*Skeletonema costatum* y *Phaeocystis globosa*) a distintos fotoperiodos, incluyendo condiciones de luz continua, también observaron que la adquisición de carbono por parte de las tres especies no siempre era mayor si se las

exponía a mayor fotoperiodo (Rost et al. 2006). Las explicaciones que dan los autores a este fenómeno son variadas, pero incluyen factores como la alta irradiancia de luz la fotosíntesis puede verse inhibida, o que el almacenamiento de nutrientes y dióxido de carbono es mayor o igual en fotoperiodos bajos que altos (Litchman 2000, Meseck et al. 2005, Rost et al. 2006). En este trabajo se podría explicar este fenómeno de manera similar que en otras investigaciones: existió un valor umbral de horas luz por día a partir del cual hubo una saturación de la capacidad fotosintética de algunos grupos de organismos y entonces una mayor exposición a la luz (dada por mayor intensidad o más cantidad de horas de luz por día) no implica una mayor tasa de crecimiento (Rost et al. 2006). Otra explicación podría ser la existencia de otro recurso limitando el crecimiento (i.e. concentración de nutrientes) (De Tezanos & Litchman 2010). Por otro lado, en otros trabajos han combinado además estrategias que toman en cuenta el tamaño de los individuos y utilización de la luz de los mismos, lo han desarrollado en un modelo y comparado con más de 500 sistemas naturales y han visto que dentro del fitoplancton hay grupos que son capaces de adaptarse a condiciones de poca luz; estos grupos de fitoplancton coinciden con los que en nuestro trabajo fueron capaces de adaptarse a condiciones de pocas horas de luz por día (individuos de los GFBM III, IV y VII, pertenecientes al grupo de las cianobacterias) (Schwaderer et al. 2011).

En algunos casos parecería que las aproximaciones que incluían efecto del fotoperiodo sobre el zooplancton ocurrían a mayor velocidad que aquellas que solo incluían efecto sobre el fitoplancton; esto se observó cuando las aproximaciones que tenían efecto del zooplancton en fotoperiodo bajo (6 o 12 horas de luz diarias) fueron similares a aquella que tenía efecto solo en el fitoplancton en fotoperiodo alto (18 horas de luz diarias). Esto puede ocurrir porque en algunos casos, el zooplancton depredó sobre la comunidad, generando una heterogeneidad sobre la misma que hizo que exista una riqueza mayor, cuando el fotoperiodo aún no era muy elevado (Reynolds 1993).

Independientemente del fotoperiodo simulado, de la aproximación utilizada, y del desarrollo de grupos funcionales que se haya dado durante el primer tercio de la sucesión, a partir del día 120 dominó el GFBM III. Este grupo incluye varias especies de cianobacterias que son las principales especies causantes de floraciones nocivas y potencialmente tóxicas (ej. *Anabaena crassa*, *Cylindrospermopsis raciborskii*) (Kruk et al. 2010, Lehman et al. 2010). Los organismos de este grupo se caracterizan por ser capaces de desarrollar filamentos largos (alta S/V), con aerótopos y en algunos casos con estructuras especializadas (heterocistos y acinetes). Estas

características hacen a estos individuos muy buenos competidores y resistentes a condiciones poco favorables, como es el caso de luz escasa (Fabre 2011). Asimismo, estos organismos se caracterizan por favorecer su propio desarrollo, ya que son ellos mismos los causantes de estas condiciones ambientales poco favorables, aumentando entonces la turbidez del medio en algunos períodos, lo que puede disminuir la cantidad de luz en el día (Scheffer et al. 1997).

Cabe señalar que existieron dos casos de los 12 desarrollados (cuatro fotoperiodos para tres aproximaciones) en el modelo inicial, que fueron casos triviales debido a la formulación de las ecuaciones diferenciales utilizadas. Uno de esos casos fue en CF+/CZ- bajo fotoperiodo de 24 horas de luz, que por cómo se planteó la ecuación de los grupos funcionales, el único grupo que tuvo la capacidad de sobrevivir fue el GFBMI, en los otros casos, por cómo se planteó la ecuación, los grupos tuvieron biomasa cero. Por otro lado, cuando se simuló $R_o=0.50$, mediante las aproximaciones con algún tipo de efecto del fotoperiodo sobre el zooplancton, se estaba multiplicando la tasa de crecimiento y la mortalidad por 0.50 en ambos casos. Este hecho se relacionó con la observación de que bajo $R_o=0.25$ y $R_o=0.50$ las aproximaciones CF+ y CF+/CZ- fueron más similares entre sí que con CF+/CZ+, mientras que en otros casos ($R_o=0.75$ y $R_o=1.00$) CF+ y CF+/CZ+ fueron más similares entre sí.

Efectos de la duración del fotoperiodo en la diversidad funcional

En todos los casos, la diversidad funcional fue alta al inicio de la sucesión, disminuyendo hacia el final de la misma debido al dominio de un solo grupo (GFBM III). Esto coincide con lo esperado por Reynolds (1993) para el fitoplancton, donde al final de la sucesión sobreviven individuos de la misma especie (o GFBM, en este estudio) y desarrollan biomásas elevadas. Se desarrollan altas biomásas ya que estos individuos excluyen competitivamente al resto de las especies (o GFBM), a menos que haya disturbios durante la sucesión, que “re establecen” la sucesión (Reynolds 1993). Esto coincide además con lo observado en sistemas naturales y otras simulaciones matemáticas (Reynolds 2006, Segura et al. 2010). En la naturaleza, las floraciones de fitoplancton también generan una disminución abrupta de la diversidad, aún en aquellas donde domina el GFBM III (De Tezanos & Litchman 2010), concordando también con nuestros resultados. En uno de los fotoperiodos estudiados ($R_o=0.75$) se observaron aumentos de diversidad grandes en la etapa intermedia de la sucesión, los cuales fueron debidos a que durante esos períodos coexisten varios grupos, que se encontraban en un balance competitivo (Yamamoto & Hatta 2004, Passarge et al. 2006).

Los períodos con disminuciones abruptas en la diversidad observados en los tres fotoperiodos se correspondieron con períodos en los cuales la biomasa de uno o dos grupos están aumentando mucho y que solo ese/esos grupo/s está/n presentes según las sucesiones observadas, lo que también se ha observado en sistemas naturales (Reynolds 1993).

En algunos casos, en condiciones de fotoperiodo alto se observaron números absolutos de diversidad mayores a los observados en condiciones de fotoperiodos bajos, lo que puede deberse a que si la cantidad de horas de luz por día es mayor, los individuos tienen mejores condiciones para crecer (Reynolds 1993).

Efecto de la duración del fotoperiodo en distintas condiciones ambientales: profundidad

La mayor profundidad modificó el desenlace de la sucesión, ya que en condiciones de 10 m dominó el GFBM VII en vez del GFBM III (dominante a 1.7 m). En ambas profundidades simuladas el remplazo temporal fue de grupos de pequeño tamaño al inicio de la sucesión, seguido de grupos de mayor tamaño en etapas medias y tardías. Los grupos finalmente dominantes en ambas condiciones (GFBM VII y GFBM III) se caracterizaron por tener el R^* bajo. Ambos se componen de individuos que son típicos estrategias K; individuos con especializaciones, que tienen ventajas competitivas por ciertos recursos o de adaptarse a determinadas condiciones ambientales como baja cantidad de luz. El GFBM VII incluye colonias mucilaginosas grandes como *Aphanocapsa delicatissima* y *Microcystis aeruginosa*, con tasas de hundimiento muy bajas y gran tamaño. Como ha sido evaluado en experimentos y modelos anteriores, la presencia de mucílago en individuos agrupados en el GFBM VII y su baja tasa de hundimiento puede promover su mantenimiento en la parte superior de la columna de agua y entonces estar expuestos a la luz permanentemente (Diehl 2002, Diehl et al. 2002).

En este trabajo se compararon distintos escenarios de profundidad y se compararon entre sistemas sometidos a distintos regímenes de fotoperiodos (y no intensidades de luz distinta), luego se registraron distintas poblaciones según la luz disponible en ese ambiente, y la morfología de los individuos (que les permite o no utilizarla). Este análisis tuvo aspectos similares al mencionado en el modelo PROTECH, que simula poblaciones de fitoplancton a distintas intensidades de luz y analiza el desarrollo de floraciones teniendo en cuenta los procesos de mezcla para un lugar específico (Reynolds 2001, Elliott et al. 2002). Estos investigadores observan que aunque es posible que se desarrollen floraciones en la parte superficial de la columna de agua, la floración más intensa de cianobacterias se registra a profundidad intermedia de la columna de agua, en lugares donde hay poca mezcla. A esta

profundidad, se genera mayor diversidad de hábitats, y mayor número de especies. Las floraciones en distintas partes de la columna de agua, pueden estar dadas por individuos de distintas especies. En la parte superior, las floraciones suelen estar dadas por individuos que necesitan mucha luz para crecer: *Chlorella* y *Ceratium* (GFBM I, V y respectivamente), y en la parte más profunda, con individuos que pueden crecer con menor cantidad de luz: del género *Asterionella* (GFBM VI) (Elliott et al. 2002). Si bien no se podrían comparar directamente los resultados de esos trabajos con los del presente (ya que este trabajo permite utilizar los GFBM para cualquier ambiente y los modelos PROTECH son ambiente-específicos), sí se podría decir que en ciertas zonas superficiales o sistemas someros podrían desarrollarse floraciones de un grupo (GFBM III), y en otras zonas de otro grupo (GFBM VII) (Elliott et al. 2002).

Efecto de la duración del fotoperiodo en distintas condiciones ambientales: niveles de presión de herbivoría

Los cambios del nivel de presión de herbivoría fueron los que provocaron más variaciones entre fotoperiodos y aproximaciones en términos de grupos dominantes en cada escenario.

En general cuando la herbivoría fue baja y media y el fotoperiodo fue bajo dominaron grupos de mayor tamaño que si el fotoperiodo simulado era alto. En los casos de herbivoría alta, dominaron grupos de tamaño medio-grande en todos los casos. Por un lado, se vió que si la herbivoría y el fotoperiodo eran bajos, sobrevivían individuos de tamaño medio (GFBM IV), demostrando la gran susceptibilidad de los grupos de tamaño pequeño a la herbivoría, como ha sido registrado empíricamente (Bogdan & Gilbert 1984, Reynolds 2006). Por otro lado, en algunos casos de herbivoría alta y fotoperiodo alto, dominaron grupos de tamaño muy grande (GFBM VII), ya que desarrollaron habilidades competitivas y evitaron ser depredados por su gran tamaño (cinco órdenes de magnitud mayor que el resto).

En otros trabajos se ha evaluado experimentalmente el efecto del fotoperiodo, temperatura e intensidad de luz en los cambios de localización en la columna de agua o dominancia de determinados grupos de zooplancton y cómo esos cambios de dominancia o localización del zooplancton afectan a la comunidad fitoplanctónica. Por ejemplo si el zooplancton realiza migraciones verticales hacia la superficie durante la noche para evitar ser depredado y entonces consume fitoplancton en zonas más profundas durante el día que durante la noche, o si dependiendo de la cantidad de horas de luz por día varia su eficacia de captura (Dupuis & Hann 2009). Si bien en el presente trabajo no se pueden evaluar estos cambios, sí se pueden analizar su potencial efecto en el fitoplancton y se observa que: combinaciones de fotoperiodo

y presión de herbivoría tuvieron un efecto conjunto en la estructuración de la comunidad fitoplanctónica. En este trabajo se ha evaluado indirectamente el efecto del fotoperiodo sobre el zooplancton (a través del efecto del fotoperiodo en la comunidad fitoplanctónica), mientras que en otros trabajos se evalúa el efecto del fotoperiodo sobre el zooplancton directamente, sometiendo a estos individuos a distintas condiciones de luz y midiendo *in situ* las variables sobre las cuales influyen esos cambios, como son tasa de captura y tasa de crecimiento del predador y la presa (zooplancton y fitoplancton) (Dupuis & Hann 2009).

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El modelo matemático aplicado en este trabajo fue una modificación y ampliación del modelo mecanicista desarrollado por Segura et al. (2010). La modificación consistió en la adición de un grado de complejidad (restricciones a la tasa de crecimiento y de mortalidad en algunos casos) para analizar la respuesta de la comunidad a esos cambios. Se pudo cumplir con el objetivo de recrear escenarios con distintos regímenes de luz diarios y ver cómo los mismos afectaban la composición y biomasa de la comunidad a nivel de GFBM. La elección de la estrategia de estudio fue simple, y se adaptó en términos generales a lo observado en ciertas comunidades naturales, lo que no quita que se pueda seguir trabajando para mejorarlo y aportarle realidad.

Los fotoperiodos simulados fueron discretos y no son realistas, ya que se supuso el mismo fotoperiodo durante todo el año, y en la naturaleza esto ocurre solo en sistemas tropicales. Una posible modificación del modelo sería, con la actual partición en etapas, simular que en una etapa existe un fotoperiodo, en otra etapa otro, y en la siguiente otro, en aumento o descenso, para cada aproximación, de manera de acercarse a simular variación continua de fotoperiodo (aumento o disminución a lo largo del año) y posibles estaciones en el año. Otra modificación podría consistir en combinar el distinto fotoperiodo con distintas intensidades de luz, como se evalúa en otros trabajos consultados (Foy & Gibson 1993, Elliott et al. 2002, Meseck et al. 2005, Nickslich et al. 2008, De Tezanos & Litchman 2010). Esta diferencia en la simulación de la luz entre este trabajo y otros, limita hacer una comparación directa de los resultados con análisis empíricos entre ambos. Además si se tiene en cuenta que gran parte de los estudios consultados utilizan monocultivos de especies concretas, ya sea de varias especies de cianobacterias, varias especies de diatomeas, o experimentos conjuntos, no podemos comparar directamente los resultados del presente trabajo con otros que no sean de esas especies determinadas. En el presente trabajo se utilizaron siete grupos funcionales, lo que permite clasificar cualquier individuo, de cualquier ambiente, de acuerdo a características morfológicas cuantificables fácilmente y comparar los GFBM. Sería posible mejorar la descripción del efecto del zooplancton, por ejemplo incluyendo datos empíricos en relación con tasas de filtración de zooplancton halladas experimentalmente o extraídas de bibliografía.

El modelo podría ser modificado en términos de la heterogeneidad espacial en distintas condiciones de profundidad. Asumiendo por ejemplo un lago dividido en distintas zonas verticales con distintas condiciones físicas y de nutrientes y distinta composición de individuos (Yoshiyama et al. 2009). Sería interesante en el futuro conjugar en este análisis distintas capas

en el sistema a las cuales llegue distinta cantidad de luz; para esto se debería sustituir la actual formulación de la luz en el sistema y evaluar cuáles son los GFBM que vivirían en cada capa *a priori*, cuáles son las interacciones que guían los procesos en el sistema, y el efecto de la competencia, ya que se considera que la distribución vertical de los organismos del fitoplancton es una de las variables que más influye en el patrón espacial y la cantidad de producción primaria de un ecosistema acuático (Mellard et al. 2011, Fennel & Neumann 2004).

También se podría simular el efecto de la temperatura, tanto sobre el crecimiento del fitoplancton, como en la presión de herbivoría del zooplancton. En ese sentido, se ha evaluado cómo la temperatura y el fotoperiodo influyen en el crecimiento de dos especies de cianobacterias (*Limnothrix redekei* y *Planktothrix agardhii*) y dos especies de diatomeas (*Nitzschia acicularis* y *Stephanodiscus minutulus*), llegando a la conclusión que la temperatura alta y un fotoperiodo elevado aumentan las tasas de crecimiento (Nicklisch et al. 2008).

En un contexto de cambio global y teniendo en cuenta los resultados obtenidos en este trabajo, resulta pertinente plantear que los modelos matemáticos cómo este pueden llegar a ser útiles en el manejo de los ecosistemas acuáticos. Teniendo en cuenta también todos los daños ecológicos, económicos y sociales que pueden provocar las floraciones de cianobacterias (Carpenter et al. 2009).

Como fue mencionado anteriormente, en el contexto de discusión de problemas medioambientales, se hace pertinente intentar trabajar en equipos multidisciplinarios, teniendo en cuenta datos teóricos y empíricos desde las ciencias biológicas y desde otras ciencias. De esta manera, se podrá avanzar hacia plantear propuestas y respuestas desde las ciencias básicas y sus aplicaciones en materia de cambio global (Stokes 2005).

BIBLIOGRAFÍA

- Arrigo K. 2005. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature*, 437: 349-355.
- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L. 2006. Ecology, From individuals to Ecosystems. *Blackwell Publishing*. USA. Cap. 16.
- Bogdan K.G. & Gilbert J.J. 1984. Body size and food size in freshwater zooplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 81: 6427-6431.
- Carpenter S., Brock W., Cole J., Pace M. 2009. Leading indicators of phytoplankton transitions caused by resource competition. *Theoretical Ecology*, 2: 139-148.
- Connell J. H. & R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111: 1119-44.
- Costa L.S., Huszar V.L.M & Ovalle A.R. 2009. Phytoplankton functional groups in a tropical estuary: hydrological control and nutrient limitation. *Estuaries and Coasts*, 32:508-521.
- Dakos V., Benincà E., Van Nes E.H., Philippart C., Scheffer M. & Huisman J. 2009. Interannual variability in species composition explained as seasonally entrained chaos. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 276: 2871-2880.
- De Tezanos Pinto P. & Litchman E. 2010. Eco-physiological responses of nitrogen-fixing cyanobacteria to light. *Hydrobiologia*, 639: 63-68.
- Diehl S. 2002. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: Theory. *Ecology*, 83: 386-398.
- Diehl S., Berger, S., Ptacnik R. & Wild A. 2002. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: Field Experiments. *Ecology*, 83: 399-411.
- Dupuis A.P. & Hann B.J. 2009. Climate change, diapause termination and zooplankton population dynamics: an experimental and modeling approach. *Freshwater Biology*, 54: 221-235.
- Elliott J.A., Irish A.E., Reynolds C.S. & Tett P. 1999, a. Sensitivity analysis of PROTECH, a new approach in phytoplankton modeling. *Hydrobiologia*, 414: 45-51.
- Elliott J.A., Reynolds C.S., Irish A.E. & Tett P. 1999, b. Exploring the potential of the PROTECH model to investigate phytoplankton community theory. *Hydrobiologia*, 414: 37-43.
- Elliott J.A., Irish A.E. & Reynolds C.S. 2002. Predicting the spatial dominance of phytoplankton in a light limited and incompletely mixed eutrophic water column. *Freshwater Biology*, 47:443-440.
- Elliott J.A., Reynolds C.S. & Irish A.E. 2003. An investigation of dominance in phytoplankton using the PROTECH model. *Freshwater Biology*, 46: 99-108.
- Fabre, A. 2011. Flexibilidad fenotípica de la cianobacteria invasora *Cylindrospermopsis raciborskii* en un gradiente lumínico. Tesis de Licenciatura en Bioquímica. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.

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*, 305: 354-360.

Fehling J., Davidson K. & Bates S. 2005. Growth dynamics of non-toxic *Pseudo-nitzschia delicatissima* and toxic *P. seriata* (*Bacillariophyceae*) under simulated spring and summer photoperiods. *Harmful Algae*, 4:763–769.

Fennel W. & Neumann T. 2004. Introduction to the modeling of Marine Ecosystems. *ELSEVIER Oceanography Series*, 72.Cap.1.

Finkel Z.V., Beardall J., Flynn K., Quigg A., Rees A.T. & Raven J.A. 2009. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 32: 119-137.

Foy R.H. & Gibson C.E. 1993. The influence of irradiance, photoperiod and temperature on the growth kinetics of three planktonic diatoms. *European Journal of Phycology*, 28: 203-212.

Guisan A. & Zimmermann N. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-176.

Huisman J.R., Jonker R., Zonneveld C., & Weissing F.J. 1999. Competition for light between phytoplankton species: experimental tests of mechanistic theory. *Ecology*, 80: 211-222.

Huisman J., Sharples J., Stroom M., Visser P.M., Kardinaal W.E.A., Verspagen J.M.H. & Sommeijer B. 2004. Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology*, 85:2960-2970.

Jeppesen E., Jensen J.P., Sondergaard M., Lauridsen T. & Landkildehus, F. 2000. Trophic structure, species richness and diversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater biology*, 45:201-218.

Karlsson J., Byström P., Ask J., Ask P., Persson L. & Jansson M. 2009. Light limitation of nutrient-poor lake ecosystems. *Nature*, 460:506-509.

Kurk C. 2010. Morphology Captures Function in Phytoplankton: A Large-Scale Analysis of Phytoplankton Communities in Relation to their Environment. PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen, NL.

Kruk C., Huszar V.L.M., Peeters E.T.H.M., Bonilla S., Costa L., Lürling M., Reynolds C.S. & Scheffer, M. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55: 614-627.

Kruk C., Peeters E.T.H.M., Van Nes V.L., Huszar V.L.M., Costa L.S. & Scheffer M. 2011. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology & Oceanography*, 56: 110-118.

Komarek J. 2010. Modern taxonomic revision of planktic nostocacean cyanobacteria: a short review of genera. *Hydrobiologia*, 639:231–243.

Lehman P.W., Teh S.J., Boyer G. L., Nobriga N.L., Bass E. & Hogle C., 2010. Initial impacts of *Microcystis aeruginosa* blooms on the aquatic food web in the San Francisco Estuary. *Hydrobiologia*, 637: 229-248.

- Litchman E. 1998. Population and community responses of phytoplankton to fluctuating light. *Oecologia*, 117:247-257.
- Litchman E. 2000. Growth rates of phytoplankton under fluctuating light. *Freshwater Biology*, 44: 223-235.
- Litchman E. & Klausmeier, C.A. 2001. Competition of phytoplankton under fluctuating light. *The American Naturalist*, 157:170-187.
- Litchman E. 2003. Competition and coexistence of phytoplankton under fluctuating light: experiments with two cyanobacterias. *Aquatic Microbial Ecology*, 31:241-248.
- Litchman E., Klausmeier C.A. & Bossard P. 2004. Phytoplankton nutrient competition under dynamic light regimes. *Limnology and Oceanography*, 49: 1457–1462.
- Litchman E. & Klausmeier C.A. 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 39:615-639.
- Meerhoff M., Mazzeo N., Moss B. & Rodríguez-Gallego L. 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology*, 37: 377-391.
- Mellard J., Yoshiyama K., Litchman E. & Klausmeier C. 2011. The vertical distribution of phytoplankton in stratified water columns. *Journal of Theoretical Biology*, 269:16-30.
- Meseck S., Alix J. & Wilefors G. 2005. Photoperiod and light intensity effects on growth and utilization of nutrients by the aquaculture feed microalga, *Tetraselmis chui* (PLY 429). *Aquaculture*, 246:393-404.
- Mieleitner J., Borsuk M., Burgi H.R. & Reichert P. 2008. Identifying functional groups of phytoplankton using data from three lakes of different trophic state. *Ecological Modelling*, 211: 279-291.
- Nicklisch A., Shatwell T. & Köhler J. 2008. Analysis and modelling of the interactive effects of temperature and light on phytoplankton growth and relevance for the spring bloom. *Journal of plankton research*, 30:75-91.
- Pacala S. & Rees M. 1998. Models suggesting field experiments to test two hypothesis explaining successional diversity. *The American Naturalist*, 152: 729-737.
- Paerl H.W. & Huisman J. 2008. Blooms like it hot. *Science*, 320:57-58.
- Passarge J., Hol S., Escher M. & Huisman J. 2006. Competition for nutrients and light: Stable coexistence, alternative stable states, or competitive exclusion? *Ecological Monographs*, 76:57-72.
- Reynolds C.S. 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds C.S. 1993. Scales of disturbance and their role in plankton ecology. *Hydrobiologia*, 249: 157-171.

- Reynolds C.S. 1997. Vegetation Process in the pelagic: a model for ecosystem theory. *Excellence in Ecology*. Ecology Institute. Nordbunte. Alemania. Cap. 7.
- Reynolds C.S. 2001. The ecological basis for simulating phytoplankton responses to environmental change. (PROTECH). *Ecological Modelling*, 140:271–291.
- Reynolds C.S. 2006. *Ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rost B., Riebesell U. & Sültmeyer D. 2006. Carbon acquisition of marine phytoplankton: Effect of photoperiod length. *Limnology & Oceanography*, 51: 12-20.
- Segura A., Kruk C., Calliari D. & Fort H. 2010. Trait- based Approach Disentangles Core Features of Phytoplankton Succession, en PhD Kruk C.: Morphology Captures Function in Phytoplankton: A Large-Scale Analysis of Phytoplankton Communities in Relation to their Environment. PhD Thesis, Wageningen University, Wageningen, NL. pp:75-91.
- Scheffer M., Rinaldi S., Gragnani A., Mur L. & Van Nes E. 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology*, 78:272-282.
- Schwaderer A., Yoshiyama K., De Tezanos Pinto P., Swenson N., Klausmeier C. & Litchman E. 2011. Eco-evolutionary differences in light utilization traits and distributions of freshwater phytoplankton. *Limnology & Oceanography*, 56:589-598.
- Steiner C., Schwaderer A., Huber V., Klausmeier C. & Litchman E. 2009. Periodically forced food-chain dynamics: model predictions and experimental validation. *Ecology*, 90: 3099–3107.
- Stokes D. 2005. *O quadrante de Pasteur*. Editora Universidade Estadual de Campinas.
- Sommer U. 1991. Convergent Succession of phytoplankton in microcosms with different inoculum species composition. *Oecologia*, 87: 171-179.
- Tilman D., Kilham S. & Kilham P. 1982. Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:349-372.
- Verdy A., Follows M. & Flierl G. 2009. Optimal phytoplankton cell size in an allometric model. *Marine Ecology Progress Series*, 379:1-12.
- Wilson J.B., Spijkerman E. & Huisman J. 2007. Is There Really Insufficient Support for Tilman's R^* Concept? A Comment on Miller et al. *The American naturalist*, 169:700-706.
- Yamamoto T. & Hatta G. 2004. Pulsed nutrient supply as a factor inducing phytoplankton diversity. *Ecological Modelling*, 171:247-270.
- Yoshiyama K., Mellard J., Litchman E. & Klausmeier C.A. 2009. Phytoplankton Competition for Nutrients and Light in a Stratified Water Column. *The American naturalist*, 174: 190–203.
- Zhao J., Ramin M., Cheng V. & Arhonditsis G. 2008. Competition patterns among phytoplankton functional groups: How useful are the complex mathematical models? *Acta Oecologica*, 33: 324-344.

AGRADECIMIENTOS

A Carla y Angel por su ayuda durante este proyecto; sobre todo en los momentos de crisis, cuando parecía que no salía...

A Giulia y Jorge y Victoria y toda mi familia por su apoyo incondicional; aún cuando pensaban que debía estudiar medicina, y también a los que hace tiempo entendieron que debía estudiar biología.

A Dorys, Chia, Meme, Tania y mis preciados amigos del diablo, por preguntarme en repetidas oportunidades qué estudiaba, y hacer el esfuerzo por interesarse.

A todos los integrantes de Limnología por su ayuda y charlas diarias.

A mis compañeros militantes de Facultad, de la Federación y de la Universidad de varias generaciones.

Al que me acompañó en esta trayectoria, aunque no haya leído la tesis...