

# **El microfitobentos aporta significativamente a la biomasa y la producción primaria pelágica de una laguna costera**

Autor

Guzmán López Orrego

Pasantía de grado

Licenciatura en Ciencias Biológicas – Profundización Oceanografía  
Sección Limnología - Facultad de Ciencias - Universidad de la República

Orientadores

Dr. Sylvia Bonilla y Msc. Angel Segura

Marzo de 2011



## Índice

	<b>Página</b>
Resumen .....	5
1. Introducción .....	6
2. Materiales y métodos .....	7
2.1. <i>Área de estudio</i> .....	7
2.2. <i>Diseño de muestreo</i> .....	8
2.3. <i>VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS</i> .....	9
2.4. <i>Biomasa de las microalgas en el sedimento y la columna de agua</i> .....	10
2.5. <i>Producción primaria de las microalgas del sedimento resuspendidas</i> .....	10
2.6. <i>Experimento de resuspensión-decantación de microfitobentos</i> .....	11
2.7. <i>Análisis estadísticos de los datos</i> .....	11
3. Resultados .....	13
3.1. <i>VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS</i> .....	13
3.2. <i>Biomasa de las microalgas en el sedimento y la columna de agua</i> .....	13
3.3. <i>Producción primaria de las microalgas del sedimento resuspendidas</i> .....	15
3.4. <i>Experimento de resuspensión-decantación de microfitobentos</i> .....	16
4. Discusión .....	19
4.1. <i>VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS</i> .....	19
4.2. <i>Biomasa de las microalgas en el sedimento y la columna de agua</i> .....	19
4.3. <i>Producción primaria de las microalgas del sedimento resuspendidas</i> .....	20
4.4. <i>Experimento de resuspensión-decantación de microfitobentos</i> .....	22
5. Conclusiones .....	23
6. Agradecimientos .....	24
7. Bibliografía .....	24



## Resumen

El microfitobentos es un componente clave de los ecosistemas acuáticos someros debido a que por lo general, son los principales productores primarios y sustentan gran parte de la producción secundaria. La distribución de su biomasa y productividad, depende de las características del sedimento donde habitan y de disturbios que remueven su biomasa. En las lagunas costeras someras la resuspensión de sedimentos es un proceso muy frecuente que representa un flujo importante de biomasa del microfitobentos hacia la columna de agua. Este proceso depende de la interrelación de varios factores: tipo de sedimento, presencia de vegetación acuática sumergida (VAS) y distribución vertical del microfitobentos. El objetivo de este trabajo fue cuantificar la biomasa y la producción primaria del microfitobentos, y evaluar experimentalmente su aporte a la columna de agua debido a la resuspensión de sedimentos, en una laguna costera de la costa Atlántica de Uruguay. A partir de muestras de sedimento tomadas en dos zonas de la laguna con características ambientales contrastantes: zona Norte (mayor influencia de agua dulce) y zona Sur (mayor influencia de agua salada), y dentro de cada zona en sitios con VAS y sin VAS, se estimó la concentración de clorofila *a* ( $\text{mg m}^{-2}$  y  $\mu\text{g gss}^{-1}$ ) para los primeros 3 mm de sedimento con una resolución de 1 mm. También se cuantificó el porcentaje de materia orgánica y agua en el primer mm de sedimento, y se estimó la concentración de clorofila *a* en la columna de agua. Con muestras de sedimento de las zonas Norte y Sur sin VAS se midió la respuesta de la fotosíntesis en un gradiente de intensidades de luz PAR y se estimaron los parámetros fotosintéticos. Se realizó un experimento de resuspensión-decantación del primer mm de sedimento para observar el decaimiento de la clorofila *a* y la abundancia de organismos en la columna de agua con el tiempo. La VAS fue despreciable y no tuvo un efecto sobre la biomasa del microfitobentos. Solamente una estación de muestreo tuvo una concentración de clorofila *a* mayor que el resto, posiblemente debido a que se trataba de un ambiente de baja energía que favoreció el desarrollo de la biomasa observada. La producción primaria del microfitobentos de la capa más superficial del sedimento fue mayor en la zona Sur y fueron más eficaces que las de la zona Norte. Ambas comunidades difirieron en su composición taxonómica, en la abundancia relativa de los organismos, y también en las frecuencias relativas de tamaños (Dimensión Lineal Máxima) presentes. Estas diferencias en la estructura comunitaria de cada zona de la laguna podrían explicar sus diferentes respuestas fotosintéticas, así como también los diferentes tiempos de decaimiento de la clorofila *a* observados en el experimento de resuspensión-decantación de sedimentos. En ambos casos el aporte de clorofila *a* de la capa más superficial de sedimento a la columna de agua representa un aporte importante que equivale a 3.4 y 3.9 veces la concentración de clorofila *a* observada para el fitoplancton. Además, una fracción significativa de microfitobentos resuspendido desde el sedimento permanecen en la columna de agua sosteniendo dicho aporte en el tiempo.

**Palabras clave:** Microfitobentos; Resuspensión de sedimentos; Clorofila *a*; Producción primaria; Lagunas costeras.

## 1 Introducción

El microfítobentos es un componente clave de los ecosistemas acuáticos someros como las lagunas costeras (Kjerfve, 1994). Esto se debe a que, por lo general, son los principales productores primarios (MacIntyre & Cullen 1995; Underwood & Kromkamp 1999) y sustentan gran parte de la producción secundaria (De Jonge & Van Beusekom 1992; Miller *et al.*, 1996).

La distribución de su biomasa y producción, depende de las características del sedimento donde habitan y de los disturbios que remueven su biomasa (De Jonge 1992; Brotas, 1995; Blanchard *et al.*, 2001). En ambientes de sedimento arenoso y de alta energía el microfítobentos puede encontrarse a más de 10 cm de profundidad en el sedimento (Fielding *et al.*, 1988; Sundbäck *et al.*, 1991; MacIntyre *et al.*, 1996), mientras que en ambientes de sedimentos ricos en materia orgánica y de baja energía solo se hallan en los primeros mm oxigenados y superficiales del mismo (De Brouwer & Stal 2001; Kelly *et al.*, 2001). Sin embargo, la biomasa fotosintéticamente activa del microfítobentos se distribuye a no más de 2-3 mm de profundidad en el sedimento (MacIntyre *et al.*, 1996; Serôdio *et al.*, 1997; Guarini *et al.*, 2000), y esto se debe a que el tamaño de grano, el contenido de materia orgánica y la porosidad del sedimento afectan la atenuación de la luz y provocan que el 1% de la radiación de luz incidente no supere dicha profundidad (MacIntyre *et al.*, 1996).

Al mismo tiempo, la escasa profundidad de las lagunas costeras hace que la resuspensión de sedimentos sea un proceso muy frecuente e intenso, que remueve una fracción importante de la biomasa del microfítobentos (Scheffer, 1998). Además de la profundidad, la resuspensión depende de las características del sedimento y las interacciones bióticas que haya con el mismo, la intensidad del viento, y la altura de la ola (MacIntyre *et al.*, 1996; Miller *et al.*, 1996). La vegetación acuática sumergida disminuye la resuspensión de sedimentos debido a que fija el sustrato con sus raíces (Scheffer, 1998; De Boer, 2007) y disminuye la energía de la ola, favoreciendo además el desarrollo de biofilms de microfítobentos (Louda *et al.*, 2004). El efecto de la resuspensión de sedimentos sobre la producción primaria de la comunidad del microfítobentos es doble: por un lado la producción primaria aumenta debido a que el microfítobentos resuspendido accede a mayores intensidades de luz, y por otro lado disminuye debido a que el microfítobentos que permanece

en el sedimento accede a menores intensidades lumínicas como consecuencia del aumento de turbidez de la columna de agua (De Boer, 2007). Además la resuspensión de sedimentos favorece la disposición del microfitobentos como alimento para los consumidores lo que la puede convertir en un proceso crítico de transferencia de energía hacia niveles tróficos superiores en la cadena alimenticia de algunos ecosistemas (Stone, 2006). Se ha observado que la biomasa del microfitobentos en los sistemas acuáticos someros puede ser de varios ordenes de magnitud mayor a la del fitoplancton (MacIntyre & Cullen, 1995; Perissinotto *et al.*, 2002). Más aún, buena parte de la clorofila *a* observada en la columna de agua puede provenir de los primeros 1 o 2 mm del sedimento por eventos de resuspensión (MacIntyre & Cullen, 1995). En Uruguay existen un conjunto de sistemas acuáticos someros que son las lagunas costeras. Estos se comunican con el Océano Atlántico varias veces al año mediante la apertura de una barra arenosa. Estudios previos han mostrado que el microfitobentos es el productor primario que posee más biomasa, en relación al fitoplancton y a las macrófitas (Conde *et al.*, 1999; García, 2006). Sin embargo, no hay estudios que cuantifiquen su producción primaria. Las lagunas costeras de la costa atlántica de Uruguay se caracterizan por poseer una zona de influencia límnic y otra zona de influencia marina, lo que genera un gradiente de salinidad y también de biomasa microalgal entre ambas zonas (García, 2006). La zona de influencia límnic generalmente posee mayor biomasa de microfitobentos y fitoplancton en comparación a la zona de influencia marina. Por otro lado, la persistencia e intensidad de vientos en conjunto con la escasa profundidad de estos sistemas hace que la resuspensión de sedimentos sea un proceso frecuente e intenso (Conde *et al.*, 1999; Chalar & Clemente, 2005). El conocimiento de la producción primaria del microfitobentos y el efecto que tiene la resuspensión de sedimentos sobre el mismo es fundamental para lograr entender el funcionamiento trófico de estos ecosistemas.

Este estudio tiene como objetivo cuantificar la producción primaria y la biomasa del microfitobentos, y evaluar experimentalmente su aporte de biomasa a la columna de agua debido a la resuspensión de sedimentos, en una laguna costera de la costa Atlántica de Uruguay.

## 2 Materiales y métodos

### 2.1 Área de estudio

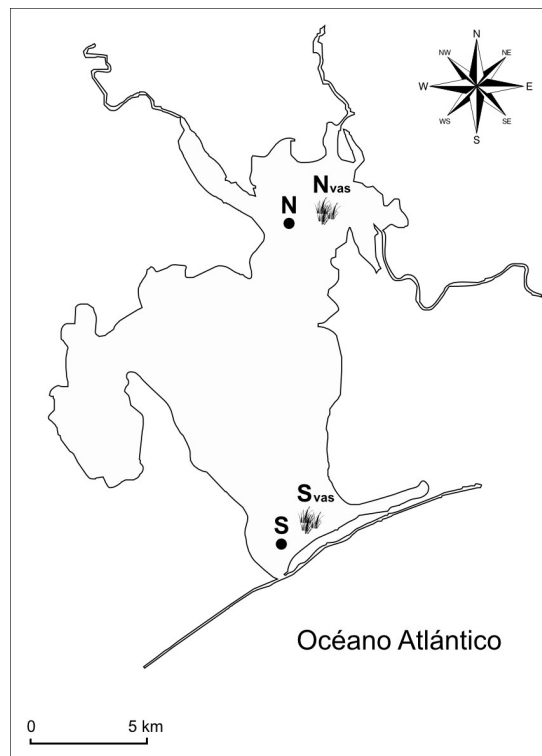
La Laguna de Rocha es una laguna costera somera, ubicada en el Departamento de Rocha, Uruguay (34°33'S, 54°22'W, Figura 1), con una profundidad media de 0.5 m y un área total de 72 km<sup>2</sup>. Su extremo Sur se conecta con el Océano Atlántico por medio de un canal entre 2 y 6 veces por año, esto ocurre como consecuencia de la apertura (natural o artificial) de una barra arenosa que los separa (Pintos *et al.*, 1991). El efecto combinado del aumento del nivel de agua dulce en el sistema y la acción erosiva de las olas contribuyen a la apertura de la barra de arena (Conde *et al.*, 2000). El aporte de agua dulce a la laguna ocurre por su extremo Norte, y proviene fundamentalmente del aporte de tres arroyos. Los extremos Norte-Sur de la laguna son también extremos de un gradiente de salinidad, donde la zona Norte posee mayor influencia límnic (turbidez, aguas ricas en nutrientes) y la zona Sur mayor influencia marina (transparencia, aguas pobres en nutrientes) (Conde *et al.*, 1999, 2000; Bonilla *et al.*, 2005). Además el sedimento de la zona Norte es más limoso, cohesivo y con mayor cantidad de materia orgánica (2 a 4 %) que la zona Sur de sedimentos más arenosos, menos cohesivos y con menor cantidad de materia orgánica (< 1%) (Sommaruga & Conde, 1990).

La columna de agua siempre se encuentra bien mezclada y oxigenada en las dos zonas (Conde *et al.*, 1999). Además, la Laguna de Rocha posee sitios con Vegetación Acuática Sumergida (VAS) cuya abundancia está asociada negativamente a la conductividad y positivamente a los nutrientes en agua y sedimentos (Sabaj, 2007). Bañados de *Schoenoplectus californicus*, *Ruppia marítima*, *Potamogeton pectinatus* y Characeas se encuentran extendidos sobre la zona Norte de la laguna, mientras que en la zona Sur se halla fundamentalmente *Ruppia marítima* y *Zanichellia palustris* (Sabaj, 2007). Sin embargo la presencia de macrófitas emergentes es escasa y se reduce solamente a la zona Norte de la laguna.



## 2.2 Diseño de muestreo

El muestreo se realizó en primavera, los días 13, 14 y 15 de Octubre de 2008, en cuatro estaciones: dos en la zona Norte, una sin VAS (N) y otra con VAS (Nvas), y dos en la zona Sur, una sin VAS (S) y otra con VAS (Svas). La distancia entre las estaciones del N y las del S fue de 12 km aproximadamente, y de 1 km entre las estaciones de cada zona (Figura 1).



**Figura 1** – Ubicación de la Laguna de Rocha con las cuatro estaciones de muestreo: N = zona Norte sin vegetación acuática sumergida, N<sub>VAS</sub> = zona Norte con vegetación acuática sumergida, S = zona Sur sin vegetación acuática sumergida, S<sub>VAS</sub> = zona Sur con vegetación acuática sumergida.

### 2.3 Variables físico-químicas

En cada estación se midió la temperatura, el oxígeno disuelto (*Horiba OM-14*), el pH y la conductividad (*Horiba ES-12*) en superficie y fondo de la columna de agua. También se realizaron perfiles de luz (PAR) midiendo la intensidad de luz desde la superficie hasta el fondo en cada estación (*Li-Cor LI-250/2π*). Con la curva de atenuación se calculó el coeficiente de extinción de la luz ( $K_d$ ) según Kirk (1994). Se estimó el porcentaje de materia orgánica (M.O) y el porcentaje de agua ( $H_2O$ ) en el primer mm de sedimento a partir de 1-2 g de muestra por pérdida de peso por ignición y peso seco respectivamente según Arocena & Conde (1999).

### 2.4 Biomasa de las microalgas en el sedimento y la columna de agua

La biomasa de las microalgas en el sedimento se estimó indirectamente como la concentración de clorofila *a* corregida por feopigmentos (Golterman, 1978). Se midió la concentración de clorofila *a* en cada mm de los 3 primeros mm del sedimento. Se tomaron cuatro réplicas de sedimento del submareal de cada estación con corers de acrílico de 100 mm de diámetro interno. Posteriormente, cada corer fue sub muestreado con un mini-corer de 20 mm de diámetro interno donde se realizaron cortes transversales de primer mm de profundidad al sedimento. Se extrajo la clorofila *a* de cada mm de sedimento (primer mm, segundo mm y tercer mm) en acetona 90% durante 24-48 horas a 4°C en oscuridad. Se utilizó aproximadamente 1 g de sedimento seco previamente liofilizado (LabConco) para evitar subestimaciones de la concentración de clorofila *a* por dilución ante la presencia de agua (Leavitt & Hodgson, 2001). La absorbancia de cada extracto de clorofila *a* se midió en un espectrofotómetro (Beckman DU 650). La concentración de clorofila *a* se expresó por área ( $mg\ m^{-2}$ ) y por peso de sedimento seco ( $\mu g\ gss^{-1}$ ).

La biomasa de las microalgas en la columna de agua también se estimó como la concentración de clorofila *a* corregida por feopigmentos, a partir de tres réplicas sub superficiales de agua en la zona Norte y Sur de la laguna. Se determinó la concentración de clorofila *a* filtrando entre 100-200 ml de agua, y extrayendo la clorofila *a* en etanol 90%

durante 24 horas a 4°C. Las concentraciones se determinaron por el método ISO 10260 (ISO, 1992) midiendo la fluorescencia en un Fluorómetro de Laboratorio Trilogy™ (Turner Designs) previamente calibrado con cultivos de *Planktothrix agardhii*. Los resultados se expresaron como  $\mu\text{g l}^{-1}$ .

## 2.5 Producción primaria de las microalgas del sedimento resuspendidas

La producción primaria de las microalgas se determinó mediante el método de asimilación de  $^{14}\text{C}$  bicarbonato (MacIntyre & Cullen, 1995) modificado, en un fotosintetrón con 16 intensidades lumínicas ( $1$  a  $1030 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a partir de dos muestras de la estación N y dos muestras de la estación S. Para ello se resuspendió el primer mm de sedimento de un corer (100 mm de diámetro interno) en 150 ml de agua filtrada de la laguna (Whatman GF/C). Del resuspendido se extrajeron 4 ml que se incubaron con  $^{14}\text{C}$  en viales de centelleo durante 40 minutos a temperatura controlada. Luego se añadieron 100  $\mu\text{L}$  de formaldehído 40% neutralizado a cada vial para detener la fotosíntesis. Se procedió a eliminar el  $^{14}\text{C}$  no incorporado mediante acidificación con HCl e incubación por 24 horas, luego se añadió 5 ml de cóctel de centelleo líquido, se mezcló en vortex y se midió el  $^{14}\text{C}$  asimilado en desintegraciones por minuto (DPM) en un Contador de Centelleo Líquido Beckman (LS 6000). Se normalizó la producción por la biomasa como  $\text{mg C mg clo } a^{-1} \text{ h}^{-1}$  y se estimó la concentración de clorofila *a* en el resuspendido (ISO 10260, 1992). Para ello se utilizó un Fluorómetro de laboratorio Trilogy™ (Turner Designs).

## 2.6 Experimento de resuspensión-decantación de microfitobentos

Se realizó un experimento para estimar la variación de la clorofila *a*, la abundancia, la composición taxonómica y la Dimensión Lineal Máxima (DLM) del microfitobentos resuspendido desde el primer mm de sedimento durante la decantación del mismo. Se simuló en seis probetas (1.0 L) con agua de la laguna filtrada por un filtro Whatman GF/C, la resuspensión del primer mm de sedimento fresco cortado de seis corers (100 mm de diámetro interno): tres tomados de la estación N y tres tomados de la estación S. Cada muestra de

sedimento fresco (primer mm) fue resuspendida totalmente en el agua contenida en la probeta mediante un agitador durante 120 minutos (fase de resuspensión), y luego dejada reposar sin agitador durante 80 minutos (fase de decantación), a temperatura (23°C) y luz (~130  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) constantes. De cada probeta se tomaron muestras de agua (3 ml) con una pipeta a diferentes intervalos de tiempo (0, 1, 5, 15, 25, 40 y 80 minutos) y una altura fija desde la superficie; el tiempo cero correspondió al momento en que habían transcurrido 120 minutos desde el inicio del experimento y todo el sedimento se hallaba resuspendido en la columna de agua, mientras que los restantes tiempos correspondieron a la fase de decantación de sedimentos. A cada muestra de agua obtenida se le midió la concentración de clorofila *a* *in-vivo* con un Fluorómetro de Mano Aquafluor<sup>TM</sup> (Turner Designs), y posteriormente la misma muestra fue fijada en formaldehído 4%. Las muestras fijadas fueron colocadas en cámaras de sedimentación (3 ml) durante 24 horas, y observadas a 40X en un microscopio óptico invertido (Nikon Diaphot) para estimar la abundancia absoluta de microalgas (organismos  $\text{ml}^{-1}$ ) a partir del conteo de todos los organismos (células o colonias) en 55 campos al azar, e identificarlas taxonómicamente hasta el máximo nivel posible. El número de campos se estableció en función del esfuerzo, debido a que la baja cantidad de organismos no permitió que sean contados al menos 100 en un solo campo. La DLM se midió a partir de 1-12 organismos para cada taxón, observados a 40X con un microscopio óptico (Olympus) para cada una de las muestras.

## 2.7 *Análisis estadísticos de los datos*

Para determinar diferencias significativas en la biomasa del microfitobentos entre estaciones, entre estratos, o si existe una interacción entre ambos, se realizó un ANOVA de dos factores (ANOVA *dos-factores*) para los datos de clorofila *a* por área. Se probó si los datos cumplieron los supuestos de estadística paramétrica (independencia, homogeneidad de varianza y normalidad) (Zar, 1999). Cuando los datos no cumplieron los supuestos para utilizar estadística paramétrica, se utilizó el test de Kruskal-Wallis (K-W). En los casos que hubo diferencias entre muestras se utilizó el test *a posteriori* de Tukey HSD para analizarlas.

El efecto de la Irradiancia ( $I$ ;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sobre la producción primaria normalizada por la biomasa ( $P^B$ ;  $\text{mg C mg clo}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) fue evaluado mediante una curva de respuesta fotosíntesis-intensidad de luz (P-I) ajustando el modelo de Platt & Jassby (1976):

$$P^B = P_{max}^B \left( 1 - e^{-\alpha I / P_{max}^B} \right)$$

Donde  $P_{max}^B$  ( $\text{mg C mg clo}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) es la capacidad fotosintética máxima, y  $\alpha$  ( $(\text{mg C mg clo}^{-1}) (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) es la pendiente inicial o tasa fotosintética durante la fase lineal. Se calculó como índice de fotoaclimatación el parámetro de saturación de la fotosíntesis ( $I_k$ ) como  $P_{max}^B / \alpha$ , donde un mayor  $I_k$  significa fotoaclimatación a intensidades de luz más altas. Para el ajuste del modelo a cada serie de datos se utilizó el método del mínimo del negativo del logaritmo de la verosimilitud (Bolker, 2008) y se determinó cuál combinación de parámetros minimizó la verosimilitud total.

El decaimiento de la fluorescencia de la clorofila  $a$  y la abundancia en el tiempo para las muestras del experimento de resuspensión-decantación de sedimentos se evaluó mediante el siguiente modelo exponencial:

$$y = a + e^{\left( \frac{-x+b}{c} \right)}$$

Donde “ $y$ ” es la fluorescencia de la clorofila  $a$  (Unidades Relativas de Fluorescencia, URF) o la abundancia ( $\text{org ml}^{-1}$ ), “ $x$ ” es el tiempo (minutos), “ $a$ ” indica el valor de “ $y$ ” en el que la función alcanza una asíntota, “ $b$ ” es el tiempo que demora en alcanzar la asíntota y “ $c$ ” es la rapidez de decaimiento. En el modelo exponencial utilizado “ $y$ ” nunca es cero, ya que la función alcanza una asíntota en un valor “ $a$ ” siempre mayor que cero ( $x \rightarrow \infty, y = a$ ). El modelo se ajustó a los datos mediante el método de mínimos cuadrados.

Todos los análisis estadísticos y gráficos fueron realizados con el software R 2.12.0 (R Development Core Team, 2010).

### 3 Resultados

#### 3.1 Variables físico-químicas

La conductividad promedio fue baja ( $K = 8.1 \pm 2.0 \text{ mS cm}^{-1}$ ) y la temperatura fue homogénea ( $T = 18.8 \pm 0.4 \text{ }^\circ\text{C}$ ) para toda la laguna. La columna de agua estaba bien mezclada y oxigenada en todas las estaciones ( $\text{O}_2 = 8.0 \pm 0.4 \text{ mg L}^{-1}$ ), y el pH estaba próximo a la neutralidad ( $\text{pH} = 7.3 \pm 0.3$ ). Se observaron condiciones ópticas heterogéneas, con mayor turbidez promedio para la zona N ( $K_d = 1.3 \pm 0.1 \text{ m}^{-1}$ ) que para la zona S ( $K_d = 0.8 \pm 0.0 \text{ m}^{-1}$ ).

El porcentaje de materia orgánica (MO) en el primer mm de sedimento fue menor o igual en la zona S que en la zona N (Tabla 1). El porcentaje de agua ( $\text{H}_2\text{O}$ ) en el primer mm de sedimento fue mayor en la estación N que en el resto. La profundidad (Z) de la columna de agua a la que se tomaron las muestras de sedimento fue mayor para la estación N.

#### 3.2 Biomasa de las microalgas en el sedimento y la columna de agua

La concentración promedio de clorofila *a* en los primeros 3 mm de sedimento fue mayor en la estación N que en las restantes, y semejante para estas últimas (Tabla 1). También se observó en todas las estaciones que la clorofila *a* en los primeros 3 mm de sedimento se distribuyó de manera heterogénea por área, y de manera homogénea por peso de sedimento seco (Figura 2).

**Tabla 1** – Concentración de clorofila *a* promedio con el desvío estándar en los primeros 3 mm de sedimento, porcentaje de materia orgánica (MO) y porcentaje de agua (H<sub>2</sub>O) en el primer mm de sedimento, y profundidad de cada estación (Z).

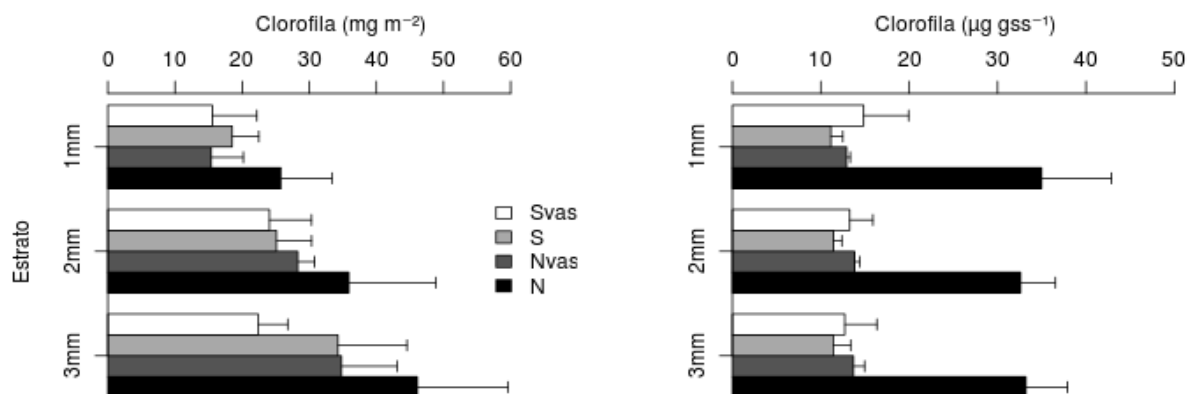
Estaciones	Clorofila <i>a</i> (mg m <sup>-2</sup> )	Clorofila <i>a</i> (µg gss <sup>-1</sup> )	MO (%)	H <sub>2</sub> O (%)	Z (m)
	1 + 2 + 3 mm	1 + 2 + 3 mm	1 mm	1mm	
N	107.8 ± 26.1 (n= 12)	100.8 ± 16.4 (n= 12)	3.2	60.6	1.5
Nvas	78.5 ± 3.5 (n= 12)	40.5 ± 2.2 (n= 12)	5.2	26.8	1
S	77.9 ± 8.1 (n= 12)	34.0 ± 3.5 (n= 12)	3.2	31.1	1.2
Svas	62.0 ± 9.0 (n= 12)	40.9 ± 9.0 (n= 12)	2.5	27.9	1.2

La concentración de clorofila *a* por área en el sedimento fue diferente entre estaciones y entre estratos (ANOVA *dos-vías*:  $F_{3,6} = 7.7$ ,  $p < 0.0001$  y  $F_{2,6} = 15.6$ ,  $p < 0.0001$  respectivamente), y no se registró una interacción significativa entre ambos (ANOVA *dos-vías*:  $F_{6,36} = 0.8$ ,  $p > 0.05$ ) (Figura 2). En cambio, la concentración de clorofila *a* por peso de sedimento seco fue diferente solamente entre estaciones y no entre estratos (K-W:  $H = 31.67$ ,  $p < 0.0001$  y  $H = 0.02$ ,  $p > 0.05$  respectivamente) (Figura 2).

La concentración de clorofila *a* por área y por peso de sedimento seco fue significativamente mayor en la estación N que en las estaciones Nvas (Tukey HSD:  $p < 0.05$ ), S (Tukey HSD:  $p < 0.05$ ), y Svas (Tukey HSD:  $p < 0.001$ ). Por otro lado, no hubo diferencias significativas en la concentración de clorofila *a* por área y por peso de sedimento seco entre las restantes estaciones (Tukey HSD:  $p > 0.05$ ). La concentración de clorofila *a* por área fue significativamente menor en el primer mm de sedimento que en los restantes 2 y 3 mm (Tukey HSD:  $p < 0.0001$ ).

La concentración promedio de clorofila *a* en la columna de agua fue mayor para la estación N que para la estación S ( $7.7 \pm 0.5 \mu\text{g L}^{-1}$  y  $4.8 \pm 1.2 \mu\text{g L}^{-1}$  respectivamente). Estas concentraciones correspondieron al 45% y al 52% de la clorofila *a* observada para el primer mm de sedimento de las estaciones N ( $25.8 \text{ mg m}^{-2} \sim 17.2 \mu\text{g L}^{-1}$  en 1.5 m de columna de

agua) y S ( $18.5 \text{ mg m}^{-2} \sim 4.8 \mu\text{g L}^{-1}$  en 1.2 m de columna de agua) respectivamente (Figura 2).



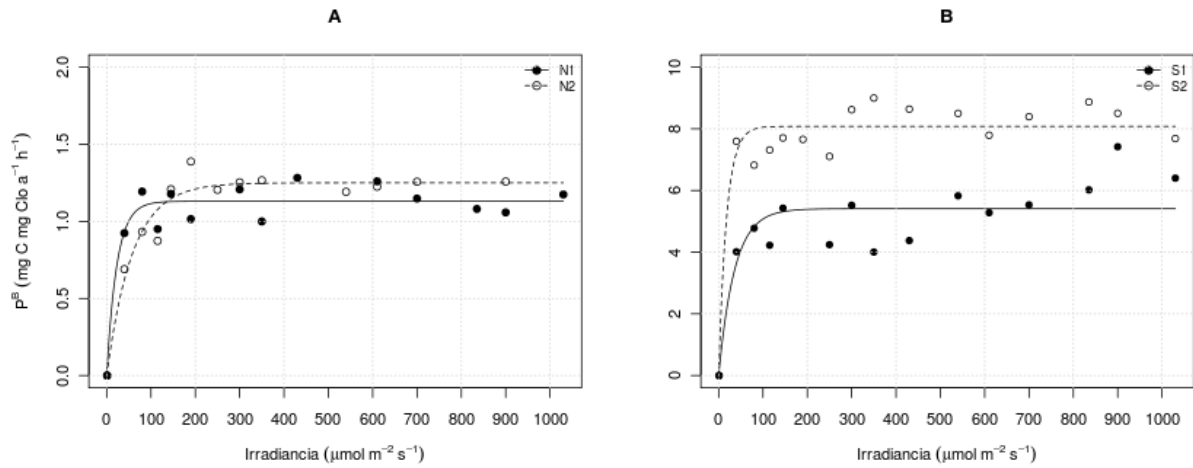
**Figura 2** - Promedio de clorofila *a* por área ( $\text{mg m}^{-2}$ ) y por peso de sedimento seco ( $\mu\text{g gss}^{-1}$ ) con el desvío estándar, para cuatro réplicas ( $n = 4$ ) por estrato (mm) de cada estación de muestreo en la Laguna de Rocha. N = Norte sin Vegetación Acuática Sumergida, N<sub>VAS</sub> = Norte con Vegetación Acuática Sumergida, S = Sur sin Vegetación Acuática Sumergida, S<sub>VAS</sub> = Sur con Vegetación Acuática Sumergida.

### 3.3 Producción primaria de las microalgas del sedimento resuspendidas

La producción primaria máxima del microfitobentos de la zona Sur de la Laguna de Rocha fue de  $48.6$  y  $49.4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  (S1 y S2 respectivamente). Mientras que para la zona Norte la producción primaria máxima fue menor, con valores de  $32.0$  y  $37.9 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  (N1 y N2 respectivamente). La  $P_{\text{max}}^{\text{B}}$  del microfitobentos de la estación S fue entre cuatro y siete veces mayor que la  $P_{\text{max}}^{\text{B}}$  de la estación N, y las primeras tuvieron un  $\alpha$  mayor que las últimas (Figura 3 y Tabla 2). El valor más alto de  $I_k$  se observó en la estación N, mientras que los valores más bajos fueron semejantes entre ambas estaciones. El microfitobentos no mostró inhibición frente a intensidades de luz altas y alcanzó una producción máxima a intensidades de luz relativamente bajas ( $100$  a  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en ambas estaciones.



**Figura 3** - Curvas P-I de las muestras de sedimento. En el panel A se muestran las curvas P-I de la estación Norte (N1 y N2) y en el panel B las curvas P-I de la estación Sur (S1 y S2). Puntos (negros y blancos): valores observados de producción primaria. Líneas (continua y punteada): mejor ajuste para el modelo de Platt & Jassby (1976). Notar que la escala del eje “y” difiere entre paneles.



**Tabla 2** - Parámetros fotosintéticos estimados a partir del modelo de Platt & Jassby (1972) para cada una de las muestras de sedimento de la estaciones Norte (N1 y N2) y Sur (S1 y S2). Producción máxima ( $P^B_{max}$ ) con desvíos estándar; Tasa fotosintética máxima ( $\alpha$ ); Parámetro de saturación de la fotosíntesis ( $I_k$ ).

	N1	N2	S1	S2
$P^B_{max}$ (mg C mg Clo $a^{-1}$ $h^{-1}$ )	$1.13 \pm 0.10$	$1.25 \pm 0.08$	$5.41 \pm 0.86$	$8.08 \pm 0.63$
$\alpha$ (mg C mg Clo $a^{-1}$ ) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) $^{-1}$ $h^{-1}$	0.049	0.022	0.151	0.452
$I_k$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	23	57	36	18

### 3.4 Experimento de resuspensión-decantación de microfitormentos

La fluorescencia de la clorofila *a* promedio observada del sedimento resuspendido en el tiempo 0 fue semejante entre la estación N y la estación S ( $20.8 \pm 3.0$  URF y  $21.2 \pm 2.2$  URF respectivamente). En el tiempo 80 la fluorescencia de la clorofila *a* promedio observada fue semejante entre las dos estaciones (N =  $5.7 \pm 1.6$  URF y S =  $7.9 \pm 0.6$  URF) (Figura 5). Sin embargo, el decaimiento de la fluorescencia de la clorofila *a* fue más acusado para la estación N que para la estación S.

A partir de los parámetros estimados del modelo exponencial se observó que la fluorescencia de la clorofila *a* decayó un 66 % ( $a = 7.056$  URF;  $y_{t=0} = 21.290$  URF) para las muestras de la estación N y un 54 % ( $a = 9.202$  URF;  $y_{t=0} = 19.913$  URF) para las muestras de la estación S, en 9.3 minutos y 37.7 minutos respectivamente. Además, el decaimiento de la clorofila *a* fue aproximadamente 4.5 veces más rápido para las muestras de la estación N ( $c = 3.502$ ) que para las de la estación S ( $c = 15.899$ ).

Para los datos de abundancia se observó que esta decayó un 53% ( $a = 1,639.48$  org/ml;  $y_{t=0} = 3,478.61$  org/ml) para las muestras de la estación N y un 38% ( $a = 2,240.88$  org/ml;  $y_{t=0} = 3,629.56$  org/ml) para las muestras de la estación S, en 13.2 minutos y 5.2 minutos respectivamente. El decaimiento de la abundancia fue 2.4 veces más rápido para la estación S ( $c = 0.72$ ) que para la estación N ( $c = 1.72$ ).

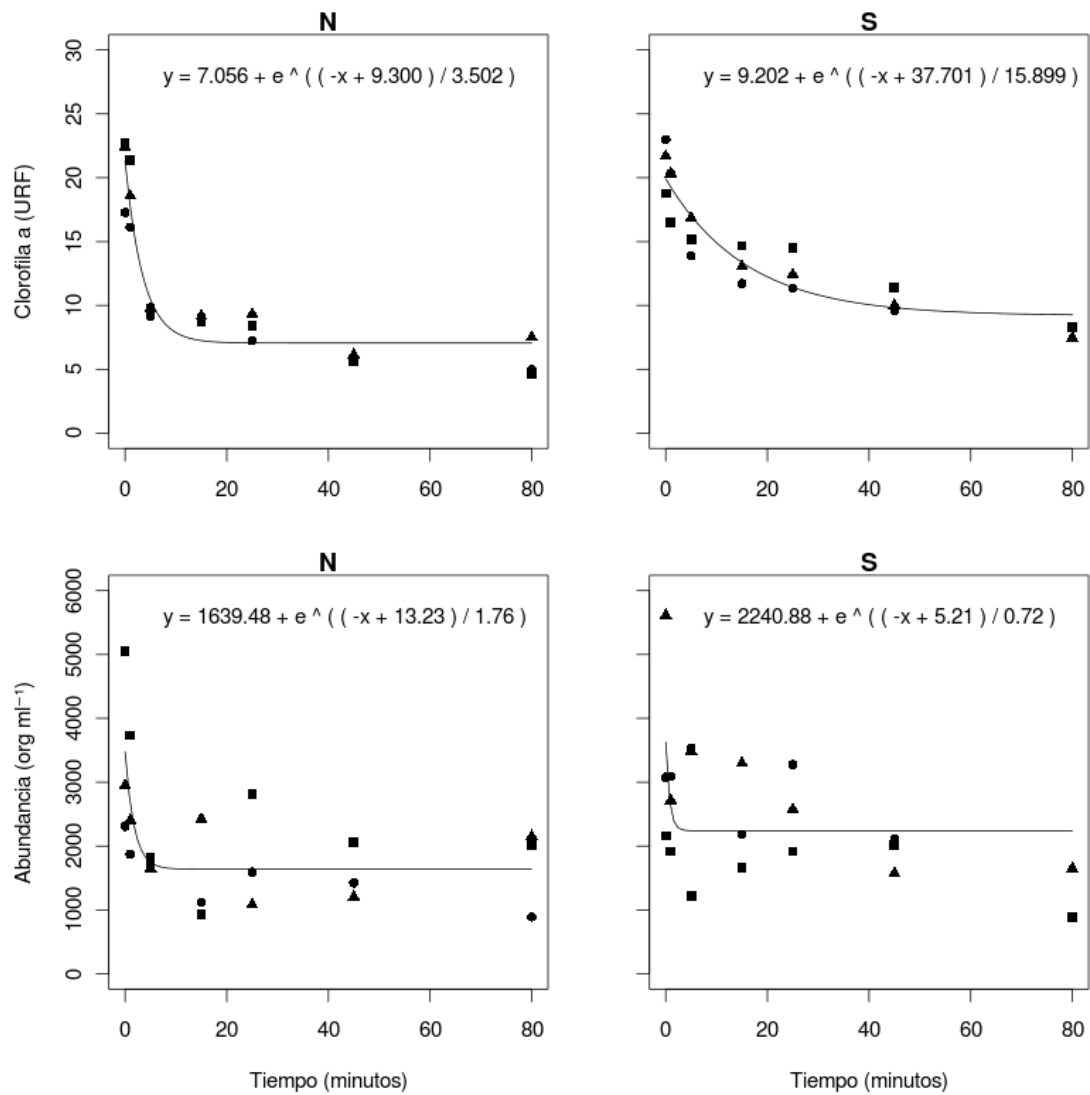
La comunidad de la estación N estaba dominada por organismos de mayor tamaño (ej. *Cylindrotheca closterium*, diatomea, DLM:  $56 \mu\text{m}$ ) y menor abundancia ( $917 \pm 57$  org  $\text{ml}^{-1}$ ) que la comunidad de la estación S (diatomeas pennadas no identificadas, DLM:  $18 \mu\text{m}$  y  $2136 \pm 1964$ ) (Tabla 3). Cuatro taxa observados en la comunidad de la estación N no estaban presentes en la estación S, incluyendo el más abundante para la estación N (*Cylindrotheca closterium*). Se observó bimodalidad en la DLM de las muestras de la estación N (fracciones: 0-20  $\mu\text{m}$  y 40-60  $\mu\text{m}$ ), y un aumento en la frecuencia relativa de organismos con una DLM más chica en el tiempo (Figura 6). Para las muestras de S, se observó una única moda (fracción: 0-20  $\mu\text{m}$ ) y las frecuencias relativas de organismos para la DLM se mantuvieron constantes. La mediana de la DLM disminuyó casi a la tercera parte entre el tiempo inicial y final del experimento para las muestras de la estación N (60  $\mu\text{m}$  y 18  $\mu\text{m}$  respectivamente),

sin embargo la mediana de la DLM se mantuvo constante para las muestras de la estación S (13  $\mu\text{m}$ ) (Figura 6).

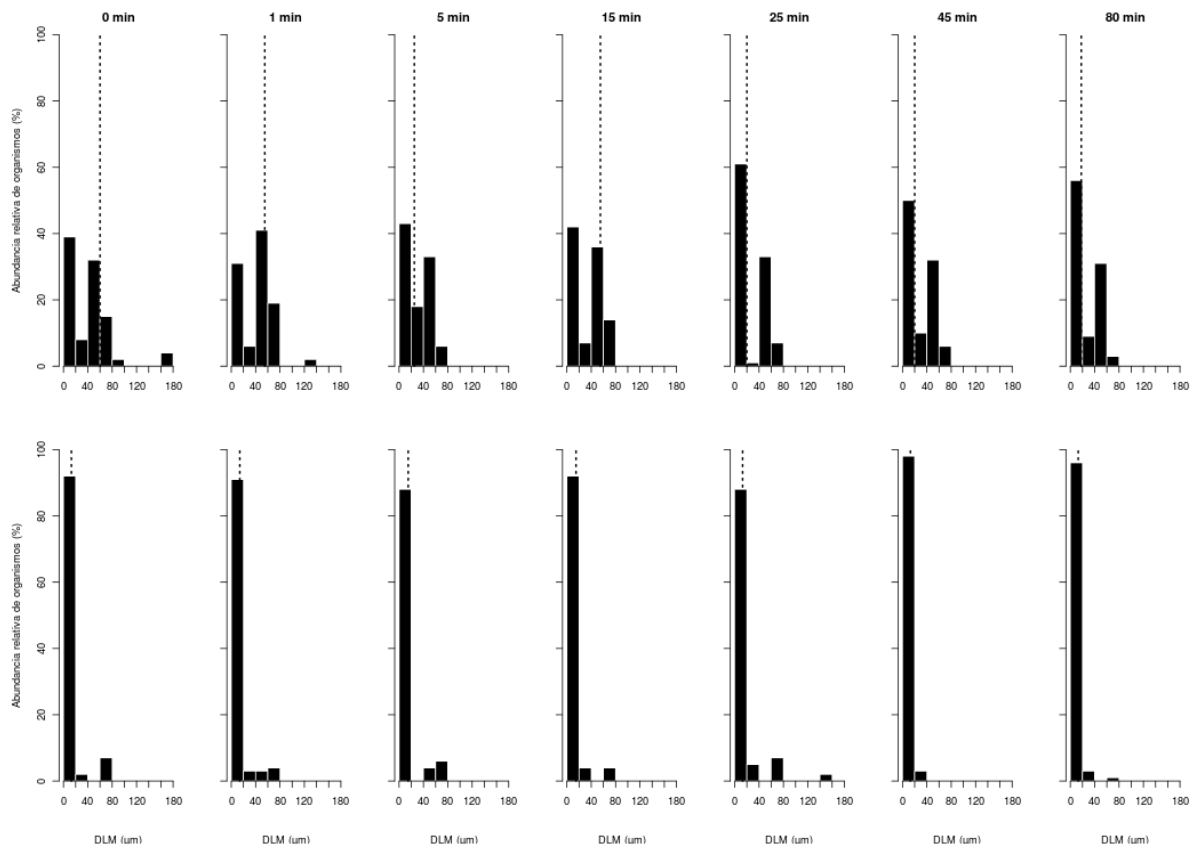
**Tabla 3** - Composición taxonómica, abundancia promedio, y promedio de la DLM con el desvío estándar de los organismos observados en las muestras de la estación N y S para el tiempo 0 del experimento de resuspensión-decantación de sedimentos. Asterisco = ausencia.

	Abundancia promedio (org ml <sup>-1</sup> )		Promedio DLM ( $\mu\text{m}$ )	
	N	S	N	S
Chaetoceros sp.	16 $\pm$ 28	107 $\pm$ 67	12 $\pm$ 3	12 $\pm$ 3
Cylindrotheca closterium	917 $\pm$ 57	*	56 $\pm$ 19	*
Cylindrotheca gracilis	114 $\pm$ 58	*	158 $\pm$ 20	*
Diploneis sp.	62 $\pm$ 108	*	42 $\pm$ 11	*
Girosigma o Pleurosigma	636 $\pm$ 726	112 $\pm$ 124	78 $\pm$ 2	79 $\pm$ 2
Melosira cf. dubia	128 $\pm$ 71	33 $\pm$ 57	23 $\pm$ 4	22 $\pm$ 7
Melosira sp.	272 $\pm$ 92	387 $\pm$ 516	16 $\pm$ 6	14 $\pm$ 3
Navicula sp.	517 $\pm$ 236	755 $\pm$ 326	20 $\pm$ 5	16 $\pm$ 5
Paralia sulcata	32 $\pm$ 28	*	27 $\pm$ 7	*
Diatomeas pennadas (no identificadas)	533 $\pm$ 310	2136 $\pm$ 1964	22 $\pm$ 14	18 $\pm$ 11
Cianobacterias coloniales	115 $\pm$ 199	74 $\pm$ 93	69 $\pm$ 32	53 $\pm$ 31
Cianobacterias filamentosas	97 $\pm$ 98	15 $\pm$ 26	28 $\pm$ 40	36 $\pm$ 24
Total	3439	3619	46	31

**Figura 5** - Relación entre la clorofila *a* (URF = Unidades Relativas de Fluorescencia) y la Abundancia total (organismos ml<sup>-1</sup>) con el Tiempo (minutos) durante la etapa de decantación de sedimentos para las muestras de la estación N y S. Puntos (círculos, cuadrados y triángulos): valores observados para cada réplica. Línea: mejor ajuste del modelo de decaimiento exponencial.



**Figura 6** – Histogramas de la Abundancia relativa de organismos (%) por clases de DLM ( $\mu\text{m}$ ) para los diferentes tiempos (minutos) en que se tomaron muestras durante el experimento de resuspensión-decantación de sedimentos. El gráfico superior representa las muestras de la estación N y el gráfico inferior a las de la estación S. Línea vertical negra = mediana de la DLM.



## 4 Discusión

### 4.1 Variables físico-químicas

Durante el muestreo la Laguna de Rocha no estuvo conectada con el Océano Atlántico, y debido al aporte de agua dulce desde sus tributarios toda la laguna presentó características limnéticas; esto se evidenció por las bajas conductividades observadas y la ausencia de diferencias en esta variable entre las estaciones de la zona Norte con las estaciones de la zona Sur. Además, la temperatura del agua fue la misma para todas las estaciones.

### 4.2 Biomasa de las microalgas en el sedimento y la columna de agua

La concentración promedio de clorofila *a* por área en los 3 mm de sedimento de las estaciones de la zona Norte estuvo dentro del rango ya observado para la Laguna de Rocha con valores intermedios (N) a bajos (Nvas), sin embargo para las estaciones de la zona Sur (S y Svas) la concentración promedio de clorofila *a* por m<sup>-2</sup> estuvo por encima del rango observado anteriormente (Conde *et al.*, 1999). Por otro lado, la concentración de clorofila *a* en la columna de agua de las estaciones N y S tuvo valores intermedios a bajos, y se registraron valores más altos en la estación N que en la estación S, de acuerdo a lo ya observado (Conde *et al.*, 2002; Conde *et al.*, 2000; Conde *et al.*, 1999).

Las diferencias significativas en la concentración de clorofila *a* (por área y por peso de sedimento) en la estación N podrían deberse a que la profundidad a la que se tomaron las muestras de sedimento fue mayor en la estación N, y el sedimento presentó un mayor porcentaje de agua. Estas características coinciden con un ambiente de baja energía que en general favorece el desarrollo de la biomasa del microfitorobentos como lo han señalado otros autores (MacIntyre *et al.*, 1996; De Brouwer & Stal, 2001; Kelly *et al.*, 2001). Por otro lado, la presencia de vegetación acuática sumergida no estaría explicando en este caso la mayor concentración de clorofila *a* en los sedimentos, ya que no hubo diferencias significativas en la concentración de clorofila *a* entre las estaciones del Norte y del Sur con y sin vegetación acuática sumergida. Esto se debería a que durante el muestreo la densidad de vegetación

acuática sumergida fue particularmente baja para toda la laguna (Sabaj com. Pers) y el posible efecto de la misma sobre la biomasa del microfitobentos haya sido insignificante.

En lo que refiere a la distribución vertical de la biomasa fotosintéticamente activa de las microalgas en el sedimento, se observó una concentración de clorofila *a* por unidad de área significativamente menor en la capa más superficial del sedimento (primer mm). Mientras que para los estratos más profundos (segundo y tercer mm) la distribución fue homogénea. Sin embargo, la concentración de clorofila *a* por peso de sedimento seco tuvo una distribución vertical constante. Esto indicaría que la capa más superficial de sedimento posee más agua que el resto, y por lo tanto la concentración de clorofila *a* expresada por unidad de área queda diluida. La biomasa fotosintéticamente activa de las microalgas en el sedimento no tiene una mayor concentración superficial en la Laguna de Rocha, y esto posiblemente se deba al continuo efecto de resuspensión que mantiene oxigenados los sedimentos. Por otro lado, un mayor porcentaje de agua en el primer mm sugiere que este estrato puede estar menos compactado y podría ser resuspendido con más facilidad hacia la columna de agua. Incluso, se observó que la estación N tuvo un porcentaje de agua aproximadamente del doble en relación al resto de las estaciones lo que implicaría que la resuspensión de sedimentos podría ser más intensa en esa zona como ya lo han sugerido otros autores (Conde *et al.*, 1999; Chalar & Clemente, 2005).

#### 4.3 *Producción primaria de las microalgas del sedimento resuspendidas*

Los valores de producción primaria máxima del microfitobentos del primer mm de sedimento resuspendido para la Laguna de Rocha se encuentran dentro del rango observado para otros sistemas someros similares (MacIntyre *et al.*, 1996). Si bien la producción primaria fue relativamente similar entre las estaciones, la producción primaria estandarizada por biomasa no lo fue. Esto estaría dando cuenta de que la comunidad de microfitobentos de la zona Norte es más abundante pero menos productiva, y lo contrario para el microfitobentos de la zona Sur. Posiblemente la diferencia en estos valores de producción primaria estandarizados por biomasa se expliquen por las características fisiológicas propias de cada comunidad, que hacen que el microfitobentos de la zona Sur sea más eficiente, reflejado en

valores mayores de  $\alpha$ . Ambas comunidades difirieron en su composición taxonómica y en la abundancia relativa de los organismos, y también en las frecuencias relativas de tamaños (DLM) presentes (Tabla 3) por lo que sus respuestas comunitarias podrían ser explicadas por esta estructura diferencial. Debido a que una producción primaria máxima mayor en las muestras de la zona Sur no implicó una mayor biomasa observada, podría esperarse que estas microalgas estuviesen sintetizando y excretando sustancias extracelulares poliméricas que les permiten adherirse al sedimento a expensas de no aumentar su biomasa. Se ha observado que entre el 40% y el 73% del carbono fijado por el microfítobentos puede llegar a destinarse a la excreción de carbohidratos (De Brouwer & Stal, 2001). Además, es esperable que las microalgas en el sedimento de la estación S requieran excretar más sustancias de adhesión que las de la estación N, debido a que se encuentran en un ambiente más inestable dado por la resuspensión de sedimentos y la presencia de sedimento arenoso que evidencia un ambiente de mayor energía. Otra explicación posible a la menor biomasa pero mayor producción primaria observada en el microfítobentos de la estación S podría ser una presión de herbivoría mayor en esta estación; sin embargo Rodríguez-Graña *et al.*, 2008 no observaron en la Laguna de Rocha diferencias importantes entre estaciones en la composición y abundancia de los pequeños invertebrados (potenciales consumidores de microalgas), lo que descartaría dicha posibilidad.

La comunidad de microfítobentos de la zona S está más adaptada a condiciones de menor irradiancia lumínica que la comunidad de la zona N. Sin embargo, esta observación es contraria a lo esperado, ya que la irradiancia en la columna de agua generalmente es mayor en la zona Sur (como se observó para este trabajo) debido a la intrusión de agua marina más transparente y a la floculación de material particulado en suspensión que provoca el agua salada (Conde *et al.*, 2000). El microfítobentos del S pudo haber estado en estratos profundos del sedimento ( $> 3$  mm, en condiciones de baja o nula intensidad de luz) y haber sido devuelto a la capa superficial del mismo por un evento de resuspensión previo al muestreo. El microfítobentos proveniente de estratos profundos del sedimento se ha visto que es capaz de retomar la fotosíntesis en presencia de luz (MacIntyre *et al.*, 1996; Mundree *et al.*, 2003).

Los valores de  $P_{\max}^B$  observados en este trabajo para el microfítobentos estuvieron dentro del rango de valores observados para el fitoplancton de la Laguna de Rocha, y fueron desde altos (para S1 y S2) a bajos (para N1 y N2) (Conde *et al.*, 2002). Los valores de  $\alpha$



fueron mayores para el microfitobentos, y no se observó fotoinhibición como si se observó para el fitoplancton (Conde *et al.*, 2002). Esto implica que el microfitobentos de la Laguna de Rocha podría tener una producción primaria igual o mayor a la del fitoplancton solamente teniendo en cuenta su respuesta frente a la luz. Considerando además que su biomasa es mayor a la del fitoplancton, y que a través de la resuspensión frecuente de la capa más superficial de sedimento están presentes permanentemente en la columna de agua (Bonilla *et al.*, 2005), los convierte en los productores primarios más importantes de la Laguna de Rocha.

#### 4.4 Experimento de resuspensión-decantación de microfitobentos

Una fracción del conjunto de las microalgas del primer mm de sedimento resuspendidas de las muestras de la zona N (40–60  $\mu\text{m}$ ) fueron más grandes y de mayor biomasa que las de la zona S (0–20  $\mu\text{m}$ ), y como consecuencia sedimentaron más rápido. Esto se evidenció además en que la abundancia decayó en mayor medida para las muestras de la estación N que para las muestras de la estación S. Sin embargo, como se observa en la Figura 6, la fracción de menor tamaño y biomasa de las microalgas de las muestras de la zona N (0–20  $\mu\text{m}$ ) se mantuvo en la columna de agua, asemejándose a lo observado para las muestras de la zona S. Incluso, los valores finales de fluorescencia de la clorofila *a* promedio (N = 5.7 URF y S = 7.9 URF) y el tamaño de la mediana de la DLM (N = 18  $\mu\text{m}$  y S = 13  $\mu\text{m}$ ) fueron semejantes para las dos estaciones. Si bien la fluorescencia de la clorofila *a* decayó más rápido para las muestras de la estación Norte que para las del Sur no ocurrió lo mismo para la abundancia. Esto podría deberse a la gran dispersión que presentan los datos de abundancia para las muestras de la zona Sur y por consiguiente de un ajuste del modelo a los datos menos adecuado.

Eventos de resuspensión moderados y leves (incapaces de resuspender a la fracción de 40–60  $\mu\text{m}$  de la zona N) podrían generar un aumento de organismos en la columna de agua y por ende de la concentración de clorofila *a* mayor para la zona Sur que para la zona Norte, debido a que en la zona Sur los organismos pequeños son más abundantes. En cambio eventos de resuspensión intensos proporcionarían un aumento de la concentración de clorofila *a* del mismo modo para las dos zonas, pero las diferencias radicarían en que la presencia de

organismos con mayor tamaño y biomasa solo se observarían en la zona N y no en la zona S que carece de los mismos. Consecuencias diferentes de la resuspensión de sedimentos sobre las dos zonas de la laguna podrían generar también diferencias en los flujos tróficos; ya que la presencia de las microalgas en la columna de agua favorece la disponibilidad de alimento para los organismos pelágicos (ej. copépodos y misidáceos) que pasan a ser los principales intermediarios en lugar de los organismos bentónicos (Rodríguez-Graña *et al.*, 2008).

Por otra parte, la resuspensión total de la clorofila *a* presente en la capa más superficial de sedimento a la columna de agua equivaldría a 2.2 y 1.9 veces la concentración de clorofila *a* presente en la columna de agua para la zona N y S respectivamente. Esta observación apoya la evidencia previa de que el flujo de clorofila *a* hacia la columna de agua es un evento importante y que puede aportar considerable biomasa al pélagos (Conde *et al.*, 1999; Bonilla *et al.*, 2005; Chalar & Clemente, 2005). Además, teniendo en cuenta el porcentaje de biomasa que permanece en la columna de agua luego de que ocurrió la resuspensión de microalgas, equivaldría a 1.6 y 2.4 veces la concentración de clorofila *a* observada en la columna de agua previo a un evento de resuspensión para la zona Norte y Sur respectivamente.

## 5 Conclusiones

La resuspensión de sedimentos es un proceso muy frecuente en las lagunas costeras que aporta una cantidad significativa de biomasa de microfítobentos a la columna de agua. En la Laguna de Rocha la capa más superficial de sedimento que comprende el primer mm sería más fácilmente resuspendible debido a que posee mayor contenido de agua y menor compactación que los estratos más profundos. Su aporte a la columna de agua significa un aumento del doble de la clorofila *a* total presente en el agua antes del evento de resuspensión.

Las comunidades de microfítobentos de la zona Norte y Sur de la Laguna de Rocha fueron diferentes. Se observó que la comunidad de la zona Sur fue más productiva que la de la zona Norte. Sin embargo esta última posee mayor biomasa que la primera. También fueron diferentes en términos de composición y abundancias relativas de taxones, como en las frecuencias relativas de tamaño (DLM) observadas. Esto provocó distintas respuestas de la fluorescencia de la clorofila *a* y las abundancias para las muestras de cada zona de la laguna

durante la decantación del sedimento en el experimento de resuspensión-decantación. Esta observación puede tener importantes consecuencias ecológicas debido a que el microfitorresuspendido representa una fuente de alimento importante para organismos pelágicos.

## **6 Agradecimientos**

Agradezco a mis tutores Sylvia y Angel por haberme orientado en todas las instancias que requirió esta pasantía. También a Daniel Conde por haberme ayudado en la salida de campo, en la interpretación y discusión de los resultados, y en el procesamiento de muestras en el laboratorio. Al proyecto PDT 71/06 que financió la salida de campo a la Laguna de Rocha, y a la ANII por otorgarme una Beca de Iniciación a la Investigación durante el transcurso de mi pasantía. A todos los integrantes de la sección de Limnología por su compañerismo y ayuda: Lorena Rodríguez, Federico Quintans (“Caracas”), Luis Aubriot, Guillermo Chalar (“Memo”), Rafael Arocena, Carla Kruk, Gisell Lacerot (“Gige”), Laura Pérez-Graña, “Abuelo”. Especialmente a: Amelia Fabre, Carmela Carballo, Lourdes Gabito, Pablo Piriz, Juan Pablo, Mauricio y Esneddy.

## **7 Bibliografía**

**Arocena, R., Conde, D. 1999.** Métodos en ecología de aguas continentales con ejemplos de Limnología en Uruguay. Editores Arocena, R., Conde, D. Universidad de la República, Facultad de Ciencias. DIRAC. Montevideo.

**Blanchard, G.F., Guarini, J.M., Orvain, F., Sauriau, P.G. 2001.** Dynamic behaviour of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 264: 85-100.

**Bolker, M.B. 2008.** *Ecological Models and Data in R.* Princeton University Press. New Jersey, 382 pp.

- Bonilla, S., Conde, D., Aubriot, L., Pérez, M.C. 2005.** Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic Ocean. *Estuaries*. 28: 884-895.
- Brotas, V. 1995.** Distribuição espacial e temporal do microfitobentos no Estuário do Tejo (Portugal): Pigmentos fotossintéticos, povoamentos e produção primária. Ph.D. thesis, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Lisboa, and Université de la Méditerranée Aix-Marseille, Marseille. 144 pp.
- Chalar, G., Clemente, J. 2005.** Tasa de resuspensión de fósforo y sedimentos en un cuerpo de agua muy somero (Laguna de Rocha, Uruguay). En I. Vila y J. Pizarro (eds). Taller Internacional de Eutrofización de Lagos y Embalses. CYTED XVIIIB, Patagonia Impresores, Santiago de Chile, p 89-106.
- Conde, D., Bonilla, S., Aubriot, L., de León, R., Pintos, W. 1999.** Comparison of the areal amount of chlorophyll a of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon. *Hydrobiologia* 408/409: 285-291
- Conde, D., L. Aubriot, R. Sommaruga. 2000.** Changes in UV penetration associated with marine intrusions and freshwater discharge in a shallow coastal lagoon of the southern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 207: 19–31.
- Conde, D., Aubriot, L., Bonilla, S., Sommaruga, R. 2002.** Marine intrusions in a coastal lagoon enhance the negative effect of solar UV radiation on phytoplankton photosynthetic rates. *Marine Ecology Progress Series*. 240: 57-70.
- De Boer, W.F. 2007.** Seagrass–sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: a review. *Hydrobiologia*. 591:5–24
- De Brouwer, J., Stal, L.J. 2001.** Short-term dynamics in microphytobenthos distribution and associated extracellular carbohydrates in surface sediments of an intertidal mudflat. *Marine Ecology Progress Series*. 218: 33-44.

- De Jonge, V.N. 1992.** Tidal flow and residual flow in the Elms Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 34: 1–22.
- De Jonge, V.N., Van Beusekom, J.E.E. 1992.** Contribution of resuspended microphytobenthos biomass to total phytoplankton in the Ems estuary and its possible role for grazers. *Netherlands Journal of Sea Research*. 30: 91-105.
- Fielding, P. J., K. St. J. Damastra, Branch, G.M. 1988.** Benthic diatom biomass, production and sediment chlorophyll in Langebaan Lagoon, South Africa. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 27: 413-426.
- García, S. 2006.** Comunidades microalgales en lagunas costeras: dominancia del microfitobentos. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Sección Limnología. Montevideo, Uruguay. 21 pp.
- Golterman, H.L., Clymo, R.A., Onstad, M.A.M. 1978.** Methods for physical & chemical analysis of fresh waters. IBP Handbook 8. Blackwell Sci. Oxford: 214.
- Guarini, J.M., Blanchard, G.F., Gros, Ph., Gouleau, D., Bacher, C. 2000.** Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflat. *Marine Ecology Progress Series*. 195: 291–303.
- ISO 10260. 1992.** Water quality – Measurement of biochemical parameters – Spectrometric determination of the chlorophyll-a concentration, Int. Org. Standard., Geneva, 1st edn. 1992–07–15, 6 pp.
- Kelly, J.A., Honeywill, C., Paterson, D.M. 2001.** Microscale analysis of chlorophyll-a in cohesive, intertidal sediments: the implications of microphytobenthos distribution. *J. Mar. Biol. Ass.U.K.* 81: 151-162.
- Kirk, J. T. O. 1994.** Light & photosynthesis in aquatic ecosystems. New York NY, Cambridge Univ. Press. 509 pp.

- Kjerfve, B. 1994.** Coastal lagoons process. Elsevier Oceanography Series, 60. Amsterdam: Elsevier Science Publishers. 577 pp.
- Leavitt, P.R., Hodgson, D.A. 2001.** Practical methods for analysis of sedimentary pigments. In: Smol, J.P., Last, W.M. (Eds.), *Developments in Palaeoenvironmental Research*, vol. 2, *Tracking Environmental Changes Using Lake Sediments: Biological Techniques and Indicators*. Kluwer, pp. 295:325.
- Louda, J. W., Loitz, J.W., Melisiotis, A., Orem, W.H. 2004.** Potential sources of hydrogel stabilization of Florida Bay lime mud sediments and implications for organic matter preservation. *Journal of Coastal Research*. 20: 448–463.
- MacIntyre, H. L., Cullen, J.J. 1995.** Fine-scale vertical resolution of chlorophyll and photosynthetic parameters in shallow-water benthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 122: 227-237.
- MacIntyre, H.L., Geider, R.J., Miller, D.C. 1996.** Microphytobenthos: The ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries*. 19: 186-201.
- Miller D.C., Geider, R.J., MacIntyre, H.L. 1996.** Microphytobenthos : The ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats. II. Role in sediment stability and shallow-water food webs. *Estuaries*. 19: 202-212.
- Mundree, S., Perissinotto, R., Nozais, C. 2003.** Seasonal Variations in the Vertical Distribution of Benthic Microalgae in the Upper Sediment of the Mdloti Estuary , South Africa. *Botanica Marina*. 46: 323-331.
- Perissinotto, R., Nozais, C. Kibirige, I. 2002.** Spatio-temporal dynamics of phytoplankton and microphytobenthos in a South African temporarily-open estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences*. 55: 47-58.
- Pintos, W., Conde, D., De León, R., Cardezo, M., Jorcín, A., Sommaruga, R. 1991.** Some limnological characteristics of laguna de Rocha (Uruguay). *Revista Brasileira de Biologia* 51: 79-84.

- Platt, T., Jassby, A.D. 1976.** The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *Journal of Phycology*. 12:421–430.
- R Development Core Team (2010).** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rodríguez-Graña, L., Calliari, D., Conde, D., Sellanes, J., Urrutia, R. 2008.** Food web of a SW Atlantic shallow coastal lagoon: spatial environmental variability does not impose substantial changes in the trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*. 362: 69-83.
- Sabaj, V. 2007.** Estructura comunitaria de las macrófitas sumergidas en la Laguna de Rocha: principales factores condicionantes. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Sección Limnología. Montevideo, Uruguay. 36 pp.
- Serôdio, J., Da Silva, J.M., Catarino, F. 1997.** Nondestructive tracing of migratory rhythms of intertidal benthic microalgae using in vivo chlorophyll a fluorescence. *Journal of Phycology*. 33: 542-553.
- Scheffer, M. 1998.** Ecology of Shallow Lakes. Chapman & Hall. Suffolk-Great Britain, 357 pp.
- Sommaruga, R., Conde, D. 1990.** Distribución de la materia orgánica en los sedimentos de la Laguna de Rocha (Uruguay). *Atlántica*. 11: 35-44.
- Stone, S. 2006.** The influence of physicochemical factors and wind-induced resuspension on microalgal and zooplankton community assemblages in a shallow coastal embayment, South Bay, TX, USA. Tesis de maestría en Biología. Texas A&M University. Texas, United States of America. 137 pp.
- Sundbäck, K., Enoksson, V., Graneli, W., Petterson, K., 1991.** Influence of sublittoral microphytobenthos on the oxygen and nutrient flux between sediment and water: a laboratory continuous flow study. *Marine Ecology Progress Series*. 74: 263-279.

**Underwood, G.J.C., Kromkamp, J.C. 1999.** Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Adv. Ecol. Res.* 29: 93-153.

**Zar, J.H. 1999.** Biostatistical analysis. Prentice Hall. New Jersey. 123 pp.