

**Efecto de las macrófitas sumergidas
Myriophyllum quitense y *Potamogeton illinoensis*
en la estructura de la comunidad de
macroinvertebrados bentónicos en un reservorio
somero. Laguna del Diario, Maldonado-Uruguay.**

Mariana Vianna Boggiani

Pasantía de grado. Licenciatura en Ciencias Biológicas
Opción Ecología

Orientador: Dr. Néstor Mazzeo
Co-orientador: M. Sc. Juan Clemente

Facultad de Ciencias - Universidad de la República
Montevideo – Uruguay

2012

RESUMEN

Los lagos someros, son uno de los ejemplos que más ha contribuido al desarrollo de los modelos de estados alternativos en ecosistemas. Estos presentan dos estados o regímenes alternativos (de aguas claras por dominio de macrófitas acuáticas y turbio por resuspensión del sedimento y/o al aumento de la biomasa algal). En la mayoría de los ambientes acuáticos el crecimiento de las macrófitas sumergidas es limitado por la luz. Una vez establecida la vegetación acuática se establecen mecanismos de retroalimentación positiva que reducen los niveles de turbidez y aumentan la transparencia del agua. Las comunidades bentónicas cumplen un papel sustancial en los ecosistemas acuáticos continentales, contribuyendo a la producción secundaria y constituyéndose en un eslabón estratégico en la transferencia de energía y nutrientes entre diferentes compartimentos del sistema. Las macrófitas sumergidas afectan la distribución y abundancia de los macroinvertebrados proveyendo hábitat y alimento. Frecuentemente los macroinvertebrados bentónicos son más abundantes en los sedimentos de áreas vegetadas en comparación con áreas abiertas y son más abundantes en el litoral con vegetación que sin vegetación, tanto en números absolutos como en biomasa. La presente pasantía procura analizar el rol de las plantas sumergidas en sistemas acuáticos someros del Uruguay. El modelo de estudio fue Laguna del Diario (Maldonado), sistema eutrófico dominado por diversas especies de plantas sumergidas, algunas con amplia distribución en el país y América del Sur, sin embargo su papel en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónico es prácticamente desconocido. Los objetivos fueron: (1) analizar las diferencias estructurales del ensamble de macroinvertebrados bentónicos entre sitios vegetados y de aguas abiertas; y (2) comparar la estructura del ensamble de macroinvertebrados bentónicos entre bancos dominados por diferentes especies de plantas sumergidas. Durante el período estudiado la comunidad de plantas sumergidas estuvo dominado por dos especies de macrófitas: *Myriophyllum quitense* (Haloragaceae; Humboldt, Bonpland & Kunth, 1823) y *Potamogeton illinoensis* (Potamogetonaceae; Morong, 1880). El muestreo se realizó en enero del 2006 de acuerdo a un diseño estratificado al azar considerando tres estratos: bancos de Potamogeton (POT), bancos de Myriophyllum (MYR) y aguas abiertas (AA). Fueron identificados 71 taxa, los principales grupos identificados fueron Ceratopogonidae, Chironomidae, Oligochaeta, Ephemeroptera, Crustacea, Trichoptera, Gastropoda. Todos los estratos considerados presentaron taxa exclusivos (POT: 10, MYR: 10, AA: 7). Los grupos funcionales encontrados en el sistema fueron colectados en todos los estratos (colectores, depredadores, detritívoros, ramoneadores, fragmentadores-herbívoros, filtradores, herbívoros y colectores-depredadores). Los sitios vegetados presentaron una mayor riqueza de taxa y una mayor riqueza de grupos funcionales, sin embargo en la zona de aguas abiertas se constató una mayor abundancia de organismos. En términos de composición de taxa se observaron diferencias significativas y un grado considerable de disimilitud entre los sitios vegetados y los de aguas abiertas. La contribución de la abundancia de los taxa a la variación espacial observada tiene un peso menor en comparación con la presencia-ausencia de dichos taxa; es decir las diferencias en el ensamble de macroinvertebrados bentónicos son más cualitativas que cuantitativas. Un patrón similar al encontrado entre sitios

vegetados y aguas abiertas se observó en términos de grupos funcionales, pero las diferencias en la abundancia de estos grupos tienen un rol mayor que la composición. A pesar de que la riqueza de taxa y de grupos funcionales entre los estratos vegetados no presentó diferencias significativas, si difiere en cuanto a su composición y abundancia, las diferencias entre los estratos vegetados están determinadas por el ensamble de taxa y de grupos funcionales más que por la riqueza de los mismos. La mayor oferta de recursos en los sitios vegetados y sus efectos en las características físico-químicas del agua parecen ser los factores controladores de los patrones observados. La capacidad de refugio de los sitios vegetados para los macroinvertebrados bentónicos parece limitada debido a la abundancia de peces que habitan los bancos de plantas sumergidas.

Palabras clave: Macroinvertebrados bentónicos, macrófitas sumergidas, lagos someros, Laguna del Diario, *Myriophyllum quitense*, *Potamogeton illinoensis*.

INTRODUCCIÓN

Según Weaver & Clements (1938) las hidrófitas son aquellas plantas que viven en el agua, en suelo cubierto de agua o en suelo saturado de agua. Este concepto fue incorporado posteriormente por Sculthorpe (1967), quien las clasificó separándolas primero en dos grupos: fijas al sustrato (o enraizadas) y flotantes libres (presentes en sitios con escaso movimiento de la columna de agua). A su vez las primeras se dividen en emergentes (órganos reproductivos externos), sumergidas (follaje enteramente sumergido y órganos reproductivos aéreos, flotantes o sumergidos) y de hojas flotantes (órganos reproductivos flotantes o aéreos).

Generalmente se puede observar una clara zonación, desde las aguas profundas a la orilla, con plantas sumergidas, flotantes y emergentes. Algunas formas de vida pueden estar ausentes como el caso de las especies con hojas flotantes, o el sistema puede estar completamente cubierto por flotantes libres. El límite de distribución de las hidrófitas en profundidad está dado por la transparencia del agua, sin embargo la colonización del sustrato no supera generalmente los 10 metros de profundidad (Sculthorpe, 1967).

Las macrófitas sumergidas vinculan compartimentos claves como el sedimento, el agua y la atmosfera en humedales, lagos y ríos. La función más notable que desempeñan las plantas es la producción primaria. Sin embargo, también están involucradas en procesos ecosistémicos como la transpiración, sedimentación, ciclado de nutrientes, transformación de materiales y liberación de gases biogénicos a la atmosfera (Carpenter & Lodge, 1986).

2. Estados alternativos en lagos someros y rol de la vegetación

Los lagos someros o poco profundos, son uno de los ejemplos que más ha contribuido al desarrollo de los modelos de estados alternativos en ecosistemas. Estos presentan dos estados o regímenes alternativos; por un lado los estados claros o de aguas claras, dominados por plantas acuáticas, y por otro los estados turbios debido a la resuspensión del sedimento y/o al aumento de la biomasa algal. La hipótesis de los estados alternativos (ASS, Alternative Stable States) en lagos someros establece una respuesta compleja entre la carga de nutrientes y la vegetación acuática o la biomasa microalgal. Ocurre un comportamiento de histéresis, es decir, el sistema puede presentar biomazas algales (o cobertura de plantas acuáticas) muy diferentes con una misma carga de nutrientes. El nivel de la carga de nutrientes al cual ocurren transiciones bruscas entre un estado y otro depende de la historia previa del ecosistema (Holling, 1973; May, 1977; Scheffer *et al.*, 1993; Janse, 1997; Scheffer *et al.*, 2001; Dent *et al.*, 2002; Bayley & Prather, 2003; Beisner *et al.*, 2003; Folke *et al.*, 2004; Schröder *et al.*, 2005).

En la mayoría de los ambientes acuáticos el crecimiento de las macrófitas sumergidas es limitado por la luz (Barko *et al.*, 1986; Hutchinson, 1975; Chambers & Kalff, 1985; Vant *et al.*, 1986; Van Dijk & Van Vierssen, 1991;

Van Dijk *et al.*, 1992; Skubinna *et al.*, 1995). Una vez establecida la vegetación acuática se establecen mecanismos de retroalimentación positiva que reducen los niveles de turbidez mediante diversos mecanismos (Petticrew & Kalff, 1992). La transparencia del agua, y por tanto la disponibilidad de luz bajo el agua tiende a ser mayor por ocurrencia de la vegetación sumergida (Schreiter, 1928; Hasler & Jones, 1949; Goulder, 1969; Canfield *et al.*, 1984; Pokorny *et al.*, 1984; Jeppesen *et al.*, 1990; Søndergaard & Moss, 1998).

La energía de las olas y la velocidad de la corriente se reducen dentro de los bancos de plantas (Losee & Wetzel, 1988, 1993). Esto no solo aumenta las tasas de sedimentación en los bancos de macrófitas (Eleutrius, 1975; Haslam, 1978; Harlin *et al.*, 1982; Almasi *et al.*, 1987; Fonseca, 1996), sino que también disminuye el potencial de resuspensión del sedimento (James & Barko, 1991, 1995; Fonseca & Cahalan, 1992). La resuspensión de las partículas también depende de la fracción de la columna de agua que está ocupada por el banco de macrófitas sumergidas. Cuando las macrófitas sumergidas ocupan toda la columna, la velocidad del agua es reducida eficientemente (Ward *et al.*, 1984; Fonseca & Fisher, 1986) y los sedimentos tienden a acumularse.

La vegetación puede reducir la biomasa de fitoplancton a través de mecanismos tales como el sombreado (dependiendo de la biomasa de plantas), la reducción de las concentraciones de nutrientes disponibles en la columna de agua (pudiendo deberse tanto al consumo por parte de las plantas como por parte del perifiton) o también la exudación de sustancias tóxicas con efectos alelopáticos (Jackson & Starrett, 1959; Wetzel, 1975; Hutchinson, 1975; Anthoni *et al.*, 1980; Wium-Andersen *et al.*, 1987; James & Barko, 1990; Dieter, 1990; Petticrew & Kalff, 1992; Kufel & Ozimek, 1994; Moore *et al.*, 1994; Van den Berg *et al.*, 1997).

Por otro lado, los efectos indirectos de las macrófitas sobre la turbidez también son importantes, destacándose el papel de la vegetación sumergida en las interacciones zooplancton-peces, fundamentalmente a través del refugio brindado a los primeros (Timms & Moss, 1984; Davies, 1985; Vuille, 1991; Paterson, 1993; Lauridsen & Buenk, 1996; Lauridsen *et al.*, 1996; Lauridsen *et al.* 1998).

3. Rol de la vegetación sumergida en la estructura de los macroinvertebrados bentónicos

Las comunidades bentónicas cumplen un papel sustancial en los ecosistemas acuáticos continentales, contribuyendo en gran medida a la producción secundaria y constituyéndose así en un eslabón estratégico en la transferencia de energía y nutrientes entre diferentes hábitats o compartimentos del sistema (Smock, 1980; Hanson, 1990; Kurashov, 2002a).

Las macrófitas sumergidas afectan la distribución y abundancia de los macroinvertebrados proveyendo hábitat y alimento. La herbivoría directa sobre la biomasa viva es probablemente tan importante para las macrófitas

como para las plantas terrestres (Lodge, 1991; Newman, 1991; Cronin *et al.*, 1998; Lodge *et al.*, 1998). Los herbívoros muestran preferencia por ciertas especies de macrófitas (Bolser *et al.*, 1998; Cronin, 1998; Cronin *et al.*, 1998, 1999, 2002) y un taxa específico de macrófita tiende a soportar un ensamble específico de organismos (McGaha, 1952; Gaevskaya, 1969; Lodge, 1985; Humphries, 1996). Los tejidos de las macrófitas que no son consumidos por los herbívoros entran en la cadena alimenticia de detritos en la senescencia. La estructura de las macrófitas también provee refugio y superficie para el biofilm (Shelford, 1918; Carpenter & Lodge, 1986).

Frecuentemente los macroinvertebrados bentónicos son más abundantes en los sedimentos de áreas vegetadas en comparación con áreas abiertas (Prejs, 1976; Pardue & Webb, 1985; Schramm & Jirka, 1989; Kornijów *et al.*, 1990) y son más abundantes en el litoral con vegetación que sin vegetación, tanto en números absolutos como en biomasa (Diehl, 1993a; Blindow *et al.*, 1993). Algunos estudios han demostrado que la abundancia (Hansen *et al.*, 2010) y la riqueza (Jeffries, 1993; Warfe & Barmuta, 2006; Xie *et al.* 2006) son mayores en macrófitas estructuralmente más complejas, lo que sugiere que la forma del hábitat y no la superficie en sí, son responsables de la abundancia y riqueza de macroinvertebrados.

La complejidad espacial creada por los tallos y las hojas de las plantas acuáticas proporcionan un sustrato para la fijación de macroinvertebrados y como resultado promueve un rico forraje base para los peces (Gilinsky, 1984; Keast, 1984). Los intersticios entre hojas y tallos son importantes para los estadios de vida tempranos de peces como refugio de depredadores y como aéreas de cría (Floyd *et al.*, 1984; Ferrer-Montano & Dibble, 2002).

El nivel de complejidad espacial en habitats vegetados puede determinar las interacciones tróficas entre peces y sus presas (por ejemplo zooplancton) mediante la eficiencia de forrajeo (Diehl, 1988; Dibble & Harrel, 1997; Harrel & Dibble, 2001). La vegetación acuática provee un ambiente estructuralmente complejo en escalas espaciales que van desde los milímetros (Dibble *et al.*, 2006) hasta cientos de metros, por ejemplo en un mismo lago (Dibble *et al.*, 1996; Rennie & Jackson, 2005). Esta heterogeneidad ambiental puede aumentar el número y tipo de nichos, y puede desacoplar la interacción entre depredador y presa (Harrel & Dibble, 2001) a través de la oferta de refugio a esta última. Como resultado, los habitats acuáticos con macrófitas a menudo representan las áreas más diversas, productivas y heterogéneas de los cuerpos de agua.

Los patrones de abundancia de macroinvertebrados bentónicos en diferentes especies de macrófitas son menos claros, aunque se ha sugerido que macrófitas con morfología más compleja, con una estructura de la hoja más finamente dividida, deberían soportar una mayor abundancia y diversidad de macroinvertebrados (Heck & Orth, 1980; Rooke, 1986) debido a la diversidad de nichos que ofrece.

4. Justificación

La presente pasantía procura analizar el rol de las plantas sumergidas en sistemas acuáticos someros del Uruguay, en función del marco teórico expuesto se consideró como modelo de estudio Laguna del Diarío (Maldonado-Manantiales), sistema eutrófico dominado por diversas especies de plantas sumergidas. Algunas de estas especies presentan una amplia distribución en el país y América del Sur, sin embargo su papel en la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónico es prácticamente desconocido.

OBJETIVOS

Analizar las diferencias estructurales del ensamble de macroinvertebrados bentónicos entre sitios vegetados y de aguas abiertas.

Comparar la estructura del ensamble de macroinvertebrados bentónicos entre bancos dominados por diferentes especies de plantas sumergidas.

HIPOTESIS

Los sitios vegetados presentan una mayor riqueza de taxa, riqueza de grupos funcionales y mayor abundancia de macroinvertebrados bentónicos que los sitios libres de plantas sumergidas.

Las especies de plantas sumergidas con hojas divididas presentan mayor riqueza y diversidad que aquellas de hojas más simples.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El sistema de estudio es la Laguna del Diario (34° 54'07"S, 55° 00'27"W) que se encuentra en el departamento de Maldonado, Uruguay (Fig.1). El área ocupada por la laguna es de 1,0 Km² y el área de la cuenca a la que pertenece es de 23,2 Km² (Mazzeo, 2004). Recibe el aporte de 2 tributarios, Marrero por el norte y De Curbelo por el noreste (Fig.1, centro, Carta del Servicio Geográfico Militar, Hoja 29-30, escala 1:50.000).

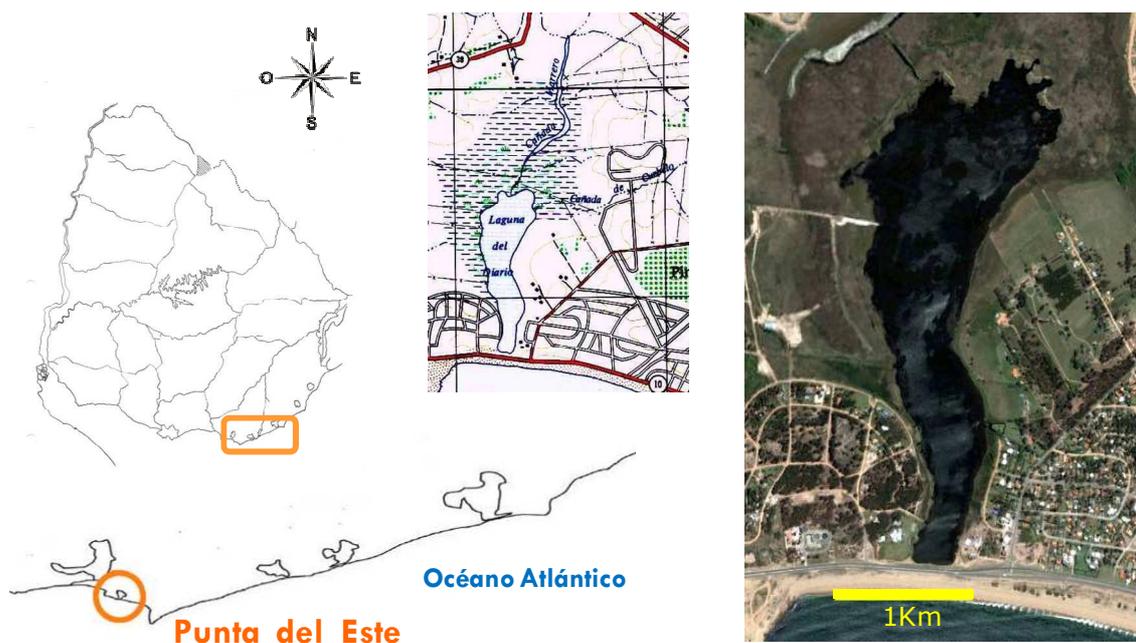


Figura 1. Ubicación geográfica de la Laguna del Diario

La Laguna del Diario es un reservorio somero (profundidad máxima 2,3 m) que se encuentra en un proceso de eutrofización acelerado. Dicho proceso comenzó en 1897 con la forestación a gran escala de los campos dunares con especies exóticas, particularmente de los géneros *Acacia*, *Eucalyptus* y *Pinus* (Inda, 2009).

Hasta la década de 1960 presentaba conexión directa con el mar, la cual se interrumpe en 1967 con la construcción de la ruta (Nº 10) de acceso a Punta del Este y la construcción de una alcantarilla de desagüe. La modificación de la conexión natural con el océano incrementó el tiempo de retención del agua provocando un aumento de la sedimentación. Asimismo, se modificaron drásticamente las condiciones de salinidad. La forestación, el manejo del desagüe de la laguna mediante la exclusiva, el vertido de nutrientes de origen agrícola en la cuenca y la urbanización del entorno inmediato de la laguna carente de saneamiento, aceleró y potenció el proceso de eutrofización (Inda, 2009).

El ecosistema experimentó una rápida proliferación de la vegetación acuática sumergida durante 2003 y 2006, siendo necesaria la implementación de un programa de cosecha mecánica. El mismo se inició en el 2006 y se mantiene hasta la actualidad. Durante el período estudiado la comunidad de plantas sumergidas estuvo dominado por dos especies de macrófitas: *Myriophyllum quitense* y *Potamogeton illinoensis* (De los Santos *et al.*, 2008).

Myriophyllum quitense (Haloragaceae) Humboldt, Bonpland & Kunth, 1823.

El nombre de la familia Haloragaceae (R. Brown, 1814) deriva del griego *halo*: sal y *rax*: parra; ya que crece cerca del litoral marino y produce frutos similares a uvas. Dicha familia está formada por hierbas acuáticas y terrestres, de distribución cosmopolita, con seis géneros y 120 especies. En Uruguay está representada por tres géneros con cuatro especies (Alonso-Paz, 1998).

El género *Myriophyllum* (Linnaeus, 1753) proviene del griego *myrios*: diez mil y *phyllon*: hoja. Son plantas perennes, sumergidas y enraizadas. Este género incluye aproximadamente 68 especies según Angiosperm Phylogeny Group II de 2003 (Moody & Les, 2010). Es cosmopolita, se lo encuentra desde zonas templadas a los trópicos. Las especies sudamericanas son típicamente acuáticas. En Uruguay está representado por dos especies, *M. quitense* y *M. aquaticum* (Alonso-Paz, 1998).

En la especie *Myriophyllum quitense* (Humboldt, Bonpland & Kunth, 1823), (= *M. elatinoides* (Gaud.)) el nombre hace referencia a los Andes de Quito, Ecuador. Son plantas herbáceas, acuáticas, sumergidas y flotantes, enraizadas, perennes, formando grupos densos. Los tallos son de longitud variable, huecos, casi transparente a veces semi-leñosos. Las hojas están dispuestas en verticilos y se ven 4 ó 5 al mismo nivel, miden hasta 1,5 cm de largo; las hojas sumergidas tienen muchas divisiones muy delgadas como hilos; las hojas emergentes son enteras, de color verde-amarillo con tintes rojizos, con los bordes aserrados. Las flores son diminutas, miden 3 mm de largo y son verdosas.

Orchard (1981) sugiere que *M. quitense* puede tolerar aguas calcáreas y salobres. Se ha encontrado una fuerte asociación entre la presencia de *M. quitense* y aguas poco profundas con sustratos de grava o canto rodado, lo que sugiere una afinidad por las costas y sitios de energía relativamente alta (Mc Alpine *et al.*, 2007).

En América del Sur se encuentra más a menudo en hábitats elevados de aguas frías, donde se considera un indicador de sistemas eutróficos (Orchard, 1981; Forno & Baudoin, 1991; Ritter & Crow, 1998). Su distribución geográfica abarca el oeste de Sudamérica; restringida a los Andes de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Chile, Argentina e Islas Malvinas. A nivel del mar solo se la conoce en la provincia de Buenos Aires, Argentina; Montevideo y Maldonado en el caso de Uruguay.

Potamogeton illinoensis (Potamogetonaceae) Morong, 1880.

La familia Potamogetonaceae (B.C.J. Dumortier, 1829) recibe su nombre del género *Potamogeton*. Son plantas herbáceas, acuáticas, de agua dulce o salobre, lóaticas o lénticas, enraizadas al sustrato, perennes o raramente anuales, glabras. Es una familia subcosmopolita (Haynes, 1978; Dhalgren *et al.*, 1985) con tres géneros y cerca de 110 especies. En Uruguay está representada con 6 especies (Alonso-Paz, 1998).

El nombre del género *Potamogeton* (Linnaeus, 1753) deriva del griego, *potamo*: río y *geiton*: vecino, cercano (Haynes, 1978). La frecuencia y abundancia de este género en numerosos cuerpos de agua condiciona atributos limnológicos claves de dichos sistemas. Entre ellos, el aumento en la deposición de materiales orgánicos e inorgánicos producidos por la disminución de la corriente, y la deposición de sales de carbonato en las hojas, a causa de la pérdida del equilibrio del anhídrido carbónico del agua provocado por la fotosíntesis (Tur, 1982). Es un género cosmopolita de amplia distribución, con aproximadamente 90 especies (Tur, 1982). Todas las especies de *Potamogeton* son utilizadas como plantas ornamentales (Alonso-Paz, 1998).

El nombre de la especie, *Potamogeton illinoensis* (Morong, 1880), hace referencia al estado de Illinois, USA. Se caracteriza por presentar tallos cilíndricos de 1 a 3,8 mm de diámetro. Posee dos tipos de hojas: sumergidas y flotantes. Las hojas flotantes pueden estar presentes o no, dependiendo de la turbulencia del sistema (Sculthorpe, 1967), son coriáceas, elípticas a lanceoladas, pecioladas, de 2 a 4,7 cm de largo y 5,5 a 16 cm de ancho. Las hojas sumergidas son membranáceas, elípticas, obovadas a oblanceoladas, densamente reticuladas, de hasta 3,5 cm de largo y 14,5 cm de ancho, a veces onduladas en los márgenes, sésiles o con pecíolo corto, de tono parduzco.

Florece de setiembre a mayo y fructifica de octubre a mayo. Frutos de color pardo o verde-oliva. Se la encuentra en sistemas someros, dulces o salobres; loticos (sustrato argiloso, arenoso o pedregoso) y lenticos (región central de lagunas litorales, sustrato arenoso o argiloso) (Rodrigues & Irgang, 2001). Su distribución geográfica abarca Norteamérica, Centroamérica, las Antillas y Sudamérica (Argentina, Brasil y Uruguay). *P. illinoensis* es una de las 4 especies del género *Potamogeton* que presenta efecto alelopático sobre otras macrófitas acuáticas (Elakovich *et al.*, 1995).

Después del 2003, la Laguna del Diario experimentó una rápida proliferación de plantas sumergidas; se produjo el remplazo de especies tolerantes a la alta turbidez (*Potamogeton pusillus*) por especies competitivamente superiores en condiciones de alta transparencia del agua (*Myriophyllum quitense*). El proceso finalizó en 2006, cuando el 100% de la superficie libre de plantas emergentes fue cubierta por plantas sumergidas, principalmente *M. quitense* (De los Santos *et al.*, 2008).

En general *P. illinoensis* no acumula biomasa sobre la superficie del agua como *M. quitense*, y se distribuye fundamentalmente en el sector norte de la Laguna del Diario. *Potamogeton illinoensis* tiene un crecimiento clonal

formando parches circulares de vegetación abierta donde otras especies sumergidas no se establecen.

Por otro lado la morfología de las hojas de estas macrófitas difiere considerablemente; *Myriophyllum quitense* tiene hojas finamente subdivididas, mientras que *Potamogeton illinoensis* posee hojas simples enteras.

Diseño de muestreo y colecta de muestras

El muestreo se realizó en enero del 2006 (verano), considerando un muestreo estratificado al azar. Los estratos comparados son zonas con y sin plantas (AA), los primeros fueron, a su vez, divididos en dos grupos según la especie dominante; *Potamogeton illinoensis* (POT) y *Myriophyllum quitense* (MYR).

Para seleccionar los sitios al azar dentro de cada estrato se realizó un mapeo de la distribución espacial de la abundancia de las plantas sumergidas en términos de PVI (Plant Volume Infested). El PVI se determinó de acuerdo a la metodología de Canfield *et al.* (1984). Dicha metodología consiste en coleccionar las muestras mediante un grapnel (dispositivo metálico semejante a un ancla) en puntos equidistantes sobre transectas que cubren toda el área del sistema (fueron relevados 100 puntos). La medida es semicuantitativa, asignándose un valor de porcentaje de cobertura correspondiente a uno de cinco rangos (0, 1-10, 11-50, 51-99, 100). Se determinó el volumen del sistema ocupado por la vegetación sumergida, este se estimó como el producto del porcentaje de cobertura de la vegetación por la altura de las plantas, dividido entre la profundidad de la columna en cada punto considerado durante la estimación de la cobertura.

Debido a la abundante vegetación acuática y la complejidad de su distribución espacial, se eligieron al azar diez estaciones en las zonas con vegetación sumergida (cinco por cada especie) y cinco estaciones en la zona de aguas abiertas (Fig. 2, total de estaciones: 15). En la selección de los sitios vegetados, el sorteo de las estaciones se realizó en tres sectores del cuerpo de agua: sur, centro y norte a efectos de cubrir la totalidad del sistema. En cada estación se coleccionaron tres replicas al azar, excepto en AA que fue una zona pequeña y relativamente homogénea al localizarse en un solo sector del cuerpo de agua. El total de muestras analizado fue 35.

Para cada réplica se registraron in situ las siguientes variables: temperatura, concentración de oxígeno disuelto, conductividad y pH mediante sensores de campo; y la penetración de la luz mediante el Disco de Secchi,. En el campo se determinó la alcalinidad (según los criterios de APHA, 1985). Mientras que en el laboratorio se determinó el contenido de material en suspensión y su porcentaje de materia orgánica (APHA, 1985), fósforo total y nitrógeno total (Valderrama, 1981), silicato (Müllin & Riley, 1955) y clorofila a (Nusch, 1980).

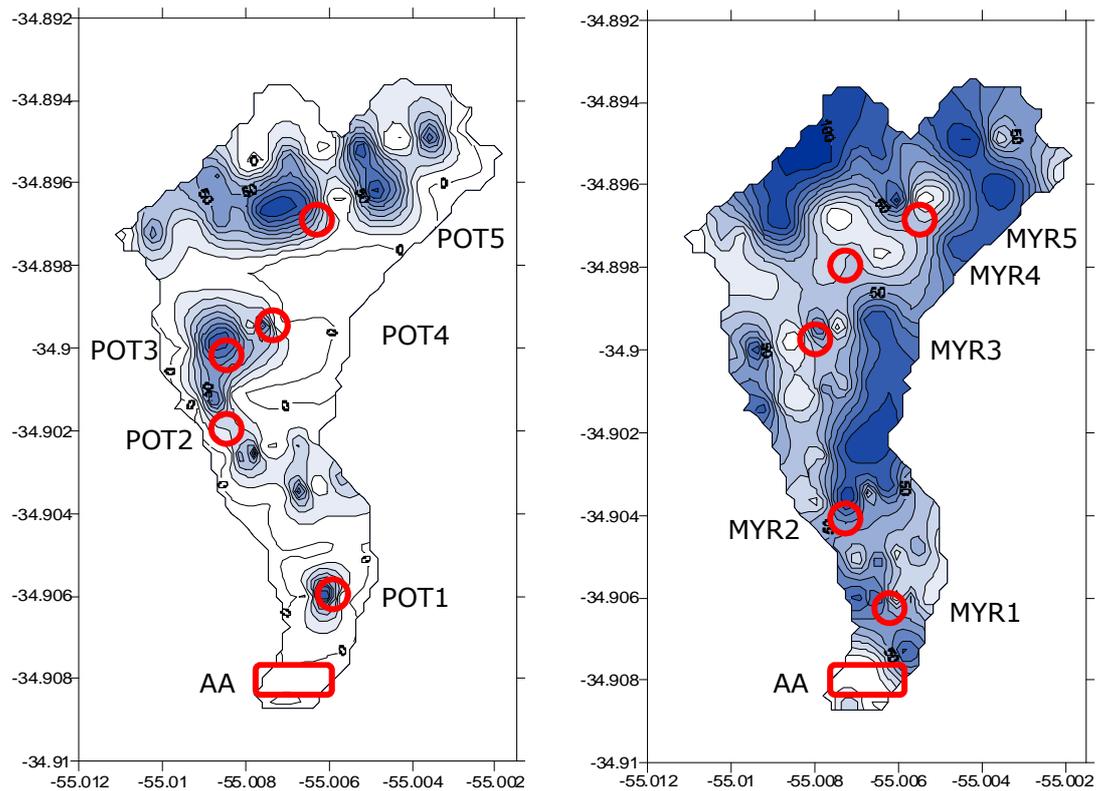


Figura 2. Estaciones de muestreo en los bancos de POT (A) Y MYR (B). La zona de aguas abiertas (AA) corresponde al sector sur (inferior del gráfico) libre de plantas.

Los invertebrados acuáticos se clasifican de acuerdo al microhábitat que ocupan en bentónicos (aquellos presentes en la interface sedimento-agua) y epífitos (los asociados a las macrófitas acuáticas). También se pueden clasificar de acuerdo a su tamaño; se define como microbentos a los organismos cuyo tamaño se encuentra entre 100 y 200 μm ; meiobentos a aquellos que se encuentran entre 250 y 500 μm ; y macrobentos a los que son mayores de 500 μm (Rosemberg, 1978).

La presente pasantía se focaliza en el análisis cuali y cuantitativo de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos. En este contexto, se efectuó en muestras colectadas con corers de 110 mm de diámetro interno. Luego de colectadas las muestras fueron lavadas y conservadas en alcohol al 70% para su posterior identificación. En el laboratorio fueron tamizadas (500 μm), limpiadas y los organismos clasificados mediante lupa (*Motic SMZ-140*) y/o microscopio (*Motic B3 Professional Series*) utilizando las correspondientes claves taxonómicas (Brinkhurst & Marchese, 1989; Dominguez, *et al.* 2006; Lopretto & Tell, 1995; Paggi, 1996; Trivinho-Strixino & Strixino, 1995).

Otro tipo de clasificación útil para analizar los objetivos planteados es considerar a los organismos como grupos funcionales. Esta aproximación aumenta el conocimiento de la dinámica trófica simplificando la comunidad bentónica en gremios tróficos (Cummins, 1995). Los grupos funcionales de alimentación (FFG, Functional Feeding Groups) son un método de clasificación que se basa en los mecanismos de adquisición del alimento

(Merritt & Cummins, 1996). Los principales grupos funcionales de alimentación son: 1) raspadores/herbívoros, consumen algas y materiales asociados, 2) trituradores, se alimentan de hojarasca u otro material orgánico particulado grueso (MOPG), incluida la madera, 3) colectores-recolectores, recogen material orgánico particulado fino (MOPF), 4) colectores-filtradores, utilizan principalmente MOPF de la columna de agua, y 5) los depredadores que se alimentan de otros consumidores (Hershey & Lamberti, 1998). Una sexta categoría, incluye otras especies que son omnívoras, o simplemente no se adaptan a las otras categorías. Los organismos bentónicos ocupan varios de los niveles tróficos; herbívoros, detritívoros, depredadores y omnívoros, consumiendo una gran variedad de organismos.

Análisis de datos

Las hipótesis de trabajo fueron analizadas mediante análisis de varianza univariados, el factor considerado fue sitios sin plantas (AA), sitios dominados por *Myriophyllum* (MYR) y sitios dominados por *Potamogeton* (POT). Este tipo de prueba estadística fue considerada para los atributos de la comunidad: riqueza, abundancia total, entre otros. Para su aplicación se verificó la distribución normal de los residuos y la homogeneidad de varianza. La prueba de Tuckey fue considerada en los posthoc.

Las diferencias en composición y abundancia entre los estratos considerados fueron exploradas inicialmente mediante análisis factoriales considerando como algoritmo varianza-covarianza. Se utilizó la técnica de SIMPER (Similarity Percentage) como método simple para evaluar cuales fueron los taxa responsables de los patrones espaciales registrados entre los estratos definidos. En esta técnica se empleó el algoritmo Bray-Curtis multiplicado por 100. Finalmente la significancia de las diferencias entre los estratos (en términos de composición y abundancia de taxa y grupos funcionales) fue puesta a prueba mediante ANOSIM (Analysis of Similarities). Es una prueba basada en comparar distancia entre grupos definidos a priori con distancias dentro de los grupos (los algoritmos considerados en este caso fueron Jaccard para presencia/ausencia y Bray-Curtis para abundancia). La significancia es evaluada mediante la prueba de Monte Carlo considerando 10000 réplicas.

RESULTADOS

Distribución espacial de la vegetación

En el momento del muestreo Laguna del Diario se encontraba dominada por dos especies de macrófitas sumergidas, *Potamogeton illinoensis* con un considerable PVI en el sector norte y parches en la zona central. La otra especie fue *Myriophyllum quitense* que presentó una distribución espacial más amplia, registrando valores de PVI superiores al 75% en diversos sectores del sistema. Solamente un pequeño sector en el sur estuvo libre de plantas sumergidas (AA) (Fig. 2).

Medio abiótico

Los estratos vegetados presentaron algunas diferencias importantes en las propiedades físico-químicas de la columna de agua con relación al compartimento de aguas abiertas. En este sentido, se registró en los compartimentos vegetados (POT, MYR) una mayor temperatura que en los de aguas abiertas (AA) ($F(2,24)=6,7$; $p<0,01$), siendo mayor en POT que en MYR y AA. Además se constataron diferencias en la temperatura entre superficie y fondo ($F(1,24)=41,08$; $p<0,001$), siendo estas diferencias superiores en los estratos vegetados, indicando una clara estratificación térmica durante el día en contraposición con AA (Fig. 3).

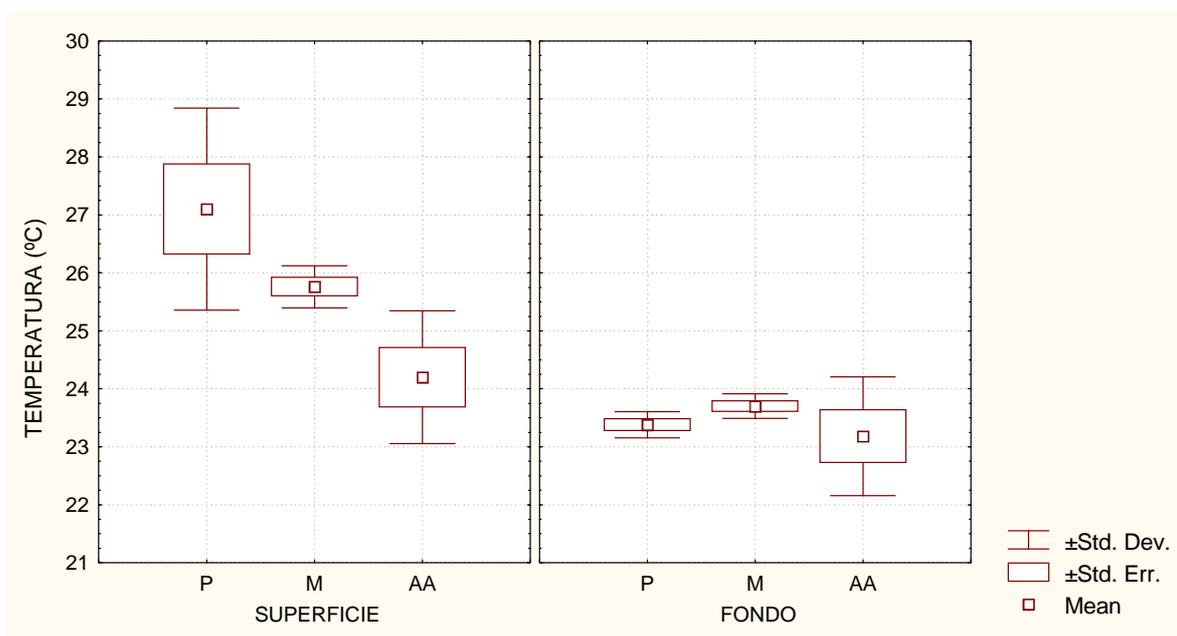


Figura 3. Temperatura en los diferentes estratos *Potamogeton* (P), *Myriophyllum* (M) y aguas abiertas (AA), en superficie y fondo.

Los sitios vegetados presentan mayor concentración de oxígeno disuelto tanto en superficie como en fondo con respecto a AA ($F(2,24)=9,98$; $p<0,001$), aunque las diferencias entre superficie y fondo no fueron significativas, POT presentó el mayor gradiente vertical (aproximadamente 1,5 mg/l) (Fig. 4).

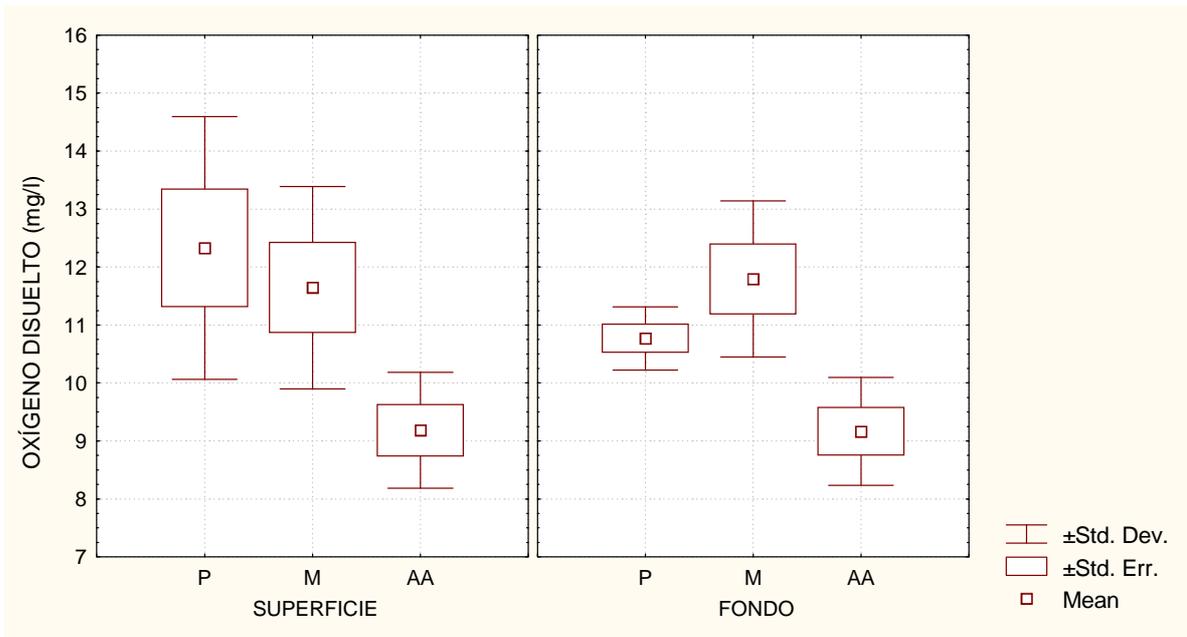


Figura 4. Oxígeno disuelto (mg/l) en los diferentes estratos *Potamogeton* (P), *Myriophyllum* (M) y aguas abiertas (AA), en superficie y fondo.

En los estratos vegetados se registraron mayores valores de pH que en AA ($F(2,24)=8,2$; $p<0,01$), con una leve diferencia entre superficie y fondo ($F(1,24)=4,9$; $p<0,05$). Los valores de los estratos vegetados en superficie presentaron poca variación, siendo más fluctuantes en el fondo; en AA se registró poca variación tanto en superficie como en fondo (Fig.5).

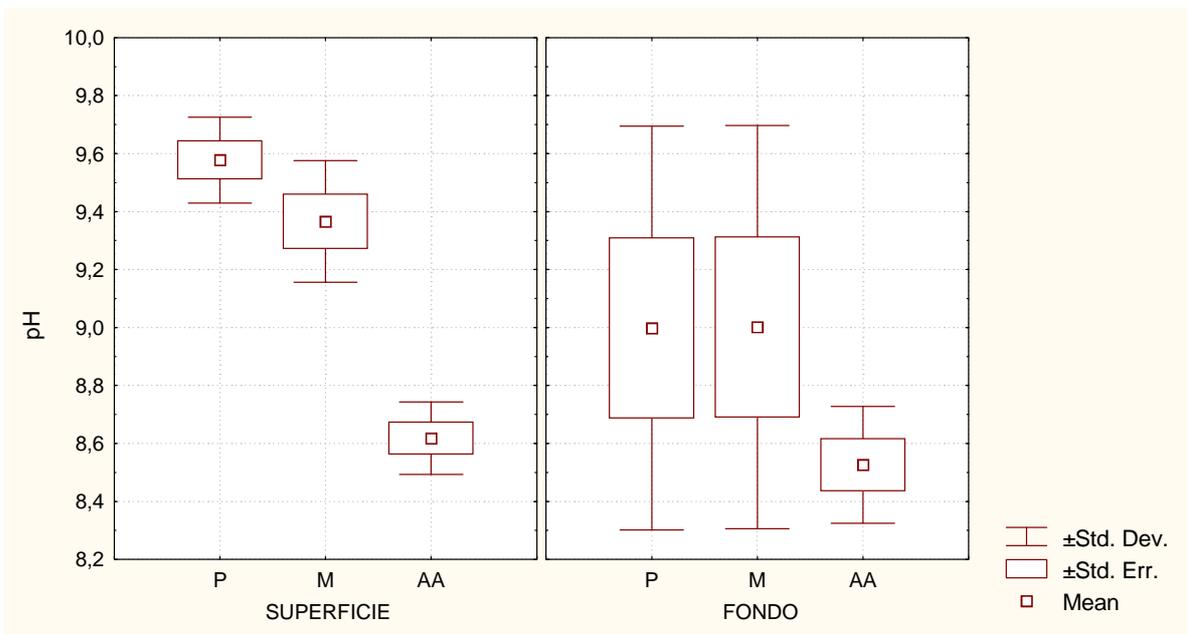


Figura 5. pH en los diferentes estratos *Potamogeton* (P), *Myriophyllum* (M) y aguas abiertas (AA), en superficie y fondo.

Los valores de sólidos totales en suspensión (STS) no presentaron diferencias significativas entre estratos, pero si entre superficie y fondo ($F(1,22)=9,7$; $p<0,01$), fueron mayores en éste último. A nivel de superficie se constató una tendencia a su disminución en los estratos vegetados, los valores más bajos fueron observados en POT (Fig.6).

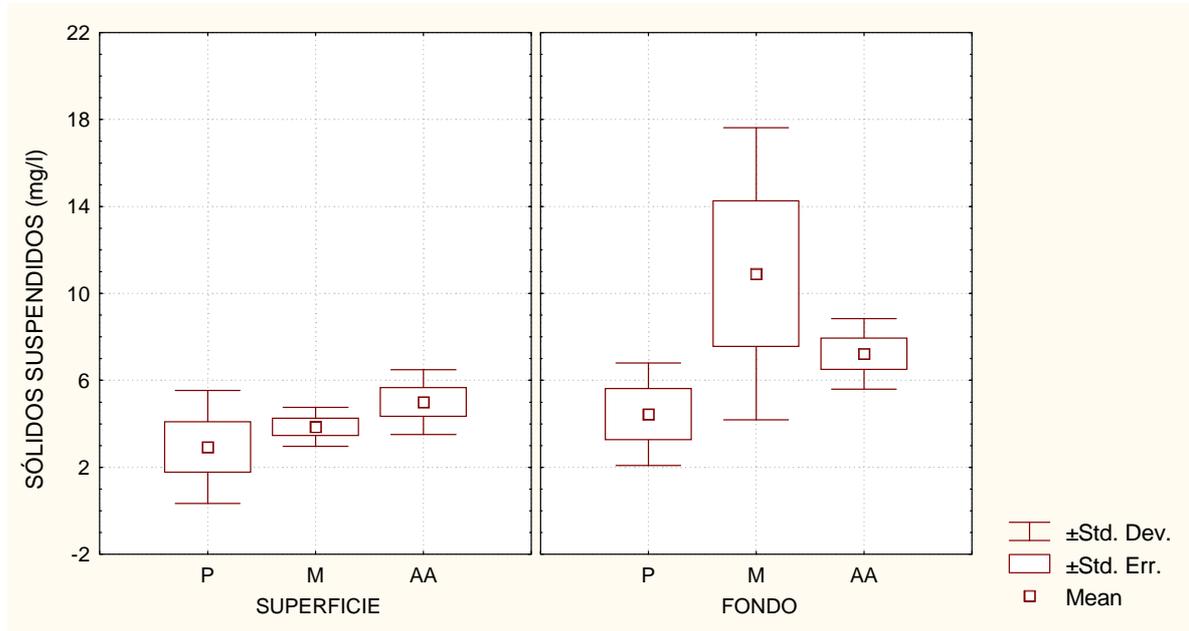


Figura 6. Sólidos totales en suspensión (mg/l) en los diferentes estratos *Potamogeton* (P), *Myriophyllum* (M) y aguas abiertas (AA), en superficie y fondo.

Se registró mayor transparencia del agua en los estratos vegetados que en AA ($F(2,20)=5,9$; $p<0,02$) (Fig.7). El estrato de aguas abiertas presentó mayores valores de biomasa algal ($\mu\text{gChla/l}$), aunque las diferencias no fueron significativas (Fig.8).

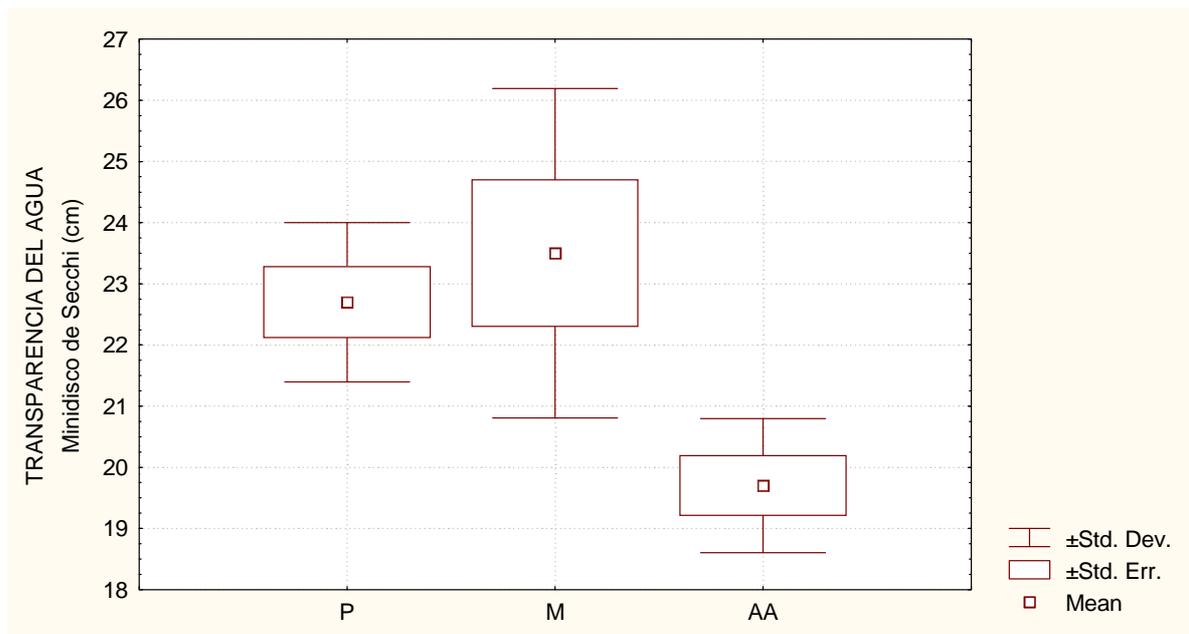


Figura 7. Transparencia del agua (Minidisco de Secchi, cm) en los diferentes estratos *Potamogeton* (P), *Myriophyllum* (M) y aguas abiertas (AA).

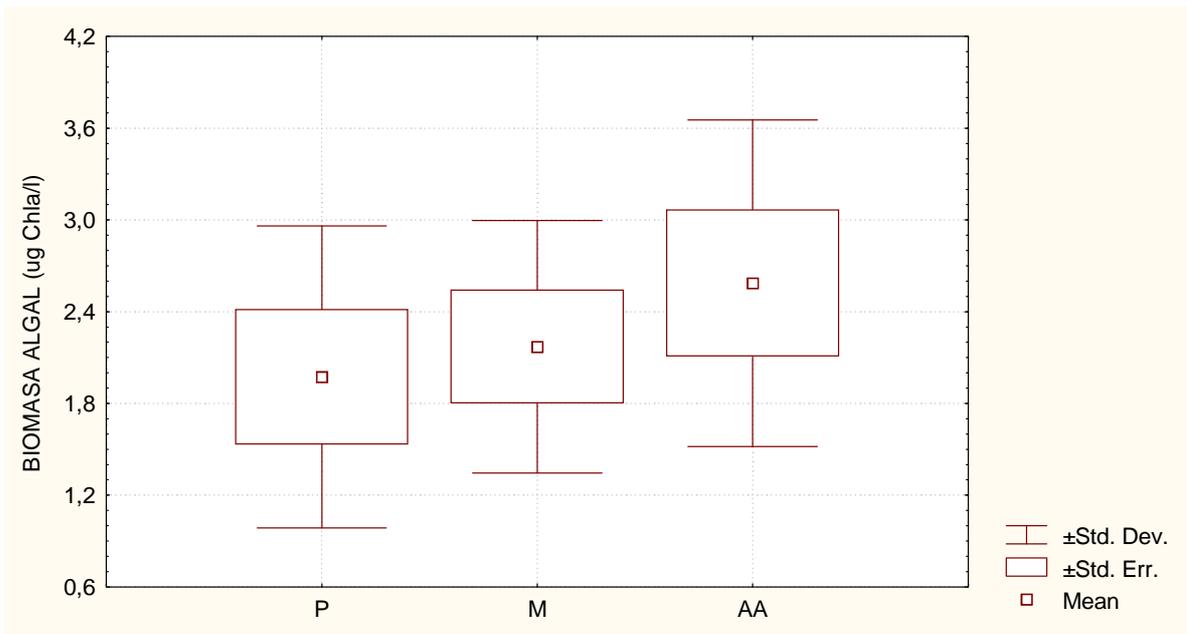


Figura 8. Biomasa algal ($\mu\text{gChla/l}$) en los diferentes estratos *Potamogeton* (P), *Myriophyllum* (M) y aguas abiertas (AA).

El sistema presentó una conductividad y alcalinidad homogénea, los valores promedio fueron de $620\mu\text{S/cm}$ y $116\text{mg CaCO}_3/\text{l}$, respectivamente. Los valores registrados para fósforo total (PT), nitrógeno total (NT) y silicatos (SiO_2) no presentaron diferencias significativas entre estratos ni entre superficie y fondo. Los valores promedio fueron $65,7\mu\text{g/l}$, $602,57\mu\text{g/l}$ y $4,4\text{mg/l}$ respectivamente.

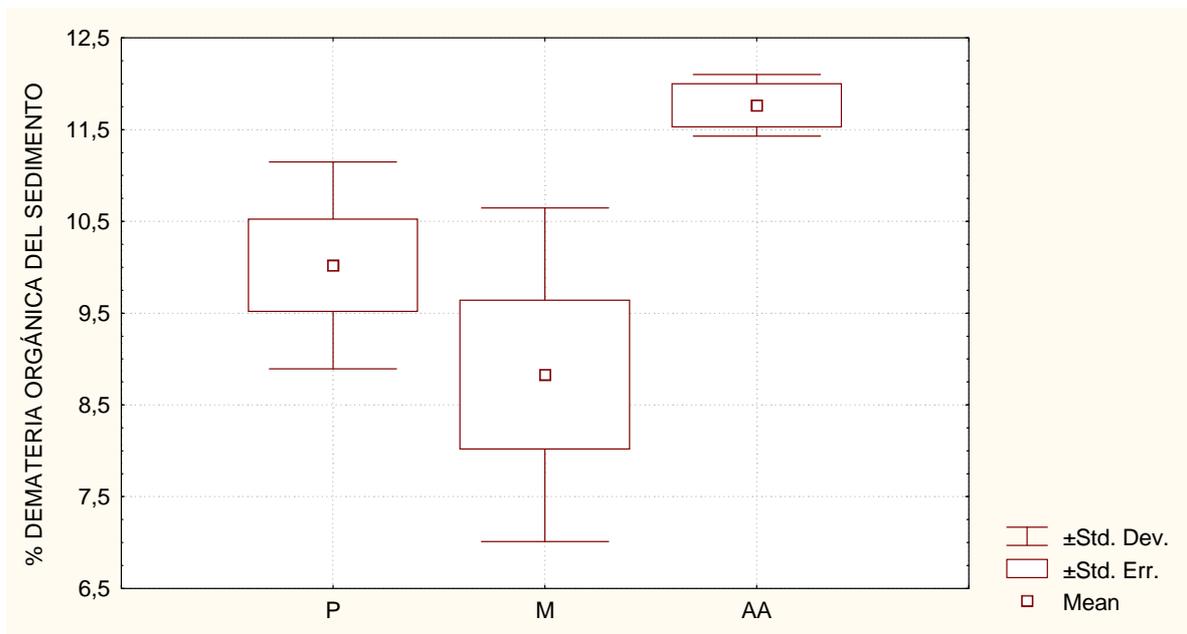


Figura 9. Contenido de materia orgánica del sedimento (%) en los diferentes estratos *Potamogeton* (P), *Myriophyllum* (M) y Aguas abiertas (AA).

A nivel de sedimento, en AA se registró un mayor porcentaje de materia orgánica en el sedimento que en los estratos vegetados, aunque las diferencias fueron marginalmente significativas ($F(2,9)=3,1$; $p<0,1$) (Fig. 9).

Comunidad de macroinvertebrados

Grupos y taxa colectados

Los principales grupos de macroinvertebrados identificados fueron Díptera, la familia Ceratopogonidae y Chironomidae (36 géneros); Oligochaeta (13 géneros); Ephemeroptera (5 familias); Crustacea (4 familias); Trichoptera (3 familias); Gastropoda (3 familias) (Tabla 1). En total fueron identificados 71 taxa (Tabla 1).

Tabla 1. Grupos de macroinvertebrados identificados.

P. PLATYHELMINTHES	Orden Odonata	<i>Paraleuterborniella</i>
Clase Turbellaria	Coenagrionidae	<i>Paratanytarsus sp</i>
Planariidae	Orden Coleoptera	<i>Polypedilum</i>
P. NEMATODA	Elmidae	<i>Polypedilum sp1</i>
P. ANNELIDA	Orden Trichoptera	<i>Procladius</i>
Clase Hirudinea	Hydroptilidae	<i>Procladius sp2</i>
Glossiphoniidae	Leptoceridae	<i>Pseudochironomus</i>
Clase Oligochaeta	Polycentropodyidae	<i>Rheotanytarsus sp1</i>
Naididae	Orden Hemiptera	<i>Rheotanytarsus sp2</i>
<i>Dero digitata</i>	Aphididae	<i>Tanytarsini Genero B</i>
<i>Dero obtusa</i>	Orden Diptera	<i>Tanytarsus burundini</i>
<i>Dero plumosa</i>	Ceratopogonidae	<i>Tanytarsus</i>
<i>Homochaeta</i>	Chironomidae	<i>Thienemanniella (spC)</i>
<i>Nais communis</i>	<i>Ablabesmyia gr annulata</i>	<i>Thienemanniella sp1</i>
<i>Nais elinguis</i>	<i>Ablabesmyia sp</i>	<i>Thienemanniella sp3</i>
<i>Nais pardalis</i>	<i>Aedokritus</i>	Clase Arachnida
<i>Nais variabilis</i>	<i>Chironomini Genero A sp</i>	Hydracarina
<i>Pristina sp</i>	<i>Chironomus gr decorus</i>	Sub P. Crustacea
<i>Pristina macrochaeta</i>	<i>Chironomus gr riparius</i>	Clase Ostracoda
<i>Pristinella sp</i>	<i>Chironomus sp</i>	Clase Malacostraca
<i>Pristinella jenkiniae</i>	<i>Cladopelma</i>	Hyalellidae
Tubificidae	<i>Cricotopus sp1</i>	Tanaidae
<i>Aulodrilus pigueti</i>	<i>Cryptochironomus sp1</i>	Aeglidae
P. ARTROPODA	<i>Dajalmabatista pulcher</i>	P. MOLLUSCA
Sub P. Hexapoda	<i>Dajalmabatista sp2</i>	Clase Gastropoda
Clase Insecta	<i>Goeldichironomus holoprasinus</i>	Ancylidae
Orden Ephemeroptera	<i>Harnischia sp1</i>	Hydrobiidae
Caenidae	<i>Nanocladius</i>	Planorbidae
Leptohyphidae	<i>Nanocladius I</i>	Clase Bivalvia
Baetidae	<i>Nimboecera paulensis</i>	Corbiculidae
Polymitarcyidae	<i>Parachironomus sp</i>	
Nesameletidae	<i>Parachironomus sp2</i>	

Riqueza de taxa

La riqueza promedio de taxa por estrato presentó diferencias significativas ($F_{(2,12)}=13,6$; $p<0,001$) (Fig. 10, superior), siendo mayor en los compartimentos vegetados. Esta diferencia es aún mayor si se analiza la riqueza acumulada de taxa en el conjunto de estaciones de muestreo por estrato (MYR:52, POT:55, AA:34), como se indica en la Fig. 10 (inferior).

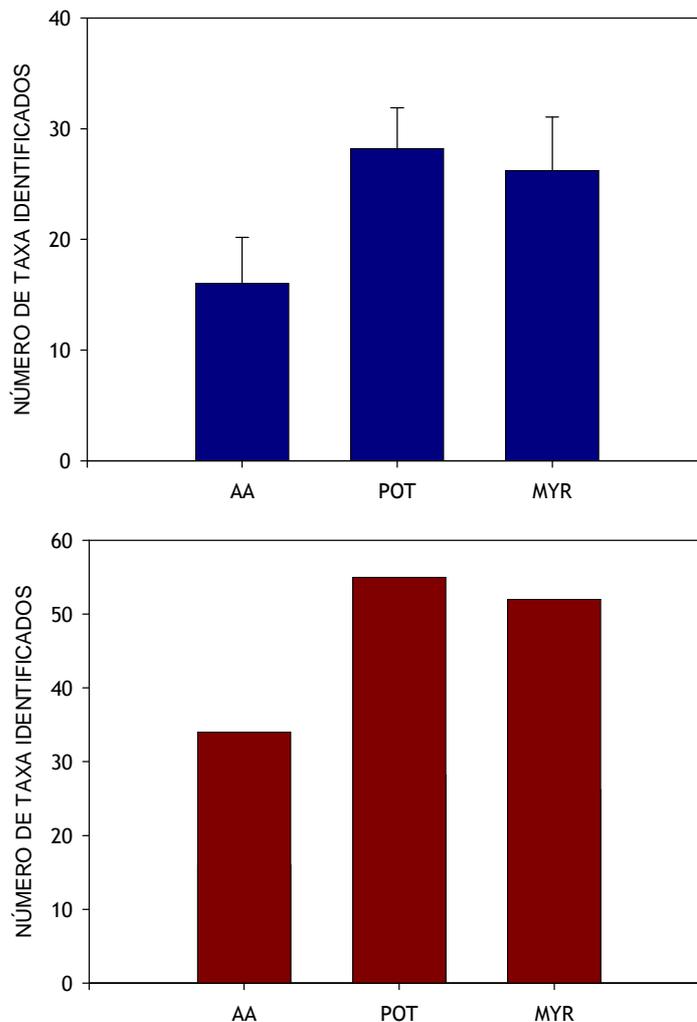


Figura 10. Riqueza de taxa identificados, en los diferentes estratos *Potamogeton* (P), *Myriophyllum* (M) y aguas abiertas (AA); promedio (superior, incluye error estándar) y acumulada (inferior).

En cuanto a la presencia exclusiva de algunos taxa en determinado estrato, se encontraron 10 taxa presentes exclusivamente en POT y el mismo número exclusivamente en MYR. Los taxa exclusivos encontrados en el estrato AA fueron 7, ver Tabla 2.

Tabla 2. Grupos funcionales por estrato y exclusividad.

GRUPO FUNCIONAL	TAXA	MYR	POT	AA	GRUPO FUNCIONAL	TAXA	MYR	POT	AA	
COLECTOR	Caenidae	+	+	+	DEPREDADOR	Aphididae	+	+	+	
	Leptohiphidae			+		Glossiphoniidae			+	+
	Baetidae	+	+			Coenagrionidae			+	+
	Polymitarcyidae	+	+	+		Ceratopogonidae			+	+
		<i>Aedokritus</i>	+	+		<i>Ablabesmyia gr annulata</i>			+	+
	Chironomini Genero A sp	+	+	+		<i>Ablabesmyia sp</i>				+
	<i>Chironomus gr decorus</i>			+		<i>Cryptochironomus sp1</i>			+	+
	<i>Chironomus gr riparius</i>			+		<i>Dajalmabatista pulcher</i>			+	+
	<i>Chironomus sp</i>	+	+	+		<i>Dajalmabatista sp2</i>			+	+
	<i>Cladopelma</i>	+	+	+		<i>Parachironomus sp</i>			+	+
	<i>Goeldichironomus holoprasinus</i>			+		<i>Parachironomus sp2</i>			+	+
	<i>Harnischia sp1</i>			+		<i>Procladius</i>			+	+
	<i>Nanocladius</i>	+				<i>Procladius sp2</i>			+	+
	<i>Nanocladius I</i>			+		Hydracarina			+	+
	<i>Nimbecera paulensis</i>	+	+	+		Polycentropodidae			+	+
<i>Paraleuterborniella</i>	+	+	+	Planariidae			+	+		
<i>Paratanytarsus sp</i>			+							
<i>Pseudochironomus</i>	+	+		DETRITIVORO						
<i>Rheotanytarsus sp1</i>	+	+	+	Aeglidae				+		
<i>Rheotanytarsus sp2</i>	+	+								
<i>Tanytarsini Genero B</i>	+	+	+	<i>Dero digitata</i>			+	+		
<i>Tanytarsus burundini</i>	+	+	+	<i>Dero obtusa</i>				+		
<i>Tanytarsus</i>	+	+	+	<i>Dero plumosa</i>			+	+		
<i>Thienemanniella (spC)</i>	+	+	+	<i>Homochaeta</i>			+	+		
<i>Thienemanniella sp1</i>	+	+	+	<i>Nais communis</i>				+		
<i>Thienemanniella sp3</i>	+	+	+	<i>Nais elinguis</i>				+		
Tanaidae			+	<i>Nais pardalis</i>			+	+		
Leptoceridae			+	<i>Nais variabilis</i>			+	+		
			+	<i>Pristina sp</i>				+		
			+	<i>Pristina macrochaeta</i>			+	+		
RAMONEADOR				<i>Pristinella sp</i>			+	+		
Ancylidae	+	+		<i>Pristinella jenkinsae</i>			+	+		
Hydrobiidae	+	+	+	<i>Aulodrilus pigueti</i>			+	+		
Planorbidae	+	+	+							
			+	HERBIVORO						
	<i>Cricotopus sp1</i>	+	+	Hyalellidae			+	+		
	<i>Polypedilum</i>	+	+	Nesameletidae			+	+		
	<i>Polypedilum sp1</i>	+	+	Hydroptilidae			+	+		
FRAGMENTADOR-HERBIVORO				RAMONEADOR o COLECTOR						
		+	+	Elmidae			+	+		
		+	+	Nematoda			+	+		
FILTRADOR										
Corbiculidae	+	+	+							
Ostracoda	+	+	+							

Riqueza de grupos funcionales

Los grupos funcionales observados en Laguna del Diario fueron: colectores, depredadores, detritívoros, ramoneadores, fragmentadores-herbívoros, filtradores, herbívoros y colectores-depredadores.

Todos los grupos funcionales encontrados en el sistema fueron colectados en todos los estratos (excepto los colectores-depredadores de la familia Hydroptilidae, y el ramoneador o colectores perteneciente a la familia Elmidae) (Tabla 2). Aquellos grupos funcionales que presentaron un mayor número de taxa fueron los colectores (28 taxa), seguidos por depredadores (16 taxa) y detritívoros (14 taxa) (Tabla 2). Los estratos vegetados presentaron un mayor número de grupos funcionales, siendo significativas las diferencias entre los estratos ($F_{(2,12)}=7,7$; $p<0,01$) (Fig.11).

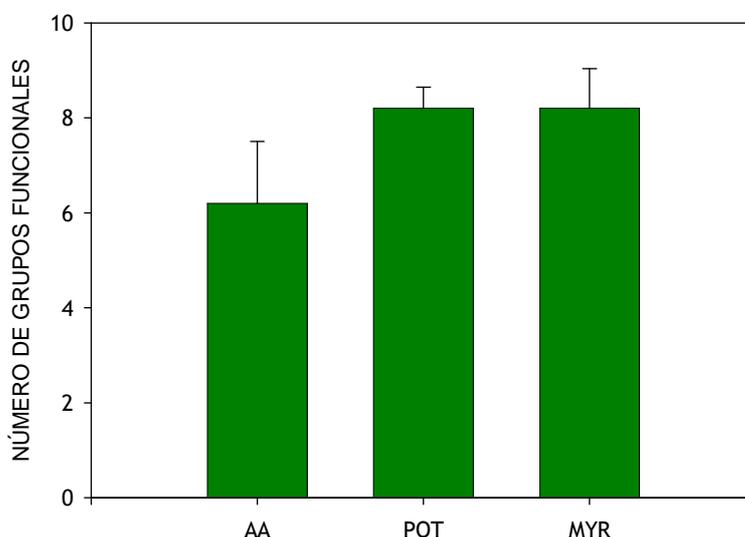


Figura 11. Riqueza de grupos funcionales por estrato (*Potamogeton* (POT), *Myriophyllum* (MYR) y aguas abiertas (AA)), promedio y error estándar.

El número de taxa dentro del gremio de los colectores fue mayor en los estratos vegetados en comparación con agua abiertas, siendo significativas las diferencias ($F_{(2,12)}=6,7$; $p<0,01$). El mismo patrón se observó con los depredadores ($F_{(2,12)}=11,8$; $p<0,001$), los ramoneadores ($F_{(2,12)}=14,6$; $p<0,001$) y los fragmentadores-herbívoros ($F_{(2,12)}=10,6$; $p<0,01$).

Los restantes grupos funcionales (detritívoros, filtradores, herbívoros, colectores-depredadores) no presentaron diferencias significativas en el número de taxa entre los estratos.

Composición y abundancia

La abundancia acumulada de organismos bentónicos (ind/5m²) fue mayor en el estrato de aguas abiertas (AA:742) que en los estratos vegetados (POT:506; MYR:508) (Fig. 12). También la abundancia promedio (ind/m²) fue mayor en el estrato de aguas abiertas (AA:148) que en los vegetados (POT:101; MYR:102) (Fig. 13), aunque las diferencias no fueron significativas.

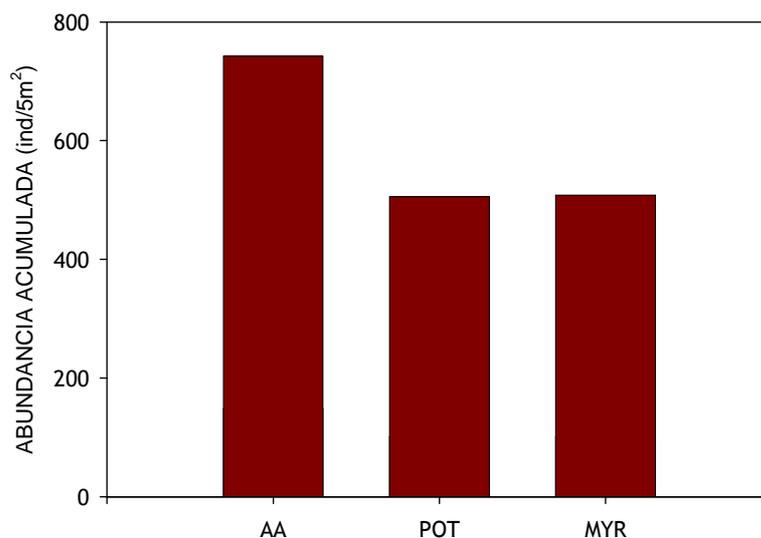


Figura 12. Abundancia acumulada de taxa por estrato (*Potamogeton* (POT), *Myriophyllum* (MYR) y aguas abiertas (AA).

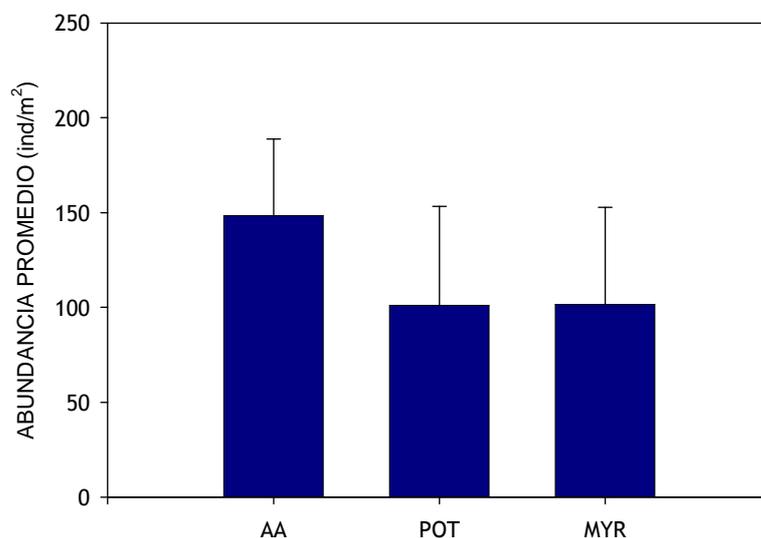


Figura 13. Abundancia promedio de taxa por estrato (*Potamogeton* (POT), *Myriophyllum* (MYR) y aguas abiertas (AA).

Como se puede ver en el análisis de componentes principales para la abundancia de taxa (Fig. 14) AA, MYR5, MYR3, MYR2, POT4 y POT2 se encuentran agrupadas en un solo cuadrante, indicando una mayor similitud independiente de la presencia o ausencia de plantas y del sector de la laguna considerado (debido a la mayor homogeneidad de las muestras de aguas abiertas, se promedió la información para simplificar el análisis). Por el contrario las réplicas en MYR1, POT1 y POT5 se encuentran en dos cuadrantes; POT3 y MYR4 en 3, indicando una considerable disimilitud en entre réplicas de una misma estación. Los taxa que contribuyen en mayor grado a la ordenación fueron en el eje 1: Homochaeta, Tanaidae y Caenidae (todos correlacionados positivamente) y negativamente *Aedokritus* y Polymitarcidae. En el eje 2 de manera positiva se relacionaron Nematoda, *Paratanytarsus sp* y *Dero obtusa*; negativamente Ostracoda y Polycentropodidae.

Los resultados de Simper revelan el mismo patrón que el análisis factorial, sin embargo brinda una idea o noción más detallada del grado de disimilitud entre los pares de comparación. En términos de abundancia de taxa, los estratos difieren en la mayoría de los pares con porcentajes de disimilitud superiores al 50%, en algunos casos alcanzando 82,6% (por ejemplo entre AA y MYR5 (Tabla 3). Es interesante destacar que el grado de similaridad entre estaciones de un mismo estrato no guarda relación con la cercanía espacial, es decir MYR1 es más similar a MYR4, o MYR3 a MYR5. Por otra parte, el grado de disimilitud entre las estaciones vegetadas no necesariamente tiene relación con la especie vegetal; por ejemplo, pares más similares fueron MYR1-POT1, MYR2-POT5, MYR3-MYR4 y MYR4-POT5. Cuando los estratos vegetados son considerados como grupos únicos, al igual que AA, los porcentajes de disimilitud disminuyen pero siguen siendo superiores al 60% (Tabla 4).

A pesar de la heterogeneidad espacial existente dentro de cada estación de muestreo (especialmente en los estratos vegetados), se observaron diferencias significativas en términos de presencia/ausencia de taxa ($R_{anosim}=0,59$; $p<0,001$) cuando se consideró *a priori* como una unidad la zona AA y cada estación de muestreo de POT y MYR. Si se considera a las estaciones de muestreo de POT y MYR como grupos, al igual que AA, las diferencias en términos de composición continúan siendo significativas pero con un valor de R menor ($R_{anosim}=0,22$; $p<0,001$). En simples palabras, la heterogeneidad intraestrato es importante en el componente vegetado del sistema. El mismo ejercicio estadístico en términos de composición y abundancia registró un R_{anosim} de 0,63 y 0,22 respectivamente, indicando que el patrón espacial comentado se explica mayoritariamente por diferencias en la composición más que la abundancia de los taxa colectados.

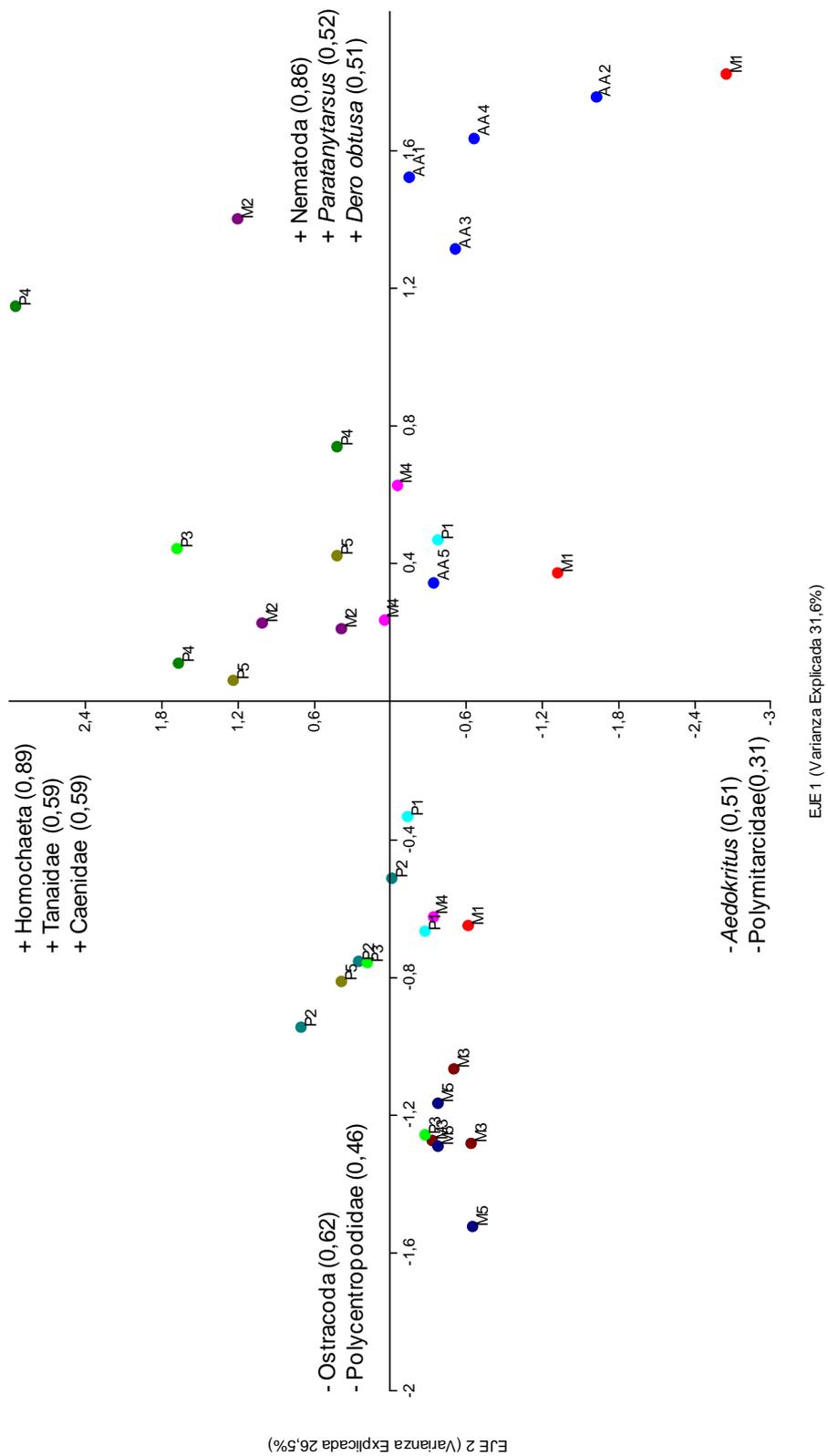


Figura 14. Análisis factorial considerando la composición y la abundancia de los taxa colectados. Entre paréntesis se indica el % de varianza explicado por cada eje.

Tabla 4. Porcentajes de disimilitud entre estratos y taxa responsables de las diferencias observadas.

	AA	MYR	POT
AA			
MYR	65 Thienemanniella sp3 Tanaidae Ostracoda		
POT	65,46 Tanaidae Thienemanniella sp3 Nematoda	63,3 Thienemanniella sp3 Nematoda Aedokritus	

Estructura funcional

En el análisis de componentes principales a partir de la abundancia de grupos funcionales (Fig. 15) sólo las réplicas de POT1 se encuentran en el mismo cuadrante. Las demás estaciones presentan una gran disimilitud entre sus réplicas. Los grupos que más aportan en esta ordenación fueron en el eje 1: positivamente Colectores, Detritívoros y Filtradores; negativamente Otros. En el eje 2 positivamente Otros, Detritívoros y Depredadores, negativamente Filtradores.

Cuando el análisis de disimilaridad se realizó para los grupos funcionales, esta no superó el 50% en la mayoría de los casos, aunque presentó valores máximos entre AA y POT2 (de 66,4%) y entre MYR5 y POT4 (64,47%) (Tabla 5). Cuando los estratos se agruparon en MYR, POT y AA, los porcentajes rondaron el 50% y solo se superó entre AA y POT (52,68%), (Tabla 6).

Con respecto a la presencia/ausencia de grupos funcionales, no se encontraron diferencias significativas entre las estaciones de muestreo. Las diferencias fueron significativas ($R_{anosim}=0,33$; $p<0,001$) cuando se consideraron *a priori* MYR y POT como grupos al igual que AA. En términos de composición y abundancia si se encontraron diferencias significativas entre estaciones de muestreo ($R_{anosim}=0,51$; $p<0,0001$), sin embargo las diferencias fueron menores cuando se consideraron a todas las estaciones de MYR, POT y AA como grupos únicos ($R_{anosim}=0,16$; $p<0,01$). De forma simple los análisis revelan dos aspectos importantes, las diferencias entre los estratos depende de los grupos funcionales presentes y su abundancia, y la heterogeneidad de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos dentro de cada estrato vegetado es importante en términos funcionales.

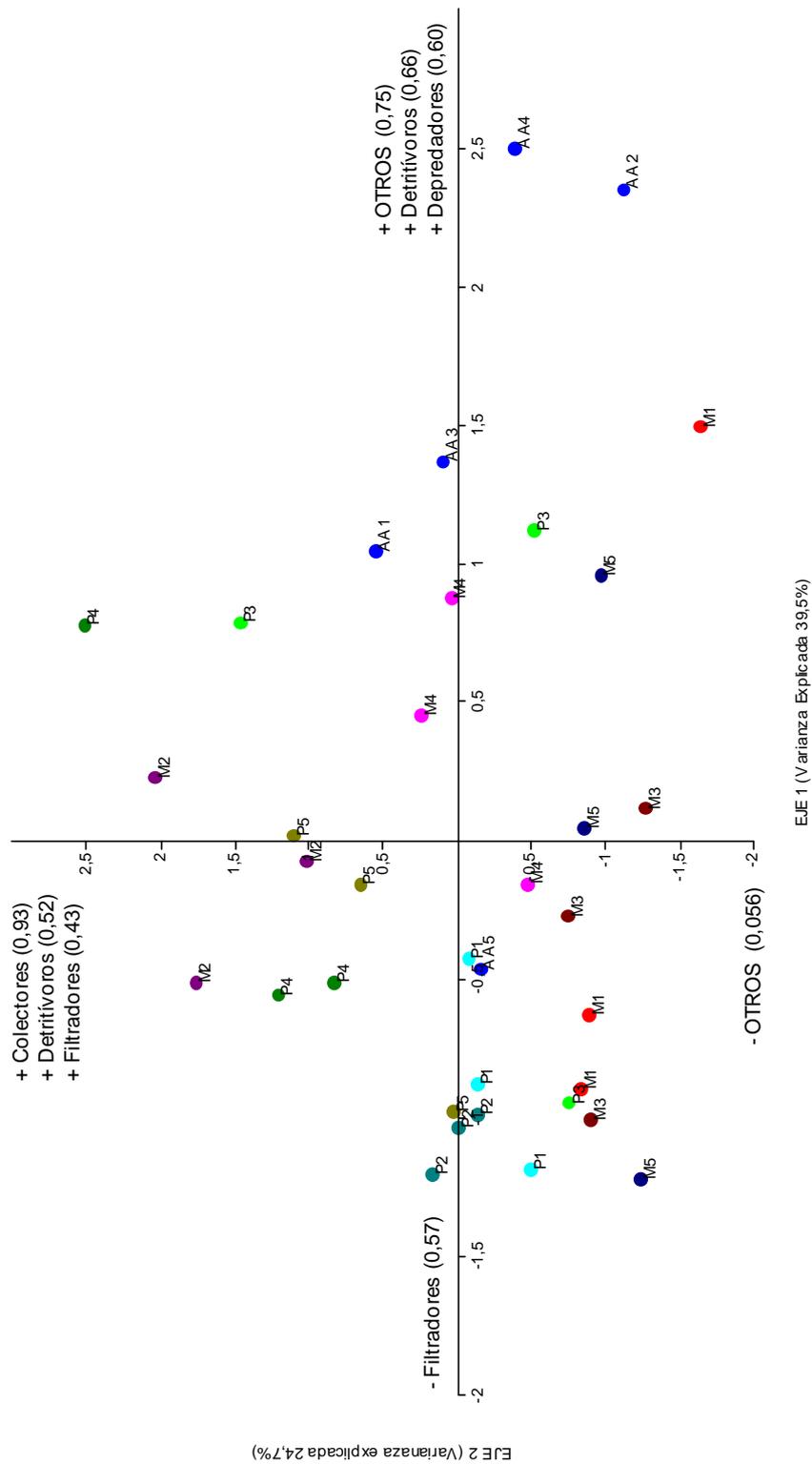


Figura 15. Análisis factorial considerando la composición y la abundancia de los grupos funcionales colectados. Entre paréntesis se indica el % de varianza explicado por cada eje.

Tabla 5. Porcentajes de disimilitud entre estaciones de muestreo y grupos funcionales responsables de las diferencias observadas.

	AA	M1	P1	M2	P2	M3	P3	M4	P4	M5	P5
AA											
M1	48,53 COLECTORES FILTRADORES DETRITIVOS										
P1	51,03 COLECTORES DETRITIVOS FILTRADORES	47,01 FILTRADORES COLECTORES DETRITIVOS									
M2	47 DEPREDADORES COLECTORES FILTRADORES	62,43 DEPREDADORES FILTRADORES DETRITIVOS	50,01 DEPREDADORES DETRITIVOS COLECTORES								
P2	66,4 COLECTORES DETRITIVOS FILTRADORES	60,95 FILTRADORES OTROS COLECTORES	39,18 OTROS DETRITIVOS FILTRADORES	46,9 DETRITIVOS DEPREDADORES COLECTORES							
M3	56,85 COLECTORES DETRITIVOS FILTRADORES	58,71 FILTRADORES COLECTORES DETRITIVOS	53,01 COLECTORES DETRITIVOS FILTRADORES	59,2 DETRITIVOS DEPREDADORES OTROS	50,27 COLECTORES OTROS DETRITIVOS						
P3	50,66 COLECTORES DETRITIVOS OTROS	62,45 FILTRADORES COLECTORES OTROS	53,01 COLECTORES DETRITIVOS OTROS	44,2 DETRITIVOS DEPREDADORES COLECTORES	46,19 COLECTORES OTROS DETRITIVOS	42,98 COLECTORES OTROS DETRITIVOS					
M4	34,55 COLECTORES DETRITIVOS FILTRADORES	50,47 FILTRADORES COLECTORES DETRITIVOS	43,95 COLECTORES DETRITIVOS DEPREDADORES	35,53 DEPREDADORES COLECTORES OTROS	49,5 COLECTORES DETRITIVOS OTROS	38,3 DETRITIVOS COLECTORES DEPREDADORES	35,48 COLECTORES DETRITIVOS OTROS				
P4	45,81 COLECTORES OTROS FILTRADORES	59,77 FILTRADORES OTROS DETRITIVOS	46,51 OTROS DETRITIVOS COLECTORES	37,26 DEPREDADORES OTROS COLECTORES	48,3 DETRITIVOS OTROS COLECTORES	59,48 DETRITIVOS OTROS COLECTORES	46,94 DETRITIVOS COLECTORES OTROS	41,69 OTROS COLECTORES DETRITIVOS			
M5	57,97 DETRITIVOS COLECTORES FILTRADORES	63,25 FILTRADORES COLECTORES DETRITIVOS	60,47 COLECTORES DETRITIVOS FILTRADORES	62,89 DETRITIVOS DEPREDADORES OTROS	55,93 COLECTORES OTROS DETRITIVOS	39,61 COLECTORES DETRITIVOS DEPREDADORES	46,78 COLECTORES OTROS DETRITIVOS	44,89 DETRITIVO COLECTORES DEPREDADORES	64,47 DETRITIVOS OTROS COLECTORES		
P5	49,47 COLECTORES DETRITIVOS OTROS	56,61 FILTRADORES DEPREDADORES OTROS	44,13 DEPREDADORES DETRITIVOS OTROS	27,49 DETRITIVOS DEPREDADORES OTROS	36,97 DETRITIVOS OTROS COLECTORES	49,12 DETRITIVOS OTROS DEPREDADORES	39,05 COLECTORES DETRITIVOS OTROS	34,1 COLECTORES OTROS DETRITIVOS	39,83 OTROS DETRITIVOS DEPREDADORES	55,3 DETRITIVOS COLECTORES OTROS	

Tabla 6. Porcentajes de disimilitud entre estratos y grupos funcionales responsables de las diferencias observadas.

	AA	MYR	POT
AA			
MYR	49 COLECTORES DERITIVOROS FILTRADORES		
POT	52,68 COLECTORES DETRITIVOROS OTROS	49,41 COLECTORES DETRITIVOROS OTROS	

DISCUSIÓN

La primera hipótesis de trabajo se confirmó parcialmente, los sitios vegetados presentaron una mayor riqueza de taxa y una mayor riqueza de grupos funcionales, sin embargo en la zona de aguas abiertas se constató una mayor abundancia de organismos (contrariamente a lo originalmente esperado).

En términos de composición de taxa se observaron diferencias significativas y un grado considerable de disimilitud entre los sitios vegetados y los de aguas abiertas. La contribución de la abundancia de los taxa a la variación espacial observada tiene un peso menor en comparación con la presencia-ausencia de dichos taxa; en simples palabras, las diferencias en el ensamble de macroinvertebrados bentónicos son más cualitativas que cuantitativas. Un patrón similar al encontrado entre los sitios vegetados y aguas abiertas se observó en términos de grupos funcionales, pero las diferencias en la abundancia de estos grupos tienen un rol mayor que la presencia o ausencia de los mismos.

Efectos de la vegetación sumergida en el medio abiótico

Laguna del Diario es un sistema somero y por tanto con buena disponibilidad de luz en la columna de agua y en la interfase agua-sedimento, permitiendo el predominio de macrófitas sumergidas. Los bancos de plantas sumergidas incrementan las tasas de sedimentación de partículas y organismos carentes de movimiento propio (varios grupos fitoplanctónicos) al limitar la circulación vertical de la columna de agua y la remoción del sedimento por las olas (Losee & Wetzel; 1988, 1993). Estos mecanismos condicionaron la mayor transparencia del agua en los estratos vegetados que en los de aguas abiertas, así como la menor concentración de material en suspensión observada en los primeros. Este conjunto de interacciones promueven un mecanismo de retroalimentación positivo donde la mayor transparencia favorece el establecimiento de plantas sumergidas y estas a su vez incrementan la transparencia del agua (Scheffer, 1998).

Los efectos antes indicados también promueven la estratificación térmica observada en los estratos vegetados a pesar de que la columna de agua no supera el 1,5 m en varios sectores. La intensa actividad fotosintética de las plantas sumergidas contribuye a los mayores valores de oxígeno disuelto y pH (por consumo de CO₂) en áreas vegetadas con respecto a las no vegetadas. En los estratos vegetados existen los mayores gradientes de oxígeno y pH debido a la limitada circulación en la columna de agua y la marcada diferencia en el predominio de los procesos de fotosíntesis y descomposición entre superficie y fondo. La producción considerable de materia orgánica de los bancos de plantas sumergidas y su deposición en el sedimento generan un fuerte consumo de oxígeno y valores más ácidos de pH. Si bien en el presente estudio (observación al medio día) no se registraron valores de anoxia en agua profunda, si fue observado cuando el sistema quedó completamente cubierto de plantas sumergidas en la primavera del 2006 (De los Santos *et al.*, 2008).

El patrón espacial del contenido de materia orgánica del sedimento en Laguna del Diario fue diferente al originalmente esperado, existiendo valores similares en todo el sistema. Esto puede explicarse por diversos mecanismos. En primer lugar, Laguna del Diario es un reservorio, en este tipo de sistemas se observa un claro gradiente longitudinal con mayores contenidos de materia orgánica cerca del represamiento. En segundo término, en el sector norte los principales tributarios recorren extensas zonas de humedales donde puede retenerse gran parte del material en suspensión, estos humedales exportan materia orgánica disuelta y suspendida, ésta última en períodos de inundación importantes (Mitsch & Gosselink, 2000). Por último, el predominio de las plantas sumergidas es relativamente reciente en este sistema, fundamentalmente a partir del 2003 (De los Santos *et al.*, 2008). Independientemente de la comprensión de la causalidad del patrón observado; la disponibilidad de recursos para los macroinvertebrados bentónicos, en cuanto a cantidad, resulta ser relativamente homogénea en el sistema, ya que no se encuentran diferencias importantes en el contenido de materia orgánica entre los sitios comparados.

Rol estructurador de la vegetación sumergida sobre la comunidad bentónica

Diversos estudios han demostrado que el patrón de riqueza y abundancia de macroinvertebrados en áreas vegetadas es mayor que en aguas abiertas (Prejs, 1976; Pardue & Webb, 1985; Schramm & Jirka, 1989; Kornijów *et al.*, 1990; Diehl, 1993a; Blindow *et al.*, 1993; Lansac-Tôha, Velho & Bonecker, 2003; Rennie & Jackson, 2005), al mismo tiempo los macroinvertebrados bentónicos son más abundantes en los litorales con vegetación que sin vegetación, tanto en números absolutos como en biomasa (Diehl, 1993a; Blindow *et al.*, 1993). Las macrófitas sumergidas aumentan la complejidad física del medio acuático, esta complejidad espacial creada por los tallos y las hojas provee de hábitats que son colonizados por los invertebrados (Heck & Westone, 1977; Crowder & Cooper, 1982; Gregg & Rose, 1982; Tokeshi & Pinder, 1985; Lodge, 1991; Newman, 1991). Esta heterogeneidad ambiental puede aumentar el número y tipo de nichos (Harrel & Dibble, 2001); es así que los hábitats acuáticos con macrófitas a menudo representan las áreas más diversas y productivas

de los cuerpos de agua. Estos antecedentes son totalmente congruentes con el patrón espacial de riqueza de taxa y de riqueza de grupos funcionales bentónicos observado en Laguna del Diario. Es importante considerar que la distinción de macroinvertebrados bentónicos o epífitos resulta inconsistente en la mayoría de los taxa colectados ya que se movilizan entre la vegetación y el sedimento. En otras palabras, los organismos colectados en el sedimento no necesariamente son exclusivos de ese compartimento.

Los tejidos jóvenes de las macrófitas son importantes componentes en la dieta de algunos herbívoros (Kornijów, 1996). En el presente estudio fueron colectados solo dos taxa de este grupo funcional, uno ampliamente distribuido en el sistema (Nesameletidae) y otro (Hyaellidae) exclusivo de los estratos vegetados. En la fase de senescencia y muerte, las algas epifitas y las macrófitas se vuelven disponibles como fuente de alimento para macroinvertebrados fragmentadores, trituradores y depositívoros (Suren & Lake, 1989; Kornijów *et al.*, 1995). La mayor diversidad de recursos de los bancos de plantas sumergidas puede explicar la mayor riqueza de grupos funcionales bentónicos registrada en los estratos vegetados de Laguna del Diario. Al mismo tiempo, permiten explicar la mayor abundancia de algunos grupos funcionales como los colectores, depredadores, ramoneadores y fragmentadores-herbívoros, tanto en *Myriophyllum* como en *Potamogeton*.

Dentro de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos se colectaron varios grupos tolerantes al déficit de oxígeno, como Chironomidae y Oligochaeta. Por lo tanto, el rol estructurador de la vegetación depende de la oferta de recursos y refugio y de las modificaciones de las propiedades físico-químicas del agua. Si bien el patrón espacial encontrado en la riqueza de taxa se corresponde con la literatura, el patrón observado para la abundancia fue opuesto al originalmente esperado (acumulada y promedio). Un posible mecanismo causal puede estar vinculado a los fuertes gradientes de oxígeno entre superficie y fondo y la probable ocurrencia de condiciones de hipoxia y anoxia en los estratos vegetados durante la noche.

Es llamativa la coincidencia de los indicadores comunitarios de los macroinvertebrados y la comunidad de peces estudiada simultáneamente en Laguna del Diario. El empleo de técnicas de pesca eléctrica reveló una mayor riqueza de peces en los estratos vegetados que en AA, aunque la abundancia y la biomasa no presentaron diferencias significativas (De los Santos *et al.*, 2008). La evidencia sugiere que el rol estructurador de las plantas sumergidas podría desempeñar un papel muy similar en la comunidad de macroinvertebrados y de peces en el sistema estudiado.

La vegetación sumergida regula las interacciones peces-macroinvertebrados mediante la reducción de la susceptibilidad de los macroinvertebrados a la predación de peces (Diehl, 1988; Kornijów *et al.*, 1990; Eklöv & Diehl, 1994). La comunidad bentónica es fuente de alimentos para otras comunidades, como los peces, pudiendo éstos tener una incidencia relevante en la estructuración de dicha comunidad (Inoue & Miyayoshi, 2006). La inesperada mayor abundancia de macroinvertebrados en AA tampoco puede ser explicada por una diferencia en la abundancia de los depredadores (en este caso peces) de acuerdo al patrón espacial de

abundancia y biomasa observado (De los Santos *et al.*, 2008). Este último comentario refuerza la hipótesis vinculada a las condiciones de oxigenación de la interfase agua-sedimento como factor crucial.

El tipo de sedimento es un factor a considerar en los sistemas someros costeros debido a los gradientes naturales entre las zonas cercanas y más alejadas del mar. Meerhoff (2009) observó un gradiente de sedimento arenoso a limoso desde el sector sur al norte de Laguna del Diario. La ausencia de sitios sin vegetación en las zonas centrales y norte de la laguna podría condicionar varias de las afirmaciones previamente realizadas, sin embargo se observan varios aspectos que debilitan esta posibilidad. En primer lugar, los sitios POT1 y MYR1 se encuentran localizados en el sector sur, muy próximo a las estaciones AA. A pesar de la cercanía espacial y de localizarse en el mismo tipo de granulometría, las diferencias son muy considerables. En segundo lugar, las relaciones de disimilitud entre los sitios vegetados son independientes de si los mismos provienen del sector sur, centro o norte. De acuerdo a los argumentos indicados las diferencias granulométricas parecen jugar un rol menor en las diferencias observadas.

Rol del tipo de planta sumergida sobre la comunidad bentónica

Los patrones de abundancia de macroinvertebrados en diferentes especies de macrófitas son menos claros, aunque se ha sugerido que macrófitas con morfología más compleja, con una estructura de la hoja más finamente dividida, deberían soportar una mayor abundancia y diversidad de macroinvertebrados (Heck & Orth, 1980; Rooke, 1986). La influencia sobre la comunidad bentónica podría seguir o no el patrón descrito para la fauna epifítica.

Es difícil evaluar las diferencias arquitectónicas de las especies estudiadas, por un lado *M. quitense* presenta una hoja finamente dividida en contraposición con la hoja entera de *P. illinoensis*. Esta última presenta un mayor número de divisiones de su tallo en la parte superior. Ambas especies pueden acumular biomasa en la superficie del agua, hecho que fue verificado en el campo en el caso de *M. quitense* pero no *P. illinoensis*. A pesar de que la riqueza de taxa y de grupos funcionales entre los estratos vegetados no presentó diferencias significativas, si difiere en cuanto a su composición, por lo que las diferencias entre los estratos vegetados están determinadas por el ensamble de taxa y de grupos funcionales más que por la riqueza de los mismos. A pesar que *M. quitense* presentó una mayor riqueza de depredadores que *P. illinoensis* (14 vs. 9), los resultados sugieren cierta especificidad en el ensamble de taxa para cada tipo de planta. Es importante recordar que varios taxa fueron exclusivos de cada especie considerada.

Las razones de esta especificidad son variadas, entre ellas podría deberse a la palatabilidad que presentan estas macrófitas para los distintos taxa, así como la secreción de sustancias aleloquímicas de *P. illinoensis* (Elakovich *et al.*, 1995) y *M. quitense* que podrían estar condicionando dicha preferencia (Garay, Tesina de grado). Estos mecanismos solamente pueden ser dilucidados mediante estudios experimentales.

CONCLUSIONES

Los estratos vegetados presentaron una mayor riqueza de taxa y de grupos funcionales, sin embargo se observó una mayor abundancia en los sectores de aguas abiertas.

La composición de taxa presento diferencias significativas entre los sitios vegetados y los de aguas abiertas, así como un grado importante de disimilitud en el ensamble de especies.

La diferencia entre los sitios vegetados *versus* aguas abiertas está determinada principalmente por la composición de taxa y por la abundancia de grupos funcionales colectados.

A pesar de las diferencias morfológicas entre las especies estudiadas, no se encontraron diferencias significativas en los atributos comunitarios, pero los ensambles de especies presentaron diferente composición de taxa y de grupos funcionales. Varios taxa fueron exclusivos de cada especie de planta sumergida estudiada.

La influencia de la vegetación en el suministro de recursos y en los niveles de oxigenación en la interfase agua-sedimento parece ser un factor clave para la estructuración de la comunidad bentónica.

BIBLIOGRAFIA

- Almasi, M.N.; Hoskin, C.M.; Reed, J.K.; Milo, J. 1987. Effects of natural and artificial *Thalassia* on rates of sedimentation. *J. Sedim. Petrol.* 57:901-906.
- Alonso-Paz, E. 1998. Plantas Acuáticas de los Humedales del Este. PROBIDES.
- Anthoni, U.; Christophersen, C.; Ogaard Madsen, J.; Wium-Andersen, S.; Jacobsen, N. 1980. Biologically active sulphur compounds from the green alga *Chara globularis*. *Phytochemistry* 19:1228-1229.
- Angiosperm Phylogeny Group II. 2003. An updated classification of the angiosperms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141:399-436.
- APHA, 1985. Standard methods for the examination of water and wastewater. APHA-AWWA-WPCF, 16th edition, Washington.
- Barko, J., Adams, M., Clesceri, J., 1986. Environmental factors and their consideration in the management of submersed aquatic vegetation: a review. *J. Aquat. Pl. Mgmt.* 24:1-10.
- Bayley, S.E. & C.M. Prather, 2003. Do wetland lakes exhibit alternative stable states? Submersed aquatic vegetation and chlorophyll in western boreal shallow lakes. *Limnol.Oceanogr.* 48:2335-2345.
- Beisner, B.E.; Haydon, D.T. & Cuddington, K. 2003. Alternative stable states in ecology. *Front.Ecol.Environ.* 1:376-82.
- Blindow, I; Andersson, G.; Hargeby, A. & Johansson, S. 1993. Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshw. Biol.* 30:159-167.
- Bolser, R.C.; Hay, M.E.; Lindquist, N.; Fenical, W. & Wilson, D. 1998. Chemical defenses of freshwater macrophytes against crayfish herbivory. *J.Chem.Ecol.* 24:1639-1658.
- Brinkhurst, R.O. & Marchese, M.R. 1989. Guia para la identificación de oligoquetos acuaticos continentales de sud y centroamerica. Colección CLIMAX Nº6, Segunda Edicion, Asociacion Ciencias Naturales del Litoral. Traducción al español realizada por M. Marchese de "Guide to the Freshwater Aquatic Oligochaeta of South and Central América. Climax Nº 6, 1989. 179pp.
- Brown, R. 1814. General remarks, geographical and systematical on the botany of Terra Australis. En: M. Flinders (Eds.), A voyage to Terra Australis. G. & Nichol, W. London, UK.
- Canfield, D.E.Jr.; Shireman, J.V.; Colle, D.E.; Haller, W.T.; Watkins, C.E. & Maceina, M.J. 1984. Prediction of chlorophyll a concentrations in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 41:497-501.
- Carpenter, S.R. & Lodge, D.M. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquat.Bot.* 26:341-370.
- Chambers, P.A. & Kalff, J. 1985. Depth distribution and standing crop of submersed macrophyte communities in relation to Secchi depth. *Can.J.Fish. Aquat. Sci.* 42:701-709.
- Cronin, G.; Wissing, K.D. & Lodge, D.M. 1998. Comparative feeding selectivity of herbivorous insects on water lilies: aquatic vs. semi-terrestrial insects and submersed vs. floating leaves. *Freshwat.Biol.* 39, 243-257.
- Cronin, G.; Schlacher, T.; Lodge, D.M. & Siska, E.L. 1999. Intraspecific variation in feeding preference and performance of *Galerucella nymphaeae* (Chrysomelidae: Coleoptera) on aquatic macrophytes. *J.N.Am.Benthol.Soc.* 18, 391-405.

- Cronin, G.; Lodge, D.M.; Hay, M.E.; Miller, M.; Hill, A.M.; Horvath, T.; Bolser, R.C.; Lindquist, N. & Wahl, M. 2002. Crayfish feeding preferences for freshwater macrophytes: the influence of plant structure and chemistry. *J. Crustacean Biol.* 22, 708–718.
- Crowder, L.B. & Cooper, W.E. 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*, 63:1802–1813.
- Cummins, K. W. 1995. Invertebrates. In Calow, P. & G. E. Petts (eds), *The Rivers Handbook*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Dahlgren, R.T.M; Clifford, H.T. & Yeo, P.F. 1985. *The families of the Monocotyledons*. Berlin, Springer-Verlag.
- Davies, J. 1985. Evidence for a diurnal horizontal migration in *Daphnia hyalina lacustris* Sars. *Hydrobiologia*, 120:103-105.
- De los Santos, J.; Mazzeo, N.; Inda, H.; Garcia-Rodriguez, F.; Goyenola, G.; Iglesias, C.; Fosalba, C.; Garcia, S.; Teixeira de Mello, F.; Clemente, J.; Vianna, M.; Pacheco, J.P.; Vidal, N.; Schipilov, A.; Maldonado, S.; Alonso, J.; Faure, J.; Bellon, D.; Valena, J.; Guimaraens, M.; Sapriza, G. & Pacheco, F. 2008. Diseño de estrategias para recuperar Laguna del Diario de acuerdo a sus usos actuales. Informe final Proyecto PDT 36/12. Instituto de Mecánica de los Fluidos e Ingeniería Ambiental (IMFIA), Facultad de Ingeniería & Grupo de Investigación en Ecología y Rehabilitación de Sistemas Acuáticos, Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias. UDELAR
- Dent, C.L.; Cumming, G.S. & Carpenter, S.R. 2002. Multiple states in river and lake ecosystems. *Phil.Trans.R.Soc.(B)*:357:635–45.
- Dibble, E.D. & Harrel, S.L. 1997. Largemouth bass diets in two aquatic plant communities. *J.Aquat.Pl.Mgmt.* 35:74-78.
- Dibble, E.D.; Killgore, K.J. & Harrel, S.L. 1996. Assessment of fish-plant interactions. In Miranda L. E. & D. R. DeVries (eds), *Multidimensional approaches to reservoir fisheries management*. American Fisheries Society, Symposium 16, Bethesda, Maryland.
- Dibble, E.D.; Thomaz, S.M. & A. A. Padial, 2006. Spatial complexity measured at a multi-scale in three aquatic plant species. *J.Freshwat.Ecol.* 21: 239–247.
- Dibble, E.D. & Harrel S.L. 1997. Largemouth bass diets in two aquatic plant communities. *J. Aquat. Plant Manage.* 35: 74-78.
- Diehl, S. 1988. Foraging efficiency of three freshwater fish: effects of structural complexity and light. *Oikos* 53:207-214.
- Diehl, S. 1993a. Effects of habitat structure on resource availability, diet and growth of benthivorous perch, *Perca fluviatilis*. *Oikos* 67:403-414.
- Dieter, C.D. 1990. The importance of emergent vegetation in reducing sediment resuspension in wetlands. *J.Freshwat.Ecol.* 5:467–473.
- Dominguez, E., Molineri, C., Pescador, M.L., Hubbard, M.D. & Nieto, C. 2006. Ephemeroptera of South America. En: Adis, J.; Arias, J. R.; Rueda-Delgado, G. & Wantzen, K. M. (Eds): *Aquatic Biodiversity in Latin América (ABLA)*. Vol. 2. Pensoft, Sofia-Moscow. 646pp.
- Dumortier, B.C.J. 1829 Analyse des familles des plantes avec l'indication des principaux genres que s'y rattachent. J. Casterman, Tournay, France.
- Eklöv, P. & Diehl, S. 1994. Piscivore efficiency and refuging prey: the importance of predator search mode. *Oecologia*, 98: 344–353.
- Elakovich, S.D. & Wooten, J.W. 1995. Allelopathic, Herbaceous, Vascular Hydrophytes. In *Allelopathy. Organisms, Processes, and Applications*, vol. 582. ACS Symposium, INDERJIT, Dakshini, K.M.M. & Einhellig, F.A.(Eds.). American Chemical Society, Washington DC.

- Eleuterius, L. N. 1975. Submergent vegetation for bottom stabilization. *Estuar. Res.* 2: 439–456.
- Ferrer-Montano, O.J. & Dibble, E.D. 2002. Aquatic plant densities and larval fish abundance in vegetated habitats on the Tennessee-Tombigbee waterway system. *J.Freshwat.Ecol.* 17:455-460.
- Floyd, K.B.; Hoyt, R.D. & Pimbrook, S. 1984. Chronology of appearance and habitat partitioning by stream larval fishes. *T.Am.Fish.Soc.* 113:217-223.
- Folke, C.; Carpenter, S.; Walker, B.; Scheffer, M.; Elmqvist, T.; Gunderson, L. & Holling C.S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *A.Rev.Ecol.Syst.* 35:557–81.
- Fonseca, M.S. & Fisher, J.S. 1986. A comparison of canopy friction and sediment movement between four species of seagrass with reference to their ecology and restoration. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 29:15–22.
- Fonseca, M.S. & Cahalan, J.A. 1992. A preliminary evaluation of wave attenuation by four species of seagrass. *Estuar.Coast.Shelf.Sci.* 35:565–576.
- Fonseca, M. 1996. The role of seagrasses in nearshore sedimentary processes: a review. In Nordstrom, K. & Roman, C. T. (Eds). *Estuarine Shores: Evolution, Environments and Human Alterations* John Wiley & Sons, London.
- Forno, E., Baudoin, M. (Eds). 1991. *Historia natural de un valle en los Andes: La Paz*. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia.
- Garay, A. Tesina de grado: "Efecto de las plantas acuáticas *Potamogeton illinoensis* (Hagstr.) y *Myriophyllum quitense* (Kunth) sobre *Ankistrodesmus* sp.", Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias.
- Gaevsкая, N.S. 1969. The role of higher plants in the nutrition of the animals of freshwater basins. In: D.G.M. Muller (translator), K.H. Mann (Ed.), 3 vols.
- Gilinsky, E. 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology*, 4: 455-468.
- Goulder, R. 1969. Interactions between the rates of production of a freshwater macrophyte and phytoplankton in a pond. *Oikos*, 20:300–309.
- Graf, G. 1992. Benthic-pelagic coupling: a benthic view. *Oceanogr. Mar.Biol. Ann.Rev.* 30:149-190.
- Gregg, W.W. & Rose, F.L. 1982. The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment. *Aquat.Bot.* 14:309–324.
- Hanson, J.M. 1990. Macroinvertebrate size-distributions of two contrasting freshwater macrophyte communities. *Freshwat.Biol.* 24:481-491.
- Harlin, M.M., B. Thorne-Miller & J.C. Boothroyd, 1982. Seagrasssediment dynamics of a flood-tidal delta in Rhode Island (USA). *Aquat.Bot.* 14:127–138.
- Harrel, S.L., & Dibble, E.D. 2001. Foraging efficiency of juvenile bluegill (*Lepomis macrochirus*) among different vegetated habitats. *Envir.Biol.Fishes* 62:441–453.
- Haslam, S.M. 1978. *River Plants: The Macrophytic Vegetation of Watercourses*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hasler, A.D. & Jones, E. 1949. Demonstration of the antagonistic action of large aquatic plants on algae and rotifers. *Ecology* 30:346–359.
- Haynes, R.R. 1978. *The Potamogetonaceae in the Southeastern United States*. Journal of the Arnold Arboretum. Boston.
- Heck, K.L. & Orth, R.J. 1980. Seagrass habitats: the roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. In: *Estuarine Perspectives*. V.S. Kennedy (Ed.). Academic Press, New York.

- Heck, K.L. & Westone, G.S. 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *J.Biogeogr.*4:135–142.
- Hershey, A.E. & Lamberti, G.A. 1998. Stream macroinvertebrate communities. In: Naiman, R.J. & Bilby, R.E. (Eds). *River Ecology and Management: Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion*. New York: Springer-Verlag.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *A.Rev.Ecol.Syst.* 4: 1–24.
- Humboldt, F.W.H.A.; Bonpland, A.J.A. & Kunth, K.S. 1823. *Nova Genera et Species Plantarum* (quarto ed.) 6:89.
- Humphries, P. 1996. Aquatic macrophytes, macroinvertebrate associations and water levels in a lowland Tasmanian river. *Hydrobiologia* 321, 219–233.
- Hutchinson, G.E. 1975. *A treatise on limnology*. Vol. III. *Limnological botany*. J. Wiley & Sons, Chichester, U.K.
- Inda, H. 2009. Paleolimnología de cuerpos de agua someros del sudeste del Uruguay: evolución holocénica e impacto humano. Tesis de Maestría PEDECIBA, Área Biología, Opción Ecología. UdelaR.
- Inoue, M. & Miyayoshi, M. 2006. Fish foraging effects on benthic assemblages along a warm-temperate stream: differences among drift feeders, benthic predators and grazers. *Oikos* 114(1):95-107.
- Jackson, H.O. & Starrett, W.C. 1959. Turbidity and sedimentation at Lake Chautauqua, Illinois. *J.Wildlife.Mgmt.* 23:157–168.
- James, W.F. & Barko, J.W. 1990. Macrophyte influences on the zonation of sediment accretion and composition in north-temperate reservoir. *Arch. Hydrobiol.* 120(2):129-142.
- James, W.F. & Barko, J.W. 1991. Influences of submersed aquatic macrophytes on zonation of sediment accretion and composition, Eau Galle Reservoir, Wisconsin. Technical Report A-91-1, US Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, MS.
- James, W. F. & J. W. Barko, 1995. Wind-induced sediment resuspension and export in Marsh Lake, western Minnesota. Technical Report W-95-1, U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, MS.
- Janse, J. 1997. A model of nutrients dynamics in shallow lakes in relation to multiple stable states. *Hydrobiologia* 342/343:1-8.
- Jeffries, M. 1993. Invertebrate colonization of artificial pondweeds of differing fractal dimension. *Oikos* 67:142-148.
- Jeppesen, E.; Jensen, J.P.; Kristensen, P.; Søndergaard, M.; Mortensen, E.; Sortkjær, O. & Olrik, K.1990: Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions. *Hydrobiologia* 200/201: 219-227.
- Keast, A. 1984. The introduced aquatic macrophyte, *Myriophyllum spicatum*, as habitat for fish and their invertebrate prey. *Can.J.Zool.* 62:1289-1303.
- Kornijów, R.; Gulati, R.D. & van Donk, E. 1990. Hydrophyte-macroinvertebrate interactions in Zwemhulst, a lake undergoing biomanipulation. *Hydrobiologia* 200/201:467-474.
- Kornijów, R., Gulati, R.D. & Ozimek, T. 1995. Food preference of freshwater invertebrates: comparing fresh and decomposed angiosperm and a filamentous alga. *Freshw.Biol.* 33:205–212.
- Kornijów, 1996. Cumulative consumption of the lake macrophyte *Elodea* by abundant generalist invertebrate herbivores. *Hydrobiologia* 319:185-190.

- Kufel, L. & Ozimek, T. 1994. Can Chara control phosphorus cycling in Lake Luknajno (Poland)? *Hydrobiologia* 276:277–283.
- Kurashov, E.A. 2002a. The role of meiobenthos in lake ecosystems. *Aquat. Ecol.* 36(3):447-463.
- Lansac-Tôha, F.A.; Velho, L.F.M. & Bonecker, C.C. 2003. Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplanctônica. In: *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Thomaz, S.M. & Bini, L.M. (Eds). Eduem, Maringá, Brazil.
- Lauridsen, T.L. & Buenk, I. 1996. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Arch. Hydrobiol.* 137:161–176.
- Lauridsen, T.L.; Jeppesen, E.; Søndergaard, M. & Lodge, D.M. 1998. Horizontal migration of zooplankton: predator-mediated use of macrophyte habitat. In: *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Jeppesen, E.; Søndergaard, Ma.; Søndergaard, Mo. & Christoffersen, K. (Eds). *Ecological Studies*. New York: Springer Verlag.
- Lauridsen, T.L.; Pedersen, L. J.; Jeppesen, E. & Søndergaard, M. 1996. The importance of macrophyte bed size for composition and horizontal migration of cladocerans in a shallow lake. *J.Plankton Res.* 18:2283–2294.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum* I:126 (Potamogeton).
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum* II:992 (Myriophyllum).
- Lodge D.M.; Cronin, G.; van Donk, E. & Froelich, A.J. 1998. Impact of herbivory on plant standing crop: comparisons among biomes, between vascular and nonvascular plants, and among freshwater herbivore taxa. In: *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Jeppesen, E.; Søndergaard, Ma.; Søndergaard, Mo. & Christoffersen, K. (Eds). *Ecological Studies*. New York: Springer Verlag.
- Lodge, D.M. 1985. Macrophyte-gastropod associations: observations and experiments on macrophyte choice by gastropods. *Freshwat.Biol.* 15:695-708.
- Lodge, D.M. 1991. Herbivory on freshwater macrophytes. *Aquat.Bot.* 41:195-224.
- Lopretto, E.C. & Tell G. 1995. *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo I-II-III. Ediciones Sur.*
- Losee, R. F. & R. G. Wetzel, 1988. Water movement within submersed littoral vegetation. *Verh.int.Ver.Limnol.* 23: 62–66.
- Losee, R. F. & R. G. Wetzel, 1993. Littoral flow rates within and around submersed macrophyte communities. *Freshwat.Biol.* 29:7–17.
- May, R.M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269:471-477.
- Mazzeo, N. 2004. *Diseño de estrategias para recuperar Laguna del Diario de acuerdo a sus usos actuales. Proyecto PDT: Uso Sustentable y Conservación de Recursos Acuáticos. MEC. Informe de Avance.*
- Mc Alpine, D.F.; Bishop, G.; Ceska, O.; Moody, M.L. & Ceska, A. 2007. Andean watermilfoil. *Myriophyllum quitense* (Haloragaceae), in the Saint John river estuary system, New Brunswick, Canadá. *RHODORA*, Vol. 109, 937:101–107.
- McGaha, Y.J. 1952. The limnological relations of insects to certain flowering plants. *T.Am.Microsc.Soc.* 71:355–381.
- Meerhoff, E. 2009. *Variación espacio temporal de las comunidades macrobentónicas de cinco lagunas costeras del Uruguay. Tesis de Maestría PEDECIBA, Área Biología, Opción Ecología. UdelaR.*

- Merritt, R.W. & K.W. Cummins. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. 3rd Edition. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa.
- Mitsch, W. & Gosselink, J. 2000. Wetlands. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Moody, M.L. & Les, H.D. 2010. Systematics of the Aquatic Angiosperm Genus *Myriophyllum* (Haloragaceae). *Systematic Botany*, 35(1):121–139.
- Moore, B.C.; Funk, W.H. & Anderson, E. 1994. Water quality, fishery & biologic characteristics in a shallow, eutrophic lake with dense macrophyte populations. *Lake Reserv.Mgmt.* 175–188.
- Morong, 1880. *Potamogeton illinoensis*, *Bot.Gaz.* (Crawfordsville), v:5, p:50.
- Müllin, J.B. & Riley, J.P. 1955. The colorimetric determination of silicate with special referenceto sea and natural Water. *Anal.Chim.Acta* 12:162-176.
- Newman, R.M. 1991. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review. *J.N.Am.Benthol.Soc.* 10:89–114.
- Nusch, E.A. 1980. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigments determination. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*17:14-36.
- Orchard, A.E. 1981. A revision of South American *Myriophyllum* (Haloragaceae), and its repercussions on some Australian and North American species. *Brunonia* 4: 27-65.
- Paggi, A.C. 1996. Morfología y biología de quironomidos (Insecta, Diptera). *Técnicas de preparación. Interpretacion de claves.* CONICET, Intituto de Limnologia "Dr. R. A. Ringuelet", La Plata-Argentina.
- Pardue, W.J. & Webb, D.H. 1985. A comparison of aquatic macroinvertebrates occurring in association with Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*) with those found in the open littoral zone. *J.Freshwat.Ecol.* 3:69-79.
- Petticrew, E.L. & Kalff, J. 1992. Water flow and clay retention in submerged macrophyte beds. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 49:2483–2489.
- Pokorny, J.; Kvet, J.; Ondok, J.P.; Toul, Z. & Ostry, I., 1984. Productionecological analysis of a plant community dominated by *Elodea canadensis* Michx. *Aquat.Bot.* 19, 263–292.
- Prejs, K. 1976. Bottom fauna. In: Selected problems of lake littoral ecology. Pieczynski, E. (Ed). Warsaw: Warsaw University Press.
- Rennie, M.D. & Jackson, L.J. 2005. The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions: patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish. *Can.Jour.Fish.Aquat.Sci.* 62:2088–2099.
- Ritter, N.P. & Crow, G.E. 1998. *Myriophyllum quitense* Kunth (Haloragaceae) in Bolivia: A terrestrial growth-form with bisexual flowers. *Aquat.Bot.* 60(4), pp.389-395
- Rodrigues, R.S. & Irgang, B.E. 2001. *Potamogetonaceae* Dumort. no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Bot.* v:56, p:3-49.
- Rooke, J.B. 1986. Macroinvertebrates associated with macrophytes and plastic imitations in the Erasoma River, Ontario, Canada. *Archiv.Hydrobiol.* 106:307–325.
- Rosemberg, D.M. 1978. Practical sampling of freshwater macrozoobentos: A bibliography of useful texts, reviews, and recent papers. *Can Fish. Mar Serv Tech. Rep.*, 15-790 pp
- Scheffer, M.; Hosper, S.H.; Meijer, M-L; Moss, B. & Jeppesen, E. 1993. Alternative Equilibria in Shallow Lakes. *Trends.Ecol.Evolut.* 8:275-279.
- Scheffer, M. 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman and Hall.

- Scheffer, M.; Carpenter, S.R.; Foley, J.A.; Folke, C. & Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-596.
- Schramm, H.L. & Jirka, K.J. 1989. Effect of aquatic macrophytes on benthic macroinvertebrates in two Florida lakes. *J.Freshwat.Ecol* 5:1-12.
- Schreiter, T. 1928. Untersuchungen über den Einfluss einer Helodeawucherung auf das Netzplankton des Hirschberger Grossteiches in Böhmer in den Jahren 1921 bis 1925 incl. V. Praze. Prague.
- Schröder, A.; Persson, L. & De Roos, A.M. 2005. Direct experimental evidence for alternative stable states: a review. *Oikos* 110: 3-19.
- Sculthorpe, C. 1967. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold. London.
- Sebens, K.P. 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. In: *Habitat Structure:the Physical Arrangement of Objects in Space*. Bell, S.S.; McCoy, E.D. & Mushinsky, H.R. (Eds.). Chapman & Hall, London.
- Shelford, V.W. 1918. Conditions of existence. In: Ward, H.B.; Whipple, G.C. (Eds.), *Freshwat.Biol.* Wiley, New York.
- Skubinna, J.P., T.G. Coon & T.R. Batterson, 1995. Increased abundance and depth of submersed macrophytes in response to decreased turbidity in Saginaw bay, Lake Huron. *J.Great.Lakes Res.* 21:476-488.
- Smock, L.A. 1980. Relationships between body size and biomass of aquatic insects. *Freshwat.Biol.* 10:375-383.
- Søndergaard, Ma. & Moss, B. 1998. Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. En: Jeppesen, E., Søndergaard, Ma.; Søndergaard, Mo. & Christoffersen K. (Eds.), *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*, Ecological Studies Vol. 131. Springer-Verlag, New York.
- Suren & Lake, 1989, Edibility of fresh and decomposing macrophytes to tree species of freshwater invertebrates herbivores. *Hydrobiologia* 178:165-178.
- Timms, R.M. & Moss, B. 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnol.Oceanogr.* 29(3):472-486.
- Tokeshi, M. & Pinder, L.C.V. 1985. Microhabitats of stream invertebrates on two submersed macrophytes with contrasting leaf morphology. *Holarctic Ecology*, 8:313-319.
- Trivinho-Strixino, S. & Strixino, G. 1995. Larvas de chironomidae (Diptera) do Estado de São Paulo: Guia de identificação e diagnose dos gêneros. Universidad Federal de São Carlos, Programa de Pos-Graduação em ecologia e recursos naturais, São Paulo, Brazil, pp. 229.
- Tur, N.M. 1982. Revisión del genero *Potamogeton* L. en la Argentina. *Darwiniana*, San Isidro. 24:217-165.
- Valderrama, J.C. 1981. The simultaneous analysis of Total Nitrogen and Total Phosphorus in natural waters. *Mar.Chem.* 10: 109-122.
- Van Den Berg, M.S.; Coops, H.; Noordhuis, R.; Van Schie, J. & Simons, J. 1997. Macroinvertebrate communities in relation to submerged vegetation in two Chara-dominated lakes. *Hydrobiologia* 342/343:143-150.
- Van Dijk, G.M. & Van Vierssen, W. 1991. Survival of a *Potamogeton pectinatus* L. population under various light conditions in a shallow eutrophic lake Lake Veluwe in The Netherlands. *Aquat.Bot.* 39:121-130.

- Van Dijk, G.M.; Breukelaar, A.W. & Gijlstra, R. 1992. Impact of light climate history on seasonal dynamics of a field population of *Potamogeton pectinatus* L. during a three year period 1986–1988. *Aquat.Bot.* 43:17–41.
- Vant, W.N.; Davies-Colley, R.J.; Clayton, J.S. & Coffey, B.T. 1986. Macrophyte depth limits in north island New-Zealand lakes of differing clarity. *Hydrobiologia* 137:55–60.
- Vuille, T., 1991. Abundance standing crop and production of microcrustacean populations Cladocera, Copepoda, in the littoral zone of Lake Biel Switzerland. *Arch.Hydrobiol.* 123:165–186.
- Ward, L.G.; Kemp, W.M. & Boynton, W.R. 1984. The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embayment. *Mar.Geol.* 59:85–103.
- Warfe, D.M. & Barmuta, L.A. 2006. Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150:141–154.
- Weaver, J.E. & Clements, F.E. 1938. *Plant Ecology*. Mc Graw-Hill Book Co. New York. 2^o Ed.
- Wetzel, R.G. 1975. *Limnology*. W.B.Saunders Co. Philadelphia
- Wium-Andersen, S. 1987. Allelopathy among aquatic plants. *Arch.Hydrobiol. Beih.Erg.Limnol.* 27:167-172.
- Xie, Z.M.; Ma, K.; Liu, R.Q.; Tao, T.; Jing, C.; Shu, S.W. 2006. Effect of plant architecture on the structure of epiphytic macroinvertebrate communities in a Chinese lake. *J.Freshw.Ecol.* 21:131–137.