



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY



PEDECIBA
GEOCIENCIAS

TESIS DE MAESTRÍA EN GEOCIENCIAS - PEDECIBA

**Variabilidad funcional e
interacciones tróficas en
comunidades planctónicas: efecto
del estado trófico y la región
climática en lagos**

Lic. Maite Colina

Orientador de Tesis: Dra. Carla Kruk

Co-orientador de Tesis: Dra. Gissell Lacerot

Montevideo, Uruguay

2017

Tesis presentada como parte de los requisitos para la obtención del título de
Magister en Geociencias

Fecha: 5 de abril de 2017

Tribunal:

Dra. Mariana Meerhoff

Dr. Néstor Mazzeo

Dr. José Luiz de Attayde

AGRADECIMIENTOS

A la Comisión Académica de Posgrados (CAP) de la Universidad de la República por otorgarme la beca que me permitió realizar la Maestría

A Carolina Crisci por ayudarme a analizar los datos de series temporales

A Danilo Calliari por acompañar en las primeras etapas de la Maestría

A Nacho Alcántara por los piques de R

A los integrantes de la Sección Limnología y del grupo de Ecología Funcional de Sistemas Acuáticos

A mis orientadoras Carla Kruk y Gissell Lacerot

CONTENIDOS

RESUMEN _____	6
ABSTRACT _____	8
INTRODUCCIÓN GENERAL: RELEVANCIA DE LOS SISTEMAS LACUSTRES SOMEROS Y EL ROL DE LA COMUNIDAD PLANCTÓNICA _____	10
CAPÍTULO 1: APROXIMACIÓN FUNCIONAL AL ANÁLISIS DE LA DINÁMICA TEMPORAL DEL PLANCTON EN LAGOS SOMEROS DE DIFERENTES REGIONES CLIMÁTICAS _____	16
1.1. INTRODUCCIÓN _____	16
1.1.1. Sucesiones en el plancton _____	16
1.1.2. Factores ambientales estructuradores de las comunidades planctónicas _____	17
1.1.3. Interacciones bióticas como estructuradoras de las comunidades planctónicas _____	17
1.1.4. Modelos que describen la dinámica temporal del plancton _____	19
1.1.5. Objetivo _____	19
1.2. METODOLOGÍA _____	20
1.3. RESULTADOS _____	21
1.3.1. Lagos templados _____	22
1.3.1.a. Lagos templados con baja concentración de nutrientes y biomasa algal _____	22
1.3.1. b. Lagos templados con alta concentración de nutrientes y elevada biomasa algal _____	23
1.3.2. Lagos subtropicales _____	25
1.3.2. a. Lagos subtropicales con plantas sumergidas _____	26
1.3.2. b. Lagos subtropicales sin plantas sumergidas _____	26
1.3.3. Lagos tropicales _____	26
1.3.3.a Lagos tropicales húmedos _____	27
1.3.3.b - Lagos tropicales semi-áridos _____	29
1.3.4. Lagos subpolares y polares _____	30
1.5. DISCUSIÓN _____	34
CAPÍTULO 2: COMUNIDADES PLANCTÓNICAS Y SUS FACTORES ESTRUCTURADORES EN LAGOS SOMEROS SUDAMERICANOS EN UN GRADIENTE LATITUDINAL _____	38
2.1. INTRODUCCIÓN _____	38
2.1.1. Patrones latitudinales en el fitoplancton _____	39
2.1.2. Patrones latitudinales en el zooplancton _____	39
2.1.3. Patrones latitudinales en la presión de pastoreo _____	40
2.1.4. Objetivo _____	41
2.2. METODOLOGÍA _____	41
2.2.1. Base de datos _____	41
2.2.2. Análisis de datos _____	43
2.3. RESULTADOS _____	45
2.3.1. Factores estructuradores en el gradiente climático _____	45
2.3.2. Principales factores estructuradores en cada región climática _____	47
2.3.4. Estructura comunitaria en cada región en función de los factores estructuradores _____	48
2.4. DISCUSIÓN _____	52
2.4.1. Patrones latitudinales en las comunidades de plancton y la presión de pastoreo _____	53

2.4.2. Patrones regionales en comunidades de plancton y sus forzantes ambientales	55
2.4.3. Perspectivas	57

CAPÍTULO 3: ANÁLISIS DE LA DINÁMICA TEMPORAL DE COMUNIDADES DE PLANCTON EN LAGOS SOMEROS TEMPLADOS EN UN GRADIENTE DE FÓSFORO _____ **58**

1. INTRODUCCIÓN	58
1.1. Procesos de eutrofización en lagos someros	58
1.2. Interacciones entre fitoplancton y zooplancton	58
1.3. Objetivo	60
2. METODOLOGÍA	61
2.1. Base de datos	61
2.2. Análisis de datos	63
Comparación de lagos según concentración de PT	63
Series temporales: periodogramas y correlaciones cruzadas	63
Comparación de períodos y correlaciones cruzadas según concentración de PT	65
3. RESULTADOS	66
3.1 Caracterización ambiental de lagos con distinta concentración de PT	66
3.1 Caracterización biológica de lagos con distinta concentración de PT	66
3.2. Períodos dominantes y correlaciones cruzadas de acuerdo a la concentración de PT	69
4. DISCUSIÓN	71
4.1. Estabilidad temporal y composición de comunidades de fitoplancton y zooplancton	72
4.2. Desacople de las comunidades de fitoplancton y zooplancton	73
4.3. Conclusiones y perspectivas	74
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	76
BIBLIOGRAFÍA	78
APÉNDICE I: Capítulo 1	90
APÉNDICE II: Capítulo 3	104

RESUMEN

Las comunidades planctónicas de lagos someros sostienen una alta biodiversidad e importantes procesos ecosistémicos como el flujo de materia y energía en la zona pelágica, debido a la producción primaria del fitoplancton y la herbivoría o pastoreo del zooplancton. Las presiones antrópicas (ej. aumento de nutrientes) y/o climáticas (temperaturas y precipitaciones anómalas) alteran las estructuras comunitarias comprometiendo los procesos que sostienen. Predecir la estructura y dinámica temporal de las comunidades planctónicas en diferentes climas y estados tróficos permitiría pronosticar las respuestas de los lagos someros a esas presiones. Sin embargo, la alta diversidad de especies y formas de vida del plancton junto con la gran variabilidad del ambiente pelágico generan un alto recambio y coexistencia de numerosas especies con diferentes requerimientos, dificultando la predicción de la composición de la comunidad en un momento dado. Una forma de resumir la información y mejorar la capacidad predictiva es aplicar aproximaciones funcionales, agrupando el fitoplancton en grupos funcionales basados en morfología (GFBM) y al zooplancton herbívoro en grupos taxonómicos (rotíferos, cladóceros y calanoides). Nuestra hipótesis es que diferentes condiciones ambientales (clima, estado trófico, presencia de macrófitas y peces) generan diferentes composiciones de grupos, tipos e intensidades de interacciones tróficas y presión pastoreo (preferencias e intensidad de consumo). En este marco el principal objetivo de la tesis fue aportar a la descripción y comprensión de las dinámicas planctónicas (fitoplancton, zooplancton, e interacciones) en lagos someros de diferentes latitudes y con diferentes condiciones ambientales, resumiendo la información de la composición de especies con una aproximación funcional.

En el primer capítulo se realizó una revisión bibliográfica sobre la dinámica temporal de comunidades de fitoplancton y/o zooplancton en lagos someros de diferentes regiones climáticas: tropicales, subtropicales, templadas y subpolares. Se generaron predicciones sobre los patrones de estacionalidad para cada región y los principales factores estructuradores de las comunidades. Se reconocieron como principales factores estructuradores del plancton a la conformación de agua clara o turbia por fitoplancton en lagos templados, la presencia de macrófitas en los subtropicales, el régimen de

precipitaciones en los lagos tropicales y la presencia de planctívoros en los lagos subpolares y polares.

En el segundo capítulo las predicciones teóricas generadas se contrastaron con datos de un muestreo de verano para lagos someros sudamericanos distribuidos en un gradiente latitudinal. En el mismo se encontró que los factores estructuradores de las comunidades planctónica, así como su composición funcional y taxonómica, varían en función del clima. Las mayores presiones de pastoreo se observaron en climas templados y subpolares. En lagos tropicales y subtropicales, la alta predación por peces planctívoros limita el desarrollo de grandes cladóceros y la dominancia de GFBM poco palatables (III y VII) genera una débil presión de pastoreo.

En el tercer y último capítulo se compararon series temporales quincenales de fitoplancton y zooplancton en lagos templados de diferente estado trófico. Esto permitió evidenciar que el aumento de nutrientes genera una mayor variabilidad de las comunidades y el desacople de las mismas, así como una disminución de la intensidad de sus interacciones tróficas.

Como conclusión general se plantea que el aumento en temperatura así como en carga de nutrientes de los lagos generan un desacople de la dinámica comunitaria del fitoplancton y zooplancton causando una disminución en la intensidad de sus interacciones tróficas y del aprovechamiento de la productividad primaria. Para fortalecer los resultados obtenidos se necesitaría la generación de series temporales con más de un año de muestreos, así como información homogénea para diferentes regiones climáticas por igual.

Palabras clave: zooplancton, fitoplancton, pastoreo, lagos someros, regiones climáticas, eutrofización.

ABSTRACT

Plankton communities in shallow lakes sustain high biodiversity and important ecosystem processes, such as matter and energy fluxes mediated by phytoplankton primary production and zooplankton grazing. Anthropogenic (e.g. nutrient loading) and/or climatic (temperatures and anomalous precipitations) pressures compromise community structure and ecosystem functions. Understanding plankton community structure and dynamics for different climates and trophic states helps anticipating shallow lakes responses to these pressures. However, plankton high species diversity and life forms, added to the high variability of the pelagic environment makes the prediction of plankton communities composition a big challenge. To summarize information and improve predictive ability we adopted a functional approach. We organized phytoplankton species into morphology-based functional groups (MBFG) and herbivorous zooplankton into main taxonomic groups (rotifers, cladocerans and calanoids). Our hypothesis is that different environmental conditions (climate, trophic state, presence of macrophytes and fish) affect different communities compositions and results in changing grazing pressures (preference and intensity of consumption). The main objective of this thesis was to contribute to the description and understanding of shallow lakes plankton dynamics (phytoplankton, zooplankton and their interactions) at different latitudes and environmental conditions, summarizing information by means of functionally sound groups approach.

In the first chapter, a bibliographic review was carried out on temporal phytoplankton and/or zooplankton community dynamics in shallow lakes of different climate regions: tropical, subtropical, temperate, subpolar and polar. Community seasonality patterns and main structuring factors predictions for each region were identified. As main structuring factors we recognized trophic status in temperate lakes, presence of macrophytes in subtropical lakes, rainfall regime in tropical lakes and presence of planktivores in subpolar and polar lakes.

In the second chapter our theoretical predictions were contrasted with summer sampling data from South American shallow lakes. It was found that structuring factors of plankton communities, as well functional and taxonomic composition, varied according to climate.

Temperate and subpolar climates show higher grazing pressures. High planktivorous fish predation on large cladocerans, and dominance of unpalatable MBFG (III and VII) resulted in weak grazing pressures in tropical and subtropical lakes.

In the third and final chapter, fortnightly time series of phytoplankton and zooplankton were compared among trophic states in temperate lakes. This showed that nutrient increase cause a higher community variability and decoupling, decreasing grazing intensity.

As a general conclusion, it is suggested that the increase in temperature as well as nutrient load of the lakes generate a decoupling of phytoplankton and zooplankton communities dynamics causing a decrease in their trophic interactions and exploitation of primary productivity. To strengthen the obtained results the generation of time series with more than a year of sampling would be required, as well as more comparable information for the different climate regions.

Key words: zooplankton, phytoplankton, grazing, shallow lakes, climate regions, eutrophication.

INTRODUCCIÓN GENERAL: RELEVANCIA DE LOS SISTEMAS LACUSTRES SOMEROS Y EL ROL DE LA COMUNIDAD PLANCTÓNICA

Los lagos someros proveen una amplia variedad de servicios ecosistémicos: fuente de agua para consumo, recursos pesqueros, regulación del ciclo hidrológico, ciclado de nutrientes, metabolización de contaminantes, entre otros (Postel & Carpenter, 1997; Meester & Declerck, 2005; Harrison et al., 2010; Meerhoff et al., 2012; Schallenberg et al., 2013). Por otra parte, pueden responder rápidamente a las perturbaciones externas, como el aumento en la carga de nutrientes, producto de la expansión de las zonas urbanas y agrícolas, y anomalías en la temperatura y régimen de precipitaciones generadas por modificaciones físicas, megaemprendimientos o el cambio climático (Paerl et al., 2016; Meerhoff et al., 2012; Vitousek, 1994). Actualmente dichas presiones generan en lagos someros de diversas partes del mundo importantes cambios en la hidrología y la dinámica de los nutrientes y comunidades biológicas, con la consecuente pérdida de varios de los servicios mencionados incluyendo la conservación de la biodiversidad (Moss, 2011; Mazzeo et al., 2003; Jeppesen et al., 2012; Scasso et al., 2001; García-Rodríguez et al., 2002). En este contexto se hace fundamental comprender la dinámica de los lagos de diferentes latitudes y condiciones tróficas, para modelar y predecir a futuro las respuestas de estos ecosistemas responderían (Kruk et al., 2009; Meerhoff et al., 2012).

Una comunidad modelo capaz de reflejar rápidamente los cambios ocurridos en los lagos someros es la comunidad planctónica (Reynolds, 1993), compuesta de organismos pelágicos que pasan parte o la totalidad de sus vidas en suspensión en la columna de agua y cuya limitada motilidad les impide desplazarse contra-corriente (Reynolds, 2006). Esta comunidad es responsable de procesos fundamentales para la productividad y dinámica de los lagos. El fitoplancton, principal productor primario en zonas pelágicas, cumple un papel importante en el ciclado de nutrientes y en la producción de oxígeno (Winder & Sommer, 2012; Falkowski et al., 2003). Sin embargo, su crecimiento excesivo (i.e. floraciones) puede alterar la dinámica de otros componentes del ecosistema y los servicios que éste provee (i.e. agua para consumo) (Anderson et al., 2002; Paerl, 2014). El zooplancton, principal consumidor secundario en las zonas pelágicas, mediante su

actividad de alimentación (herbivoría o pastoreo) (Barnett et al., 2007; Lampert & Sommer, 2007; Reynolds, 2006), puede tener un efecto importante como estructurador del fitoplancton, afectando su biomasa total, estructura de especies y tamaños (Brooks & Dodson, 1965). El pastoreo constituye un proceso fundamental para el nexo de materia y energía desde productores primarios tanto hacia niveles tróficos superiores mediante la vía herbívora (Lehman, 1988), como a hacia la vía detritívora (Turner, 2002). Su intensidad varía con la composición de ambas comunidades (tamaños, abundancias relativas, especies abundantes, etc.) (Brooks & Dodson, 1965), y por lo tanto varía según las condiciones ambientales, en el espacio y tiempo. La estructura de tamaños y abundancia de organismos, en ambas comunidades, depende en gran medida de la temperatura (Atkinson, 1994; Gillooly & Dodson, 2000). Para el fitoplancton, e indirectamente para el zooplancton, son fundamentales la disponibilidad de luz y nutrientes (N, C, P y Si), y la hidrología del sistema (Reynolds, 1980). Las interacciones con otras comunidades (i.e. macrófitas, peces, etc.) también resultan importantes estructuradores (Sommer et al., 1986, 2012; Meerhoff et al., 2007; Kosten et al., 2009; Lacerot, 2010).

Las condiciones ambientales presentes en un sistema permiten predecir los patrones en biomasa total de las comunidades de fitoplancton y zooplancton (Kruk & Segura, 2012; Hébert et al., 2016). Algunos ejemplos lo constituyen el modelo PEG de Sommer et al. (1986, 2012), para lagos profundos de climas templados, y las descripciones de De Senerpont Domis et al. (2013) para lagos tropicales y polares. Estos modelos incluyen predicciones a lo largo de los cambios estacionales de un año, en términos de biomásas totales y especies representativas. Sin embargo, son escasas las predicciones generales sobre lagos someros, y fundamentalmente de climas subtropicales.

Las diferencias en el desempeño y rol ecológico de los organismos del fitoplancton (ej. diferencias en palatabilidad o toxicidad) y del zooplancton (ej. diferencias en potencial de pastoreo y aprovechamiento de la productividad primaria) hacen fundamental conocer y predecir la composición de las comunidades y no solo su biomasa total (Kruk et al., 2011). Debido a la alta variabilidad de ambas comunidades, así como en sus factores estructuradores, describir su dinámica temporal en términos de composición específica y en forma general para distintas regiones climáticas puede ser difícil (Hutchinson, 1961; Benincà et al., 2008; Harris, 1980; Huisman & Weissing, 2001). Una alternativa es utilizar

aproximaciones funcionales. La agrupación de especies en categorías funcionales se basa en la identificación de rasgos morfológicos, fisiológicos y fenológicos comunes que se traducen en un desempeño ecológico similar de los organismos, independientemente de su origen filogenético (Violle et al., 2007; McGill et al., 2006; Kruk et al., 2011; Kruk & Segura, 2012). Esta herramienta permite resumir la información y mejorar la capacidad descriptiva y predictiva (McGill et al., 2006; Hubbell, 2005). En esta tesis el fitoplancton será clasificado en grupos funcionales basados en morfología (GFBM; Kruk et al., 2010), cuyas principales características se resumen en la Tabla 1. Por otro lado, el zooplancton se clasificará en grupos taxonómicos (rotíferos, cladóceros y copépodos calanoides) que presentan claras diferencias en sus tamaños, ciclos de vida y comportamientos de pastoreo (Litchman et al., 2013; Barnett et al., 2007), resumidas en la Tabla 2.

La combinación de aproximaciones, funcional y taxonómica permite comprender el efecto de las interacciones tróficas entre fitoplancton y zooplancton (Litchman et al., 2013; Colina et al., 2015). Los diferentes rasgos morfológicos y fisiológicos de los GFBM reflejan una susceptibilidad diferente frente al pastoreo. Al tiempo que las diferencias en comportamiento de pastoreo y preferencias alimenticias de los grupos de zooplancton herbívoro resultan en tasas medias de aclarado significativamente diferentes entre grupos y frente a distintos GFBM (Pacheco et al., 2010; Colina et al., 2015; Segura et al., 2013) (Tabla 1).

La hipótesis general de esta tesis establece que según las condiciones ambientales habrá una selección diferencial de los organismos según su pertenencia a distintos GFBM del fitoplancton (Kruk et al., 2011; Kruk & Segura, 2012) y a diferentes grupos taxonómicos del zooplancton. Así, es esperable que en distintas condiciones ambientales (i.g. diferentes regiones climáticas) sean favorecidos diferentes grupos resultando, a su vez, en diferentes tipos e intensidades de interacciones tróficas, afectando la presión de herbivoría (preferencias y tasas de aclarado). La composición de otras comunidades como peces planctívoros y plantas sumergidas o flotantes también afectará los patrones esperados debido a las interacciones comunitarias que se establecen (Meerhoff et al., 2003, 2007a).

El objetivo general de esta tesis es aportar a la descripción y comprensión de las dinámicas planctónicas (zooplancton, fitoplancton y su interacción) en lagos someros de

diferentes latitudes y con diferentes estados tróficos. Se plantean tres objetivos específicos, abordados en cada uno de los capítulos en que se organiza la tesis. El primer capítulo se centrará en describir la dinámica temporal (fitoplancton, zooplancton y su interacción) de la comunidad planctónica de lagos someros en diferentes regiones climáticas (tropicales, subtropicales, templadas y subpolares) en base a una revisión bibliográfica. En el segundo capítulo se realizará una caracterización de la comunidad planctónica y el pastoreo para lagos someros de diferentes regiones climáticas, únicamente para las condiciones observadas en verano sin analizar la dinámica temporal de las comunidades. En el tercer y último capítulo se analizará la sucesión de fitoplancton y zooplancton para lagos someros templados comparando lagos con diferente concentración de nutrientes y en base a datos de series temporales.

Tabla 1. Descripción morfológica, taxas representativos y susceptibilidad a los grupos taxonómicos del zooplancton herbívoro de los siete grupos funcionales basados en morfología. Se presenta la media de: tasa máxima de crecimiento (μ_{max}), volumen (V) y dimensión lineal máxima (DLM). Así como la toxicidad potencial (0 no tóxico, 1 potencialmente tóxico), susceptibilidad al pastoreo y grupo de zooplancton para el cual resulta palatable.

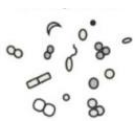
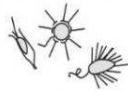

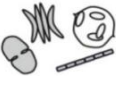

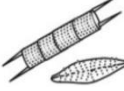
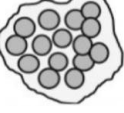



GFBM	Descripción, taxas representativos	μ_{max} (días ⁻¹)	V (μm^3)	DLM (μm)	Toxicidad	Suscep. al pastoreo	Gtaxo zoo
I 	Organismos pequeños con alta relación superficie/volumen <i>Chlorella minutissima</i> <i>Monoraphidium minutum</i>	2,08	12,9	5	0	Alta (pero con alta tasa de recuperación)	Rotíferos
II 	Pequeños organismos flagelados con estructuras silíceas <i>Chromulina gyrans</i> <i>Dinobryon cylindricum</i>	0,54	626	7,3	0	Baja	-
III 	Filamentos largos con aerótopos <i>Anabaena</i> sp. <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i>	0,67	1541	90	1	Baja	Calanoides
IV 	Organismos de tamaño medio, sin estructuras especializadas <i>Scenedesmus acutus</i> <i>Chlorella</i> sp.	1,49	1543	21,8	0	Alta	Cladóceros Rotíferos
V 	Flagelados unicelulares de mediano y gran tamaño <i>Chlamydomonas reinhardi</i> <i>Rhodomonas</i> sp.	0,89	2444	11,6	1	Media	Cladóceros Calanoides
VI 	Organismos no flagelados con estructuras silíceas <i>Thalassiosira weissflogi</i> <i>Cyclotella</i> sp.	0,93	3143	34	0	Media	Cladóceros Calanoides
VII 	Colonias grandes con mucílago <i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Aphanocapsa delicatissima</i>	0,94	43152	19	1	Baja	-

Tabla 2. Descripción del comportamiento de pastoreo , rangos de tamaño (μm), tamaño estimado de presas de los principales grupos taxonómicos herbívoros del zooplancton (Gtaxo).

GTAXO	COMPORTAMIENTO DE PASTOREO	RANGO DE TAMAÑO (μm)	TAMAÑO DE PRESAS
ROTÍFEROS 	Filtradores generalistas, con baja selectividad por el alimento (Hansen et al., 1994; Reynolds, 2006)	30-200	Fitoplancton de pequeño tamaño (ej. GFBM I, IV) (Hansen et al., 1994; Reynolds, 2006)
CLADÓCEROS 	(Hansen et al., 1994; Reynolds, 2006)	200-3000	Amplio espectro de tamaño de presas (ej. GFBM IV, V, VI) (Hansen et al., 1994; Reynolds, 2006)
COPÉPDOS CALANOIDES 	Selectivos, gracias a la presencia de mecano y quimiorreceptores y al mayor desarrollo de los aparatos filtradores (Koehl & Strickier, 1981; Hansen et al., 1994; Barnett et al., 2007; Fuchs & Franks, 2010)	200-2000	Fitoplancton de gran tamaño (ej. GFBM III, V, VI)

CAPÍTULO 1: APROXIMACIÓN FUNCIONAL AL ANÁLISIS DE LA DINÁMICA TEMPORAL DEL PLANCTON EN LAGOS SOMEROS DE DIFERENTES REGIONES CLIMÁTICAS

1.1. INTRODUCCIÓN

1.1.1. Sucesiones en el plancton

Una sucesión es entendida como una secuencia de reemplazo de especies que ocurre a consecuencia de eventos previos, impulsada por las relaciones entre los organismos de la comunidad, por los cambios que éstos generan en las condiciones ambientales, así como por las forzantes externas (Reynolds, 1980; Reynolds, 1993).

El proceso de sucesión se inicia con la acumulación de biomasa de organismos de pequeño tamaño y altas tasas de crecimiento (estrategas r), que en el transcurso de la sucesión son reemplazados por organismos de mayor tamaño y menores tasas de crecimiento, pero mejor adaptados en la competencia por los recursos (estrategas k). Gracias al pequeño tamaño y a los cortos tiempos generacionales de sus organismos, las comunidades planctónicas presentan un rápido desarrollo de individuos, poblaciones y comunidades habilitando a observar en un corto plazo (por ej. meses a un año) una sucesión ecológica completa (Sommer, 1989). En todas las sucesiones incluyendo a las que ocurren en el ambiente pelágico se observa una tendencia al aumento en la complejidad y diversidad de los organismos, y a la disminución en productividad (Reynolds, 1980; Reynolds, 1993). La intervención de forzantes externas, algunos de ellos disturbios (cambios de temperatura, eventos de mezcla inducidos por el viento y/o precipitaciones, remoción de predadores, etc.) alteran el proceso de sucesión, con pérdida de biomasa y exclusión de algunos organismos que rápidamente son reemplazados por otros mejor adaptados a las nuevas condiciones. En las condiciones cambiantes del ambiente pelágico de los lagos someros, las comunidades planctónicas presentan una considerable variabilidad en su estructura (Reynolds, 1993).

1.1.2. Factores ambientales estructuradores de las comunidades planctónicas

La temperatura afecta las tasas de todos los procesos metabólicos de los organismos (Brown et al., 2004). Asimismo, su variación latitudinal y estacional influye sobre la estructura de tamaños y la abundancia de organismos en las diferentes regiones climáticas y estaciones del año. En términos generales, tanto para el zooplancton como para el fitoplancton, que a mayores temperaturas menor es el tamaño de los organismos y mayor su abundancia (Atkinson, 1994; Gillooly & Dodson, 2000; Gillooly, 2000; Lacerot et al., 2012; Kruk et al., 2016; Brown et al., 2004).

La disponibilidad de nutrientes (N, C, P y Si), esenciales para el proceso de fotosíntesis, son importantes estructuradores de la comunidad de fitoplancton e indirectamente del zooplancton. La disponibilidad de luz varía en el tiempo y con la región climática generando diferencias estacionales y latitudinales en la productividad primaria (Winder & Sommer, 2012). Las pérdidas por sedimentación y/o arrastre también influyen en la estructura de ambas comunidades (Reynolds, 2006; Lampert & Sommer, 2007; Sommer et al., 2012). De igual modo las variaciones latitudinales en el régimen de precipitaciones pueden disminuir la productividad primaria, al disminuir la disponibilidad de luz por aumento de la mezcla y de nutrientes por efecto de dilución, como incrementarla mediante el aumento en la concentración de nutrientes arrastrados desde la cuenca por escorrentía (De Domitrovic, 2003; Loverde-Oliveira et al., 2009).

1.1.3. Interacciones bióticas como estructuradoras de las comunidades planctónicas

En lagos someros templados, es ampliamente reconocido que las interacciones biológicas influyen en la productividad y en la dinámica de las comunidades de fitoplancton y zooplancton (McQueen et al., 1989; Lampert & Sommer, 2007; Reynolds, 2006). La palatabilidad del fitoplancton para el zooplancton varía en función de su morfología (tamaño, presencia de espinas, presencia de mucílago, exoesqueleto de sílice, etc.) (Bergquist et al., 1985; Hamm et al., 2003), fisiología (producción de toxinas) (Wilson et al., 2006; Sterner et al., 1993) y calidad nutricional (Ahlgren et al., 1990). La presencia de fitoplancton no palatable limita la biomasa de zooplancton (Sterner et al., 1993); mientras que en presencia de fitoplancton palatable el mayor aprovechamiento de la

productividad primaria por el zooplancton permite sostener un mayor número de niveles tróficos, mediante un control ascendente o "bottom-up" (McQueen et al., 1989). Por su parte, el zooplancton es capaz de estructurar a la comunidad de fitoplancton (en biomasa, tamaños y especies dominantes) a través de la presión de pastoreo (Sommer, 1988; Brooks & Dodson, 1965). Dicha presión de pastoreo dependerá, entre otros factores, de la estructura de tamaños y grupos del zooplancton, determinada a su vez por la presión de predación ejercida por peces planctívoros y macroinvertebrados. En pocas palabras, en ausencia de planctívoros el zooplancton se compone de filtradores de gran tamaño (ej.: cladóceros) capaces de controlar la comunidad de fitoplancton, mientras que en abundancia de planctívoros la comunidad de zooplancton estará compuesta por organismos de pequeño tamaño (ej. rotíferos) sin capacidad de ejercer un control importante sobre la comunidad de fitoplancton (Brooks & Dodson, 1965; Sommer et al., 2012; Sommer et al., 1986; Sommer, 2008). Este tipo de control descendente o "top-down" (Sommer, 2008; McQueen et al., 1986) suele ser más pronunciado en los lagos someros que en los profundos (Jeppesen et al., 1997). En lagos templados la remoción de planctívoros, o la introducción de peces piscívoros que controlen la abundancia de los primeros, puede ser utilizado como herramienta de biomanipulación (Perrow et al., 1997; Jeppesen et al., 2012). La presencia de vegetación acuática puede debilitar las relaciones antes mencionadas (Meerhoff et al., 2007b). Las plantas sumergidas proporcionan refugio contra planctívoros durante las horas de luz, permitiendo la presencia de grandes cladóceros en la comunidad de zooplancton y de una alta presión de pastoreo sobre el fitoplancton, a pesar de una importante abundancia de planctívoros (Timms & Moss, 1984; Burks et al., 2002). Al mismo tiempo las macrófitas compiten con el fitoplancton en la captación de luz y nutrientes disueltos en el agua al tiempo que generan sustancias alelopáticas tóxicas para el fitoplancton (Van Donk & Van de Bund, 2002; Vanderstukken et al., 2011) .

Estos patrones observados en los climas templados se complejizan hacia los climas más cálidos, fundamentalmente debido al mayor rol de los procesos de omnivoría en la comunidad de peces, a las variaciones en la estructura de tamaños de las comunidades de zooplancton y de peces y a cambios importantes en los ciclos de vida de las especies (ej.

mayor número de eventos reproductivos) (Meerhoff et al., 2007a; Iglesias et al., 2008, 2011, 2016; Teixeira De Mello et al., 2009; Kosten et al., 2009b; Lacerot et al., 2012).

1.1.4. Modelos que describen la dinámica temporal del plancton

El modelo PEG (de sus siglas en inglés "Plankton Ecology Group") planteado en 1986 por Sommer et al. para lagos templados profundos, describe conceptualmente la dinámica estacional del plancton en términos de biomasa totales y especies representativas, en función de sus variables condicionantes. Este modelo considera el rol de los cambios estacionales en los factores bióticos y abióticos que determinan la sucesión del plancton en base a una descripción de 24 pasos. Posteriormente se incluyó en este modelo el rol del loop microbiano, del parasitismo y de la limitación por calidad del alimento (Sommer et al., 2012). El modelo PEG fue extendido en 2012 por De Senerpont Domis et al., incluyendo predicciones teóricas para el plancton de lagos tropicales y polares, tanto someros como profundos, únicamente en términos de biomasa total. Dichas aproximaciones no incluyen la descripción de lagos subtropicales o lagos polares con diferentes condiciones tróficas y no detallan claramente en base a qué información se plantean las predicciones.

1.1.5. Objetivo

El presente capítulo tiene como objetivo complementar la descripción de la dinámica de las comunidades de fitoplancton y zooplancton en lagos someros de diferentes regiones climáticas. La estrategia de trabajo se basa en una revisión bibliográfica sistematizada para lagos someros tropicales, subtropicales, templados y subpolares. En la misma se buscó identificar para cada región climática los patrones de estacionalidad y el principal factor (abiótico o biológico) responsable de estructurar las comunidades cuya información fue resumida en GFBM del fitoplancton y grupos taxonómicos del zooplancton. En este marco se incluyó dentro de las predicciones que el aumento de la temperatura hacia las regiones cálidas resulta en un aumento de la biomasa del fitoplancton y de la ocurrencia de especializaciones (ej. presencia de células diferenciadas); y en una disminución del tamaño de los organismos del zooplancton.

1.2. METODOLOGÍA

Se llevó a cabo una revisión bibliográfica sobre trabajos enfocados en el análisis de la dinámica temporal de comunidades de fitoplancton y/o zooplancton para lagos someros de diferentes regiones climáticas (tropicales, subtropicales, templadas y subpolares-polares). Se buscó incluir la mayor cantidad posible de información para lagos someros sudamericanos, siendo considerados trabajos que presentaran al menos un muestreo por estación.

Dentro de la categoría de lagos someros se incluyen todos aquellos que no muestran importantes períodos de estratificación térmica y cuya profundidad media no supera los 5 metros (Padisák & Reynolds, 2003). Para la delimitación latitudinal entre las diferentes regiones climáticas se utilizó como base la clasificación climática de Köppen-Geiger de 1900. Esta clasificación se basa en diferencias entre regiones en el tipo de vegetación terrestre, así como en la media anual de precipitaciones y temperatura del aire (Peel et al., 2007; Kottek et al., 2006).

Para cada lago de cada región climática se identificaron los patrones estacionales y el principal factor estructurador de las comunidades de plancton, entendiendo como tal a la variable ambiental o biológica identificada por los autores como la más importantes en explicar a la comunidad planctónica. Se extrajo información sobre especies de fitoplancton y zooplancton dominantes que fueron agrupadas en GFBM de fitoplancton y en grupos taxonómicos del zooplancton. Para cada una de las regiones climáticas y en función del principal factor estructurador se confeccionaron una serie de descripciones sobre la dinámica temporal del fitoplancton y zooplancton a lo largo de un año. Asimismo, para cada estación y región climática se registró el máximo valor de biomasa y/o abundancia de los GFBM y grupos de zooplancton dominantes presentado en la bibliografía. Para aquellas regiones climáticas para las cuales no fue posible extraer relaciones de biomasa de la bibliografía (ej. climas subpolares) se utilizaron las predicciones sobre las variaciones en biomasa total de zooplancton y fitoplancton en función de la latitud realizadas en Meerhoff et al. (2012). La bibliografía citada para la confección de las predicciones se resume en el Anexo 1.

1.3. RESULTADOS

Se incluyeron un total de 30 artículos que cumplieron con los criterios ya mencionados (Tabla 1.1). Para climas templados y fríos (polares y subpolares) la mayor parte de la bibliografía disponible se basó en estudios de lagos del hemisferio norte, siendo escasa la información para el hemisferio sur. Para lagos tropicales y subtropicales la amplia mayoría de los trabajos en lagos someros pertenecen a lagos sudamericanos, siendo sin embargo mejor descritos los patrones estacionales para el caso de los lagos tropicales. En el caso de lagos subtropicales fueron escasos los trabajos cuyo objetivo fuese comprender la dinámica estacional de las comunidades.

Tabla 1.1. Descripción de la base de datos utilizada para el análisis, indicando para cada región climática el número de citas consultadas, número de lagos, la delimitación latitudinal, el continente mayormente representado (CR), el factor estructurador de la comunidad planctónica (F.Est.), el patrón de estacionalidad (Est.) y, así como los GFBM de fitoplancton (I al VII) y grupos taxonómicos (Gtaxo) de zooplancton dominantes (en biomasa y/o abundancia) por estación.

	TEMPLADO		SUBTROPICAL		TROPICAL		SUBPOLAR Y POLAR	
N° CITAS	5		9		11		5	
N° LAGOS	16		20		58		12	
LATITUDES	35°-50°N/35°-50°S		23°-35°N/23°-35°S		23°N-23°S		50°-70°N/50°-70°S	
CR	Europa		Sudamérica		Sudamérica		Groenlandia y Alaska	
F. EST.	Conformación de agua turbia por fitoplancton o conformación de agua clara		Presencia/ausencia plantas sumergidas		Hidrología (clima árido o húmedo)		Presencia/ausencia peces planctívoros	
EST.	otoño-invierno	primavera-verano	otoño-invierno	primavera-verano	lluvia	sequía	hielo	des-hielo
GFBM	I, II, VI, V	III, IV, VII	I, II, V	IV, VII, III	III, IV, V, VI	I, II, V, VII	II, V	VI
GTXO	Cladóceros, Calanoides		Cladóceros, Calanoides	Rotíferos, Nauplios	Rotíferos, Calanoides		Rotíferos, Calanoides, Cladóceros	

1.3.1. Lagos templados

Las predicciones formuladas para los climas templados se basaron en información de 16 lagos, 10 de los cuales pertenecen a Europa y solo 6 al continente sudamericano.

El patrón estacional observado para las comunidades planctónicas de los climas templados responde a las variaciones en la disponibilidad de luz y temperatura (Scheffer, 2004). El inicio de la sucesión ocurre con la llegada de la primavera (aumento en temperatura y horas de luz) y concluye al finalizar el otoño, siendo los meses de invierno los de menor actividad biológica fundamentalmente en los casos donde se congela la superficie del lago (Sommer et al., 2012).

La poca profundidad condiciona una mayor interacción entre los sedimentos y la columna de agua, y la posibilidad de un mayor desarrollo en biomasa de plantas sumergidas (Scheffer, 2004; Jeppesen et al., 1997). De acuerdo con Scheffer et al. (1993), la presencia de plantas sumergidas promueve una configuración del sistema denominado de agua clara, con baja o moderada biomasa de fitoplancton y mayor número de niveles tróficos. Por el contrario, en ausencia de plantas sumergidas predominan regímenes de agua turbia, con ausencia de piscívoros y frecuentes floraciones de fitoplancton (Jeppesen et al., 2000). El primer escenario puede ser asociado a sistemas con baja o moderada concentración de nutrientes, mientras que el segundo escenario se asocia a una concentración media o alta de nutrientes (fundamentalmente fósforo total, PT) (Jeppesen et al., 2005; Jeppesen et al., 2007).

1.3.1.a. Lagos templados con baja concentración de nutrientes y biomasa algal

En estos lagos el crecimiento del fitoplancton se encuentra limitado por la presencia de plantas sumergidas que compiten por los nutrientes y la luz, disminuyen la resuspensión de sedimentos y producen sustancias alelopáticas tóxicas (Van Donk & Van de Bund, 2002). Al mismo tiempo las plantas habilitan una mayor presión de pastoreo al proporcionar refugio para el zooplancton frente a peces planctívoros, permitiendo a la comunidad de zooplancton incrementar su biomasa y la proporción de grandes cladóceros (Timms & Moss, 1984; Burks et al., 2002). Así, el aprovechamiento de la producción primaria por la vía herbívora permite sustentar un mayor número de niveles

tróficos (en caso que los tenores de nutrientes lo permitan), con presencia de piscívoros que controlan la comunidad de planctívoros (Jeppesen et al., 2000).

En estos lagos (Figura 1.1.a) los meses de invierno y otoño se caracterizan por una baja biomasa de fitoplancton, con dominancia de los GFBM I, II, IV y V (Jeppesen et al., 2007; Jeppesen et al., 2005). Con la llegada de la primavera aparecen estrategias r de pequeño tamaño que rápidamente dan lugar a una alta biomasa de estrategias k, incluyendo los GFBM IV, V y VI, con mayores tamaños y requerimientos (Jeppesen et al., 2007; Jeppesen et al., 2005). La biomasa total de zooplancton acompaña estas variaciones del fitoplancton con un máximo hacia finales de la primavera, donde dominan grandes cladóceros. El incremento de biomasa del zooplancton se debe por un lado a la eclosión de huevos de resistencia y aumento de la actividad reproductiva en la primavera, así como por la abundancia de fitoplancton palatable (Sommer et al., 2012). La presión de pastoreo ejercida por el zooplancton produce hacia mediados de la primavera lo que se conoce como "fases de agua clara", caracterizada por la disminución abrupta en la biomasa de fitoplancton (Lampert & Sommer, 2007). La "fase de agua clara" actúa como un disturbio que genera el reinicio de la sucesión facilitando hacia finales del verano la aparición y dominancia de GFBM no palatables como ser el VII y el III (Jeppesen et al., 2007; Jeppesen et al., 2005), que sin embargo dominan en menor medida que en lagos turbios. El máximo de verano en el fitoplancton no ocurre en lagos oligotróficos ya que la alta biomasa de fitoplancton durante la primavera genera un agotamiento de los recursos (Sommer et al 2012). En el caso del zooplancton, como respuesta a la ausencia de alimento palatable y al incremento en la proporción de estadios larvales y juveniles de peces planctívoros, se produce una disminución en biomasa fundamentalmente de grandes cladóceros (Jeppesen et al., 2007). Resultados similares en cuanto a la dominancia de GFBM del fitoplancton por estación han sido encontrados en modelos matemáticos (Reynolds et al., 2014).

1.3.1. b. Lagos templados con alta concentración de nutrientes y elevada biomasa algal

Un aporte considerable de nutrientes puede promover el reemplazo en la dominancia de productores primarios, concretamente desde las plantas sumergidas al fitoplancton. En esta transición, se limita la disponibilidad de luz para las plantas y se genera el pasaje a una configuración denominada de agua turbia por fitoplancton (generalmente asociado a

condiciones eutróficas o hipereutróficas) (Scheffer & Carpenter, 2003; Scheffer & van Nes, 2007).

En función de la literatura analizada para lagos con estas características la biomasa total de fitoplancton presenta tres máximos (Figura 1.1.b). El primero, en primavera es generado por el aumento en la temperatura y disponibilidad de luz, y al igual que en los lagos claros suele comenzar con estrategias r de pequeño tamaño (GFBM I y IV) que son reemplazados por estrategias k de mayores tamaños de los GFBM IV y V (Abrantes et al., 2006). Hacia finales del verano y gracias al exceso de nutrientes se produce el mayor máximo en la biomasa de fitoplancton, con dominancia de estrategias k de los GFBM III y/o VII (Abrantes et al., 2006). El tercer y menor de los máximos de biomasa del fitoplancton ocurre a mediados del otoño, con dominancia fundamentalmente del GFBM VI (Jeppesen et al., 2005). La biomasa de zooplancton también presenta un máximo a finales de la primavera, con dominancia de cladóceros (Jeppesen et al., 2005). Sin embargo, la baja relación peces piscívoros/peces planctívoros, y la ausencia de refugio en las plantas sumergidas provoca una alta presión de predación sobre el zooplancton que impide la generación de la "fase de agua clara" (Scheffer & van Nes, 2007; Jeppesen et al., 2007; Jeppesen et al., 2005). Los meses de frío, con una disminución en la actividad y en la abundancia de planctívoros habilitan un nuevo máximo en la biomasa del zooplancton con dominancia de cladóceros y calanoides (Jeppesen et al., 2005). Este pequeño pico de biomasa no se genera en lagos con estado de agua clara por la baja disponibilidad de alimento (Sommer et al., 2012).

En el caso particular de lagos hipereutróficos las cianobacterias de los GFBM III y/o VII pueden dominar durante largos períodos del año. Al tiempo que, en particular los lagos con una baja relación nitrógeno (N): fósforo (P) suelen estar dominados durante gran parte del año por representantes del GFBM III con capacidad de fijar N (Scheffer et al., 1997). La forma filamentosa, sumado a la posible toxicidad y baja calidad nutricional hacen a estos grupos muy poco palatables para el zooplancton (Bergquist et al., 1985; Wilson et al., 2006; Sterner et al., 1993; Ahlgren et al., 1990). La acumulación de biomasa del fitoplancton y su bajo aprovechamiento por el zooplancton generan alta concentración de materia orgánica particulada y alta actividad de microorganismos, que

generan condiciones de anoxia y promueven la muerte de peces y otros organismos acuáticos (Bronmark & Weisner, 1992).

1.3.2. Lagos subtropicales

Las predicciones sobre lagos subtropicales incluyeron información sobre 20 diferentes lagos, 11 pertenecientes a Norteamérica (Florida, EEUU) y 9 a Sudamérica (Argentina y Uruguay).

Al igual que en los climas templados, la estacionalidad en la comunidad planctónica sigue las cuatro estaciones del año (otoño, invierno, primavera y verano), siendo sin embargo la diferencia en temperatura y disponibilidad de luz entre estaciones menos pronunciada (Peel et al., 2007). El invierno subtropical no constituye un período de escasa disponibilidad de luz, ni de formación de una capa de hielo sobre la superficie de los lagos lo que permite una productividad primaria menos variable en el transcurso del año que en climas templados (Moustaka-Gouni et al., 2014).

A su vez, los lagos subtropicales se diferencian de los templados en los rasgos de historia de vida y en la estructura de las comunidades de peces (Teixeira De Mello et al., 2009; Goyenola et al., 2011). Se caracterizan por una abundancia alta de peces pequeños, alto número de cohortes a lo largo de un mismo año y una mayor proporción de planctívoros/piscívoros que la observada en lagos templados, siendo por lo tanto más importante el rol de los procesos de omnivoría (Teixeira De Mello et al., 2009; Goyenola et al., 2011; Meerhoff et al., 2007; Iglesias et al., 2016). La alta abundancia y diversidad de peces planctívoros presenta alta agregación en torno a la vegetación sumergida disminuyendo el efecto de refugio proporcionado por las plantas hacia el zooplancton (Meerhoff et al., 2007b; Meerhoff et al., 2007a). En este escenario la comunidad de zooplancton se compone de organismos de pequeño tamaño, con baja biomasa de grandes cladóceros (ej. *Daphnia sp.*) y baja presión de pastoreo sobre el fitoplancton (Iglesias et al., 2007; Iglesias et al., 2011; Mazzeo et al., 2003).

La presencia o ausencia de plantas sumergidas estructura a la comunidad de plancton de los lagos someros subtropicales habilitando principalmente dos escenarios:

1.3.2. a. Lagos subtropicales con plantas sumergidas

En estos lagos (Figura 1.2.a), durante los meses de frío (otoño-invierno), la comunidad de fitoplancton presenta baja biomasa con dominancia de los GFBM I, V y II (Pacheco et al., 2010), y al llegar la primavera se produce un incremento de la biomasa de fitoplancton y un recambio de los GFBM, con dominio de los GFBM IV, VII y III (Pacheco et al., 2010). Debido a que las plantas sumergidas compiten con el fitoplancton por nutrientes y luz, en presencia de plantas el fitoplancton no logra alcanzar grandes biomásas. El zooplancton muestra un patrón de biomasa contrario al fitoplancton, con mayores biomásas en los meses de otoño e invierno cuando la actividad reproductiva de los peces es menor y menor la predación sobre el zooplancton (Havens et al., 2015). En este período ocurre en la comunidad de zooplancton el dominio de cladóceros y calanoides. Con el aumento de la temperatura en primavera aumenta la actividad de los peces y la presión sobre el zooplancton, que pasa a ser dominado por rotíferos y nauplios.

1. 3. 2. b. Lagos subtropicales sin plantas sumergidas

En ausencia de plantas sumergidas (Figura 1.2.b) y sin competencia por nutrientes y luz el fitoplancton alcanza mayores biomásas. Sin embargo, el patrón de GFBM se mantiene con dominio de los GFBM I, V y II en los meses fríos, IV, VII y principalmente III en primavera y verano (Pacheco et al., 2010; Mazzeo et al., 2003). Al igual que con el fitoplancton el patrón estacional en la biomasa y composición de grupos del zooplancton es similar al de los lagos con plantas (Iglesias et al., 2011). En casos de alta concentración de nutrientes la comunidad de fitoplancton puede ser dominada durante todo el año por representantes del GFBM III (Kruk et al., 2002).

1.3.3. Lagos tropicales

Las predicciones sobre lagos tropicales incluyeron información sobre 58 lagos diferentes, pertenecientes a Sudamérica (Brasil).

Las regiones tropicales se caracterizan por presentar la mayor disponibilidad de luz y las mayores temperaturas, tanto en la superficie como en la columna de agua y a lo largo de todo el año (Lewis, 1987; Lewis, 1996). La baja variabilidad anual y estacional en luz y temperatura ha llevado a los investigadores en limnología a considerar baja o nula la estacionalidad de las comunidades planctónicas tropicales (De Senerpont Domis et al., 2013; Lewis, 1987). Sin embargo, ha sido demostrado que la productividad primaria no es constante a lo largo del año (Melack, 1979), siendo el régimen de precipitaciones el causante principal de su variabilidad e identificándose una estación lluviosa y una seca (Peel et al., 2007). La lluvia puede actuar como un disturbio generando importantes pérdidas de biomasa en el plancton, ya sea por efecto de la mezcla y resuspensión como por efecto de lavado (Loverde-Oliveira et al., 2009). Al mismo tiempo, también puede favorecer el enriquecimiento en nutrientes por aumento de la escorrentía y de la mezcla vertical, favoreciendo la productividad primaria (Melack, 1979). De este modo la lluvia como disturbio externo genera el reinicio de la sucesión y a su vez produce rápidas e importantes variaciones en biomasa y en composición de especies del plancton (De Domitrovic, 2003; Loverde-Oliveira et al., 2009). En comparación con el fitoplancton, la biomasa de zooplancton es baja y relativamente constante a lo largo del año (Eskinazi-Sant'Anna et al., 2007; Almeida et al., 2009). La baja biomasa de zooplancton se produce como consecuencia de la alta presión de predación provocada tanto por invertebrados (ej. *Chaoborus*) como por peces planctívoros (Pujoni et al., 2016; Attayde & Hansson, 2001). Estos últimos son especialmente abundantes en lagos tropicales donde presentan el mayor número de eventos reproductivos a lo largo del año (Pujoni et al., 2016). La alta presión de predación no sólo repercute en la biomasa total del zooplancton sino también en una composición por organismos de pequeño tamaño incapaces de ejercer control sobre el fitoplancton, lo cual promueve condiciones de agua turbia y un rol importante de la vía microbiana (Sarmiento, 2012; Menezes et al., 2011).

1.3. 3.a Lagos tropicales húmedos

Los lagos tropicales húmedos (Figura 1.3.a) se localizan en las regiones central y noroeste del continente sudamericano (Sarmiento et al., 2013) y se caracterizan por un promedio anual de precipitaciones de hasta 1600mm, concentrado en una estación lluviosa que generalmente abarca los meses de julio a enero (Loverde-Oliveira et al., 2009; Frutos et

al., 2006). Dentro de las zonas tropicales húmedas es posible identificar dos tipos de lagos: aquellos que permanecen aislados durante todo el año (Almeida et al., 2009) y aquellos lagos que pertenecen a las planicies de inundación de grandes ríos y que durante la temporada lluviosa se conectan con el río y con otros lagos (Loverde-Oliveira et al., 2009; Huszar & Reynolds, 1997; Frutos et al., 2006). Si bien existen diferencias entre estos lagos, siendo mayor la variabilidad en las condiciones abióticas y en la composición de la comunidad planctónica en los lagos de planicies de inundación, ambos tipos de lagos serán descriptos en conjunto. En ambos casos las precipitaciones durante la estación lluviosa permiten definir dos claros períodos desde el punto de vista hidrológico y para la dinámica de la comunidad planctónica (De Domitrovic, 2003): la fase de aguas altas o potamofase y la fase de aguas bajas o limnofase.

La fase de máximo nivel de agua o potamofase se corresponde con la estación lluviosa. Al comienzo de esta etapa dominan los GFBM IV y VI con diatomeas pequeñas. Hacia los meses finales de la potamofase el lago se encuentra en su máximo volumen de agua y la turbidez y concentración de nutrientes son mínimas produciéndose la dominancia de los GFBM V, II, VII y I (Huszar & Reynolds, 1997; De Domitrovic, 2003). El zooplancton se encuentra siempre dominado por rotíferos (Almeida et al., 2009; Frutos et al., 2006). En el caso particular de los lagos de planicie de inundación en esta fase los diferentes cuerpos de agua se conectan entre sí y con el río. Los pulsos de inundación generados durante esta etapa constituyen un importante factor de disturbio para la comunidad de fitoplancton con importantes pérdidas por lavado y con el posible reinicio de la sucesión a partir del ingreso de nuevas especies (inóculos) provenientes de los ríos u otros lagos (Huszar & Reynolds, 1997; De Domitrovic, 2003).

La limnofase corresponde a la estación de sequía y al mínimo nivel de agua en los lagos. En esta etapa la concentración de nutrientes y la turbidez son máximas y coinciden con un máximo en la biomasa de fitoplancton. Los GFBM más representativos en biomasa de esta son el V, VI, III y I (Loverde-Oliveira et al., 2009). El zooplancton está dominado por rotíferos, con muy baja biomasa de cladóceros y copépodos (Almeida et al., 2009; Frutos et al., 2006). Durante esta fase en las planicies de inundación los diferentes cuerpos de agua, pequeñas lagunas y cauces de los ríos, quedan aislados entre sí permitiendo a la

comunidad planctónica de cada cuerpo de agua seguir su propio proceso de sucesión (De Domitrovic, 2003).

Las macrófitas representan un porcentaje importante de la biomasa total de los productores primarios en estos lagos, principalmente durante la potamofase. Sin embargo, no proveen al mesozooplancton de refugio contra depredadores, como ocurre en lagos templados (Loverde-Oliveira et al., 2009) gracias a que albergan una importante fauna de pequeños peces planctónicos e invertebrados que se alimentan exclusivamente de zooplancton y que pueden contribuir a la baja biomasa de cladóceros y copépodos (Sarmiento, 2012; Pujoni et al., 2016). Esto contribuye al bajo impacto de pastoreo sobre el fitoplancton.

1.3.3.b - Lagos tropicales semi-áridos

Los lagos tropicales semi-áridos (Figura 1.3.b) se localizan en su mayoría en la región del Nordeste de Brasil (Sarmiento et al., 2013) y se caracterizan por presentar una estación de sequía extrema con un balance de agua negativo (i.e mayor evaporación que precipitación), durante la mayor parte del año (Dantas et al., 2012). La precipitación media anual no supera los 750mm y se concentra entre enero y mayo, mientras la estación seca se extiende por aproximadamente 7 meses (da Costa et al., 2015).

Los cambios en precipitaciones generan cambios en el volumen total de agua afectando la concentración de nutrientes y los procesos de mezcla de los lagos (Dantas et al., 2012). Durante la temporada de sequía el volumen total de agua disminuye significativamente provocando un aumento en la concentración de nutrientes y en la biomasa total de fitoplancton. En esta temporada la alta estabilidad de la columna de agua propicia la dominancia de representantes del GFBM VII (Medeiros et al., 2015). Al comenzar las temporadas de lluvia se rompe la estabilidad de la columna de agua generándose un recambio de GFBM con co-dominancia durante un breve período de los GFBM VI, II y V (Bouvy et al., 1999; Medeiros et al., 2015). Avanzado el período de lluvias y en condiciones de inestabilidad de la columna de agua, el GFBM III se establece como dominante (Bouvy et al., 1999; Medeiros et al., 2015). Un segundo escenario puede plantearse para aquellos lagos donde la acción de los vientos es muy importante y la mezcla vertical durante la estación seca produce una alta resuspensión de sedimentos,

que generan alta turbidez en la columna de agua. En este escenario disminuye la disponibilidad de luz y la biomasa de fitoplancton decrece, siendo dominantes los flagelados potencialmente mixótrofos (GFBM II) (da Costa et al., 2015). En cualquiera de los dos escenarios, y en ambas estaciones del año el zooplancton se encuentra dominado por rotíferos y copépodos pequeños con baja biomasa total (Bouvy et al., 1999; Eskinazi-Sant'Anna et al., 2007).

1.3. 4. Lagos subpolares y polares

Las predicciones en relación a los lagos de climas fríos se basaron fundamentalmente en información de 9 lagos polares y subpolares pertenecientes al hemisferio norte (Groenlandia, Alaska). Se incluyó información únicamente de 3 lagos polares pertenecientes al hemisferio sur, todos de Bahía Esperanza en la península antártica. Son especialmente escasos los trabajos con datos estacionales para lagos subpolares del hemisferio sur, por ejemplo pertenecientes al continente sudamericano.

Para los lagos polares y subpolares la dinámica de las comunidades biológicas se encuentra fuertemente ligada a la estacionalidad en la disponibilidad de luz y a las bajas temperaturas, que condicionan a las diferentes formas de vida (Laybourn-Parry, 2002). La irradiancia anual a altas latitudes es hasta un 50% menor que en las regiones tropicales, y en los meses de invierno cuando las superficies se encuentran cubiertas de hielo o nieve una importante cantidad de dicha irradiancia se pierde por reflexión (albedo) (Vincent et al., 2008). Los lagos suelen permanecer aislados por una cubierta de hielo en los meses de invierno, con una actividad biológica mínima. En el verano, el deshielo y el aumento en la disponibilidad de luz son acompañados de una nueva explosión de vida. Así la estacionalidad está condicionado a la dinámica de hielo y deshielo, al tiempo que durante los períodos sin cobertura de hielo el principal factor estructurador lo constituye la presión de predación ejercida por peces planctívoros que afecta la estructura de tamaños y la biomasa total de la comunidad de zooplancton (Davidson et al., 2011). Las bajas temperaturas con largos períodos de congelamiento, así como la productividad del sistema puede generar la ausencia de peces planctívoros (Davidson et al., 2011). Así,

según la presencia o ausencia de peces planctívoros son posibles dos escenarios: uno con alta biomasa de planctívoros y por consiguiente una baja presión de pastoreo del zooplancton sobre el fitoplancton, y un segundo escenario con baja biomasa de planctívoros y una comunidad de zooplancton capaz de ejercer una fuerte presión de pastoreo sobre el fitoplancton.

El período comprendido por los meses de invierno, común para ambos escenarios mencionados puede durar entre 6 y 9 meses. Durante este período la formación de hielo en las capas superiores de los lagos mantiene a la columna de agua aislada. Se ven impedidos los procesos de mezcla inducidos por el viento junto con el intercambio de nutrientes y oxígeno con el aire (Vincent et al., 2008). A esta condición puede sumarse una capa de nieve sobre la cubierta de hielo, impidiendo la penetración de la luz y manteniendo la temperatura de la columna de agua baja y constante (Kalinowska & Grabowska, 2016). Durante este período la productividad primaria disminuye hasta ser, en algunos casos, prácticamente nula. En este contexto dominan especies de fitoplancton mixótrofo, capaces de aprovechar la materia particulada y las bacterias en lugar de depender del proceso de fotosíntesis; así como las especies con flagelo que les permite desplazarse hacia zonas de la columna de agua más iluminadas o con mayor disponibilidad de nutrientes (Kalinowska & Grabowska, 2016; Laybourn-Parry & Marshall, 2003). Los GFBM dominantes esperados durante los meses de invierno serán el II y V (en orden de biomasa). Durante el invierno el aprovechamiento de la materia orgánica particulada representa el principal flujo de carbono en el sistema, predominando la vía microbiana sobre la vía trófica clásica (Laybourn-Parry & Marshall, 2003; Kalinowska & Grabowska, 2016; Vincent et al., 2008). El zooplancton es dominado en biomasa por rotíferos, y el protozooplancton juega un papel muy relevante con importante biomasa de ciliados y flagelados (Davidson et al., 2011). Al mismo tiempo durante el invierno los virus juegan un rol fundamental, provocando la lisis de bacterias, fitoplancton y probablemente de protistas heterótrofos y aportando carbono a la vía microbiana (Laybourn-Parry, 2002; Laybourn-Parry et al., 2001).

La llegada del verano está asociada a una mayor disponibilidad de luz y a un aumento de la temperatura que induce el deshielo, permitiendo nuevamente el contacto de la superficie del lago con el aire. La acción del viento provoca procesos de mezcla que

habilitan la resuspensión de nutrientes (Vincent et al., 2008). Se produce un traspaso desde la dominancia de la vía microbiana hacia la dominancia de la vía trófica clásica y la comunidad de fitoplancton pasa a ser dominada por diatomeas y dinoflagelados fotosintetizadores (Laybourn-Parry & Marshall, 2003; Kalinowska & Grabowska, 2016), siendo los GFBM dominantes el VI y el V.

En presencia de peces planctívoros (Figura 4.a) la biomasa total, así como la estructura de especies y tamaños del zooplancton se encuentra condicionada por la presión de predación (Davidson et al., 2011; Vincent et al., 2008). En este escenario la biomasa de grandes cladóceros y calanoides se mantiene baja y la presión de pastoreo sobre el fitoplancton es débil, permitiendo al fitoplancton alcanzar las mayores biomásas. Por otro lado, en ausencia de peces planctívoros (Figura 4.b) o cuando la abundancia de los mismos es suficientemente baja, la comunidad de zooplancton cambia su composición hacia una mayor proporción de grades cladóceros y calanoides. Estos grupos de zooplancton son capaces de ejercer una alta presión de pastoreo sobre el fitoplancton limitando su biomasa (Davidson et al., 2011; Yurista, 2001).

Para el caso particular de los lagos polares pertenecientes a latitudes superiores a los 70° norte y sur, pueden observarse claras diferencias entre el continente Ártico y el continente Antártico (Laybourn-Parry & Marshall, 2003). La Antártida constituye un continente aislado y sus lagos están sometidos a una baja tasa de colonización por nuevas especies y a casi nulos aportes de materia orgánica alóctona, debido a la escasez de vegetación (Laybourn-Parry & Marshall, 2003). De este modo los lagos Antárticos presentan redes tróficas truncadas con ausencia de peces, siendo cladóceros y calanoides (en caso de estar presentes) los niveles tróficos más altos (Izaguirre, 2003). Por su parte, la región del Ártico constituye una extensión de los continentes del norte y mantiene conexión con dichos continentes durante parte del año. La colonización de especies es más fácil, así como la presencia de vegetación y el aporte de materia orgánica. Los lagos Árticos, en general, pueden sostener redes tróficas más complejas, con varios niveles tróficos y suelen ser más diversos (Vincent et al., 2008).

1.1. TEMPLADO

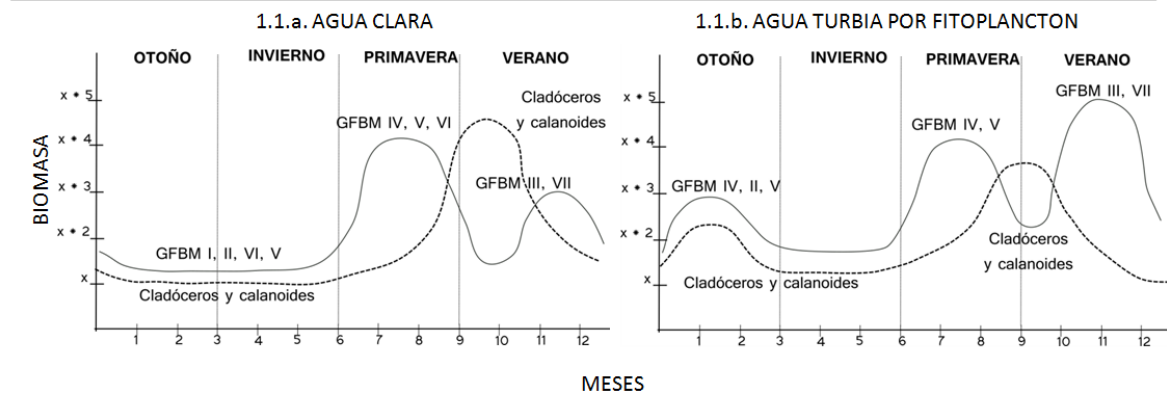


Figura 1.1. Esquema propuesto para la sucesión estacional de GFBM del fitoplancton y grupos taxonómicos del zooplancton en lagos templados caracterizados por regímenes de agua clara (a) y por configuraciones de agua turbia (b). Las unidades de biomasa son arbitrarias y su finalidad es indicar las diferencias de biomasa entre estaciones y entre comunidades.

1.2. SUBTROPICAL

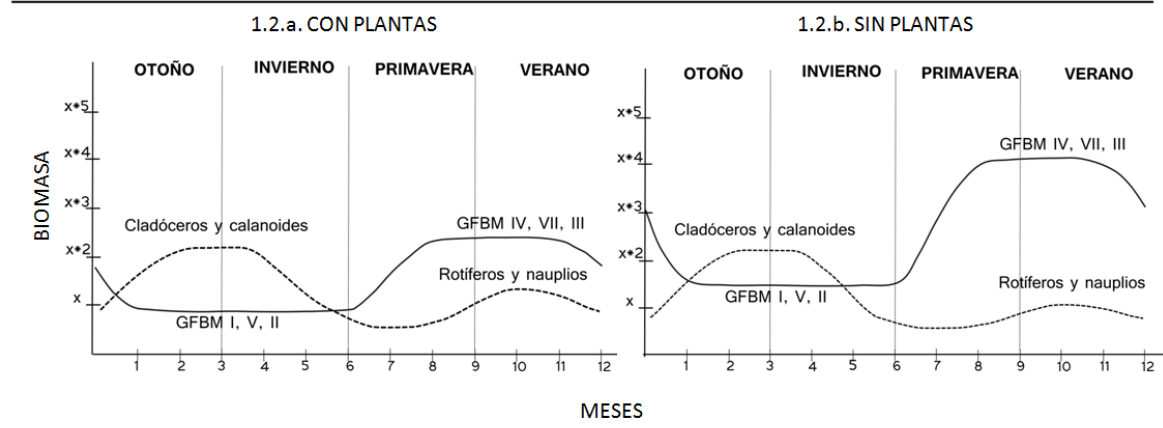


Figura 1.2. Esquema propuesto para la sucesión estacional de GFBM del fitoplancton y grupos taxonómicos del zooplancton en lagos subtropicales en presencia de plantas sumergidas (a) y en ausencia de plantas sumergidas (b). Las unidades de biomasa son arbitrarias y su finalidad es indicar las diferencias de biomasa entre estaciones y entre comunidades.

1.3. TROPICAL

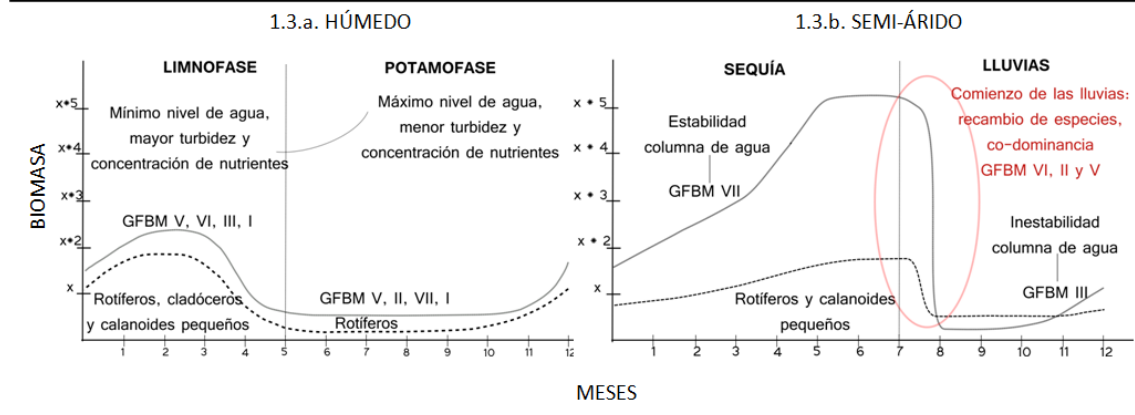


Figura 1.3. Esquema propuesto para la sucesión estacional de GFBM del fitoplancton y grupos taxonómicos del zooplancton en lagos tropicales pertenecientes a regiones de clima húmedo y planicie de inundación (a) y pertenecientes a regiones de clima semi-árido (b). Las unidades de biomasa son arbitrarias y su finalidad es indicar las diferencias de biomasa entre estaciones y entre comunidades.

1.4. SUBPOLAR

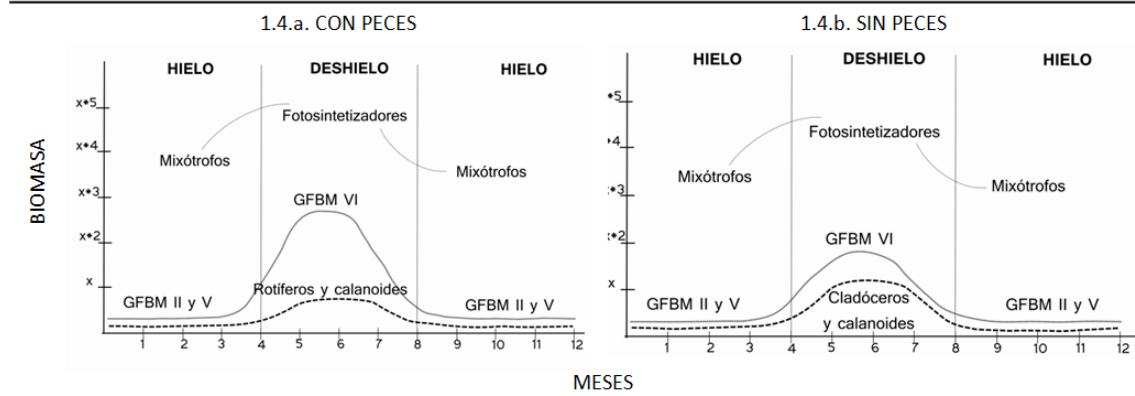


Figura 1.4. Esquema propuesto para la sucesión estacional de GFBM del fitoplancton y grupos taxonómicos del zooplancton en lagos subpolares con presencia de peces planctívoros (a) y en ausencia de peces planctívoros (b).

1.5. DISCUSIÓN

A partir de la bibliografía disponible se pudo generar una descripción de la dinámica de las comunidades de fitoplancton y zooplancton para lagos someros templados, subtropicales, tropicales y subpolares-polares. Se logró extraer de la bibliografía una descripción del patrón estacional de las comunidades de fitoplancton y zooplancton, así

como de los principales factores (bióticos o abióticos) responsables de estructurar ambas comunidades en el tiempo y en distintos climas. La utilización de GFBM del fitoplancton y de grupos taxonómicos del zooplancton permitió resumir la información y facilitar realizar descripciones integrando información de distintos estudios y un variado número de especies. Los modelos generados constituyen una descripción preliminar de los patrones esperados en cada región climática y aportan una base para comprender los efectos de variaciones en temperatura y precipitaciones en distintos escenarios de cambio climático.

La búsqueda bibliográfica realizada permitió identificar vacíos de información. Para climas templados y subpolares la mayor parte de la bibliografía disponible proviene del estudio de lagos del hemisferio norte. Por el contrario, en el caso de los lagos tropicales y subtropicales la mayoría de los trabajos considerados pertenecen a lagos someros sudamericanos. En los lagos tropicales es donde se describen con mayor detalle los patrones estacionales, mientras que en los lagos subtropicales los trabajos encontrados si bien presentan información sobre diferentes estaciones, el patrón estacional no constituye el foco de investigación. Por último, se reconoció para varias regiones climáticas la falta de trabajos con muestreos diarios o semanales durante largos períodos de tiempo (más de 5 años), siendo este tipo de estudios sumamente escasos dentro de la limnología.

Tanto para los lagos templados como los subtropicales la variabilidad temporal de las comunidades planctónicas estuvo asociada principalmente a cuatro estaciones del año (otoño, invierno, primavera y verano), siendo los meses de más calor y disponibilidad de luz los de mayor producción primaria (mayor biomasa de fitoplancton). Se encontraron diferencias en la biomasa de zooplancton, siendo mayor en el período primavera-verano en el caso de lagos templados, y mayor durante el período otoño-invierno en lagos subtropicales. En cuanto al principal factor estructurador la presencia o ausencia de plantas sumergidas jugó en ambas regiones climáticas un papel muy importante. En los climas templados se encontró muy asociada a la generación de configuraciones de agua clara o turbia (Scheffer et al., 1993; Scheffer & van Nes, 2007). En contraste con lo que ocurre para los lagos someros templados, donde la comunidad de macrófitas es dominada por plantas sumergidas, para los lagos subtropicales y tropicales la comunidad

de macrófitas puede presentar un alto porcentaje de plantas flotantes de gran porte (Meerhoff et al., 2003, 2006). Las plantas flotantes generan patrones diferentes a los provocados por las plantas sumergidas en la estructura de las comunidades biológicas. Estas no constituyen un refugio eficiente para peces planctívoros ya que la agregación de los mismos en torno a las raíces de plantas flotantes es menor que en torno a las plantas sumergidas (Meerhoff et al., 2007a; Meerhoff et al., 2003). Sin embargo, no se evidencian diferencias en la composición de la comunidad de zooplancton en lagos subtropicales con plantas sumergidas versus flotantes. La mayor capacidad de competencia con el fitoplancton por recursos, principalmente luz, otorgaría a las plantas flotantes un rol de limitación del desarrollo del fitoplancton incluso en sistemas eutróficos o hipereutróficos (Meerhoff et al., 2007a; Meerhoff et al., 2003). De este modo las plantas flotantes podrían contribuir en lagos subtropicales y tropicales, a configuraciones de agua clara mediante la competencia por recursos (control "bottom-up"), en lugar del incremento de la presión de pastoreo (control "top-down") generado por las plantas sumergidas en los lagos templados. En cuanto a la composición de GFBM y grupos taxonómicos los lagos subtropicales presentaron mayores períodos con dominancia de GFBM compuestos por cianobacterias (III y/o VII) y una menor proporción de cladóceros.

En el caso de los climas tropicales el régimen de precipitaciones resultó determinante como factor estructurador, pudiendo diferenciar los lagos de regiones áridas y húmedas. Al mismo tiempo en cada región la estacionalidad estuvo marcada por los periodos de sequía, con mayor estabilidad de la columna de agua y mayor desarrollo de las comunidades de plancton, y por los periodos de lluvia con alta inestabilidad de la columna de agua y alta variabilidad en las comunidades planctónicas. En todos los lagos tropicales incluidos en la revisión se destaca la dominancia de rotíferos en la comunidad de zooplancton y las bajas biomásas y/o abundancias de cladóceros como consecuencia de la alta presión de predación por peces planctívoros e invertebrados (Pujoni et al., 2016). En cuanto a la composición de GFBM los lagos áridos fueron fuertemente dominados por los GFBM III y VII, mientras que los lagos húmedos resultaron más diversos en GFBM.

Para lagos subpolares y polares la dinámica de hielo y deshielo pareció pautar la estacionalidad, siendo la presión de predación ejercida por la presencia de peces

mediante lo que determinó en primer lugar la estructura de las comunidades de fitoplancton y zooplancton. Los meses de hielo fueron dominados por GFBM mixótrofos (II, V) con muy bajas biomásas y/o abundancias de zooplancton. Los meses de deshielo estuvieron dominados por GFBM fotosintetizadores y capaces de tolerar las bajas temperaturas (V y VI) (Sarthou, 2016) y por cladóceros en los casos de baja biomasa de peces plantívoros.

Por último, cabe destacar que los modelos teóricos generados se basan en recopilación de información perteneciente a diversos trabajos, con diversidad de metodologías para la generación de la información (ej. forma de muestreo, unidades de biomasa y/o abundancia, etc.). Esto dificultó en algunos casos la comparación de la información, siendo necesario para mejorar la capacidad descriptiva y predictiva de los modelos planteados que los mismos sean contrastados con datos de campo, que abarquen series temporales con al menos dos años de muestreos y con criterios de muestreo comparables. Finalmente, las características particulares de cada sistema (ej. profundidad, tamaño, historia previa, etc.) determinan en última instancia la dinámica de sus comunidades en el espacio y en el tiempo y por lo tanto ajustes en los modelos generales (Scheffer & van Nes, 2007).

CAPÍTULO 2: COMUNIDADES PLANCTÓNICAS Y SUS FACTORES ESTRUCTURADORES EN LAGOS SOMEROS SUDAMERICANOS EN UN GRADIENTE LATITUDINAL

2.1. INTRODUCCIÓN

La existencia de patrones latitudinales en la estructura de las comunidades biológicas es reconocida, incluyendo claros ejemplos para los ecosistemas dulceacuícolas (Rodríguez, 1994; Rohde, 1992; Gillooly & Dodson, 2000). Al desplazarnos desde los polos hacia el ecuador algunos de los patrones descritos son el aumento de la abundancia de organismos (Rodríguez, 1994) y diversidad de especies (Rohde, 1992), así como la disminución del tamaño corporal (Rodríguez, 1994; Brown et al., 2004). Estos patrones pueden ser asociados al incremento de las tasas metabólicas de los organismos conforme aumenta la temperatura (Atkinson, 1994; Brown et al., 2004). En este sentido, mayores tasas de crecimiento y de eventos reproductivos habilitan una mayor probabilidad de mutaciones y especiación (Allen, 2002; Allen & Gillooly, 2006; Gillooly, 2001), al tiempo que un incremento en los requerimientos energéticos limita las tallas corporales (Atkinson, 1994). Esto último podría ser asociado a la disminución del número de niveles tróficos hacia las zonas cálidas, por la necesidad de los organismos de mayor tamaño de alimentarse en los niveles tróficos basales para satisfacer sus requerimientos energéticos, cambiando de sistemas estructurados en cadenas tróficas a sistemas estructurados en redes tróficas (Arim et al., 2007; Meerhoff et al., 2007).

En los sistemas lacustres los trabajos que integran y comparan información sobre estructura, funcionamiento e interacciones de las diferentes comunidades en el gradiente climático suelen estar limitados desde el punto de vista biogeográfico, comparando por ej. lagos de un mismo continente. Dichos trabajos utilizan una aproximación de espacio por tiempo para evaluar los potenciales efectos del incremento de la temperatura analizando ecosistemas ubicados en distintas latitudes (Meerhoff et al., 2012). En este sentido varios trabajos realizados en base al estudio de 81 lagos someros de América del Sur distribuidos en un gradiente climático (5 a 55°S) muestran que la ubicación geográfica y en particular la región climática afectan la estructura de las comunidades de

fitoplancton, zooplancton, peces y macrófitas (Kosten et al., 2011; Kosten et al., 2009a; Kosten et al., 2009b; Kruk et al., 2012; Kosten et al., 2012; Lacerot, 2010; Kruk et al., 2016).

2.1.1. Patrones latitudinales en el fitoplancton

A grandes rasgos, los estudios de espacio por tiempo identifican un incremento en la riqueza de especies del fitoplancton hacia los climas cálidos (Meerhoff et al., 2012). La composición específica de las comunidades de fitoplancton muestran una importante dependencia con las condiciones locales (ej. disponibilidad de nutrientes, competencia con macrófitas, etc.) (Kruk et al., 2012). Para el caso de los lagos sudamericanos se reconoce una leve tendencia al aumento de la biomasa total hacia los climas más cálidos, conjuntamente con un aumento en la proporción de cianobacterias (Kosten et al., 2012). Dichos patrones pueden considerarse independientes del incremento en la concentración de nutrientes ya que la relación entre la biomasa total y la concentración de nutrientes no varía de forma significativa entre las diferentes regiones climáticas (Kosten et al., 2011; Kosten et al., 2012). En paralelo a estos trabajos, Kruk et al. (2012) observaron que la temperatura y la biomasa del zooplancton son variables importantes en predecir la riqueza de especies en estos lagos, así como también en explicar la morfología y la riqueza de GFBM (Kruk et al., 2016). Por otra parte, hacia los climas cálidos aumenta la riqueza de especies, pero disminuye la diversidad morfológica, lo que implica el aumento en la redundancia funcional de la comunidad de fitoplancton (Kruk et al., 2016).

2.1.2. Patrones latitudinales en el zooplancton

El análisis de datos para lagos de diversas partes del mundo (Europa, Sudamérica, Norteamérica) evidencia una disminución tanto de la biomasa total como del tamaño corporal de los organismos del zooplancton hacia los climas cálidos (Meerhoff et al., 2012).

En base al estudio de un gradiente latitudinal de lagos someros en América del Sur (SALGA) las comunidades de zooplancton, particularmente cladóceros y en menor medida calanoides, muestran una clara disminución del tamaño corporal de los organismos desde las regiones más frías a las más cálidas (Lacerot, 2010).

La estructura de tamaños del zooplancton es condicionada, entre otros factores, por la presión de pastoreo ejercida por peces planctívoros (Kosten et al., 2009b; Lacerot et al., 2012; Jeppesen et al., 2007; Jeppesen et al., 2005; Meerhoff et al., 2007). De acuerdo a Lacerot (2010) los lagos someros sudamericanos muestran hacia los climas cálidos un aumento en la proporción de peces de pequeño tamaño, asociados con hábitos planctívoros-omnívoros, y una disminución en el número de peces de gran tamaño, asociados con hábitos piscívoros. Estos patrones también han sido descritos por otros autores para la misma u otras regiones del mundo (Teixeira De Mello et al., 2009; Havens et al., 2009; Jeppesen et al., 2007; Jeppesen et al., 2005). A su vez, en los climas cálidos la mayor abundancia de peces planctívoros se encuentra asociada a la vegetación sumergida (Meerhoff et al., 2007b; Teixeira De Mello et al., 2009). En todos los casos, los resultados apuntan a una mayor presión de predación sobre el zooplancton en los ambientes más cálidos.

2.1.3. Patrones latitudinales en la presión de pastoreo

Las variaciones latitudinales en la estructura de tamaños y biomasa del zooplancton mencionadas, tienen consecuencias sobre la intensidad de pastoreo que es ejercida sobre el fitoplancton. Así, la ausencia de grandes cladóceros en los climas cálidos repercute en una baja presión de pastoreo sobre el fitoplancton (Lacerot et al., 2012), lo que contribuye a su vez a un aumento de la turbidez y una menor estabilidad de dichos lagos (Kosten et al., 2011; Kosten et al., 2009).

La presión potencial de pastoreo estimada como el cociente entre la biomasa total de zooplancton y biomasa total del fitoplancton disminuye hacia los ambientes más cálidos (Kosten et al., 2009b). Sin embargo, este cociente parte de la premisa de que toda la biomasa de fitoplancton que se pierde en el sistema es aprovechada por el zooplancton, excluyendo las diferencias en el aprovechamiento de la producción primaria de acuerdo a diferentes comportamientos del zooplancton y palatabilidad de distintos integrantes del fitoplancton (Hansen et al., 1994; Kiørboe, 2011).

Esta estimación puede ser mejorada utilizando una estimación de la tasa de aclarado. Esta última es entendida como el volumen de agua procesado y liberado de partículas de alimento por un organismo en un tiempo dado (Bämstedt et al., 2000), y puede ser estimada para cada grupo de zooplancton y en función de los GFBM del fitoplancton

(Colina et al., 2015), obteniendo por ejemplo la tasa media de aclarado de cladóceros sobre cada uno de los GFBM.

La existencia de cambios en el clima asociados a la ubicación geográfica afecta tanto la estructura de las comunidades como a sus factores condicionantes. Los modelos teóricos planteados en el capítulo 1 de la presente tesis constituyen las predicciones a testear en el presente capítulo. De este modo, serán puestas a prueba con los datos de 81 lagos Sudamericanos, las predicciones para los principales factores estructuradores de las comunidades planctónicas por región climática. Así como, la dominancia de GFBM del fitoplancton y grupos taxonómicos del zooplancton para las condiciones de verano en lagos templados y subtropicales, para la estación seca en lagos tropicales y para la estación de deshielo en lagos subpolares.

2.1.4 Objetivo

Este segundo capítulo tiene como objetivo caracterizar las comunidades planctónicas y sus principales factores estructuradores en lagos someros de distintas latitudes y climas durante el verano, la estación seca y el período de deshielo. Con tal finalidad se tomaron como modelo de estudio 81 lagos someros Sudamericanos distribuidos en un gradiente de 5 a 55°S para condiciones de verano en lagos templados y subtropicales, para la estación seca en lagos tropicales y para la estación de deshielo en lagos subpolares. La información de las especies e interacciones fue resumida mediante una aproximación funcional; clasificando al fitoplancton en grupos funcionales basados en morfología (GFBM) y al zooplancton en grupos taxonómicos (rotíferos, cladóceros y copépodos calanoides).

2.2. METODOLOGÍA

2.2. 1. Base de datos

Se analizaron datos de 81 lagos someros provenientes de la base de datos del Proyecto SALGA (South America Gradient Analysis) (Figura 2.1). Los lagos analizados estuvieron en

un rango de 10 a 250 ha y se localizan a menos de 500m altitud. Cada lago fue muestreado una única vez entre noviembre 2004 y marzo 2006. Todos los muestreos fueron realizados por el mismo equipo, con el mismo equipamiento y un protocolo común (Kosten et al., 2011). La base de datos confeccionada cuenta para cada lago con datos de: temperatura ($^{\circ}\text{C}$), concentración de fósforo total (PT, $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), precipitación anual (mm), coeficiente de atenuación de la luz (kd, m^{-1}), biovolumen total de fitoplancton y por GFBM ($\text{mm}^3\cdot\text{L}^{-1}$), biomasa total de zooplancton y por grupo taxonómico ($\mu\text{gDW}\cdot\text{L}^{-1}$), porcentaje de peces menores a 10 cm y porcentaje del volumen del lago habitado por vegetación acuática sumergida (PVI%). De acuerdo al criterio de Köppen (Kottek et al., 2006) los lagos fueron clasificados en tropicales, subtropicales, templados y subpolares.

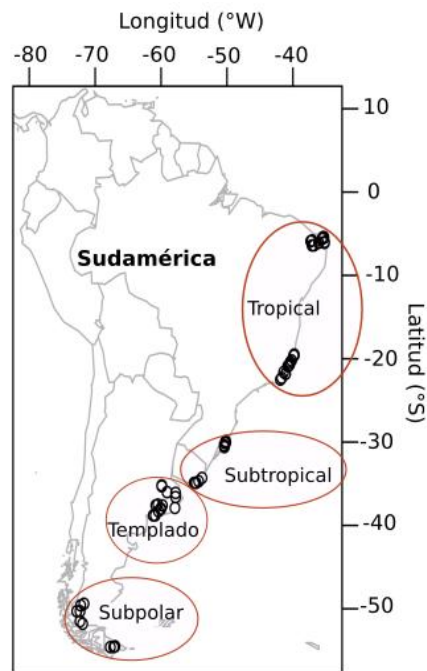


Figura 2.1. Ubicación de los lagos muestreados en las diferentes regiones climáticas.

Para cada uno de los lagos se determinó el estado trófico en función de la concentración de fósforo total (PT), tomando como ejemplo el criterio de Salas & Martino (1990), en sistemas con estado trófico medio (menor de $80 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de PT) o alto (más de $80 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de PT). La tasa de aclarado comunitaria (TA comunitaria) fue estimada en cada lago para cada uno de los GFBM. Para llegar a dicha TA comunitaria se multiplicó la tasa media de aclarado de cada grupo taxonómico del zooplancton sobre cada GFBM (tomado de Colina et al., 2015) por la biomasa del grupo de zooplancton correspondiente. Para cada GFBM

se sumaron las tasas de aclarado de cada grupo de zooplancton para llegar a la TA comunitaria sobre el GFBM correspondiente. Se aplicaron siete ecuaciones como la que se presenta a continuación, una por cada GFBM:

$$\sum_{i=1}^3 TA_i * Biomasa_i = TA_{comunitaria} * GFBM$$

Donde i (1-3) representa a cada grupo taxonómico del zooplancton (rotíferos, cladóceros y calanoides).

Por otra parte se clasificó a los lagos de acuerdo al porcentaje de peces mayores a 10 cm en: lagos con alto porcentaje de planctívoros (aquellos con porcentaje superior al 30%) y en lagos con bajo porcentaje de planctívoros (porcentaje menor al 30%) (Lacerot, 2010). Del mismo modo a partir del porcentaje de PVI los lagos fueron organizados en lagos con baja biomasa de plantas sumergidas (AUSENCIA, PVI menor a 30%) y aquellos con alta biomasa de plantas (PRESENCIA, PVI mayor a 30%). Se seleccionó este umbral ya que se ha reconocido que generalmente en lagos templados se asocia a la alternancia de estados de agua turbia y clara (Jeppesen et al., 1990; Kosten et al., 2009a).

No se incluyó en los análisis el lago 78 por presentar valores extremos de PT.

2.2. 2. Análisis de datos

Con la finalidad de corroborar que los lagos clasificados previamente por regiones climáticas presentan diferencias en sus patrones de temperatura, precipitaciones, biovolumen total de fitoplancton y biomasa total de zooplancton se realizaron modelos de CART (classification and regression trees). Los CARTs permiten tratar con variables sin distribución normal u homogénea y con relaciones no lineales, con alto número de interacciones y con datos faltantes, son muy útiles para el análisis de datos ecológicos y generan resultados visualmente fáciles de entender e interpretar (De'ath & Fabricius, 2000; Crisci et al., 2012; Kruk & Segura, 2012). El modelo aplicado evaluó la variación observada de la variable de respuesta categórica (región climática) en base a la división repetitiva de dicha variable en grupos homogéneos, utilizando combinaciones de variables explicativas numéricas. La variable de respuesta presentó 4 categorías: tropical,

subtropical, templado y subpolar y las variables explicativas fueron la temperatura, las precipitaciones, el biovolumen total del fitoplancton y la biomasa total del zooplancton. Cada grupo construido presentó un valor o categoría típico de la variable de respuesta, un número de observaciones y un rango de valores de las variables explicativas que lo definen. Se utilizó el paquete `rpart` (Therneau et al., 2015) del software libre RStudio (R Core Team, 2015), y para el arreglo gráfico la función `prp` del paquete `rpart.plot` (Milborrow, 2016).

Se aplicaron pruebas de máxima verosimilitud (log-likelihood ratio test, LRT) para evaluar diferencias en el biovolumen total de fitoplancton y biomasa total de zooplancton en función de la región climática. El test LRT permiten evaluar diferencias en la media y en la varianza sin supuestos de homogeneidad de varianza o normalidad (Pinheiro et al., 2016).

Luego de analizar los patrones latitudinales se volvieron a utilizar las pruebas de LRT para identificar dentro de cada región climática los principales factores estructuradores responsables de la composición de las comunidades de fitoplancton y zooplancton. El principal factor estructurador en cada región fue aquel que presentó diferencias significativas en la media y/o en la varianza del biovolumen total de fitoplancton y/o en la biomasa total de zooplancton, así como en indicadores claves de la composición comunitaria que además correspondieran con los modelos generados en el primer capítulo de la tesis. Se evaluaron dentro de cada región, las diferencias en biovolumen total de fitoplancton y biomasa total de zooplancton en función de los factores estructuradores de ambas comunidades, incluyendo: %PVI, % de planctívoros y estado trófico según concentración de TP. En el caso de lagos tropicales se incluyó además la condición de clima árido o clima húmedo, ya que se observaron diferencias en los análisis de CART en función de las precipitaciones según Köppen (Kottek et al., 2006). Debido que los lagos templados fueron clasificados todos en una única categoría de estado trófico, la variable estado trófico no fue analizada mediante las pruebas de LRT para lagos templados. Los análisis fueron realizados en RStudio con el paquete `nlme` (Pinheiro J et al., 2016; R Core Team, 2015).

Una vez identificados los principales factores estructuradores para cada región climática los lagos dentro de cada región fueron subdivididos en dos categorías según estos

factores. Las categorías fueron para el PVI los lagos con % superior vs inferior a 30 (PRESENCIA-AUSENCIA), para planctívoros lagos con % superior vs inferior a 30 y para el estado trófico lagos con concentración media de PT y con alta concentración de PT. En el caso de los lagos tropicales se incluyó el régimen de precipitaciones con la categoría de lagos semi-áridos y húmedos

Finalmente, se analizaron las diferencias en el biovolumen de cada GFBM, en la biomasa de cada grupo taxonómico del zooplancton y la TA comunitaria sobre cada GFBM dentro de cada región climática en función del principal factor estructurador seleccionado. Se realizaron test de Kruskal-Wallis y test post-hoc para identificar en qué grupos se presentaban las diferencias.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Factores estructuradores en el gradiente climático

A partir del modelo CART fue posible identificar una separación de los lagos de diferentes regiones climáticas en función de las variables consideradas (Figura 2.2). Las variables seleccionadas para la subdivisión de los lagos fueron la temperatura, la biomasa total del zooplancton y las precipitaciones. La temperatura resultó ser la primer variable seleccionada, separando los lagos subpolares con temperatura menor a los 17°C, del resto de los lagos donde la temperatura del agua fue superior a los 17°C, con ausencia de casos mal clasificados. Para los lagos restantes una biomasa total de zooplancton superior a los 417 $\mu\text{gDW.L}^{-1}$ permitió agrupar a los lagos templados en un nodo con un 2% de casos mal clasificados. Los lagos tropicales y subtropicales con menores biomásas de zooplancton fueron separaron en base a la media anual de precipitaciones. Los lagos tropicales con precipitaciones menores a 1019mm fueron separados del resto con un error del 2%. Dichos lagos fueron posteriormente clasificados como áridos. Los lagos subtropicales y tropicales con precipitaciones superiores a 1019mm fueron separados en base a la temperatura, siendo la misma menor a los 27°C en lagos subtropicales. Para cada nodo generado en este último paso no hubo casos mal clasificados.

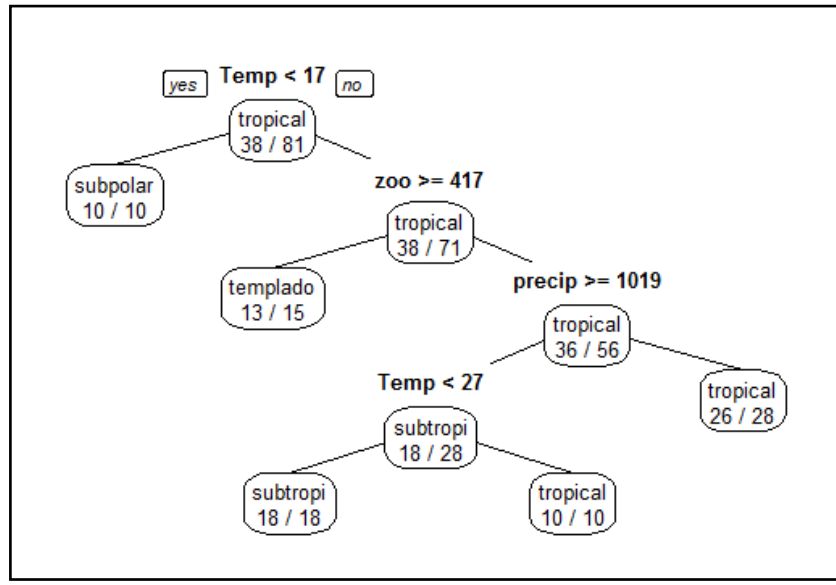


Figura 2.2. Árbol de clasificación (CART) mostrando la separación de los 81 lagos de las cuatro regiones climáticas en función de la temperatura (Temp, °C), la biomasa total de zooplancton (zoo, $\mu\text{gDW}\cdot\text{L}^{-1}$) y la media anual de precipitaciones (precip, mm). En cada rama se muestra la variable explicativa y su valor de corte. En cada nodo del árbol se presenta el número de lagos clasificados en dicha región climática en función de las variables explicativas y el número de lagos correspondientes a dicha región de acuerdo a la base de datos proporcionada.

El biovolumen total del fitoplancton no fue seleccionado por el CART debido a ser redundante con la biomasa total de zooplancton, variable con la que presentó una correlación positiva (p -valor < 0.001 , valor de correlación de Pearson= 0.37). Ambas variables tuvieron diferentes valores en lagos de distintas regiones climáticas (Figura 2.3). Los mayores valores de biovolumen total de fitoplancton medio ($L= 8.64$, p -valor < 0.05) y su varianza ($L= 108.06$, p -valor < 0.001) se presentaron en los climas templados. Mientras que en el caso del zooplancton las mayores biomásas medias ($L= 19.6$, p -valor < 0.001) y varianzas ($L= 158.9$, p -valor < 0.001) se alcanzaron en climas templados y subpolares.

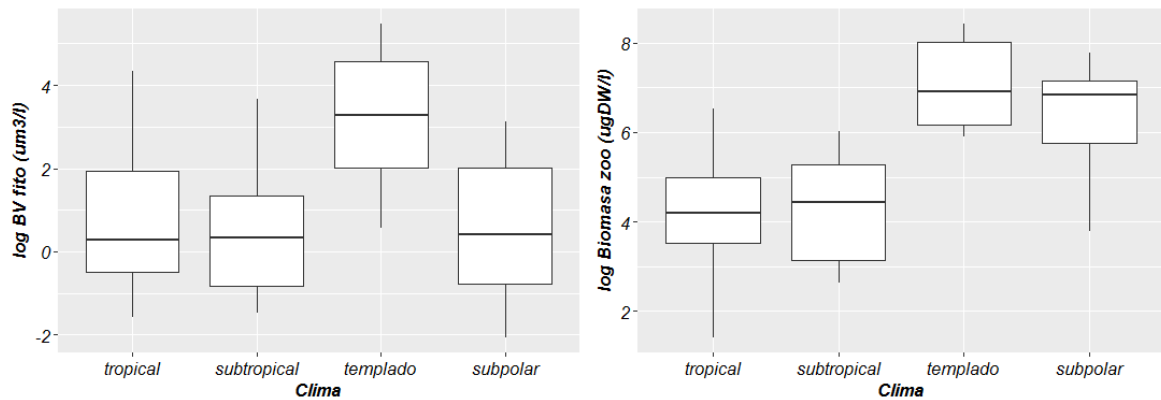


Figura 2.3. Diagrama de cajas del logaritmo del biovolumen total en base 10 de fitoplancton (\log_{10} BV fito, $\text{mm}^3 \cdot \text{L}^{-1}$) en función de la región climática (izquierda) y del logaritmo en base 10 de la biomasa total de zooplancton (\log_{10} Biomasa zoo, $\mu\text{gDW} \cdot \text{L}^{-1}$) en función de la región climática (derecha). En cada caso la línea horizontal oscura representa la mediana de los datos, las cajas comprenden el primer y tercer cuartil y la línea vertical el rango de distribución de los datos.

2.3.2. Principales factores estructuradores en cada región climática

A partir de los resultados del LRT se observó que las principales diferencias en biomasa del fitoplancton y zooplancton estuvieron asociadas a distintos factores estructuradores de acuerdo a la región climática considerada (Tabla 2.1).

En el caso de los lagos tropicales la clasificación en regiones húmedas y áridas presentó diferencias significativas en la media y la varianza para la biomasa total de zooplancton y en la varianza para el biovolumen total de fitoplancton (Tabla 2.1). Para los lagos subtropicales la clasificación según el porcentaje de plantas sumergidas mostró diferencias en la media y la varianza para el fitoplancton, y en la varianza para el zooplancton (Tabla 2.1). De forma similar los lagos templados tuvieron diferencias significativas según % de PVI, pero únicamente para el fitoplancton.

Por último, para los lagos subpolares fue posible identificar diferencias significativas en la media y en la varianza de fitoplancton, así como en la media del zooplancton en función del estado trófico. Sin embargo, los lagos fueron clasificados en función del porcentaje de planctívoros debido a que generaron (análisis de post-hoc) una clara relación entre la estructura de la comunidad de zooplancton y la comunidad de fitoplancton al considerar

el porcentaje de planctívoros, lo cual no fue observado utilizando el estado trófico como factor de separación.

Tabla 2.1. Se presentan los valores significativos del estadístico L del análisis de máxima verosimilitud (LRT) para cada región climática en función de cada uno de los factores analizados. Se recuadran los factores estructuradores seleccionados por región climática.

	TROPICAL		SUBTROPICAL		TEMPLADO		SUBPOLAR	
	FITO	ZOO	FITO	ZOO	FITO	ZOO	FITO	ZOO
Plantas sumergidas (PVI>30)								
Media	-	-	3.9	-	9.15	-	-	-
Varianza	-	8.9	21.7	19.3	21.05	-	-	-
Planctívoros (%>30)								
Media	-	-	-	-	6.4	-	Diferencias significativas en	
Varianza	15.89	-	11.4	-	6.9	-	post-hoc	
Estado Trófico (PT)								
Media	-	5.6	-	-	-	-	5.3	5.2
Varianza	-	11.1	3.9	-	-	-	20.2	-
Precipitaciones								
Media	-	6.5	-	-	-	-	-	-
Varianza	6.5	13.5	-	-	-	-	-	-

2.3.4. Estructura comunitaria en cada región en función de los factores estructuradores

Se observó una composición de GFBM del fitoplancton y grupos taxonómicos del zooplancton diferente entre regiones climáticas y dentro de cada una de ellas en función de su principal factor estructurador. La composición diferencial de grupos funcionales y taxonómicos repercutió en diferencias en las TA comunitarias con los valores más altos para lagos templados y los más bajos para lagos subtropicales (Figura 2.4).

Los lagos tropicales presentaron una dominancia general del GFBM VII (colonias mucilaginosas de gran tamaño), seguido del IV (organismos de tamaño medio sin rasgos categóricos distintivos). Siendo el biovolumen de todos los GFBM superior en las regiones áridas, sin presentar diferencias en la composición de GFBM entre regiones áridas y húmedas (Figura 2.4.A). Para los grupos de zooplancton se observó dominio de rotíferos y calanoides presentando las regiones áridas las mayores biomásas. La TA comunitaria sobre cada GFBM también presentó mayores valores en las regiones áridas, siendo mayor sobre los GFBM V (flagelados unicelulares de mediano y gran tamaño), I (organismos pequeños con alta relación superficie/volumen) y IV. En las regiones húmedas la TA sobre los distintos grupos fue similar y baja, especialmente sobre el GFBM VII.

En el caso de los lagos subtropicales los grupos de fitoplancton dominantes fueron principalmente el VII y el V (Figura 2.4.B) y fue posible identificar diferencias significativas en el biovolumen de los GFBM del fitoplancton y en la TA comunitaria sobre cada GFBM entre lagos con plantas o sin plantas sumergidas. En ausencia de plantas sumergidas dominó el GFBM VII, siendo sin embargo la TA comunitaria sobre dicho grupo significativamente menor al resto tanto en ausencia como en presencia de plantas sumergidas. El zooplancton de los lagos subtropicales con plantas estuvo dominado por cladóceros y calanoides, mientras que en ausencia de plantas dominaron únicamente los cladóceros.

Por su parte los lagos templados estuvieron principalmente dominados por los GFBM III y V, así como por rotíferos y cladóceros (Figura 2.4.C). Se identificaron diferencias significativas en el biovolumen de los GFBM y en la TA comunitaria de cada GFBM, para lagos con y sin plantas sumergidas. En los lagos sin plantas el GFBM dominante en biovolumen fue el III, siendo el biovolumen de los GFBM II y VI significativamente menores al resto. En estos mismos lagos la biomasa de calanoides resultó significativamente menor a la de cladóceros y rotíferos, al tiempo que las mayores TA comunitaria se presentaron sobre los GFBM I, IV y V, y la menor sobre el GFBM VII. En los lagos con plantas los análisis de post-hoc no permitieron identificar diferencias entre GFBM, grupos de zooplancton, ni TA comunitarias.

Los lagos subpolares estuvieron principalmente representados por los GFBM V y VI (Figura 2.4.D). Se observó una tendencia a una mayor diversidad de GFBM en los lagos con planctívoros. Para el zooplancton los lagos polares presentaron claras diferencias en función de la presencia o ausencia de planctívoros. Sin planctívoros dominaron los cladóceros mientras que con planctívoros lo hicieron los rotíferos. La TA comunitaria presentó diferencias en los lagos con planctívoros, siendo la mayor TA sobre el GFBM V y la menor sobre el VII. En lagos sin planctívoros las mayores TA ocurrieron los GFBM V, VI y IV y la menor sobre el VII.

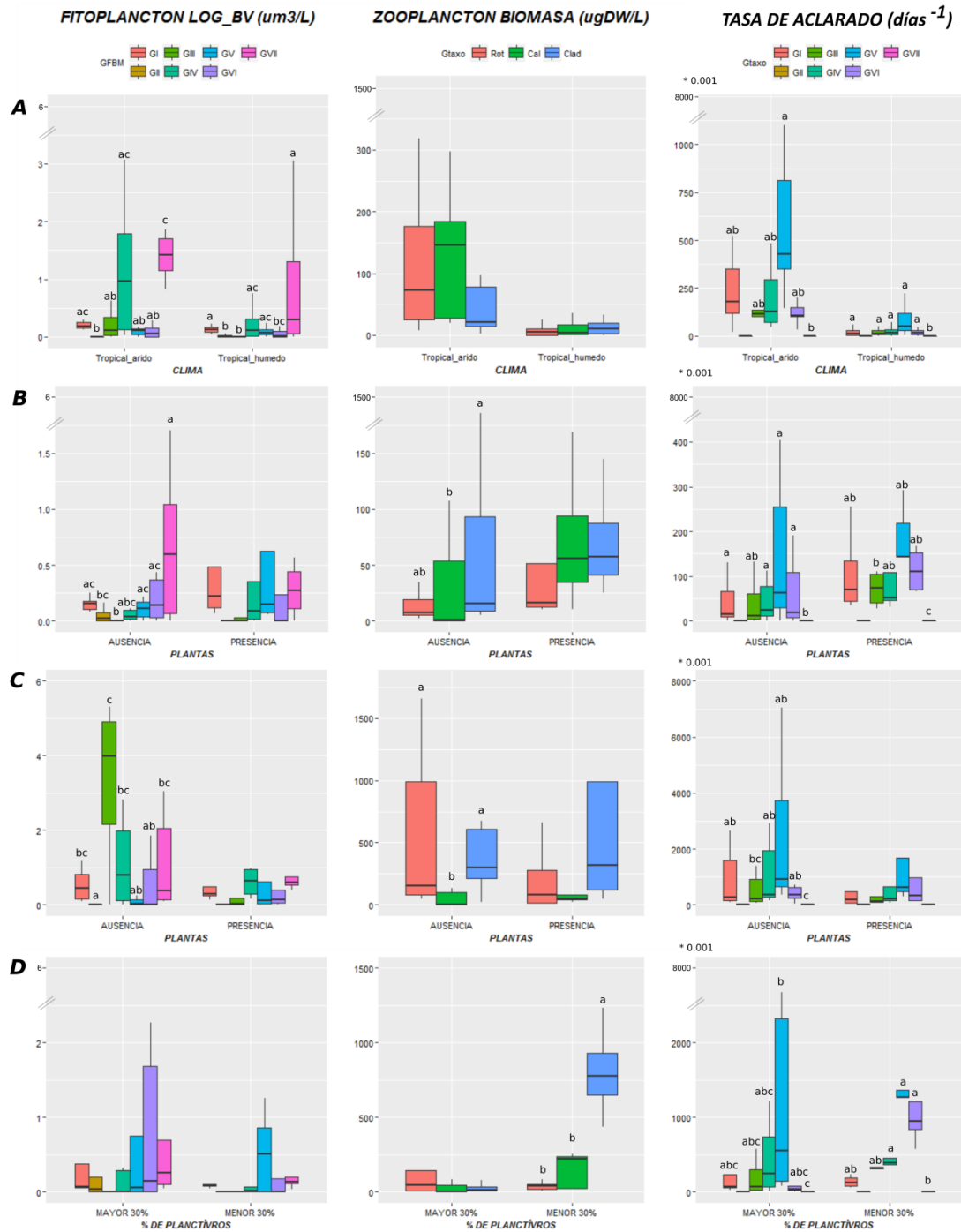


Figura 2.4. Diagrama de cajas del biovolumen de GFBM del fitoplancton, de la biomasa de los grupos taxonómicos de zooplancton y de la TA comunitaria sobre cada GFBM para lagos tropicales (A), subtropicales (B), templados (C) y subpolares (D). Comparación entre lagos de igual región climática con diferentes condiciones en sus factores estructuradores. La línea horizontal oscura representa la mediana de los datos, las cajas comprenden el primer y tercer cuartil y la línea vertical el rango de distribución de los datos. Con letras minúscula se identifican los grupos de post-hoc, que comparan los GFBM, grupos taxonómicos de zooplancton y TA comunitarias dentro de cada grupo de lagos subdividido por el factor estructurador seleccionado.

2.4. DISCUSIÓN

El conjunto de lagos estudiados, además de las diferencias previstas en la temperatura dado el gradiente latitudinal seleccionado, presentan diferencias significativas en el régimen de precipitaciones y en las biomásas totales que alcanzan tanto el fitoplancton como el zooplancton. Esto resultó en diferentes composiciones comunitarias y presiones de herbivoría (TA comunitaria) del zooplancton sobre distintos grupos de fitoplancton. Uno de los patrones latitudinales más relevantes fue la disminución de biomasa de zooplancton hacia las regiones cálidas, encontrados por otros autores para el mismo set de datos y que se puede generar la disminución en la presión de pastoreo (Kosten et al., 2009b; Kruk et al., 2016). Se identificaron, diferencias en los principales factores estructuradores de las comunidades planctónicas por región climática que coincidieron con lo planteado en el capítulo 1 en función de la bibliografía disponible: presencia o ausencia de plantas sumergidas en lagos templados (Scheffer et al., 1993), y subtropicales (Mazzeo et al., 2003; Iglesias et al., 2007; Meerhoff et al., 2007a, 2007b), régimen de precipitaciones en lagos tropicales (De Domitrovic, 2003; Loverde-Oliveira et al., 2009) y presencia o ausencia de planctívoros para subpolares (De Senerpont Domis et al., 2013). Las aproximaciones funcional (GFBM del fitoplancton) y taxonómica (rotíferos, cladóceros y calanoides) permitieron resumir latitudinal y regionalmente las diferencias en presión de pastoreo (TA comunitaria). La TA comunitaria sobre cada GFBM mostró claras variaciones que reflejaron las diferencias en intensidad de las interacciones tróficas según clima y según las condiciones del sistema (Figura 2.5).

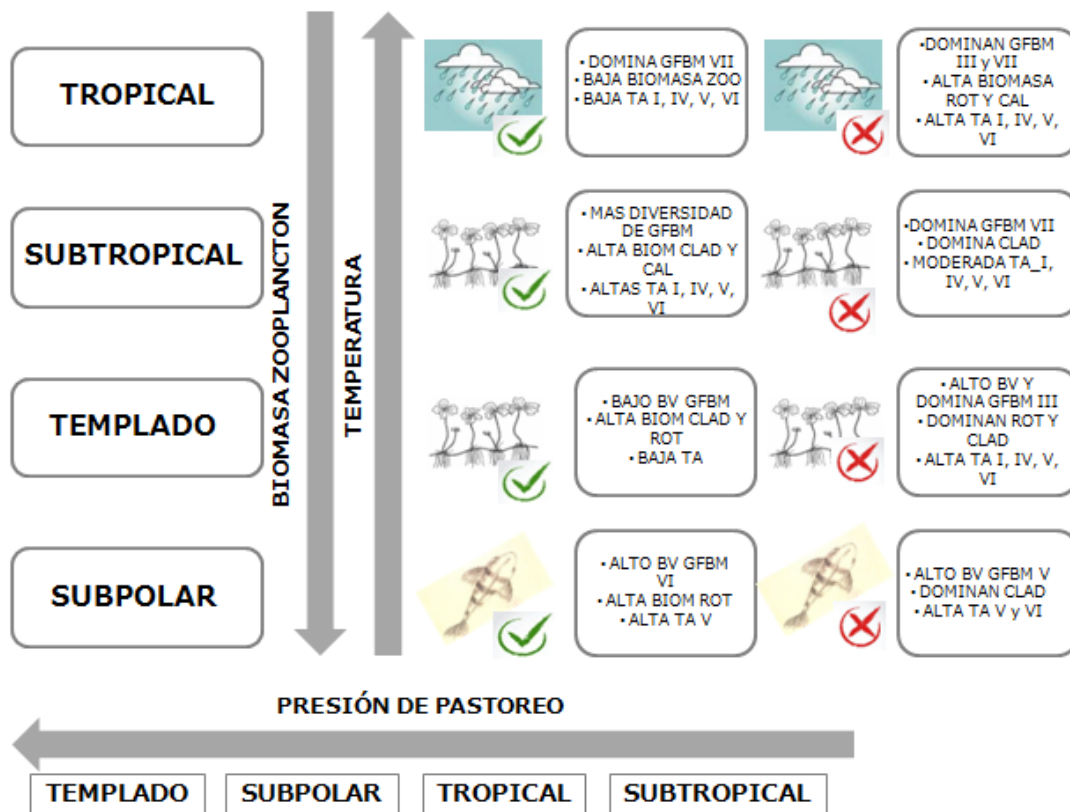


Figura 2.5. Resumen de las principales diferencias entre lagos a nivel latitudinal y regional. Las flechas indican los gradientes de mayor a menor en temperatura, biomasa de zooplancton, y presión de pastoreo (TA). Se presentan los principales factores estructuradores en cada latitud y la composición comunitaria en verano para lagos templados y subtropicales, estación seca para tropicales y deshielo para subpolares. Para cada región climática se presenta el efecto del principal factor estructurador sobre el biovolumen de GFBM del fitoplancton (I al VII), la biomasa de grupos taxonómicos (rotíferos, cladóceros y calanoides) del zooplancton y tasas comunitarias de aclarado (TA).

2.4.1. Patrones latitudinales en las comunidades de plancton y la presión de pastoreo

El alto biovolumen del GFBM III en lagos templados y el aumento en la proporción del VII hacia climas subtropicales y tropicales puede explicarse por las adaptaciones de ambos GFBM. Estos se componen por cianobacterias de gran tamaño y con especializaciones que generalmente son asociados a la generación de floraciones tóxicas que afectan la calidad del agua (Paerl & Huisman, 2008). Las especies del GFBM VII presentan tasas de crecimiento óptimas por encima de los 25°C, siendo explicable su dominancia en los climas cálidos (Sarhou, 2016). Mientras que para el GFBM III las temperatura óptimas se encuentran en torno a los 20°C, con un efecto negativo sobre el crecimiento a

temperaturas superiores a los 25° (Sarhou, 2016) explicándose su bajo biovolumen en los climas subtropicales y tropicales. La dominancia de los GFBM V y VI en los lagos subpolares se explica por la capacidad mixótrofa del GFBM V (Kruk et al., 2010) y la tolerancia a la baja disponibilidad lumínica y bajas temperaturas del GFBM VI que les permite tolerar los períodos de invierno (Sarhou, 2016; Kruk et al., 2010; Kruk & Segura, 2012). En coincidencia con Kruk et al. (2016) la temperatura fue una variable relevante para explicar la composición de grupos presentes en regiones contrastantes.

La disminución en biomasa total de zooplancton hacia el ecuador, reflejó fundamentalmente cambios en composición taxonómica con el aumento relativo de especies pertenecientes a grupos de menor tamaño (rotíferos). Así, coincidiendo con otros estudios la biomasa de cladóceros en los climas tropicales y subtropicales fue menor que en los climas templados y subpolares (Havens et al., 2009, 2015), potencialmente acentuado por una disminución en las tallas corporales específicas (Gillooly & Dodson, 2000). De acuerdo con otros trabajos este patrón observado para cladóceros ocurre en menor grado para calanoides y no se observa en rotíferos (Lacerot, 2010). Estos patrones han sido explicados en la bibliografía de acuerdo a diferentes mecanismos siendo los más destacados: la correlación entre la temperatura y el aumento de las tasas metabólicas que incrementan los requerimientos energéticos y limitan las tallas corporales (Atkinson, 1994; Brown et al., 2004; Rodríguez, 1994), y el aumento de la presión de predación ejercida por planctívoros hacia los climas más cálidos que impide la dominancia de grandes cladóceros (Fernando, 1994; Meerhoff et al., 2007b; Teixeira De Mello et al., 2009; Iglesias et al., 2011; Lacerot et al., 2012).

En este sentido la presión de pastoreo, estimada como la TA comunitaria, mostró una clara disminución desde los climas templados y subpolares hacia los climas más cálidos, siendo mínima en los lagos subtropicales. Este patrón puede ser correlacionado con el aumento del rol de la omnivoría y de la presión de predación de planctívoros en los climas cálidos (Kosten et al., 2009b; Lacerot et al., 2012; Jeppesen et al., 2007; Jeppesen et al., 2005; Meerhoff et al., 2007). Así, la variación en la composición de la comunidad de zooplancton, con la disminución de grandes cladóceros, genera en los climas tropicales y subtropicales una baja TA comunitaria y por consiguiente una baja presión de pastoreo

sobre el fitoplancton. Por otro lado la TA comunitaria estimada refleja las preferencias alimenticias del zooplancton siendo las mayores TA las que se desarrollan sobre los GFBM IV, V y VI que son considerado los más palatables (Colina et al., 2015) y las menores tasas sobre los GFBM VII y III. Estos últimos son poco palatables por sus características morfológicas, su baja calidad nutricional y su capacidad potencial de producir toxinas (Kruk et al., 2010), siendo baja la capacidad de la comunidad de zooplancton de ejercer un control biológico sobre estos grupos formadores de floraciones (Colina et al., 2015). En el gradiente latitudinal el aumento en la proporción de GFBM no palatables (i.e. VII), junto con disminución en la proporción de cladóceros en el zooplancton, repercute en una disminución de la presión de herbivoría desde los climas fríos hacia los climas más cálidos. Eso ha sido discutido en Meerhoff et al. (2012) donde se plantea que el aumento en la presión de predación por peces planctívoros e invertebrados genera una estructura de tamaños y grupos taxonómicos del zooplancton con menor capacidad de pastoreo.

La TA comunitaria estimada en la presente tesis resulta un mejor proxy de la presión de pastoreo que el cociente “biomasa de zooplancton / biomasa de fitoplancton” utilizado por otros autores (i.e. Kosten et al., 2009b). Dicha TA comunitaria contempla las diferencias de cada grupo taxonómico del zooplancton en su comportamiento de pastoreo, sus preferencias alimenticias (palatabilidad diferencial de GFBM del fitoplancton) y en su capacidad de aprovechamiento de la producción primaria (Colina et al., 2015; Hansen et al., 1994; Kiørboe, 2011).

2.4.2. Patrones regionales en comunidades de plancton y sus forzantes ambientales

El resultado más relevante del presente capítulo lo constituye el haber logrado identificar en cada región climática el principal factor estructurador de las comunidades de fitoplancton y zooplancton. A pesar de que para lagos templados el factor estructurador planteado en el capítulo 1 fue el estado trófico, la presencia de plantas sumergidas puede correlacionarse con el estado trófico del sistema de acuerdo a la teoría de estados estables (Scheffer et al., 1993). Por otro lado, en el caso de los lagos subpolares la selección de la presencia/ausencia de planctívoros como factor estructurador permite observar claramente el efecto de la presión de predación de planctívoros sobre la

estructura de grupos del zooplancton y a su vez el efecto de la presión de pastoreo sobre los GFBM del fitoplancton.

En el caso de los lagos tropicales la estación seca comprende los meses de sequía para lagos de regiones áridas, y con los meses de limnofase (baja conectividad) para lagos de regiones húmedas (Almeida et al., 2009; Loverde-Oliveira et al., 2009). En ambos casos, se trata de un período de estabilidad de la columna de agua y alta concentración de nutrientes, siendo esperable que el efecto de lavado que provoca la lluvia sea menor durante estos meses y por consiguiente la acumulación de biomasa sea mayor que en otros períodos del año (Loverde-Oliveira et al., 2009). Si bien para ambos grupos de lagos la dominancia de GFBM es similar (III y VII) en el caso de los áridos las biomásas son mayores, pudiendo explicarse por la acumulación de biomasa a lo largo de todo el año, mientras que en el caso de los húmedos los períodos de potamofase (alta conectividad) constituyen disturbios más fuertes que la sola presencia de precipitaciones (Frutos et al., 2006; Huszar & Reynolds, 1997).

Para lagos subtropicales en ausencia de plantas sumergidas se identificó la dominancia de un único GFBM (VII), mientras que en presencia de plantas sumergidas hubo una mayor diversidad de GFBM. La mayor diversidad funcional del fitoplancton observada en presencia de plantas sumergidas podría ser explicada por mecanismos que impiden la formación de floraciones de un único GFBM, como ser la competencia por nutrientes entre las plantas y el fitoplancton que (Van Donk & van de Bund, 2002), y la mayor presión de pastoreo gracias suministro de refugio al zooplancton por parte de las plantas (Meerhoff et al., 2007b).

En lagos templados en ausencia de plantas sumergidas hubo dominancia de un único GFBM (III) y mayores valores de biovolumen, mientras que en presencia de plantas sumergidas la diversidad de GFBM fue mayor y menor el biovolumen.

En lagos subpolares con bajo porcentaje de planctívoros dominaron los cladóceros resultando en mayor presión de pastoreo (altas TA comunitarias) y menor biovolumen de GFBMs. Al mismo tiempo la comunidad de fitoplancton estuvo dominada por los GFBM V

y VI, capaces de tolerar las bajas temperaturas y la baja disponibilidad de luz (Sarhou, 2016).

2.4.3. Perspectivas

A la hora de considerar los resultados obtenidos en el presente capítulo debe tenerse en cuenta que los mismos constituyen una foto de las condiciones observadas para una única estación del año y en un momento particular. A fin de extraer conclusiones que puedan extenderse a diferentes épocas del año sería deseable considerar muestreos en el tiempo, donde se abarquen diferentes estaciones.

Por otro lado debe tenerse en cuenta que se trata de una descripción realizada únicamente en base a datos de lagos sudamericanos, pudiendo ser de gran interés la comparación con bases de datos similares (distribuidas en un gradiente climático similar) que incluyan otros continentes y fundamentalmente lagos del hemisferio norte.

CAPÍTULO 3: ANÁLISIS DE LA DINÁMICA TEMPORAL DE COMUNIDADES DE PLANCTON EN LAGOS SOMEROS TEMPLADOS EN UN GRADIENTE DE FÓSFORO

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Procesos de eutrofización en lagos someros

Para los sistemas dulceacuícolas el aumento del fósforo (P) ha sido reconocido como el principal responsable de los procesos de eutrofización, por ser frecuentemente el nutriente limitante que regula la biomasa del fitoplancton (Smith, 1998). Asimismo, se ha constatado que existe una co-limitación entre el P y el nitrógeno (N), razón por la cual analizar el efecto de los cambios en la concentración de P puede resultar también indicador de los cambios en limitación por N (Elser et al., 2007).

1.2 Interacciones entre fitoplancton y zooplancton

Las interacciones que se establecen entre las diferentes especies y grupos de una comunidad son sensibles a los cambios en el ambiente (Francis et al., 2014). En este contexto, la concentración de P repercute en la estructura de las comunidades de fitoplancton y zooplancton afectando toda la estructura trófica del sistema (Schindler, 2006; Smith, 1998; Jeppesen et al., 2000). En los lagos templados las concentraciones de P bajas o altas pueden ser asociadas a dos escenarios en cuanto a la estructura trófica de las comunidades (Scheffer et al., 1993). En un primer escenario con bajas concentraciones de P domina una configuración denominada de agua clara donde la biomasa de fitoplancton es baja a moderada, con GFBM palatables para el zooplancton (ej. IV, V, VI) y que son aprovechados por grandes cladóceros (Scheffer et al., 1993; Capítulos 1 y 2 de esta tesis). Dicha configuración puede ser perpetuada gracias a la presencia de plantas sumergidas que limitan el desarrollo del fitoplancton mediante competencia por nutrientes (Van Donk & van de Bund, 2002) y el mantenimiento de alta presión de pastoreo por cladóceros, que se refugian de peces planctívoros en las plantas (Burks et al., 2002; Lodge, 2001). En la configuración de agua clara la productividad primaria es controlada por pastoreo (control descendente o "top-down") (Sommer, 2008) y es mayormente dirigida por la vía trófica clásica o herbívora (Jeppesen et al., 2000; Scheffer

et al., 1993). Un segundo escenario se genera con altas concentraciones de P, donde la biomasa de fitoplancton aumenta, generando alta turbidez y en algunos casos floraciones de cianobacterias. Se genera así una configuración denominada de agua turbia donde la biomasa de fitoplancton limita el desarrollo de plantas sumergidas por limitación de la luz, así como la biomasa de grandes cladóceros gracias a la dominancia de GFBM poco palatables (ej. III) (Scheffer & Carpenter, 2003; Scheffer & van Nes, 2007). Así, en una configuración de agua turbia la productividad primaria del sistema es regida por la disponibilidad de recursos, como ser los nutrientes y la luz (control ascendente o "bottom-up") (Sommer, 2008) y gran parte es dirigida hacia la vía detritívora (Kalinowska, 2004).

Las comunidades biológicas presentan fluctuaciones temporales en su biomasa total, su abundancia y su composición, pudiendo ser la intensidad de las fluctuaciones utilizada como un indicador de su estabilidad (Ives & Carpenter, 2007). Cuando las fluctuaciones temporales en una comunidad influyen sobre otra, se dice que ambas comunidades están acopladas. En función de cómo es el efecto de una comunidad sobre la otra, dicho acoplamiento puede seguir una dinámica compensatoria o sincrónica (Keitt, 2008; Vasseur et al., 2014). La dinámica compensatoria implica un balance entre las comunidades donde la disminución de una es acompañado por el aumento de la otra (Vasseur et al., 2014). Un ejemplo lo constituye el control descendente o "top-down" donde el aumento en biomasa de zooplancton acompañado de la disminución en biomasa del fitoplancton durante las fases de agua clara en lagos someros templados, generado por el efecto de la presión de pastoreo del zooplancton (Francis et al., 2014). Por otro lado la dinámica sincrónica implica la disminución o aumento de ambas comunidades en conjunto (Vasseur et al., 2014; Keitt, 2008). Un ejemplo lo constituye el control ascendente o "bottom-up", donde un aumento en la biomasa de zooplancton a consecuencia del aumento en biomasa del fitoplancton, es decir una mayor disponibilidad de alimento (Francis et al., 2014).

Cuando una alteración en el ambiente afecta la estabilidad de una o ambas de las comunidades acopladas, las interacciones se ven modificadas y puede existir un desacople en las dinámicas sincrónica y/o compensatoria (Francis et al., 2014; Keitt, 2008; Winder & Sommer, 2012; Vasseur et al., 2014). En el caso de los lagos someros templados

un aumento en el P puede provocar variaciones en la composición de GFBM del fitoplancton, afectando a su vez la capacidad del zooplancton de utilizar la producción primaria debido a la presencia de GFBM poco palatables. En estas condiciones ocurre el desacople entre el fitoplancton y el zooplancton y los procesos ecosistémicos en los que ambas comunidades intervienen se ven afectados, por ejemplo la productividad del sistema (Francis et al., 2014). Ejemplos de desacople entre comunidades han sido reconocidos tanto en ecosistemas dulceacuícolas, como marinos y terrestres y en su mayoría asociados al aumento de la temperatura provocado por el cambio climático (Thackeray et al., 2010; Harrington et al., 1999; Winder & Schindler, 2004).

Los cambios de régimen asociados al aporte externo de nutrientes provocan cambios en la estructura de las comunidades de fitoplancton y zooplancton (fluctuaciones en biomasa total, en composición de grupos y en sus interacciones). Estas diferencias resultan en cambios tanto en la estabilidad de las comunidades como en su composición. En este marco las predicciones son que para los sistemas con baja o moderada concentración de P y configuración de agua clara las comunidades de fitoplancton y zooplancton presentarán una mayor estabilidad (bajas fluctuaciones temporales en biomasa y abundancias) y se encontrarán acopladas. La comunidad de fitoplancton estará dominada por GFBM palatables (ej. IV, V y VI) y el zooplancton por grandes cladóceros, maximizando el aprovechamiento de la productividad primaria y favoreciendo la vía trófica clásica o herbívora. Por otro lado en los sistemas con alta concentración de P y configuración de agua turbia, ambas comunidades mostrarán una menor estabilidad (altas fluctuaciones temporales) y se encontrarán desacopladas. A su vez la comunidad de fitoplancton estará dominada por GFBM poco palatables (ej. III y VII) y la abundancia de grandes cladóceros será baja. El aprovechamiento de la productividad primaria se verá debilitado siendo favorecida la vía detritívora.

1.3. Objetivo

El presente capítulo tiene como objetivo describir la dinámica temporal de las comunidades de fitoplancton y zooplancton de lagos someros templados en un gradiente de concentración de P. Se plantea identificar los cambios producidos por el aumento de la concentración de P en la dinámica de las comunidades de plancton tanto a nivel de su

biomasa total como en su composición (GFBM del fitoplancton y grupos taxonómicos del zooplancton), y el efecto de dichos cambios sobre sus interacciones.

2. METODOLOGÍA

2.1. Base de datos

Fueron analizadas series temporales de siete lagos someros templados, pertenecientes a la planicie de inundación del río Waal de Holanda que comprende una de las ramas más importantes del río Rhine (Roozen et al., 2008). Estos lagos presentan anualmente dos breves períodos de conexión con el río, durante el invierno debido a las altas precipitaciones y baja evaporación y durante la primavera debido al deshielo de los Alpes (Roozen et al., 2008). Los nombres y la ubicación de los lagos son presentados en la figura 3.1.

Los muestreos y recolección de datos sobre los lagos analizados fueron realizados entre los años 1998 y 2000 con una frecuencia quincenal o mensual. Los datos sobre hidrología y química del agua fueron proporcionados por el “Instituto para la Gestión de Aguas Continentales y Residuales” (RIZA) y los datos meteorológicos por el “Instituto Meteorológico Real de Holanda” (KNMI) (Roozen et al. 2008). En cada uno de los lagos desde una embarcación se tomaron muestras mixtas (fitoplancton y zooplancton) con un tubo transparente de 30 litros (1.5 metros de largo y 8 centímetros de diámetro). En cada caso de dicho volumen se tomaron submuestras de 1 litro para fitoplancton y de 25 litros (previo filtrado por malla de 55 μ m) para el zooplancton, siendo fijadas con lugol al 3% y formaldehído al 5%, respectivamente.

Las bases de datos confeccionadas a partir de dichos muestreos y utilizadas en el presente capítulo incluyen información sobre temperatura ($^{\circ}$ C), coeficiente de atenuación de la luz (K_d , cm^{-1}), profundidad del disco de Secchi (SeD, m), fósforo total (PT, $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$), fitoplancton y zooplancton. Las muestras de fitoplancton y zooplancton fueron contadas en microscopio invertido, siendo la metodología aplicada detallada en Roozen et al. (2008). El fitoplancton se expresó en biovolumen ($\text{mm}^3\cdot\text{L}^{-1}$) total y agrupando a las

especies según su morfología en GFBM (Kruk et al., 2010). El zooplancton fue expresado en abundancia total (ind.L^{-1}) y agrupando a las especies herbívoras por grupo taxonómico (rotíferos, cladóceros y calanoides). Para el caso de los rotíferos no se contó con información de abundancia para el año 2000.

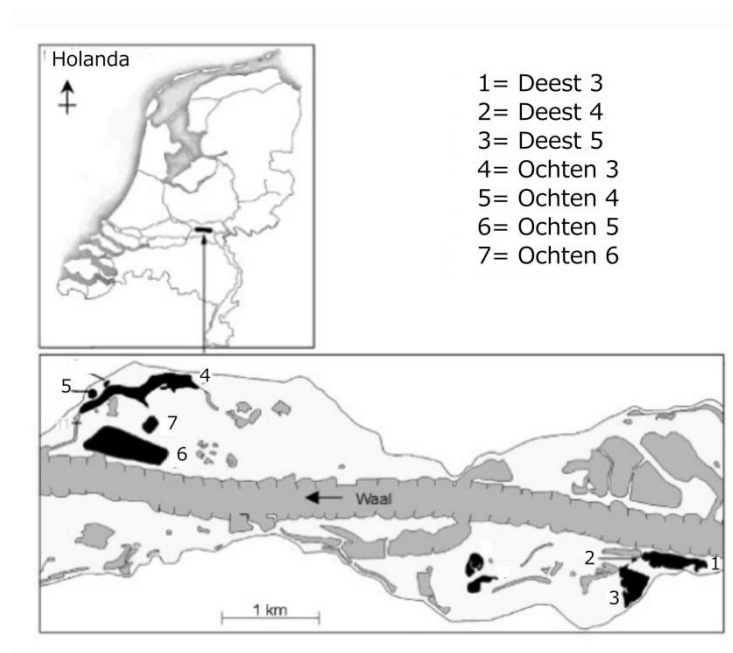


Figura 3.1. Ubicación de los 7 lagos analizados. Figura modificada de Roozen et al. (2008).

Con la finalidad de transformar las bases de datos en series temporales con una distribución temporal homogénea se aplicó una interpolación histórica según Fernández & Olivo (2010). Dicha interpolación consiste en utilizar la media aritmética como criterio de reemplazo de las observaciones faltantes cuyos datos más próximos (observación previa y posterior) sean conocidos. En nuestro caso, para aquellos períodos de muestreos mensuales las observaciones faltantes fueron estimadas como el promedio de su valor en el muestreo previo y en el muestreo subsiguiente. De este modo se obtuvo para cada lago una serie temporal periódica con 72 quincenas cada una.

Al mismo tiempo los lagos fueron clasificados en tres categorías de concentración de PT tomando como base la clasificación de Salas & Martino (1990). Aquellos lagos con una

concentración media anual de PT entre 40 y 80 mg.L⁻¹ fueron clasificados como lagos con concentración de PT media, los lagos con concentración entre 80 y 120 mg.L⁻¹ alta y aquellos por encima de los 120 mg.L⁻¹ se clasificaron como muy alta.

2.2. Análisis de datos

Comparación de lagos según concentración de PT

Los lagos con igual categoría de concentración de PT fueron agrupados y sus variables ambientales (temperatura, PT, Kd y SeD) fueron comparadas.

Para cada lago se obtuvo un indicador de la estabilidad, de las comunidades de fitoplancton y zooplancton, entendiéndose que mayores fluctuaciones temporales en las comunidades pueden ser asociadas a una menor estabilidad. Para construir el indicador se calculó para cada serie temporal de biovolumen total y abundancia total la mediana de la diferencia entre el valor de t_i y el de $t_{(i-1)}$ para cada categoría de estado trófico.

Para la caracterización funcional de cada grupo de lagos, se calculó la riqueza funcional como el número de GFBM del fitoplancton y el número de grupos taxonómicos del zooplancton presentes en cada lago y se identificaron los grupos dominantes en cada momento de la sucesión, considerando como dominantes aquellos grupos cuyo biovolumen o abundancia fue superior al 30% del total durante más de tres muestreos consecutivos (sensu Sommer et al., 1993).

Para analizar la relación entre el biovolumen total de fitoplancton y la abundancia total del zooplancton con la concentración de PT se realizaron correlaciones para cada grupo de series temporales del biovolumen y abundancia en función del PT.

Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa estadístico RStudio (R Core Team, 2015).

Series temporales: periodogramas y correlaciones cruzadas

Previamente a la aplicación de los periodogramas y correlaciones cruzadas a cada una de las series analizadas, se le aplicó la función "remove trend" para eliminar las tendencias a largo plazo (Hammer, Øyvind, 2010).

Se realizaron análisis espectrales o periodogramas para extraer de las series temporales sus componentes periódicas mediante la expresión del proceso como la suma de sucesiones periódicas trigonométricas. Esta representación permite centrar la atención en las frecuencias más relevantes e identificar las que resultan de interés (Hammer, 2010). Utilizando la función "REDFIT" del programa PAST (Hammer, Øyvind, 2010) fueron aplicados periodogramas al biovolumen del fitoplancton y a la biomasa del zooplancton de cada uno de los 7 lagos considerados. Para cada uno de los periodogramas obtenidos se identificaron como frecuencias significativas aquellas con un nivel de significancia superior al 90%. Todos los períodos fueron estimados como el cociente de 1 sobre el valor de frecuencia extraído del periodograma y expresados en quincenas. Teniendo presentes los cortos tiempos generacionales de las comunidades estudiadas, y a fin de centrar el análisis en el efecto de una comunidad sobre la otra se consideraron únicamente los períodos menores a 4 quincenas (Figura 3.2. A).

Se utilizaron análisis de correlación cruzada para comparar las series de tiempo del biovolumen de fitoplancton y la abundancia de zooplancton en un mismo lago. Las series comparadas comprendieron un mismo espacio de tiempo y frecuencia de muestreo, permitiendo evaluar el nivel de correlación entre ambas comunidades, así como el sentido de la misma (positiva o negativa) y la existencia de un tiempo de retardo ("lag") entre las series analizadas (Hammer, 2010). Para la aplicación de las correlaciones cruzadas se utilizó la función "cross correlation" del programa PAST (Hammer, Øyvind, 2010) sobre las series de cada uno de los lagos considerados. En cada caso se consideraron como correlaciones significativas aquellas con valor de $p < 0.05$ y se registraron los valores y el tipo de correlación, así como el tiempo de retardo entre las comunidades menor a las 4 quincenas (Figura 3.2.B). En todos los casos el programa estadístico estableció de forma arbitraria los valores de "lag" positivos para aquellas correlaciones "dirigidas" por la abundancia de zooplancton, siendo la serie de tiempo retardada el biovolumen total de fitoplancton permitiendo así analizar el efecto de la variación en la comunidad de zooplancton sobre la comunidad de fitoplancton. Lo inverso para valores de "lag" negativos, permitiendo analizar el efecto de la variación en la comunidad de fitoplancton sobre la comunidad de zooplancton.

Comparación de períodos y correlaciones cruzadas según concentración de PT

Para cada conjunto de lagos agrupados por categorías de concentración de PT se combinaron los valores de los períodos significativos para fitoplancton y zooplancton extraídos de los periodogramas, así como los valores de correlación extraídos de las correlaciones cruzadas. A fin de identificar diferencias significativas en los períodos y valores de correlación entre lagos de diferentes categorías de concentración de PT se aplicó el test de Kruskal Wallis.

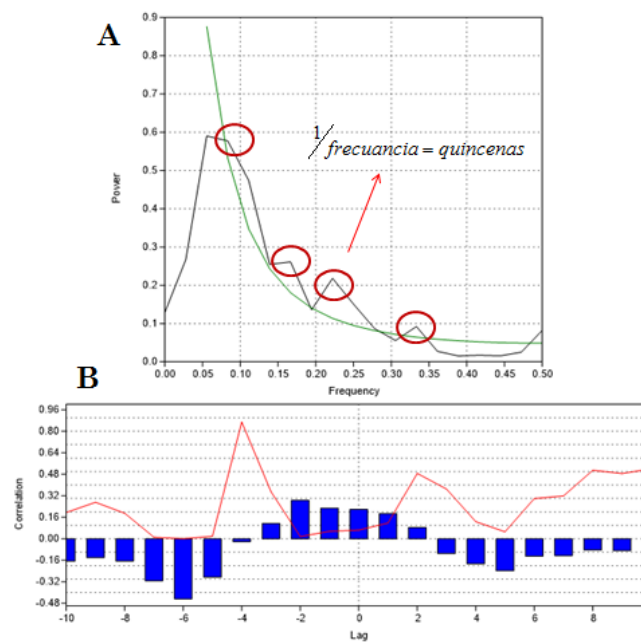


Figura 3.2. Para las series temporales del lago Deest 4 se presentan: **A.** Periodograma del biovolumen del fitoplancton. La línea verde señala el nivel de significancia (picos significativos señalados en rojo) y la fórmula presentada corresponde al cálculo de quincenas. **B.** Correlación cruzada entre biovolumen de fitoplancton y abundancia de zooplancton. Valores de correlación en función del "lag" o tiempo de retardo entre series temporales. Las barras azules indican el valor y signo de la correlación y la línea roja el valor de p.

3. RESULTADOS

3.1 Caracterización ambiental de lagos con distinta concentración de PT

Los siete lagos presentaron diferencias en la concentración de PT que permitieron clasificarlos en las tres categorías descritas anteriormente. Los lagos de categoría media presentaron los menores valores de Kd y los mayores valores de SeD (hasta el doble que en lagos de categorías alta o muy alta) indicando condiciones de baja turbidez (Tabla 3.1). Así, los lagos con concentraciones de PT media mostraron condiciones semejantes a una conformación de agua clara y los lagos con alta y muy alta concentración de PT presentaron una conformación de agua turbia por fitoplancton. Por su parte la temperatura entre lagos de diferente estado trófico no mostró diferencias (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Se presenta para cada categoría de concentración de PT el número de lagos clasificados, el nombre de los lagos y los valores de mediana, mínimo y máximo para la temperatura (°C), fósforo total (PT, $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), coeficiente de atenuación de la luz (Kd, cm^{-1}) y profundidad del disco de Secchi (SeD, m).

	MEDIA	ALTA	MUY ALTA
n° de lagos	2	3	2
nombres lagos	Ochten4 Ochten6	Ochten3 Ochten5 Deest5	Deest3 Deest4
temperatura (°C)	12.8 (0.7-22.0)	12.9 (2.1-24.6)	13.5 (1.3-26.5)
PT ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	65.0 (50.0-280.0)	107.5 (50.0-5600)	135.0 (50.0-640.0)
Kd (cm^{-1})	2.9 (1.9-6.1)	4.6 (2.4-11.2)	4.4 (2.3-6.1)
SeD (m)	1 (0-4)	0.58 (0-1.4)	0.5 (0-1.8)

3.1 Caracterización biológica de lagos con distinta concentración de PT

Los lagos pertenecientes a una misma categoría de PT presentaron un comportamiento similar en las series temporales correspondientes al biovolumen de fitoplancton y a la

abundancia de zooplancton totales. Los picos en biomasa y abundancia para cada comunidad ocurrieron en todos los casos durante los meses de primavera y verano (Figura 3.3). A su vez de la comparación entre las diferentes categorías de concentración de PT se observó un aumento del biovolumen de fitoplancton al aumentar la concentración de PT en el sistema, siendo la correlación para el conjunto de todas las series de lagos significativa y positiva (p -valor < 0.01 , valor correlación de Pearson = 0.16). La abundancia de zooplancton aumentó de lagos con concentraciones de PT media a alta, pero disminuyó hacia concentraciones muy altas. La correlación entre abundancia y PT para el conjunto de todas las series de lagos no fue significativa (p -valor=0.6). Se observó que tanto para el fitoplancton como para el zooplancton la estabilidad temporal fue menor en los lagos con muy altas concentraciones de PT, donde la tasa de variabilidad presentó sus valores más altos ($3.22\text{mm}^3\cdot\text{L}^{-1}$ para fitoplancton y $112.8\text{ind}\cdot\text{L}^{-1}$ para zooplancton) mientras que fue mayor en concentraciones media y alta (1.8 y $1.9\text{mm}^3\cdot\text{L}^{-1}$ para fitoplancton y 45.2 y $40.9\text{ind}\cdot\text{L}^{-1}$ para zooplancton, respectivamente).

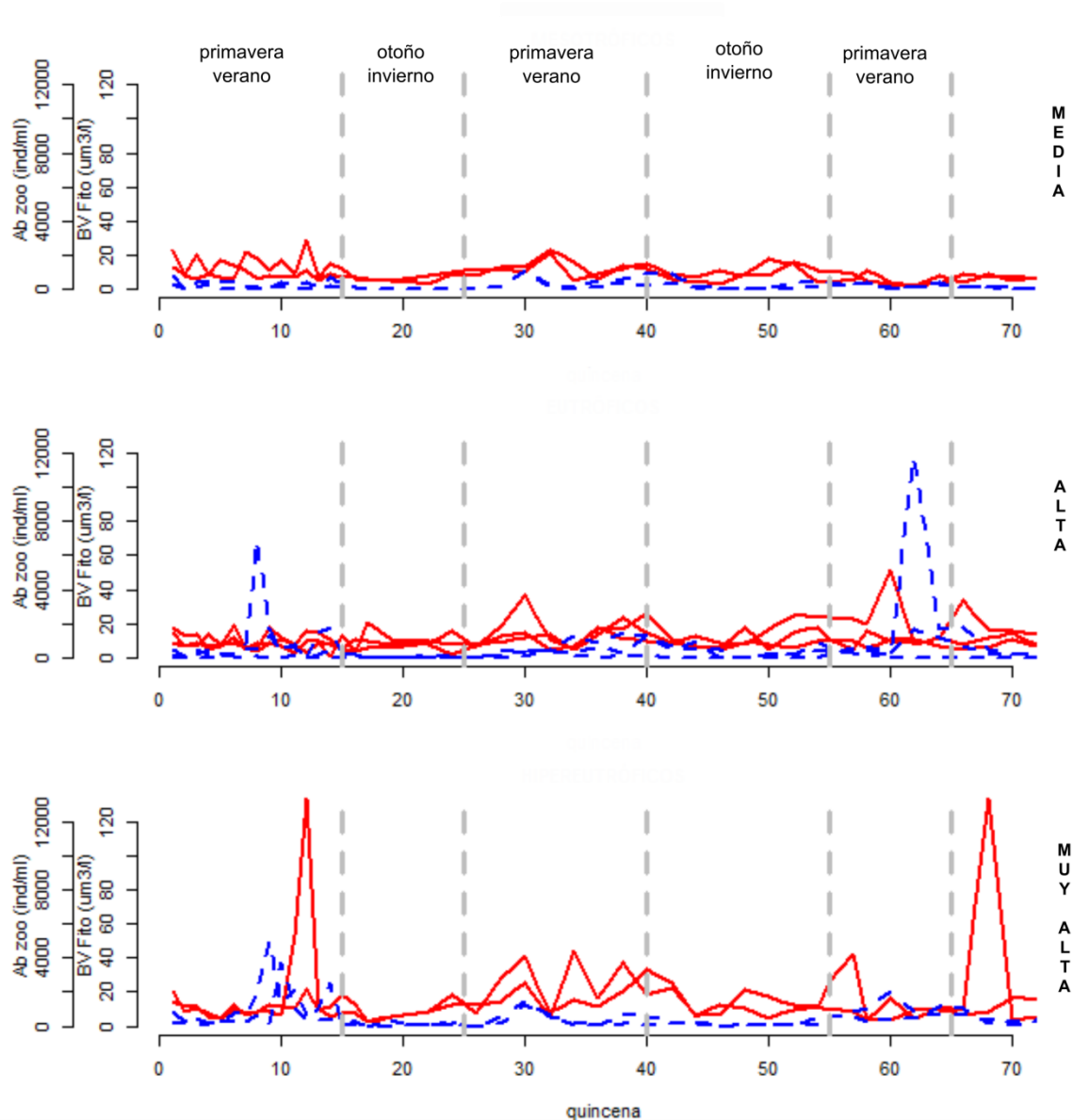


Figura 3.3. Series temporales del biovolumen de fitoplancton (rojo) y abundancia del zooplancton (azul). Cada gráfico se corresponde con una categoría de concentración de PT y se señalan las diferentes estaciones del año (primavera-verano y otoño-invierno).

No se encontraron diferencias en cuanto al número de GFBM del fitoplancton y grupos taxonómicos del zooplancton presentes en lagos de diferente concentración de PT, ni en el número de grupos dominantes. Todos los grupos de zooplancton estuvieron presentes en todos los lagos, y en el caso de los GFBM únicamente se registró ausencia del GFBM I en los lagos O5 y D5.

Los GFBM V y VI dominaron en las tres categorías de lagos, siendo el grupo V el que presentó mayor porcentaje de biovolumen durante el mayor número de quincenas,

mientras que el grupo VI fue más relevante durante otoño e invierno (Apéndice II). Los GFBM III y VII también presentaron períodos breves de dominancia pero únicamente en los lagos con alta concentración de PT, no siendo dominantes en ningún período en los lagos de concentración media (Apéndice II).

En cuanto al zooplancton los cladóceros dominaron por muy breves períodos en primavera y verano, mientras que calanoides tuvieron un breve período de dominancia en los lagos con concentración de PT media durante el otoño de 1999. Los rotíferos dominaron brevemente en el invierno de 1998 y en el otoño de 1999 en lagos con concentración de PT media y muy alta (Apéndice II).

3.2. Periodos dominantes y correlaciones cruzadas de acuerdo a la concentración de PT

A partir de los periodogramas se obtuvo, por cada lago, un valor de periodicidad significativo (significancia del 90%) para el biovolumen total de fitoplancton y uno para la abundancia total del zooplancton. Para el caso del zooplancton del lago O6 no se obtuvo un valor de periodicidad menor a 4 (Tabla 3.2). A partir de estos resultados se observó que la periodicidad para el fitoplancton total fue significativamente menor para los lagos con concentración de PT media en relación a los lagos con altas concentraciones de PT (p -valor: 0.06, df : 2) (Figura 3.4.A). Es decir, se observaron ciclos más cortos en los lagos con menores concentraciones de PT. Para el caso del zooplancton la periodicidad tuvo un comportamiento distinto, siendo menor en lagos de alta concentración de PT, siendo sin embargo dichas diferencias no significativas (p -valor: 0.17 y df : 2) (Figura 3.4.B).

Tabla 3.2. Se presentan los lagos (Ochten: O y Deest: D) agrupados por categoría de concentración de PT y los períodos significativos extraídos de los periodogramas en quincenas para el biovolumen (BV) de fitoplancton y la abundancia (Ab) de zooplancton. A su vez se presentan los tiempos de retardo (lags) y sus valores de correlación significativos ($p < 0.05$).

	MEDIA		ALTA			MUY ALTA	
	O4	O6	O3	O5	D5	D3	D4
PERIODOS (quincenas)							
BV fitoplancton	2.5	2.2	3.6	3.3	3.6	3	3.0
Ab zooplancton	3.0	-	3.6	3.3	2.3	2.2	2.1
CORRELACIONES CRUZADAS*							
Lag (quincenas)	-	2	-	1	2	-	1
Coefficiente de correlación	-	0.38	-	0.23	0.29	-	0.29
		0.28		0.30			0.22

A partir de las correlaciones cruzadas entre el biovolumen de fitoplancton y la abundancia del zooplancton fue posible identificar relaciones significativas con tiempos de retardo menores a 2 para cuatro lagos (O6, O5, D5, D4). En todos los casos las correlaciones significativas se observaron para aquellas corridas donde la sucesión fue dirigida por la abundancia de zooplancton (Tabla 3.2). El grado de la correlación entre las comunidades de fitoplancton y zooplancton mostró una disminución con el aumento de la concentración de PT pero sin diferencias estadísticamente significativas (p -valor: 0.56, df : 2) (Figura 3.4.C).

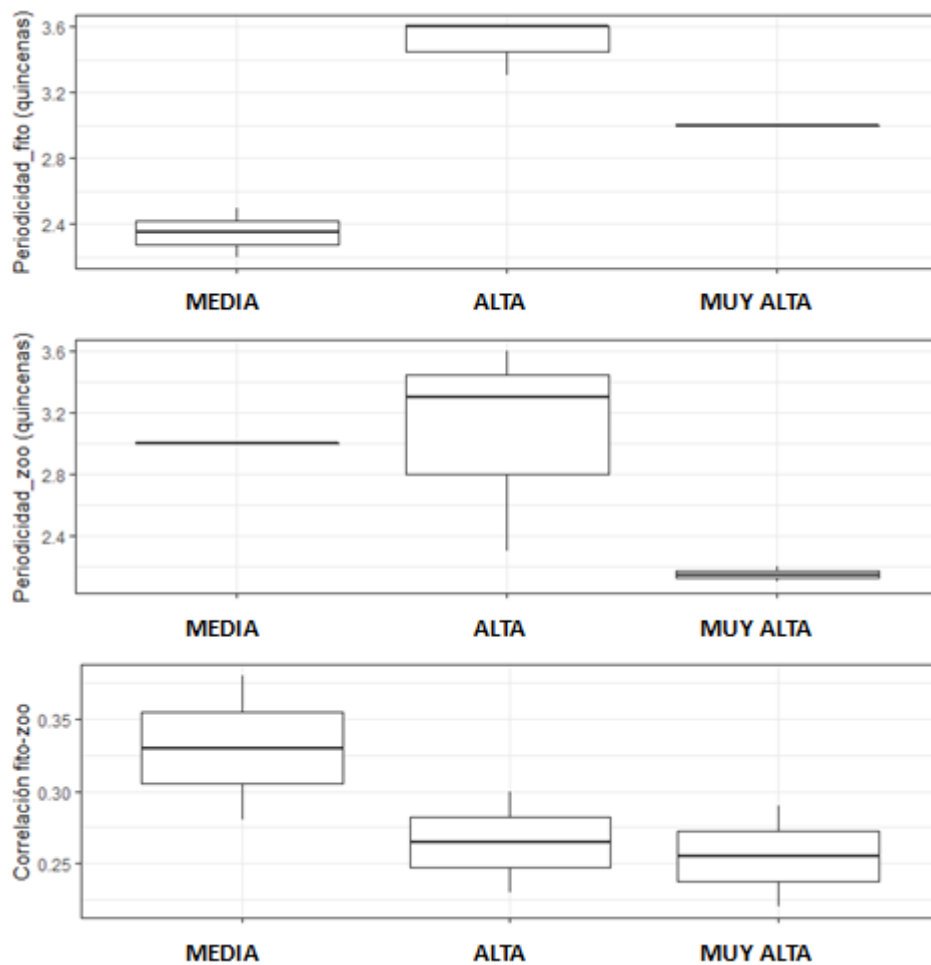


Figura 3.4. Períodos (en quincenas) significativos en la estacionalidad del biovolumen del fitoplancton (A) y de la abundancia de zooplancton (B) en función de la categoría de concentración de PT. Valores de la correlación cruzada entre biovolumen de fitoplancton y abundancia de zooplancton agrupando los lagos según la categoría de concentración de PT (C). En cada caso la línea horizontal oscura representa la mediana de los datos, las cajas comprenden el primer y tercer cuartil y la línea vertical el rango de distribución de los datos.

4. DISCUSIÓN

En este capítulo fue posible realizar una descripción de la dinámica de las comunidades de fitoplancton y zooplancton en lagos someros templados mediante la aplicación de análisis de series temporales. Los lagos clasificados en concentración media de PT (asociados a una configuración de de agua clara) y los clasificados en concentraciones alta y muy alta de PT (asociados a una configuración de de agua turbia por fitoplancton) presentaron diferencias en la dinámica de sus comunidades de fitoplancton y zooplancton

y en el potencial de aprovechamiento de la productividad primaria (Keitt, 2008; Francis et al., 2014; Vasseur et al., 2014). Se pudo asociar el aumento en la concentración de PT (aumento de estado trófico) con alteraciones en la estabilidad temporal de las comunidades de plancton, identificándose un aumento de las fluctuaciones temporales en el biovolumen total de fitoplancton y en la abundancia total de zooplancton. A su vez, estas alteraciones pudieron ser asociadas a un desacople en las interacciones tróficas que se establecen entre ambas comunidades, pudiendo esto repercutir en un menor potencial de aprovechamiento de la productividad primaria por la vía trófica herbívora.

El debilitamiento de la vía herbívora en sistemas eutrofizados ha sido identificado por otros autores que reconocen la pérdida de niveles tróficos en estos escenarios, así como de algunos servicios ecosistémicos de importancia (ej. recursos pesqueros, agua potable, pérdida de biodiversidad, etc.) (Carney & Elser, 1990).

4.1. Estabilidad temporal y composición de comunidades de fitoplancton y zooplancton

Para todo el gradiente de fósforo considerado los máximos valores de biovolumen de fitoplancton y de abundancia de zooplancton ocurrieron en los meses de primavera y verano. Este patrón coincidió con las predicciones planteadas para lagos templados en el capítulo 1 de la tesis, donde la mayor temperatura y disponibilidad de luz de los meses de primavera y verano fueron identificados como los desencadenantes del inicio de la sucesión (Sommer et al., 1986, 2012).

El aumento en la amplitud de las fluctuaciones en el biovolumen total de fitoplancton, permitió identificar que la estabilidad (Ives & Carpenter, 2007) de la comunidad disminuyó hacia los lagos de mayor contenido de nutrientes. Los lagos con concentraciones de PT alta y muy alta presentaron los máximos valores de biovolumen, con posibles eventos de floraciones en primavera y verano. Simultáneamente, en coincidencia con las predicciones del presente capítulo y del capítulo 1, dichos eventos representan ventanas de oportunidad para la aparición y dominancia de especies potencialmente generadoras de toxinas (ej. GFBM III y VII), capaces de causar serios problemas en la calidad del agua (Paerl et al., 2016). Si bien la composición funcional del fitoplancton no presentó grandes diferencias en el gradiente de fósforo considerado fue posible identificar la dominancia de representantes del GFBM III y VII en lagos con mayor

contenido de fósforo, co-dominando en todos los casos los GFBM VI y V. De acuerdo con Roozen et al. (2008), el río Waal que alimenta los lagos estudiados presentan altas concentraciones de sílice (Si), lo que podría explicar la dominancia durante todo el período de muestreo y en todas las series temporales del GFBM VI (organismos no flagelados con estructuras silíceas, Kruk et al., 2010). Ejemplos de trabajos en otros sistemas (Lago Michigan, Schindler, 2006) demuestran que en lagos eutrofizados y con alta disponibilidad de Si, este nutriente gobierna la composición de la comunidad de fitoplancton. Únicamente una vez agotado el Si la comunidad pasa de ser dominada por diatomeas a ser dominada por cianobacterias (GFBM III y VII).

Para el zooplancton la estabilidad en su abundancia aumentó de lagos con niveles intermedios de nutrientes, disminuyendo en el extremo del gradiente. Esto podría ser explicados por la composición de fitoplancton y su valor como alimento. Si bien los GFBM dominantes en todas las series temporales son descriptos como palatables (VI y V), sin embargo esta definición no considera la presencia de espinas (ej. *Asterionella sp.*) ni el gran tamaño (ej. *Ceratium sp.*) (Colina et al., 2015). Una alta proporción de especies de los GFBM V y VI con esas características podría limitar la generación de máximos de abundancia en el zooplancton. En cuanto a la composición taxonómica de la comunidad de zooplancton no se observaron diferencias en el gradiente de fósforo, lo que podría ser explicado en base a dos mecanismos operando en conjunto. Por un lado, la base de datos utilizada cuenta con información de abundancia de individuos pero carece de información sobre tamaño corporal o biomasa. La ausencia de esta información pudo enmascarar procesos asociados a cambios corporales como por ejemplo el mantenimiento del número de individuos, con un aumento en la proporción de cladóceros de menor tamaño y menor capacidad de pastoreo, frente al aumento del estado trófico (Jeppesen et al., 2000). Por otro lado, en sistemas con elevada concentración de fósforo podría ampliarse la dieta del zooplancton hacia fuentes de alimento no fitoplanctónicas, como bacterias, protozoarios o inclusive material orgánico particulado (Work, 2003) manteniéndose así las proporciones taxonómicas en la comunidad (Segura et al., 2017).

4.2. Desacople de las comunidades de fitoplancton y zooplancton

En coincidencia con las predicciones planteadas, los análisis de correlaciones cruzadas permitieron observar que el aumento en la concentración de PT fue acompañado por la disminución del valor de la correlación cruzada.

En lagos con valores intermedios de nutrientes, los altos valores de correlación entre el fitoplancton y zooplancton podrían indicar que ambas comunidades estuvieron acopladas siguiendo durante la mayor parte del tiempo una dinámica compensatoria. En este escenario, y debido a que las correlaciones significativas siempre se encontraron para las correlaciones "dirigidas" por zooplancton, sería esperable que la productividad pudiese ser controlada por procesos "top-down", como lo observado por Francis et al. (2014) donde el aumento en abundancia del zooplancton (i.e. cladóceros) habilitaría la generación de fases de agua clara. Así, la presión de pastoreo sería capaz de controlar el desarrollo del fitoplancton, con alto aprovechamiento de la productividad primaria y primando la vía trófica clásica (Scheffer et al., 1993; Scheffer & van Nes, 2007). A su vez, de acuerdo con Vasseur et al. (2014) las comunidades que siguen una dinámica compensatoria presentan mayor tolerancia a las variaciones en el ambiente resultando más estables.

En los lagos con altos o muy altos contenidos de PT se observó una menor correlación entre las comunidades de fitoplancton y zooplancton. En estos casos la dinámica fitoplancton-zooplancton se encontraría débilmente acoplada o "desacoplada".

Es preciso destacar que los procesos de eutrofización podrían verse potenciados por los cambios climáticos. Particularmente el aumento de la temperatura contribuye al incremento en la disponibilidad de P, aumentando su liberación desde los sedimentos y cuencas (De Senerpont Domis et al., 2013; Jeppesen et al., 2009). Así, el efecto sinérgico del aumento de la temperatura y de los procesos de eutrofización puede llevar a una profunda alteración en la dinámica de las comunidades de lagos someros, alterando significativamente su productividad.

4.3. Conclusiones y perspectivas

En los lagos someros templados estudiados el aumento en la concentración de nutrientes alteró la estabilidad de las comunidades de fitoplancton y zooplancton potenciando su

desacople. Es necesario sin embargo analizar en qué medida dicha alteración afectaría el aprovechamiento de la productividad primaria por parte de la vía trófica clásica favoreciendo la dominancia de la vía detritívora.

Para mejorar las predicciones, comprender cabalmente los procesos mencionados y evaluar más adecuadamente la respuesta de las comunidades de lagos someros a las forzantes climáticas y antropogénicas sería fundamental incluir información sobre otras comunidades y su efecto sobre el plancton (ej. plantas, peces, bacterias). Así como también análisis de series temporales en otras latitudes, fundamentalmente de climas subtropicales.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

La presente tesis aportó al conocimiento sobre la estructura y dinámica temporal de las comunidades de plancton (zooplancton, fitoplancton y su interacción) en lagos someros, enfatizando en las diferencias entre lagos de distintas latitudes y estructuras tróficas. Se describió la dinámica temporal de comunidades de plancton en lagos someros de diferentes regiones climáticas, identificando sus los patrones estacionales (capítulo 1) y los principales factores responsables de su estructura (capítulos 1 y 2). A su vez, se identificaron variaciones latitudinales y regionales en la composición de grupos e intensidades de pastoreo. Las mayores presiones de pastoreo fueron observadas en climas templados y subpolares, mientras la predación por peces planctívoros sobre grandes cladóceros y la dominancia de GFBM poco palatables (III y VII) explicó la débil presión de pastoreo en lagos tropicales y subtropicales (capítulo 2). Al mismo tiempo se asoció el aumento en la concentración de fósforo con la pérdida de la estabilidad de las comunidades de fitoplancton y zooplancton y con el desacople de sus interacciones tróficas (capítulo 3). El debilitamiento de la vía trófica clásica por el desacople de las interacciones fitoplancton-zooplancton, con el aumento en temperatura y carga de nutrientes, ha sido descrito por otros autores en función de las presiones antrópicas (procesos de eutrofización) (Jeppesen et al., 2009; Francis et al., 2014) y climáticas (calentamiento global) (Winder & Schindler, 2004; Visser & Both, 2005; Winder & Cloern, 2010; Sarmiento 2012).

En los capítulos 1 y 2, la utilización de aproximaciones funcional (GFBM del fitoplancton) y taxonómica (grupos herbívoros del zooplancton) permitieron reflejar las diferentes adaptaciones de los organismos a las condiciones del ambiente, y comprender el efecto de las interacciones tróficas entre ambas comunidades de estudio. Al mismo tiempo facilitaron resumir la información de numerosas especies y demostraron ser una herramienta útil para mejorar la capacidad descriptiva.

Para fortalecer estos resultados y explorar nuevas hipótesis se plantean como perspectivas:

- Generar bases de datos de series temporales para lagos someros de mas regiones cclimáticas (fundamentalmente lagos subtropicales y tropicales), con escalas resolutivas bajas y que abarquen largos períodos de tiempo. De este modo sería posible evaluar las variaciones interanuales en temperaturas, precipitaciones, etc.
- Aplicar a dichas series temporales los análisis aplicados para lagos templados en el capítulo 3
- Incluir en dichos análisis información de otros componentes de las tramas tróficas (i.e. plantas y peces)
- Realizar análisis similares a los aplicados con la base de datos del SALGA en el capítulo 2 a otro set de lagos, distribuidos en gradientes climáticos similares de otras regiones del mundo
- Analizar la interacción entre factores estructuradores, como ser la relación existente entre la concentración de nutrientes y la biomasa de plantas sumergidas
- Analizar la aplicabilidad de las descripciones generadas para cada región climática en el capítulo 1 incluyendo mayor variedad de conformaciones de lagos: lagos de altura, lagos con salinidad (ej. lagunas costeras), lagos turbios por resuspensión, lagos de planicie de inundación con diferentes grados de conectividad, etc.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrantes, N., S. C. Antunes, M. J. Pereira, & F. Gonçalves, 2006. Seasonal succession of cladocerans and phytoplankton and their interactions in a shallow eutrophic lake (Lake Vela, Portugal). *Acta Oecologica* 29: 54–64.
- Ahlgren, G., L. Lundstedt, M. Brett, & C. Forsberg, 1990. Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *Journal of Plankton Research* 12: 809–818.
- Allen, A. P., 2002. Global Biodiversity, Biochemical Kinetics, and the Energetic-Equivalence Rule. *Science* 297: 1545–1548.
- Allen, A. P., & J. F. Gillooly, 2006. Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters* 9: 947–954.
- Almeida, V. dos S., Ê. Dantas, M. de Melo-Júnior, M. do C. Bittencourt-Oliveira, & A. do N. Moura, 2009. Zooplanktonic community of six reservoirs in northeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 57–65.
- Anderson, D. M., P. M. Glibert, & J. M. Burkholder, 2002. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries* 25: 704–726.
- Arcifa, M. S., T. C. Dos Santos Ferreira, C. Fileto, M. S. Maioli Castilho-Noll, T. C. Bunioto, & W. J. Minto, 2015. A long-term study on crustacean plankton of a shallow tropical lake: the role of invertebrate predation. *Journal of Limnology* .
- Arim, M., F. Bozinovic, & P. A. Marquet, 2007. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos* 116: 1524–1530.
- Atkinson, D., 1994. Temperature and Organism Size—A Biological Law for Ectotherms? *Advances in Ecological Research*. Elsevier: 1–58.
- Attayde, J. L., & L.-A. Hansson, 2001. The relative importance of fish predation and excretion effects on planktonic communities. *Limnology and Oceanography* 46: 1001–1012.
- Bämstedt, U., D. J. Gifford, X. Irigoien, A. Atkinson, & M. Roman, 2000. Feeding ICES zooplankton methodology manual. Academic Press: 297–399.
- Barnett, A. J., K. Finlay, & B. E. Beisner, 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology* 52: 796–813.
- Benincà, E., J. Huisman, R. Heerkloss, K. D. Jöhnk, P. Branco, E. H. Van Nes, M. Scheffer, & S. P. Ellner, 2008. Chaos in a long-term experiment with a plankton community. *Nature* 451: 822–825.
- Bergquist, A. M., S. R. Carpenter, & J. C. Latino, 1985. Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages1: Phytoplankton size structure. *Limnology and Oceanography* 30: 1037–1045.
- Bortolini, J. C., G. A. Moresco, A. C. M. de Paula, S. Jati, & L. C. Rodrigues, 2015. Functional approach based on morphology as a model of phytoplankton variability in a subtropical floodplain lake: a long-term study. *Hydrobiologia* 767: 151–163.

- Bouvy, M., R. Molica, S. De Oliveira, M. Marinho, & B. Beker, 1999. Dynamics of a toxic cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) in a shallow reservoir in the semi-arid region of northeast Brazil. *Aquatic Microbial Ecology* 20: 285–297.
- Brasil, J., J. L. Attayde, F. R. Vasconcelos, D. D. F. Dantas, & V. L. M. Huszar, 2016. Drought-induced water-level reduction favors cyanobacteria blooms in tropical shallow lakes. *Hydrobiologia* 770: 145–164.
- Bronmark, C., & S. E. B. Weisner, 1992. Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism. *Hydrobiologia* 243–244: 293–301.
- Brooks, J. L., & S. I. Dodson, 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28–35.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, & G. B. West, 2004. TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY. *Ecology* 85: 1771–1789.
- Burks, R. L., D. M. Lodge, E. Jeppesen, & T. L. Lauridsen, 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology* 47: 343–365.
- Carney, H. J., & J. J. Elser, 1990. Strength of Zooplankton-Phytoplankton Coupling in Relation to Lake Trophic State In Tilzer, M. M., & C. Serruya (eds), *Large Lakes*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg: 615–631.
- Colina, M., D. Calliari, C. Carballo, & C. Kruk, 2015. A trait-based approach to summarize zooplankton–phytoplankton interactions in freshwaters. *Hydrobiologia*.
- Crisci, C., B. Ghattas, & G. Perera, 2012. A review of supervised machine learning algorithms and their applications to ecological data. *Ecological Modelling* 240: 113–122.
- Da Costa, M. R. A., J. L. Attayde, & V. Becker, 2015. Effects of water level reduction on the dynamics of phytoplankton functional groups in tropical semi-arid shallow lakes. *Hydrobiologia*.
- Dantas, Ê. W., M. do C. Bittencourt-Oliveira, & A. do N. Moura, 2012. Dynamics of phytoplankton associations in three reservoirs in northeastern Brazil assessed using Reynolds' theory. *Limnologia - Ecology and Management of Inland Waters* 42: 72–80.
- Davidson, T. A., S. L. Amsinck, O. Bennike, K. S. Christoffersen, F. Landkildehus, T. L. Lauridsen, & E. Jeppesen, 2011. Inferring a single variable from an assemblage with multiple controls: getting into deep water with cladoceran lake-depth transfer functions. *Hydrobiologia* 676: 129–142.
- De Domitrovic, Y. Z., 2003. Effect of fluctuations in water level on phytoplankton development in three lakes of the Paraná river floodplain (Argentina). *Hydrobiologia* 510: 175–193.
- De Senerpont Domis, L. N., J. J. Elser, A. S. Gsell, V. L. M. Huszar, B. W. Ibelings, E. Jeppesen, S. Kosten, W. M. Mooij, F. Roland, U. Sommer, E. Van Donk, M. Winder, & M. Lürling, 2013. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time: Plankton dynamics under different climatic conditions. *Freshwater Biology* 58: 463–482.
- De'ath, G., & K. E. Fabricius, 2000. Classification and Regression Trees: A Powerful Yet Simple Technique for Ecological Data Analysis. *Ecology* 81: 3178.
- Elser, J. J., M. E. S. Bracken, E. E. Cleland, D. S. Gruner, W. S. Harpole, H. Hillebrand, J. T. Ngai, E. W. Seabloom, J. B. Shurin, & J. E. Smith, 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus

limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10: 1135–1142.

Eskinazi-Sant'Anna, E. M., R. Menezes, I. S. Costa, R. de Fátima Panosso, M. F. Araújo, & J. L. de Attayde, 2007. Composição da comunidade zooplanctônica em reservatórios eutróficos do semi-árido do Rio Grande do Norte. *Oecologia Brasiliensis* 11: 410–421.

Falkowski, P. G., E. A. Laws, R. T. Barber, & J. W. Murray, 2003. Phytoplankton and their role in primary, new, and export production *Ocean biogeochemistry*. Springer: 99–121.

Fernández, M. A. C., & W. A. T. Olivo, 2010. Efecto de diversos métodos de preprocesamiento matemático al completar datos faltantes en los monitoreos del complejo lagunar Ciénaga Grande de Santa Marta, mediante el enfoque de atípicos aditivos. *Gestión y Ambiente* 13: 103.

Fernando, C. H., 1994. Zooplankton, fish and fisheries in tropical freshwaters In Dumont, H. J., J. Green, & H. Masundire (eds), *Studies on the Ecology of Tropical Zooplankton*. Springer Netherlands, Dordrecht: 105–123.

Francis, T. B., E. M. Wolkovich, M. D. Scheuerell, S. L. Katz, E. E. Holmes, & S. E. Hampton, 2014. Shifting Regimes and Changing Interactions in the Lake Washington, U.S.A., Plankton Community from 1962–1994. *PLoS ONE* 9: e110363.

Frutos, S., A. P. de Neiff, & J. Neiff, 2006. Zooplankton of the Paraguay River: a comparison between sections and hydrological phases. *EDP Sciences*: 277–288.

Fuchs, H., & P. Franks, 2010. Plankton community properties determined by nutrients and size-selective feeding. *Marine Ecology Progress Series* 413: 1–15.

García-Rodríguez, F., N. Mazzeo, P. Sprechmann, D. Metzeltin, F. Sosa, H. C. Treutler, M. Renom, B. Scharf, & C. Gaucher, 2002. Paleolimnological assessment of human impacts in Lake Blanca, SE Uruguay. *Journal of Paleolimnology* 28: 457–468.

Gillooly, J. F., 2000. Effect of body size and temperature on generation time in zooplankton. *Journal of Plankton Research* 22: 241–251.

Gillooly, J. F., 2001. Effects of Size and Temperature on Metabolic Rate. *Science* 293: 2248–2251.

Gillooly, J. F., & S. I. Dodson, 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnology and Oceanography* 45: 22–30.

Goyenola, G., C. Iglesias, N. Mazzeo, & E. Jeppesen, 2011. Analysis of the reproductive strategy of *Jenynsia multidentata* (Cyprinodontiformes, Anablepidae) with focus on sexual differences in growth, size, and abundance. *Hydrobiologia* 673: 245–257.

Hamm, C. E., R. Merkel, O. Springer, P. Jurkojc, C. Maier, K. Prechtel, & V. Smetacek, 2003. Architecture and material properties of diatom shells provide effective mechanical protection. *Nature* 421: 841–843.

Hammer, Øyvind, 2010. Time series analysis with Past. Natural History Museum, University of Oslo.

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

- Harrington, R., I. Woiwod, & T. Sparks, 1999. Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 146–150.
- Harris, G. P., 1980. Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, and management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 877–900.
- Harrison, P. A., M. Vandewalle, M. T. Sykes, P. M. Berry, R. Bugter, F. de Bello, C. K. Feld, U. Grandin, R. Harrington, J. R. Haslett, R. H. G. Jongman, G. W. Luck, P. M. da Silva, M. Moora, J. Settele, J. P. Sousa, & M. Zobel, 2010. Identifying and prioritising services in European terrestrial and freshwater ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 19: 2791–2821.
- Havens, K. E., J. R. Beaver, E. E. Manis, & T. L. East, 2015. Inter-lake comparisons indicate that fish predation, rather than high temperature, is the major driver of summer decline in *Daphnia* and other changes among cladoceran zooplankton in subtropical Florida lakes. *Hydrobiologia* 750: 57–67.
- Havens, K. E., A. C. Elia, M. I. Taticchi, & R. S. Fulton, 2009. Zooplankton–phytoplankton relationships in shallow subtropical versus temperate lakes Apopka (Florida, USA) and Trasimeno (Umbria, Italy). *Hydrobiologia* 628: 165–175.
- Havens, K. E., R. S. Fulton, J. R. Beaver, E. E. Samples, & J. Colee, 2016. Effects of climate variability on cladoceran zooplankton and cyanobacteria in a shallow subtropical lake. *Journal of Plankton Research* 38: 418–430.
- Hébert, M.-P., B. E. Beisner, & R. Maranger, 2016. Linking zooplankton communities to ecosystem functioning: toward an effect-trait framework. *Journal of Plankton Research* , <http://www.plankt.oxfordjournals.org/lookup/doi/10.1093/plankt/fbw068>.
- Hubbell, S. P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166–172.
- Huisman, J., & F. J. Weissing, 2001. Fundamental Unpredictability in Multispecies Competition. *The American Naturalist* 157: 488–494.
- Huszar, V. L. de M., & C. S. Reynolds, 1997. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Pará, Brasil): responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia* 346: 169–181.
- Hutchinson, G. E., 1961. The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist* 95: 137–145.
- Ibañez, M. do S. R., 1998. Phytoplankton composition and abundance of a central Amazonian floodplain lake. *Hydrobiologia* 362: 79–83.
- Iglesias, C., G. Goyenola, N. Mazzeo, M. Meerhoff, E. Rodó, & E. Jeppesen, 2007. Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia* 584: 179–189.
- Iglesias, C., N. Mazzeo, G. Goyenola, C. Fosalba, F. Teixeira De Mello, S. García, & E. Jeppesen, 2008. Field and experimental evidence of the effect of *Jenynsia multidentata* , a small omnivorous-planktivorous fish, on the size distribution of zooplankton in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 53: 1797–1807.
- Iglesias, C., N. Mazzeo, M. Meerhoff, G. Lacerot, J. M. Clemente, F. Scasso, C. Kruk, G. Goyenola, J. García-Alonso, S. L. Amsinck, J. C. Paggi, S. José de Paggi, & E. Jeppesen, 2011. High predation is of

key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia* 667: 133–147.

Iglesias, C., M. Meerhoff, L. S. Johansson, I. González-Bergonzoni, N. Mazzeo, J. P. Pacheco, F. T. Mello, G. Goyenola, T. L. Lauridsen, M. Søndergaard, T. A. Davidson, & E. Jeppesen, 2016. Stable isotope analysis confirms substantial differences between subtropical and temperate shallow lake food webs. *Hydrobiologia* 784: 111–123.

Ives, A. R., & Carpenter S. R., 2007. Stability and Diversity of Ecosystems. *Science* 317: 58–62.

Izaguirre, I., 2003. Comparative study of the planktonic communities of three lakes of contrasting trophic status at Hope Bay (Antarctic Peninsula). *Journal of Plankton Research* 25: 1079–1097.

Izaguirre, I., L. Allende, R. Escaray, J. Bustingorry, G. Pérez, & G. Tell, 2012. Comparison of morpho-functional phytoplankton classifications in human-impacted shallow lakes with different stable states. *Hydrobiologia* 698: 203–216.

Izaguirre, I., G. Mataloni, A. Vinocur, & G. Tell, 1993. Temporal and spatial variations of phytoplankton from Boeckella Lake (Hope Bay, Antarctic Peninsula). *Antarctic Science* 5.

Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard, & T. L. Lauridsen, 2005. Response of fish and plankton to nutrient loading reduction in eight shallow Danish lakes with special emphasis on seasonal dynamics. *Freshwater Biology* 50: 1616–1627.

Jeppesen, E., B. Kronvang, M. Meerhoff, M. Søndergaard, K. M. Hansen, H. E. Andersen, T. L. Lauridsen, L. Liboriussen, M. Beklioglu, A. Özen, & J. E. Olesen, 2009. Climate Change Effects on Runoff, Catchment Phosphorus Loading and Lake Ecological State, and Potential Adaptations. *Journal of Environment Quality* 38: 1930.

Jeppesen, E., M. Meerhoff, B. A. Jacobsen, R. S. Hansen, M. Søndergaard, J. P. Jensen, T. L. Lauridsen, N. Mazzeo, & C. W. C. Branco, 2007. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia* 581: 269–285.

Jeppesen, E., J. Peder Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L. Junge Pedersen, & L. Jensen, 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth In Kufel, L., A. Prejs, & J. I. Rybak (eds), *Shallow Lakes '95*. Springer Netherlands.

Jeppesen, E., J. Peder Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, & F. Landkildehus, 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient: A detailed study of Danish lakes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology* 45: 201–218.

Jeppesen, E., M. Søndergaard, T. L. Lauridsen, T. A. Davidson, Z. Liu, N. Mazzeo, C. Trochine, K. Özkan, H. S. Jensen, D. Trolle, F. Starling, X. Lazzaro, L. S. Johansson, R. Bjerring, L. Liboriussen, S. E. Larsen, F. Landkildehus, S. Egemose, & M. Meerhoff, 2012. Biomanipulation as a Restoration Tool to Combat Eutrophication Advances in Ecological Research. Elsevier: 411–488.

Jeppesen, E., M. Søndergaard, E. Mortensen, P. Kristensen, B. Riemann, H. J. Jensen, J. P. Müller, O. Sortkjær, J. P. Jensen, K. Christoffersen, S. Bosselmann, & E. Dall, 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic temperate lakes 1: cross-analysis of three Danish case-studies In Gulati, R. D., E. H. R. R. Lammens, M.-L. Meijer, & E. van Donk (eds), *Biomanipulation Tool for Water Management*. Springer Netherlands, Dordrecht: 205–218.

Kalinowska, K., 2004. Bacteria, nanoflagellates and ciliates as components of the microbial loop in three lakes of different trophic status. *Polish Journal of Ecology* 52: 19–34.

- Kalinowska, K., & M. Grabowska, 2016. Autotrophic and heterotrophic plankton under ice in a eutrophic temperate lake. *Hydrobiologia* 777: 111–118.
- Keitt, T. H., 2008. Coherent ecological dynamics induced by large-scale disturbance. *Nature* 454: 331–334.
- Kjørboe, T., 2011. How zooplankton feed: mechanisms, traits and trade-offs. *Biological Reviews* 86: 311–339.
- Koehl, M. A. R., & J. R. Strickler, 1981. Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number. *Limnology and Oceanography* 26: 1062–1073.
- Kosten, S., V. L. M. Huszar, E. Bécares, L. S. Costa, E. Donk, L.-A. Hansson, E. Jeppesen, C. Kruk, G. Lacerot, N. Mazzeo, L. Meester, B. Moss, M. Lürling, T. Nöges, S. Romo, & M. Scheffer, 2012. Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology* 18: 118–126.
- Kosten, S., E. Jeppesen, V. L. M. Huszar, N. Mazzeo, E. H. Van NES, E. T. H. M. Peeters, & M. Scheffer, 2011. Ambiguous climate impacts on competition between submerged macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: Climate impacts on alternative states. *Freshwater Biology* 56: 1540–1553.
- Kosten, S., A. Kamarainen, E. Jeppesen, E. H. Van Nes, E. T. H. M. Peeters, N. Mazzeo, L. Sass, J. Hauxwell, N. Hansel-Welch, T. L. Lauridsen, M. SØndergaard, R. W. Bachmann, G. Lacerot, & M. Scheffer, 2009a. Climate-related differences in the dominance of submerged macrophytes in shallow lakes. *Global Change Biology* 15: 2503–2517.
- Kosten, S., G. Lacerot, E. Jeppesen, D. da Motta Marques, E. H. van Nes, N. Mazzeo, & M. Scheffer, 2009b. Effects of Submerged Vegetation on Water Clarity Across Climates. *Ecosystems* 12: 1117–1129.
- Kottek, M., J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf, & F. Rubel, 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15: 259–263.
- Kruk, C., 2002. Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. *Journal of Plankton Research* 24: 901–912.
- Kruk, C., V. L. Huszar, E. T. Peeters, S. Bonilla, L. Costa, M. Lürling, C. S. Reynolds, & M. Scheffer, 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology* 55: 614–627.
- Kruk, C., E. T. H. M. Peeters, E. H. Van Nes, V. L. M. Huszar, L. S. Costa, & M. Scheffer, 2011. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography* 56: 110–118.
- Kruk, C., L. Rodríguez-Gallego, M. Meerhoff, F. Quintans, G. Lacerot, N. Mazzeo, F. Scasso, J. C. Paggi, E. T. H. M. Peeters, & S. Marten, 2009. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology* 54: 2628–2641.
- Kruk, C., & A. M. Segura, 2012. The habitat template of phytoplankton morphology-based functional groups. *Hydrobiologia* 698: 191–202.

- Kruk, C., A. M. Segura, L. S. Costa, G. Lacerot, S. Kosten, E. T. H. M. Peeters, V. L. M. Huszar, N. Mazzeo, & M. Scheffer, 2016. Functional redundancy increases towards the tropics in lake phytoplankton. *Journal of Plankton Research*.
- Kruk, C., A. M. Segura, E. T. H. M. Peeters, V. L. M. Huszar, L. S. Costa, S. Kosten, G. Lacerot, & M. Scheffer, 2012. Phytoplankton species predictability increases towards warmer regions. *Limnology and Oceanography* 57: 1126–1135.
- Lacerot, G., 2010. Effects of climate on size structure and functioning of aquatic food webs. PhD Thesis Wageningen.
- Lacerot, G., C. Kruk, M. Lürling, & M. Scheffer, 2012. The role of subtropical zooplankton as grazers of phytoplankton under different predation levels: Zooplankton grazing in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 58: 494–503.
- Lampert, W., & U. Sommer, 2007. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford university press.
- Laybourn-Parry, J., 2002. Survival mechanisms in Antarctic lakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 357: 863–869.
- Laybourn-Parry, J., J. S. Hofer, & R. Sommaruga, 2001. Viruses in the plankton of freshwater and saline Antarctic lakes. *Freshwater Biology* 46: 1279–1287.
- Laybourn-Parry, J., & W. A. Marshall, 2003. Photosynthesis, mixotrophy and microbial plankton dynamics in two high Arctic lakes during summer. *Polar Biology* 26: 517–524.
- Lehman, J. T., 1988. Ecological principles affecting community structure and secondary production by zooplankton in marine and freshwater environments. *Limnology and Oceanography* 33: 931–945.
- Lewis, W. M., 1987. Tropical limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 159–184.
- Lewis Jr., W. M., 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. *Perspectives in tropical limnology* 4364.
- Litchman, E., M. D. Ohman, & T. Kiorboe, 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research* 35: 473–484.
- Lodge, D. M., 2001. Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators. *Limnology and Oceanography* 46: 230–237.
- Loverde-Oliveira, S. M., V. L. M. Huszar, N. Mazzeo, & M. Scheffer, 2009. Hydrology-Driven Regime Shifts in a Shallow Tropical Lake. *Ecosystems* 12: 807–819.
- Mazzeo, N., L. Rodríguez-Gallego, C. Kruk, M. Meerhoff, J. Gorga, G. Lacerot, F. Quintans, M. Loureiro, D. Larrea, & F. García-Rodríguez, 2003a. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia* 506: 591–602.
- Mazzeo, N., L. Rodríguez-Gallego, C. Kruk, M. Meerhoff, J. Gorga, G. Lacerot, F. Quintans, M. Loureiro, D. Larrea, & F. García-Rodríguez, 2003b. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia* 506–509: 591–602.
- McGill, B., B. Enquist, E. Weiher, & M. Westoby, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178–185.

- McQueen, D. J., M. R. S. Johannes, J. R. Post, T. J. Stewart, & D. R. S. Lean, 1989. Bottom-Up and Top-Down Impacts on Freshwater Pelagic Community Structure. *Ecological Monographs* 59: 289–309.
- McQueen, D. J., J. R. Post, & E. L. Mills, 1986. Trophic Relationships in Freshwater Pelagic Ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1571–1581.
- Medeiros, L. de C., A. Mattos, M. Lüring, & V. Becker, 2015. Is the future blue-green or brown? The effects of extreme events on phytoplankton dynamics in a semi-arid man-made lake. *Aquatic Ecology* 49: 293–307.
- Meerhoff, M., J. M. Clemente, F. T. de MELLO, C. Iglesias, A. R. Pedersen, & E. Jeppesen, 2007a. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblages weaken the clear water state in shallow lakes?. *Global Change Biology* 13: 1888–1897.
- Meerhoff, M., C. Fosalba, C. Bruzzone, N. Mazzeo, W. Noordoven, & E. Jeppesen, 2006. An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 51: 1320–1330.
- Meerhoff, M., C. Iglesias, F. T. De Mello, J. M. Clemente, E. Jensen, T. L. Lauridsen, & E. Jeppesen, 2007b. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology* 52: 1009–1021.
- Meerhoff, M., N. Mazzeo, B. Moss, & L. Rodríguez-Gallego, 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology* 37: 377–391.
- Meerhoff, M., F. Teixeira-de Mello, C. Kruk, C. Alonso, I. Gonzalez Bergonzoni, J. P. Pacheco, G. Lacerot, M. Arim, M. Beklioglu, & S. B. Balmana, 2012. Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Advances in Ecological Research* 46: 259–349.
- Melack, J. M., 1979. Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. *Oecologia* 44: 1–7.
- Menezes, R. F., J. L. Attayde, G. Lacerot, S. Kosten, L. Coimbra e Souza, L. S. Costa, E. H. Van Nes, & E. Jeppesen, 2011. Lower biodiversity of native fish but only marginally altered plankton biomass in tropical lakes hosting introduced piscivorous *Cichla cf. ocellaris*. *Biological Invasions* 14: 1353–1363.
- Milborrow, S., 2016. Plotting rpart trees with the rpart. plot package. .
- Moss, B., 2011. Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters* 1: 101–105.
- Moustaka-Gouni, M., E. Michaloudi, & U. Sommer, 2014. Modifying the PEG model for Mediterranean lakes - no biological winter and strong fish predation. *Freshwater Biology* 59: 1136–1144.
- Pacheco, J. P., C. Iglesias, M. Meerhoff, C. Fosalba, G. Goyenola, F. Teixeira-de Mello, S. García, M. Gelós, & F. García-Rodríguez, 2010. Phytoplankton community structure in five subtropical shallow lakes with different trophic status (Uruguay): a morphology-based approach. *Hydrobiologia* 646: 187–197.
- Padisák, J., & C. S. Reynolds, 2003. Shallow lakes: the absolute, the relative, the functional and the pragmatic. *Hydrobiologia* 506–509: 1–11.

- Paerl, H., 2014. Mitigating Harmful Cyanobacterial Blooms in a Human- and Climatically-Impacted World. *Life* 4: 988–1012.
- Paerl, H. W., W. S. Gardner, K. E. Havens, A. R. Joyner, M. J. McCarthy, S. E. Newell, B. Qin, & J. T. Scott, 2016. Mitigating cyanobacterial harmful algal blooms in aquatic ecosystems impacted by climate change and anthropogenic nutrients. *Harmful Algae* 54: 213–222.
- Paerl, H. W., & J. Huisman, 2008. CLIMATE: Blooms Like It Hot. *Science* 320: 57–58.
- Peel, M. C., B. L. Finlayson, & T. A. McMahon, 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and earth system sciences discussions* 4: 439–473.
- Perrow, M. R., M.-L. Meijer, P. Dawidowicz, & H. Coops, 1997. Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia* 342: 355–365.
- Pinheiro J, B. D., DebRoy S, Sarkar D, & R Core Team, 2016. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-127, <URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>>. .
- Postel, S., & S. Carpenter, 1997. Freshwater ecosystem services. .
- Pujoni, D. G. F., P. M. Maia-Barbosa, F. A. R. Barbosa, C. R. Fragoso Jr., & E. H. van Nes, 2016. Effects of food web complexity on top-down control in tropical lakes. *Ecological Modelling* 320: 358–365.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Reynolds, C. S., 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Ecography* 3: 141–159.
- Reynolds, C. S., 1993. Scales of disturbance and their role in plankton ecology. *Intermediate Disturbance Hypothesis in Phytoplankton Ecology* 157–171.
- Reynolds, C. S., 2006. *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Reynolds, C. S., J. Alex Elliott, & M. A. Frassl, 2014. Predictive utility of trait-separated phytoplankton groups: A robust approach to modeling population dynamics. *Journal of Great Lakes Research* 40: 143–150.
- Rodríguez, J., 1994. Some comments on the size-based structural analysis of the pelagic ecosystem. *Scientia Marina(Barcelona)* 58: 1–10.
- Rohde, K., 1992. Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos* 65: 514.
- Rozen, F. C. J. M., E. T. H. M. Peeters, R. Roijackers, I. V. D. Wyngaert, H. Wolters, H. de Coninck, B. W. Ibelings, A. D. Buijse, & M. Scheffer, 2008. Fast response of lake plankton and nutrients to river inundations on floodplain lakes. *River Research and Applications* 24: 388–406.
- Salas, H. J., & P. Martino, 1990. Metodologías simplificadas para la evaluación de eutroficación en lagos cálidos tropicales. *CEPIS*.
- Sarmiento, H., 2012. New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hydrobiologia* 686: 1–14.

- Sarmento, H., A. M. Amado, & J.-P. Descy, 2013. Climate change in tropical fresh waters (comment on the paper "Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time" by de Senerpont Domis et al .,). *Freshwater Biology* 58: 2208–2210.
- Sarthou, F., 2016. Floraciones de cianobacterias: efectos de la eutrofización y la variabilidad climática. Tesis de Maestría, Geociencias, PEDECIBA.
- Scasso, F., N. Mazzeo, J. Gorga, C. Kruk, G. Lacerot, J. Clemente, D. Fabián, & S. Bonilla, 2001. Limnological changes in a sub-tropical shallow hypertrophic lake during its restoration: two years of a whole-lake experiment. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 11: 31–44.
- Schallenberg, M., M. D. de Winton, P. Verburg, D. J. Kelly, K. D. Hamill, & D. P. Hamilton, 2013. Ecosystem services of lakes. *Ecosystem services in New Zealand: conditions and trends*. Manaaki Whenua Press, Lincoln 203–225.
- Scheffer, M., 2004. *Ecology of Shallow Lakes*. Springer Netherlands, Dordrecht, <http://link.springer.com/10.1007/978-1-4020-3154-0>.
- Scheffer, M., & S. R. Carpenter, 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 648–656.
- Scheffer, M., S. H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss, & E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 275–279.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, A. Gagnani, L. R. Mur, & E. H. van Nes, 1997. ON THE DOMINANCE OF FILAMENTOUS CYANOBACTERIA IN SHALLOW, TURBID LAKES. *Ecology* 78: 272–282.
- Scheffer, M., & E. H. van Nes, 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584: 455–466.
- Schindler, D. W., 2006. Recent advances in the understanding and management of eutrophication. *Limnology and Oceanography* 51: 356–363.
- Segura, A. M., D. Calliari, B. L. Lan, H. Fort, C. E. Widdicombe, R. Harmer, & M. Arim, 2017. Community fluctuations and local extinction in a planktonic food web. *Ecology Letters* .
- Segura, A. M., C. Kruk, D. Calliari, & H. Fort, 2012. Use of a morphology-based functional approach to model phytoplankton community succession in a shallow subtropical lake: Trait-based phytoplankton succession. *Freshwater Biology* 58: 504–512.
- Smith, V. H., 1998. Cultural Eutrophication of Inland, Estuarine, and Coastal Waters In Pace, M. L., & P. M. Groffman (eds), *Successes, Limitations, and Frontiers in Ecosystem Science*. Springer New York, New York, NY: 7–49.
- Sommer, U., 1988. Phytoplankton succession in microcosm experiments under simultaneous grazing pressure and resource limitation. *Limnology and Oceanography* 33: 1037–1054.
- Sommer, U., 1989. *Plankton Ecology Succession in Plankton Communities*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Sommer, U., 2008. Trophic cascades in marine and freshwater plankton. *International Review of Hydrobiology* 93: 506–516.
- Sommer, U., R. Adrian, L. De Senerpont Domis, J. J. Elser, U. Gaedke, B. Ibelings, E. Jeppesen, M. Lürling, J. C. Molinero, W. M. Mooij, E. van Donk, & M. Winder, 2012. Beyond the Plankton

- Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms Driving Plankton Succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 429–448.
- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, W. Lampert, & A. Duncan, 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol* 106: 433–471.
- Sommer, U., J. Padisák, C. S. Reynolds, & Juhasz-Nagy, P., 1993. Hutchinson's heritage: the diversity-disturbance relationship in plankton. 249: 1–7.
- Sterner, R. W., D. D. Hagemeier, W. L. Smith, & R. F. Smith, 1993. Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 38: 857–871.
- Teixeira De Mello, F., M. Meerhoff, Z. Pekcan-Hekim, & E. Jeppesen, 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54: 1202–1215.
- Thackeray, S. J., T. H. Sparks, M. Frederiksen, S. Burthe, P. J. Bacon, J. R. Bell, M. S. Botham, T. M. Brereton, P. W. Bright, L. Carvalho, T. Clutton-Brock, A. Dawson, M. Edwards, J. M. Elliott, R. Harrington, D. Johns, I. D. Jones, J. T. Jones, D. I. Leech, D. B. Roy, W. A. Scott, M. Smith, R. J. Smithers, I. J. Winfield, & S. Wanless, 2010. Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments: PHENOLOGICAL CHANGE ACROSS MAJOR ENVIRONMENTS. *Global Change Biology* 16: 3304–3313.
- Therneau, T., B. Atkinson, B. Ripley, & M. B. Ripley, 2015. Package "rpart."
- Timms, R. M., & B. Moss, 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem: Plankton grazing and predation. *Limnology and Oceanography* 29: 472–486.
- Turner, J. T., 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology* 27: 57–102.
- van Donk, E., & W. J. van de Bund, 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany* 72: 261–274.
- Vanderstukken, M., N. Mazzeo, W. Van Colen, S. A. J. Declerck, & K. Muylaert, 2011. Biological control of phytoplankton by the subtropical submerged macrophytes *Egeria densa* and *Potamogeton illinoensis*: a mesocosm study: Subtropical macrophytes control phytoplankton. *Freshwater Biology* 56: 1837–1849.
- Vasseur, D. A., J. W. Fox, A. Gonzalez, R. Adrian, B. E. Beisner, M. R. Helmus, C. Johnson, P. Kratina, C. Kremer, C. de Mazancourt, E. Miller, W. A. Nelson, M. Paterson, J. A. Rusak, J. B. Shurin, & C. F. Steiner, 2014. Synchronous dynamics of zooplankton competitors prevail in temperate lake ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20140633–20140633.
- Vincent, W. F., J. E. Hobbie, & J. Laybourn-Parry, 2008. Introduction to the limnology of high-latitude lake and river ecosystems. *Polar lakes and rivers—limnology of Arctic and Antarctic aquatic ecosystems*. Edited by WF Vincent and J. Laybourn-Parry. Oxford University Press, UK 1–23.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, & E. Garnier, 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116: 882–892.

- Visser, M. E., & C. Both, 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 2561–2569.
- Vitousek, P. M., 1994. Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology* 75: 1861.
- Wilson, A. E., O. Sarnelle, & A. R. Tillmanns, 2006. Effects of cyanobacterial toxicity and morphology on the population growth of freshwater zooplankton: Meta-analyses of laboratory experiments. *Limnology and Oceanography* 51: 1915–1924.
- Winder, M., & J. E. Cloern, 2010. The annual cycles of phytoplankton biomass. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 3215–3226.
- Winder, M., & D. E. Schindler, 2004. CLIMATE CHANGE UNCOUPLES TROPHIC INTERACTIONS IN AN AQUATIC ECOSYSTEM. *Ecology* 85: 2100–2106.
- Winder, M., & U. Sommer, 2012. Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia* 698: 5–16.
- Work, K. A., 2003. Zooplankton grazing on bacteria and cyanobacteria in a eutrophic lake. *Journal of Plankton Research* 25: 1301–1306.
- Yurista, P. M., 2001. Growth, Survivorship and Reproduction of *Daphnia middendorffiana* in Several Arctic Lakes and Ponds. *Journal of Plankton Research* 23: 733–744.

APÉNDICE I: Capítulo 1

Tabla 1. Información bibliográfica utilizada para la confección de las predicciones sobre lagos templados. Se indican citas consideradas y nombre de los lagos analizados en cada caso. Para cada lago se presenta la ubicación geográfica, profundidad máxima (Zmax), cantidad de muestreos realizados en el estudio considerado (MUESTR.), los grupos funcionales basados en morfología (GFBM) del fitoplancton y grupos taxonómicos (Gtaxo) del zooplancton dominantes para los períodos otoño-invierno y primavera-verano, la clasificación según estado trófico y observaciones generales (OBS.).

CITA	LAGO	UBICACIÓN	ZMÁX (m)	MUESTR.	FITOPLANCTON		ZOOPLANCTON		ESTADO TRÓFICO	OBS.
					GFBM OTOÑO-INVIERNO	GFBM PRIMAVERA-VERANO	Gtaxo OTOÑO-INVIERNO	Gtaxo PRIMAVERA-VERANO		
(Izaguirre et al., 2012)	Kakel Huincul	Pampa, Argentina (36°S-57°W)	4	Estacional (noviembre 2005-setiembre 2006)	I, II, V, VII		-	-	Eutrófico	Claro con vegetación (sumergida y flotante)
					<5mg/l	~300mg/l				
	El Triunfo	Pampa, Argentina (35°S-57°W)	sd		I, II, V, VII		-	-	Eutrófico	Claro con vegetación (sumergida y flotante)
					<20mg/l	<10mg/l				
	San Jorge	Pampa, Argentina (35°S-57°W)	sd		III, IV, VI, VII		-	-	Eutrófico	Turbio por fito
					<1000mg/l	~1700mg/l				
	Chascomús	Pampa, Argentina (35°S-58°W)	1.9		II, IV, VI, VII		-	-	Eutrófico	Turbio por fito
					~230mg/l	<200mg/l				
	La Limpia	Pampa, Argentina (35°S-57°W)	2.3		IV, V, VI		-	-	Eutrófico	Turbio por materia inorgánica
					<5mg/l	<15mg/l				

	Lacombe	Pampa, Argentina (35°S-57°W)	2.0		III, IV, V, VII		-	-	Eutrófico	Alternancia estados estables
					<100mg/l	~1900mg/l				
(Havens et al., 2009)	Trasimeno	Italia (49°N-12°E)	2.5	Mensuales durante 2 años (enero 1991-diciembre 1992)	V, IV, II (<10.000 µgC/l)	III, IV (<10.000 µgC/l)	Copépodos y calanoides (<100 µgC/l)	Cladóceros (hasta 140 µgC/l)	Eutrófico	Cuenca con uso agrícola / Baja cobertura de plantas / Sin datos rotíferos
(Abrantes et al., 2006)	Lago Vela	Portugal (40°5'N-8°8'W)	2.4	Bimensuales durante 1 año	VI (<60mg/l clo-a)	IV (inicio primavera) III, VII (verano, hasta 150 mg/l co-a)	Cladóceros: <i>Daphnia longispina</i>	Cladóceros: <i>Bosmina longirostris</i> , <i>Ceriodaphnia puchella</i>	Eutrófico	Cuenca con uso agrícola / Baja biomasa plantas sumergidas / Alta biomasa planctívoros
(Jeppesen et al., 2007)	Lago Arresø	Dinamarca (55°58'N-12°7'E)	5.9	Mensuales de 1997 a 2003	VI, IV		Cladóceros: <i>Daphnia hyalina</i> , <i>Daphnia galatea</i> (hasta 30000 µgDW/l)		Bajo - Medio	Estado de agua claro
	Lago Arresø	Dinamarca (55°58'N-12°7'E)	5.9	Mensuales de 1989 a 1996	III, VII		Cladóceros: <i>Bosmina sp.</i> , <i>Chydorus sphaericus</i> (hasta 5000 µgDW/l)		Alto	Estado de agua turbio
(Jeppesen et al., 2005)	Ørn, Bryrup Langsø, Søga°rd, Gundsømagle, Arresø, Damhussøen, Bagsværd	Jutland, Alemania. Zealand y Lolland, Dinamarca (54° a 56° N - 11° a 5°E)	4.8	Bisemanal es en verano, mensuales en el resto del año (1989-1992)	VI (10mm ³ /l)	VII (>15mm ³ /l) III (<3mm ³ /l)	Cladóceros: <i>Daphnia sp.</i> (<400µg/l) Calanoides (<100 µg/l) Rotíferos (<50 µg/l)	Cladóceros: <i>Daphnia sp.</i> (prim.: 800µg/l, ver.: <400 µg/l) Calanoides (>150 µg/l) Rotíferos (>200 µg/l)	Alto	Mayor proporción planctívoros
	Ørn, Bryrup Langsø, Søga°rd,	Jutland, Alemania. Zealand y Lolland,	4.8	Bisemanal es en verano, mensuales	VI (5mm ³ /l)	VII (<10mm ³ /l) III	Cladóceros: <i>Daphnia sp.</i> (ot.: >1200µg/l,	Cladóceros: <i>Daphnia sp.</i> (prim.: >1200µg/l, ver.:	Bajo - Medio	Mayor proporción piscívoros

	Gundsømagle, Arresø, Damhussøen, Bagsværd	Dinamarca (54° a 56° N - 11° a 5°E)		en el resto del año (1993-2001)		(hasta 6mm ³ /l)	inv.: <100 µg/l Calanoides (<100 µg/l) Rotíferos (<50 µg/l)	<800 µg/l Calanoides (>150 µg/l) Rotíferos (<200 µg/l)		
--	---	-------------------------------------	--	---------------------------------	--	-----------------------------	---	--	--	--

Tabla 2. Información bibliográfica utilizada para la confección de las predicciones sobre lagos subtropicales. Se indican citas consideradas y nombre de los lagos analizados en cada caso. Para cada lago se presenta la ubicación geográfica, profundidad máxima (Zmax), cantidad de muestreos realizados en el estudio citado (MUESTR.), grupos funcionales basados en morfología (GFBM) del fitoplancton y grupos taxonómicos (Gtaxo) del zooplancton dominantes en los períodos otoño-invierno y primavera-verano, clasificación según presencia o ausencia de plantas sumergidas y observaciones generales (OBS.).

CITA	LAGO	UBICACIÓN	ZMÁX (m)	MUESTR.	FITOPLANCTON		ZOOPLANCTON		PLANTAS	OBS.
					GFBM OTOÑO-INVIERNO	GFBM PRIMAVERA-VERANO	GTAXO OTOÑO-INVIERNO	GTAXO PRIMAVERA-VERANO		
(Iglesias et al., 2011)	Lago Rivera	Uruguay (34°55'S, 56°10'W)	0.8	Estacionales (1999)	-	-	Cladóceros (20mgDW/l)	Copépodos (1-2mgDW/l)	Si	Casi libre de peces en 1999 (biomasa <1.0kg/ha) / Hipereutrófico
	Lago Rodó	Uruguay (34°55'S, 56°10'W)	1.7	Estacionales (1999)	-	-	Rotíferos (4mgDW/l) Cladóceros (0.5mgDW/l)	Rotíferos (2.5mgDW/l) Copépodos (0.5mgDW/l)	No	Importante biomasa de peces omnívoros (20kg/ha) / Hipereutrófico
(Iglesias et al., 2007)	Laguna Blanca	Uruguay (34°54'S, 54°50'W)	3.6	Estacionales (invierno 2003-otoño 2004)	-	-	Cladóceros y Calanoides (>600ind/l)	Rotíferos (>1500ind/l)	Si	Eutrófico / Dominancia peces omnívoro-planctívoros
(Pacheco et al., 2010)	Clotilde	Uruguay (34°15'S; 53°47'W)	3.4	Verano-invierno 2006	IV, V y VII (<2mm ³ /l)	VII (5mm ³ /l) IV (3mm ³ /l)	Rotíferos	Rotíferos	-	Oligo-mesotrófico
	García	Uruguay (34°17'S; 53°48'W)	2.0	Verano-invierno 2006	I (<0.5mm ³ /l)	VI (30mm ³ /l)	Cladóceros y Calanoides	Rotíferos	-	Mesotrófico
	Escondida	Uruguay (34°49'S; 54°37'W)	4.3	Verano-invierno 2006	VII y V (<1mm ³ /l)	VII (<2mm ³ /l)	Rotíferos	Rotíferos	No	Meso-eutrófico
	Cisne	Uruguay	3.5	Verano-	V y VI	I y V	Rotíferos	Rotíferos	No	Eutrófico

		(34°40'S; 55°37'W)		invierno 2006	(<0.6mm ³ /l)	(<0.01mm ³ /l)				
	Laguna Blanca	Uruguay (34°54'S; 54°50'W)	3.2	Verano- invierno 2006	VII (>20mm ³ /l)	VII (20mm ³ /l)	Cladóceros y Calanoides	Rotíferos	Si	Hipereutrófico
(Havens et al., 2009)	Apopka	Florida, USA (29°N-82°W)	1.6	Mensuales durante 2 años (enero 2003- diciembre 2004)	III (hasta 10.000 µgC/l)	III (hasta 100.000 µgC/l)	Cladóceros (20µgC/l)	Copépodos (máx 100µgC/l)	Baja cobertura	Hipereutrófico / Cuenca con uso agrícola / Sin datos para rotíferos
(Mazzeo et al., 2003b)	Laguna Blanca	Uruguay (34°54'S; 54°50'W)	3.6	Mensuales (otoño 2000- otoño 2001)	III VII I	III VII IV I	Rotíferos (~600µgDW/l) Copépodos y Cladóceros (~100µgDW/l)	Rotíferos (~700µgDW/l) Copépodos y Cladóceros (~120µgDW/l)	si	Planta sumergidas (Egeria densa) / Eutrófico
	Laguna Blanca	Uruguay (34°54'S; 54°50'W)	3.6	Mensuales (otoño 2000- otoño 2001)	III VII I	III VI IV I	Cladóceros y Copépodos (~200µgDW/l)	Copépodos y Cladóceros (~70-80µgDW/l)	no	45% del lago sin plastas / Eutrófico
(Havens et al., 2016)	Lake Harris	Florida, USA (28°77'N- 81°82'W)	3.4	Mensuales (enero 1999- diciembre 2014)	III (10- 20um ³ /ml)	III (40-50um ³ /ml)	Cladóceros (200-400 µgDW/l)	Cladóceros (100-150 µgDW/l)	-	Solo datos de cladóceros / Dominancia peces omnívoros
(Havens et al., 2015)	Lago Okeechobee	Florida, USA (27°00'N- 80°50'W)	2.0	Trimestrales (agosto 1994- julio 2013)	-	-	Cladóceros (~5µgDW/l)	Cladóceros (<5µgDW/l)	si	Vegetación sumergida / dominancia de planctívoros
	Lago Okeechobee	Florida, USA (27°00'N- 80°50'W)	5.0	Trimestrales (agosto 1994- julio 2013)	-	-	Cladóceros (~15µgDW/l)	Cladóceros (5-10µgDW/l)	no	Dominancia de bentívoros / alta turbidez
	Cadena de lagos Kissimmee (10 lagos)	Florida, USA (27°58'N- 81°12'W)	4.4	Mensuales (abril 1997- diciembre 1998)	-	-	Cladóceros (5- 15µgDW/l)	Cladóceros (0-0.5µgDW/l)	si	Vegetación sumergida / dominancia de planctívoros

(Iglesias et al., 2008)	Laguna Blanca	Uruguay (34°54'S; 54°50'W)	3.6	Estacionales (invierno 2003-otoño 2004)	-	-	Rotíferos Cladóceros (<700ind.L ⁻¹) Calanoides (~175ind.L ⁻¹)	Rotíferos Cladóceros (<300ind.L ⁻¹) Calanoides (~125ind.L ⁻¹)	si	Eutrófico / Dominancia peces omnívoros
	Laguna Blanca	Uruguay (34°54'S; 54°50'W)	3.6	Estacionales (invierno 2003-otoño 2004)	-	-	Rotíferos Cladóceros (~900ind.L ⁻¹) Calanoides (~175ind.L ⁻¹)	Rotíferos Cladóceros (~300ind.L ⁻¹) Calanoides (~175ind.L ⁻¹)	no	Eutrófico / Dominancia peces omnívoros
(Segura et al., 2012)	Lago Rodó	Uruguay, (34.9°S-56.4°W)	2.5	Semanales (enero-abril 1997) Bisemanales (mayo-agosto 1997)	Otoño: VI (75mm ³ /l) Invierno: VII (100mm ³ /l) III (250mm ³ /l)	IV (150mm ³ /l)	-	-	no	Lago artificial urbano e eutrófico

Tabla 3. Información bibliográfica utilizada para la confección de las predicciones sobre lagos tropicales. Se indican citas empleadas y nombre de los lagos analizados en cada caso. Para cada lago se presenta la ubicación geográfica, profundidad máxima (Zmax), cantidad de muestreos realizados en el estudio citado (MUESTR.), los grupos funcionales basados en morfología (GFBM) del fitoplancton y grupos taxonómicos (Gtaxo) del zooplancton dominantes en los períodos de lluvia y de sequía, la clasificación por o región húmeda o semi-árida y observaciones generales (OBS.).

CITA	LAGO	UBICACIÓN	ZMÁX (m)	MUESTR.	FITOPLANCTON		ZOOPLANCTON		HÚMEDO SEMI-ÁRIDO	OBS.
					GFBM LLUVIA	GFBM SEQUÍA	GTAJO LLUVIA	GTAJO SEQUÍA		
(Bouvy et al., 1999)	Ingazeira	Pernambuco, Brasil (8°34'S-36° 52'W)	5 a 13	Bimensuales (enero 1997 - marzo 1998) Mensuales (marzo - diciembre 1998)	III (~70mm.L ⁻¹)	III (~120mm.L ⁻¹)	Rotíferos Calanoides	Rotíferos Calanoides	Semi-árido	Mesotrófico / Sin datos biomasa zoo, los máximos coinciden con máximos de fito
(Almeida et al., 2009)	Mundaú	Garanhuns, Brasil (8°57'S-36° 29'W)	4.0	Julio, agosto, noviembre 2004	-	Cianos III ó VII (~100ind.L ⁻¹)	-	Rotíferos (~80%)	Semi-árido	Hipereutrófico
	Duas Unas	Recife, Brasil (8°05'S-35° 02'W)	-		Clorofitas (~1.6ind.L ⁻¹)	-	Cladóceros (~40%)	-	Semi-árido	Hipereutrófico
	Arcoverde	Pedra, Brasil (8°33'S-36° 59'W)	-		Cianos III ó VII (~160ind.L ⁻¹)	-	Rotíferos (~50%)	-	Semi-árido	Eutrófico
	Jazigo	Serra Talhada, Brasil (7°59'S-38° 14'W)	-		-	Cianos III ó VII (~100ind.L ⁻¹)	-	Rotíferos (~40%) Nauplios (~40%)	Semi-árido	Hipereutrófico
	Poço da Cruz	Ibimirim, Brasil (8°30'S-37° 42'W)	-		-	VI (~20ind.L ⁻¹)	-	Nauplios (~80%)	Semi-árido	Eutrófico
	Saco	Serra Talhada, Brasil	-		-	-	Cianos III ó VII (~40ind.L ⁻¹)	-	Rotíferos (~80%)	Semi-árido

		(7°56'S-38°17'W)								
(Ibañez, 1998)	Lago Camaleão	Isla Marchantaria, Brasil (3°15'S-60°00'W)	6.0	Mensuales (setiembre 1987 – febrero 1989)	VI	V, III	-	-	Húmedo	Planicie de inundación
(De Domitrovic, 2003)	Punte Sur, Puente Norte, San Nicolás	Planicie de inundación Río Paraná, Brasil (27°27'S-58°55'W)	2.8	17 muestreos en cada lago (setiembre 1995 – junio 1996)	VII, V (~1.5mm ³ .mL ⁻¹)	II, VI, V (~4.0mm ³ .mL ⁻¹)	-	-	Húmedo	3 lagos analizados juntos
(Loverde-Oliveira et al., 2009)	Lago Coqueiro	Pantanal de Poconé, Brasil (16°15'S-56°22'W)	2.3	Mensuales (abril 2002 – mayo 2003)	I, VII, VI (clo-a: ~0.5µg.L ⁻¹)	I, VII, VI, III, V (clo-a: ~2.0µg.L ⁻¹)	Cladóceros y calanoides (~250ind.L ⁻¹) Rotíferos y nauplios (~150ind.L ⁻¹)	Rotíferos y nauplios (~1000ind.L ⁻¹) Cladóceros y calanoides (~175ind.L ⁻¹)	Húmedo	Eutrófico / con plantas sumergidas durante lluvias
(Medeiros et al., 2015)	Lago Cruzeta	Ciudad de Cruzeta, Brasil (6°24'S-36°47'W)	8.7	Mensuales (julio 2010 – junio 2012)	III (100-1000mg.L ⁻¹)	VII, III (~10.000 mg.L ⁻¹)	-	-	Semi-árido	Lago artificial / turbio
(Da Costa et al., 2015)	Lago Pocinhos	Serra Negra do Norte, Brasil (6°34'S-37°19'W)	6.4	Mensuales (mayo 2012 - mayo 2014)	VII VI III (~100mm ³ .L ⁻¹)	III (~1000mm ³ .L ⁻¹)	-	-	Semi-árido	Lago artificial / Bioma Caatinga
	Lago ESEC	Serra Negra do Norte, Brasil (6°34'S-37°15'W)	4.5		III (~100mm ³ .L ⁻¹)	V, III, VII (~10mm ³ .L ⁻¹)	-	-	Semi-árido	Lago artificial / Previa remoción de peces
(Brasil et al., 2016)	40 lagos	Río Grande del Norte, Brasil (5°34' a 6°44'S-35°49' a 38°25'W)	5.0	Diciembre 2007 (seca) Julio 2008 (lluvia)	III (2.28mm ³ .L ⁻¹) VII (0.82mm ³ .L ⁻¹)	III (20.7mm ³ .L ⁻¹) VII (2.6mm ³ .L ⁻¹)	Rotíferos, nauplios, copepoditos (212 µdDW.L ⁻¹) Cladóceros,	Cladóceros, calanoides (371 µdDW.L ⁻¹) Rotíferos, nauplios,	Semi-árido	Lagos artificiales / hiper-eutróficos / turbios / Con cálculo presión de pastoreo

							calanoides (221 $\mu\text{dDW.L}^{-1}$)	copepoditos (244 $\mu\text{dDW.L}^{-1}$)		
(Huszar & Reynolds, 1997)	Lago Batata	Pará, Brasil (1°28'S-56°14'W)	2-12	Semanales (setiembre 1988 – octubre 1989)	I, II, VI ($<5\text{mm}^3.\text{L}^{-1}$)	III, VI, IV ($\sim 15\text{mm}^3.\text{L}^{-1}$)	-	-	Húmedo	Planicie de inundación del río Trombetas
(Bortolini et al., 2015)	Lago Osmar	Mato Grosso del Sur, Brasil (22°45'S-53°15'W)	3.5	Estacionales (2000-2012)	V, IV ($\sim 20\text{mm}^3.\text{L}^{-1}$)	VII, VI, V ($\sim 45\text{mm}^3.\text{L}^{-1}$)	Rotíferos y nauplios		Húmedo	Planicie de inundación del Paraná / vegetación riparia
(Arcifa et al., 2015)	Lago Monte Alegre	Sudeste Brasil (21°10'S-47°51'W)	5.0	Semanales, bisemanales y mensuales (1985-2012)	Clorofitas y cianobacterias		Calanoides ($\sim 400\text{ind.L}^{-1}$)	Calanoides ($\sim 350\text{ind.L}^{-1}$)	Húmedo	Eutrófico / sin especies ni biomasa de fito / Sin datos rotíferos
							Cladóceros ($\sim 60\text{ind.L}^{-1}$)	Cladóceros ($\sim 90\text{ind.L}^{-1}$)		

Tabla 4. Información bibliográfica utilizada para la confección de las predicciones sobre lagos subpolares. Se indican citas empleadas y nombre de los lagos analizados en cada caso. Para cada lago se presenta la ubicación geográfica, profundidad máxima (Zmax), cantidad de muestreos realizados en el estudio citado, grupos funcionales basados en morfología (GFBM) del fitoplancton y grupos taxonómicos (Gtaxo) del zooplancton dominantes en los períodos de hielo y deshielo, la clasificación según presencia o ausencia de peces y observaciones generales.

CITA	LAGO	UBICACIÓN	ZMÁX (m)	MUESTREOS	FITOPLANCTON		ZOOPLANCTON		PECES	OBSERVACIONES
					GFBM DESHIELO	GFBM HIELO	GTXO DESHIELO	GTXO HIELO		
(Kalinowska & Grabowska, 2016)	Mikolajskie	Polonia (50° - 54° Norte)	25	semanales invierno 2013 (enero - abril)	-	II V	-	Rotíferos (0.28mg/l) Nanoflagelados y ciliados (0.46mg/l) Crustáceos (0.003mg/l)	-	Eutrófico / temp. agua debajo del hielo 0 a 1°C
(Izaguirre, 2003)	Chico	Hope Bay, península antártica (57° - 63° Sur)	5.5	semanales verano 1999 (28 enero - 24 marzo)	II (Clo-a 60ug/l)		Rotíferos (70 ind/ml) Calanoides (10ind/ml)		NO	Oligorófico / deshielo breve
	Boeckella	Hope Bay, península antártica (57° - 63° Sur)	4	semanales verano 1999 (28 enero - 24 marzo)	V II (Clo-a 60ug/l)		Rotíferos (70 ind/ml) Calanoides (10ind/ml)		NO	Mesotrófico
	Pingüi	Hope Bay, península antártica (57° - 63° Sur)	1	semanales verano 1999 (28 enero - 24 marzo)	VI V II (Clo-a 60ug/l)		Rotíferos (70 ind/ml) Calanoides (10ind/ml)		NO	Hipereutrófico (guano pingüinos)
(Yurista, 2001)	Toolik Lake, Lake S11, Lake N1, Lake N2-ref, Lake N2-fert, Dam Pond,	Noreste Alaska (68° Norte)	-	-	-	-	Cladóceros (<i>Daphnia middendorffiana</i>)	-	-	

(Laybourn-Parry & Marshall, 2003)	MS-2 Pond Tvillingvatnet	Archipiélago de Svalbard, Groenlandia (71°-81° Norte)	5	3 a 7 días (junio - agosto) hasta 21 de julio hielo	VI V	II V	Ciliados rotíferos	Ciliados rotíferos		Temp. agua 2 a 8.5°C
(Izaguirre et al., 1993)	Boeckella	Bahía Esperanza, península antártica (57°-63° Sur)	4	6 muestreos 1991 (enero - febrero)	II VI III VII IV				NO	Hipereutrónico (guano pingüinos) / Temp. agua 0 a 4°C

Bibliografía Apéndice I

Abrantes, N., S. C. Antunes, M. J. Pereira, & F. Gonçalves, 2006. Seasonal succession of cladocerans and phytoplankton and their interactions in a shallow eutrophic lake (Lake Vela, Portugal). *Acta Oecologica* 29: 54–64.

Almeida, V. dos S., Ê. Dantas, M. de Melo-Júnior, M. do C. Bittencourt-Oliveira, & A. do N. Moura, 2009. Zooplanktonic community of six reservoirs in northeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 57–65.

Arcifa, M. S., T. C. Dos Santos Ferreira, C. Fileto, M. S. Maioli Castilho-Noll, T. C. Bunioto, & W. J. Minto, 2015. A long-term study on crustacean plankton of a shallow tropical lake: the role of invertebrate predation. *Journal of Limnology*.

Bortolini, J. C., G. A. Moresco, A. C. M. de Paula, S. Jati, & L. C. Rodrigues, 2015. Functional approach based on morphology as a model of phytoplankton variability in a subtropical floodplain lake: a long-term study. *Hydrobiologia* 767: 151–163.

Bouvy, M., R. Molica, S. De Oliveira, M. Marinho, & B. Beker, 1999. Dynamics of a toxic cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) in a shallow reservoir in the semi-arid region of northeast Brazil. *Aquatic Microbial Ecology* 20: 285–297.

Brasil, J., J. L. Attayde, F. R. Vasconcelos, D. D. F. Dantas, & V. L. M. Huszar, 2016. Drought-induced water-level reduction favors cyanobacteria blooms in tropical shallow lakes. *Hydrobiologia* 770: 145–164.

da Costa, M. R. A., J. L. Attayde, & V. Becker, 2015. Effects of water level reduction on the dynamics of phytoplankton functional groups in tropical semi-arid shallow lakes. *Hydrobiologia*.

De Domitrovic, Y. Z., 2003. Effect of fluctuations in water level on phytoplankton development in three lakes of the Paraná river floodplain (Argentina). *Hydrobiologia* 510: 175–193.

Havens, K. E., J. R. Beaver, E. E. Manis, & T. L. East, 2015. Inter-lake comparisons indicate that fish predation, rather than high temperature, is the major driver of summer decline in *Daphnia* and other changes among cladoceran zooplankton in subtropical Florida lakes. *Hydrobiologia* 750: 57–67.

Havens, K. E., A. C. Elia, M. I. Taticchi, & R. S. Fulton, 2009. Zooplankton–phytoplankton relationships in shallow subtropical versus temperate lakes Apopka (Florida, USA) and Trasimeno (Umbria, Italy). *Hydrobiologia* 628: 165–175.

- Havens, K. E., R. S. Fulton, J. R. Beaver, E. E. Samples, & J. Colee, 2016. Effects of climate variability on cladoceran zooplankton and cyanobacteria in a shallow subtropical lake. *Journal of Plankton Research* 38: 418–430.
- Huszar, V. L. de M., & C. S. Reynolds, 1997. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Pará, Brasil): responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia* 346: 169–181.
- Ibañez, M. do S. R., 1998. Phytoplankton composition and abundance of a central Amazonian floodplain lake. *Hydrobiologia* 362: 79–83.
- Iglesias, C., G. Goyenola, N. Mazzeo, M. Meerhoff, E. Rodó, & E. Jeppesen, 2007. Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia* 584: 179–189.
- Iglesias, C., N. Mazzeo, G. Goyenola, C. Fosalba, F. Teixeira De Mello, S. García, & E. Jeppesen, 2008. Field and experimental evidence of the effect of *Jenynsia multidentata*, a small omnivorous-planktivorous fish, on the size distribution of zooplankton in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 53: 1797–1807.
- Iglesias, C., N. Mazzeo, M. Meerhoff, G. Lacerot, J. M. Clemente, F. Scasso, C. Kruk, G. Goyenola, J. García-Alonso, S. L. Amsinck, J. C. Paggi, S. José de Paggi, & E. Jeppesen, 2011. High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish exclosures and surface sediments. *Hydrobiologia* 667: 133–147.
- Izaguirre, I., 2003. Comparative study of the planktonic communities of three lakes of contrasting trophic status at Hope Bay (Antarctic Peninsula). *Journal of Plankton Research* 25: 1079–1097.
- Izaguirre, I., L. Allende, R. Escaray, J. Bustingorry, G. Pérez, & G. Tell, 2012. Comparison of morpho-functional phytoplankton classifications in human-impacted shallow lakes with different stable states. *Hydrobiologia* 698: 203–216.
- Izaguirre, I., G. Mataloni, A. Vinocur, & G. Tell, 1993. Temporal and spatial variations of phytoplankton from Boeckella Lake (Hope Bay, Antarctic Peninsula). *Antarctic Science* 5.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Sondergaard, & T. L. Lauridsen, 2005. Response of fish and plankton to nutrient loading reduction in eight shallow Danish lakes with special emphasis on seasonal dynamics. *Freshwater Biology* 50: 1616–1627.

- Jeppesen, E., M. Meerhoff, B. A. Jacobsen, R. S. Hansen, M. Søndergaard, J. P. Jensen, T. L. Lauridsen, N. Mazzeo, & C. W. C. Branco, 2007. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia* 581: 269–285.
- Kalinowska, K., & M. Grabowska, 2016. Autotrophic and heterotrophic plankton under ice in a eutrophic temperate lake. *Hydrobiologia* 777: 111–118.
- Lansac-Tôha, F., C. Bonecker, L. Velho, N. Simões, J. Dias, G. Alves, & E. Takahashi, 2009. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Brazilian Journal of Biology* 69: 539–549.
- Laybourn-Parry, J., & W. A. Marshall, 2003. Photosynthesis, mixotrophy and microbial plankton dynamics in two high Arctic lakes during summer. *Polar Biology* 26: 517–524.
- Loverde-Oliveira, S. M., V. L. M. Huszar, N. Mazzeo, & M. Scheffer, 2009. Hydrology-Driven Regime Shifts in a Shallow Tropical Lake. *Ecosystems* 12: 807–819.
- Mazzeo, N., L. Rodríguez-Gallego, C. Kruk, M. Meerhoff, J. Gorga, G. Lacerot, F. Quintans, M. Loureiro, D. Larrea, & F. García-Rodríguez, 2003. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia* 506–509: 591–602.
- Medeiros, L. de C., A. Mattos, M. Lürling, & V. Becker, 2015. Is the future blue-green or brown? The effects of extreme events on phytoplankton dynamics in a semi-arid man-made lake. *Aquatic Ecology* 49: 293–307.
- Pacheco, J. P., C. Iglesias, M. Meerhoff, C. Fosalba, G. Goyenola, F. Teixeira-de Mello, S. García, M. Gelós, & F. García-Rodríguez, 2010. Phytoplankton community structure in five subtropical shallow lakes with different trophic status (Uruguay): a morphology-based approach. *Hydrobiologia* 646: 187–197.
- Segura, A. M., C. Kruk, D. Calliari, & H. Fort, 2012. Use of a morphology-based functional approach to model phytoplankton community succession in a shallow subtropical lake: Trait-based phytoplankton succession. *Freshwater Biology* 58: 504–512.
- Yurista, P. M., 2001. Growth, Survivorship and Reproduction of *Daphnia middendorffiana* in Several Arctic Lakes and Ponds. *Journal of Plankton Research* 23: 733–744.

APÉNDICE II: Capítulo 3

Variación temporal del porcentaje de biovolumen de cada GFBM (I al VII) comparando los lagos de acuerdo al estado trófico del sistema

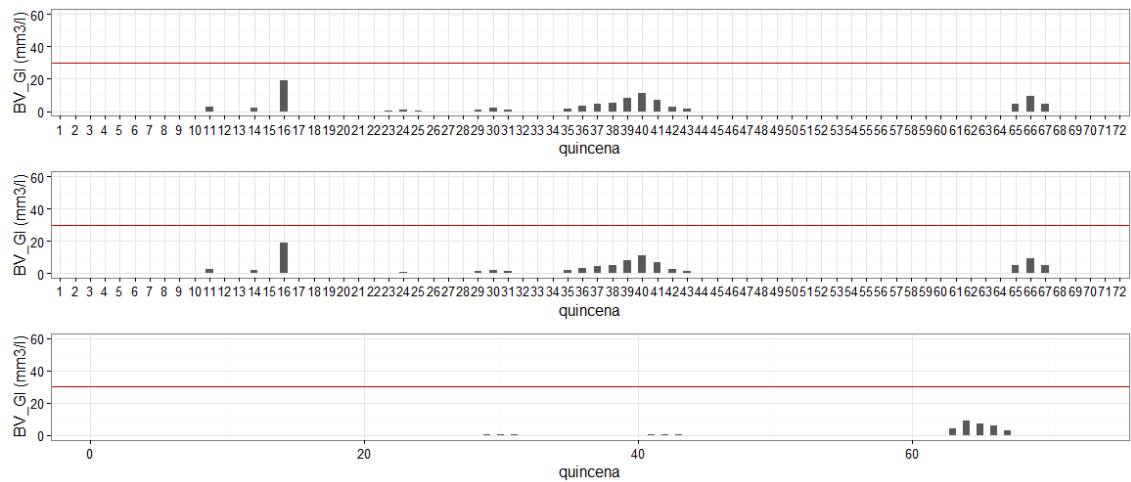


Figura 1. Porcentaje del biovolumen del GFBM I en función de las quincenas. La primer gráfica corresponde a lagos mesotróficos y la última a hipereutróficos. La línea horizontal roja indica el 30% del biovolumen.

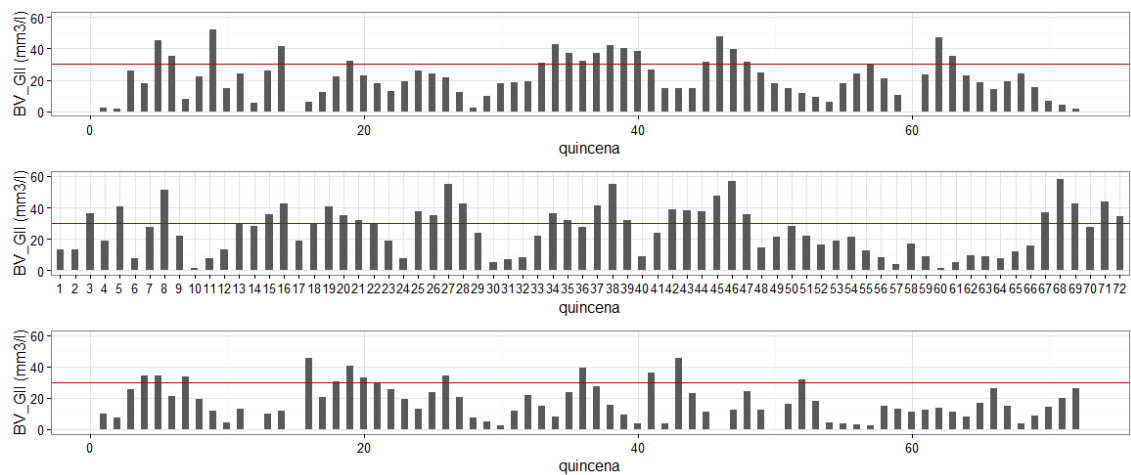


Figura 2. Porcentaje del biovolumen del GFBM II en función de las quincenas. La primer gráfica corresponde a lagos mesotróficos y la última a hipereutróficos. La línea horizontal roja indica el 30% del biovolumen.

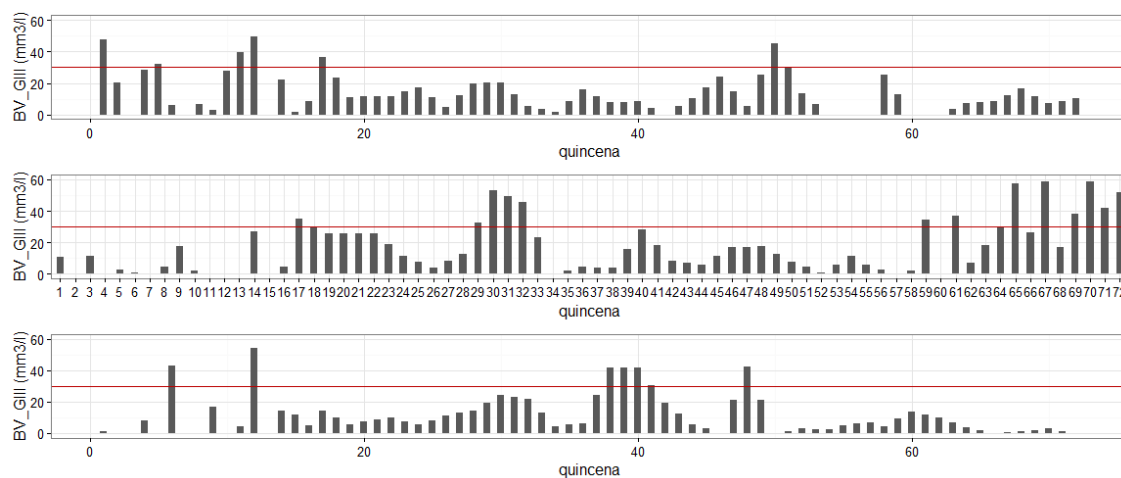


Figura 3. Porcentaje del biovolumen del GFBM III en función de las quincenas. La primer gráfica corresponde a lagos mesotróficos y la última a hipereutróficos. La línea horizontal roja indica el 30% del biovolumen.

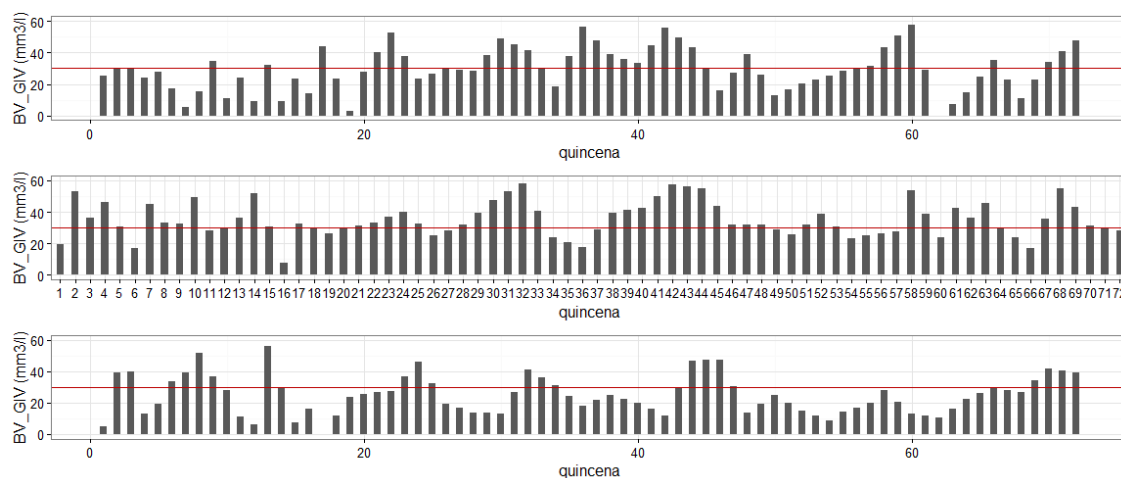


Figura 4. Porcentaje del biovolumen del GFBM IV en función de las quincenas. La primer gráfica corresponde a lagos mesotróficos y la última a hipereutróficos. La línea horizontal roja indica el 30% del biovolumen.

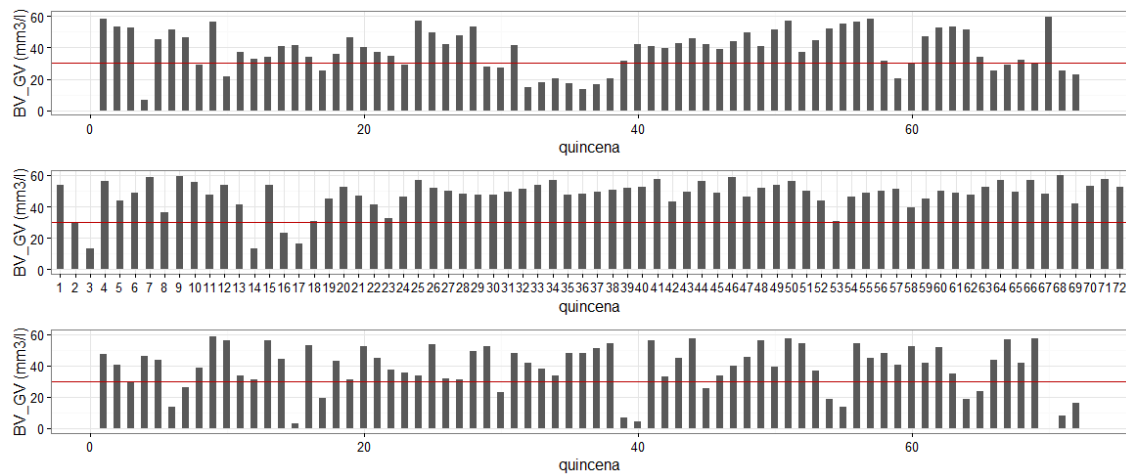


Figura 5. Porcentaje del biovolumen del GFBM V en función de las quincenas. La primer gráfica corresponde a lagos mesotróficos y la última a hipereutrófico. La línea horizontal roja indica el 30% del biovolumen.

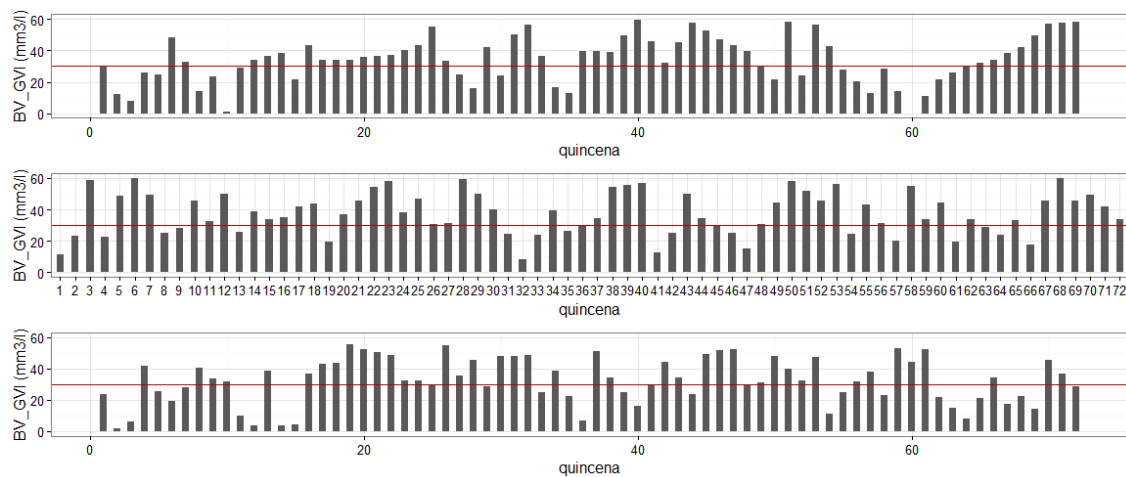


Figura 6. Porcentaje del biovolumen del GFBM VI en función de las quincenas. La primer gráfica corresponde a lagos mesotróficos y la última a hipereutrófico. La línea horizontal roja indica el 30% del biovolumen.

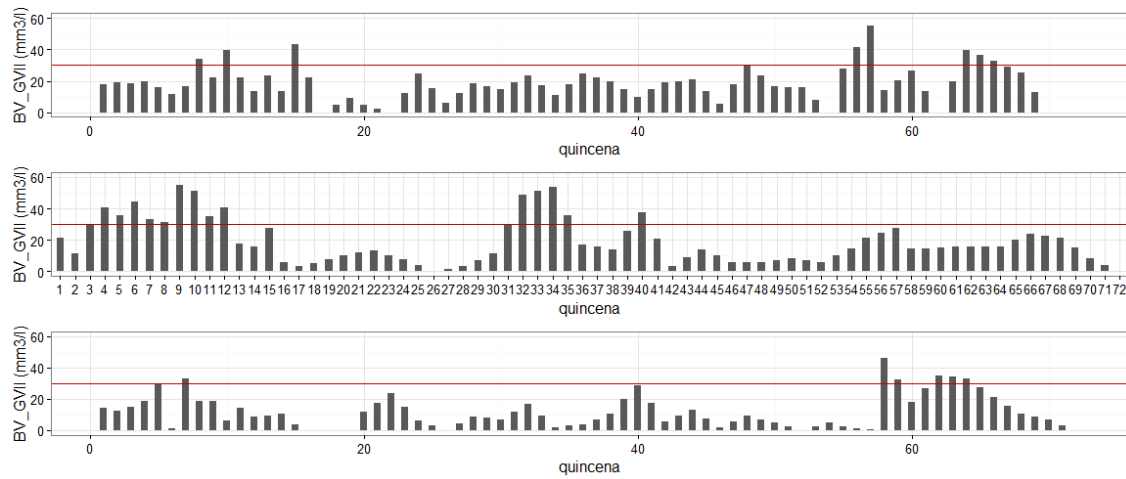


Figura 7. Porcentaje del biovolumen del GFBM VII en función de las quincenas. La primer gráfica corresponde a lagos mesotróficos y la última a hipereutrófico. La línea horizontal roja indica el 30% del biovolumen.

Descripción del porcentaje de abundancia de cada grupo taxonómico del zooplancton (rotíferos, cladóceros y calanoides) comparando lagos de acuerdo al estado trófico

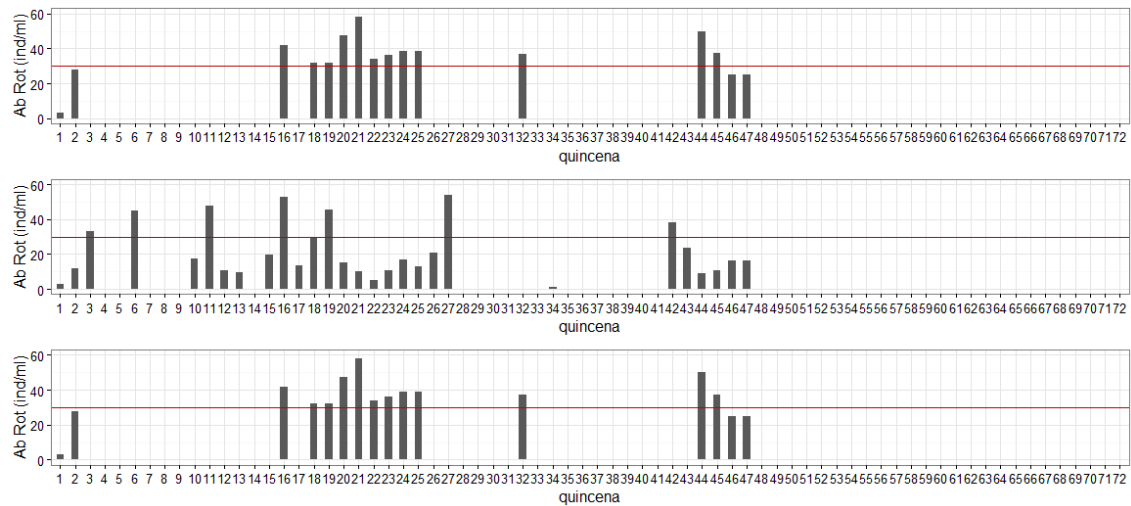


Figura 8. Porcentaje de la abundancia de rotíferos en función de las quincenas. El primer gráfico se corresponde a los lagos mesotróficos y el último a los hipereutróficos. La línea horizontal roja indica el 30% de la abundancia. No se contó con información para el año 2000.

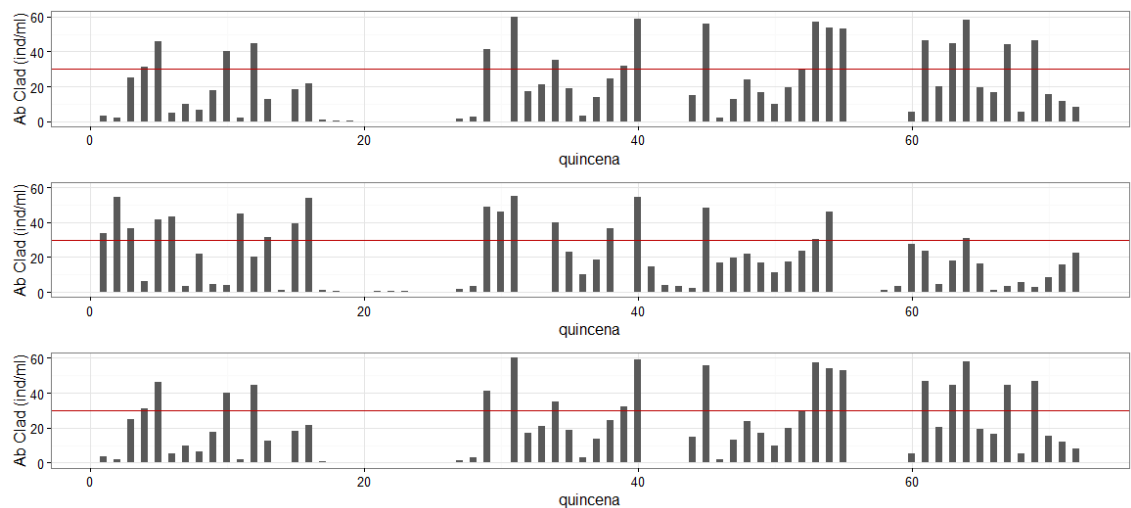


Figura 9. Porcentaje de la abundancia de cladóceros en función de las quincenas. El primer gráfico se corresponde a los lagos mesotróficos y el último a los hipereutróficos. La línea horizontal roja indica el 30% de la abundancia.

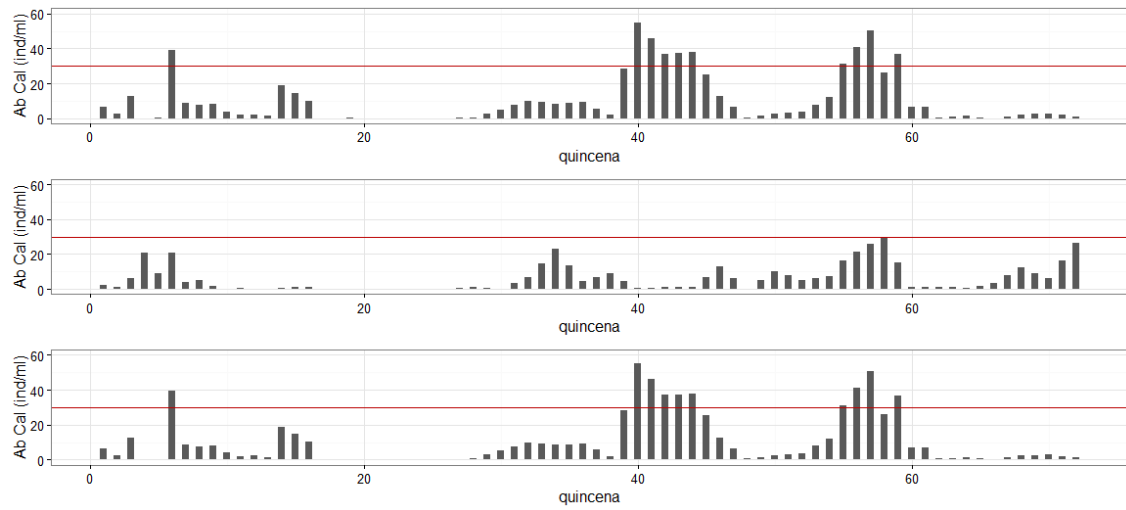


Figura 10. Porcentaje de la abundancia de rotíferos en función de las quincenas. El primer gráfico se corresponde a los lagos mesotróficos y el último a los hipereutróficos. La línea horizontal roja indica el 30% de la abundancia.