

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE
CENTRO REGIONAL UNIVERSITARIO BARILOCHE



**ANÁLISIS DE LOS EFECTOS DE CASCADA
TRÓFICA EN CADENAS ALIMENTARIAS
PLANCTÓNICAS DE LAGOS
OLIGOTRÓFICOS ANDINOS.**

**AUTORA
LIC. MARIANA REISSIG**

**DIRECTOR
DR. ESTEBAN G. BALSEIRO**

**CO-DIRECTORA
DRA. CLAUDIA P. QUEIMALIÑOS**

Tesis presentada para optar al Título de Doctor en Biología

- 2005 -

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	I
RESUMEN.....	III
ABSTRACT	VII
CAPÍTULO I.....	1
CASCADA TRÓFICA CON PECES (EXPERIMENTOS DE CAMPO)	1
INTRODUCCIÓN	1
MATERIALES Y MÉTODOS	7
Área de estudio: Lago Escondido	7
Descripción de <i>Galaxias maculatus</i>	11
EXPERIMENTOS DE CAMPO EN MESOCOSMOS	13
Diseños experimentales	13
• <i>Experimento 1</i>	13
• <i>Experimento 2</i>	14
Unidades experimentales	16
Captura y mediciones realizadas a los peces	20
Muestreo de los mesocosmos	21
Análisis de muestras en laboratorio	22
• <i>Densidad zooplanctónica</i>	22
• <i>Densidad fitoplanctónica</i>	22
• <i>Análisis de clorofila a (Cl a)</i>	23
• <i>Análisis de nutrientes</i>	23
Análisis estadísticos	24
RESULTADOS	26
Densidad zooplanctónica	26
Densidad fitoplanctónica	32
Diversidad de especies fitoplanctónicas	39

Tasas de crecimiento del fitoplancton	40
Clorofila a	46
Nutrientes	50
DISCUSIÓN	59
CAPÍTULO II	68
CASCADA TRÓFICA CON PECES (EXPERIMENTOS DE LABORATORIO).....	68
INTRODUCCIÓN	68
MATERIALES Y MÉTODOS	70
EXPERIMENTOS DE LABORATORIO.....	70
Diseños experimentales	70
• <i>Experimento 1</i>	70
• <i>Experimento 2</i>	71
Unidades experimentales	72
Muestreo de las peceras	73
Análisis de muestras en laboratorio	74
Análisis estadísticos	74
RESULTADOS	75
Peces	75
Densidad zooplanctónica	75
Clorofila a	80
Nutrientes	82
Relación alométrica en el reciclado de nutrientes	90
DISCUSIÓN	93
CAPÍTULO III	95
RECICLADO DE NUTRIENTES A TRAVÉS DE LOS PECES (EXPERIMENTOS DE CAMPO).....	95
INTRODUCCIÓN	95
MATERIALES Y MÉTODOS	98
Área de estudio: Lago Moreno Oeste	98

EXPERIMENTOS DE CAMPO EN MICROCOSMOS	101
Diseño experimental	101
Unidades experimentales	103
Peces: captura, selección de tamaño y mediciones realizadas	104
Incubación y toma de muestras	105
Análisis de muestras en laboratorio	105
Cálculos realizados	105
Análisis estadísticos	106
RESULTADOS	107
Contenidos estomacales de <i>G. maculatus</i>	107
Reciclado de nutrientes	111
DISCUSIÓN	119
CAPÍTULO IV	124
CASCADA TRÓFICA CON INVERTEBRADOS (EXPERIMENTOS DE CAMPO Y LABORATORIO).....	124
INTRODUCCIÓN	124
MATERIALES Y MÉTODOS	127
Área de estudio: Lago Rivadavia	127
ESTUDIOS DE CAMPO	130
Mediciones biológicas y físico-químicas del ambiente	130
Estudio sobre la comunidad zooplanctónica del lago Rivadavia	130
• <i>Parabroteas sarsi</i>	130
• <i>Boeckella michaelsoni</i>	131
Distribuciones verticales	132
EXPERIMENTOS DE CAMPO EN MICROCOSMOS	133
Diseños experimentales	133
Análisis de muestras en laboratorio	136
Cálculos realizados	137
Análisis estadísticos	137
EXPERIMENTOS DE LABORATORIO (depredación por <i>P. sarsi</i>)	138
Diseños experimentales	138

Cálculos	139
Análisis estadísticos	139
RESULTADOS	140
Mediciones biológicas y físico-químicas del ambiente	140
Distribuciones verticales del zooplancton	141
Comparaciones de ejemplares de <i>Parabroteas sarsi</i> de diferentes ambientes	143
Características de <i>Boeckella michaelsoni</i>	145
Experimentos de laboratorio	145
Experimentos de campo	147
DISCUSIÓN	154
CONCLUSIONES GENERALES	158
BIBLIOGRAFÍA	162

AGRADECIMIENTOS

A Esteban Balseiro y Claudia Queimaliños quienes brindándome la oportunidad de recurrir a su capacidad y experiencia científica me permitieron formarme y desenvolverme en el mundo de la ciencia. Gracias por sus comentarios acertados y sus valiosas críticas al discutir los resultados de este trabajo y por haber volcado paciencia y sapiencia en la construcción de esta tesis.

A los 3 jurados de esta tesis Drs. Víctor Cussac, Horacio Zagarese e Irina Izaguirre por los aportes que han realizado y su contribución al mejoramiento de esta tesis.

A Beatriz Modenutti por sus valiosas sugerencias y comentarios al contenido de esta tesis, y por su ayuda en la identificación de los rotíferos.

A todos los chicos del lab.: Riqui, Vero, Gonza, Caro y Leo, por su continuo y afectuoso aliento. Gracias por los mates compartidos y el aguante de todos estos años.

A Vale, Clau, Esteban, Gonza, Miguel, Caro y Vero por su compañerismo y buena onda durante las numerosas salidas al campo.

Al laboratorio de peces por aportarme el equipamiento para la captura de los peces.

A Nora Baccalá por su ayuda y excelente predisposición frente a las consultas estadísticas que le he realizado.

A mis amigos por el apoyo y el aliento que tanto bien me hicieron en estos años. Gracias a todos por su cariño, comprensión y constante estímulo, y por hacer de mí una mejor persona y amiga.

A mis padres y hermanas/o por enseñarme a enfrentar los obstáculos con alegría, y enseñarme que la perseverancia y el esfuerzo son el camino para lograr los objetivos. Gracias por la confianza permanente que depositan en mí.

Al Centro Regional Universitario Bariloche de la Universidad Nacional del Comahue por haberme brindado la posibilidad de realizar mi carrera de grado y postgrado en forma libre y gratuita.

Agradezco a todos los que de alguna manera me han apoyado y motivado. A todos los que con su calidez y compañerismo compartieron inquietudes, éxitos y fracasos durante la realización de los experimentos.

Esta tesis esta dedicada a todos aquellos que de una u otra manera, en menor o mayor grado han contribuido a su creación.

Este trabajo fue realizado con el apoyo de una beca CONICET y financiado por los subsidios UNC-B094, Antorchas N° 4308-70, FONCyT 01-06035, CONICET PIP N° 0739/98 y UNC04/ B119.

RESUMEN

En ambientes acuáticos las interacciones tróficas juegan un papel muy importante en la regulación de las densidades y composiciones de los diferentes niveles tróficos de la comunidad. El impacto de los depredadores de los niveles más altos de la cadena trófica puede causar modificaciones en los niveles más bajos por efectos transmitidos de un nivel al otro en forma de cascada. En el presente estudio se analizó el efecto de dos depredadores, uno vertebrado: el pez autóctono *Galaxias maculatus* (Salmoniformes, Galaxiidae), y otro invertebrado: *Parabroteas sarsi* (Copepoda, Calanoidea), sobre la dinámica de la comunidad de lagos oligotróficos andinos. En ambos casos se evaluó si los cambios en los niveles superiores de la cadena alimentaria, producidos por estos depredadores, se conectan con los niveles más bajos afectando la biomasa fitoplanctónica (cascada trófica).

Para analizar si la depredación por *G. maculatus* afecta de manera significativa la estructuración del zooplancton y si los efectos se trasladan al nivel de los productores primarios se realizaron 2 experimentos *in situ* en mesocosmos en el lago Escondido (Río Negro, Argentina). Se utilizaron tratamientos sin peces, tratamientos con diferentes densidades de peces y tratamientos con remoción manual del zooplancton. Dado que la producción primaria se encuentra fuertemente limitada por la baja disponibilidad de fósforo y nitrógeno, se realizó un análisis de reciclado de nutrientes a través de los peces, para un estudio integral de la respuesta fitoplanctónica a la presencia de peces. Estos experimentos de campo fueron complementados con 2 experimentos de laboratorio llevados a cabo en acuarios con dos tamaños de *G. maculatus*. En estos experimentos se analizó el efecto diferencial de las estructuras de tamaños de *G. maculatus* en el reciclado de nutrientes y en las relaciones N:P. Tanto los experimentos de campo como los de laboratorio demostraron que *G. maculatus* reduce sustancialmente, a través de la depredación, las abundancias de los crustáceos de mayor tamaño e incrementa significativamente las concentraciones de fósforo y nitrógeno a través de la excreción. *G. maculatus*

favoreció el crecimiento algal tanto por el aporte de nutrientes generado, lo cual produjo un incremento de las tasas reproductivas del fitoplancton, como por la fuerte depredación sobre el zooplancton de mayor tamaño, lo cual disminuyó la mortalidad algal. El tratamiento con remoción manual de los pastoreadores mostró un incremento en el fitoplancton, pero este fue significativamente menor al observado en los tratamientos con peces dado que *G. maculatus* disminuye las tasas de pastoreo aumentando además las concentraciones de los dos nutrientes que limitan el crecimiento de las algas. De esta manera los efectos de *G. maculatus* no concluyeron con la simple interacción depredador-presa entre *G. maculatus* y los crustáceos del lago, sino que dicha interacción se traslada en forma de cascada hasta el nivel de productores, favoreciendo la producción fitoplanctónica.

Por otro lado, la estructura de tamaños de la población de *G. maculatus* afectó las tasas de reciclado de nutrientes, dado que fueron los peces más pequeños los que tuvieron mayores tasas de reciclado masa específica. Esta relación inversa entre el reciclado de nutrientes masa específico y el tamaño de los peces, podría explicarse por las mayores tasas metabólicas de los peces pequeños. La relación N:P fue incrementada por los peces jugando un papel muy importante en la dinámica de la comunidad fitoplanctónica debido a que las especies algales poseen distintos requerimientos de P y N y los cambios en las relaciones N:P pueden causar variaciones en la composición fitoplanctónica del lago.

Debido a que *G. maculatus* es una especie que se mueve en cardúmenes y presenta altas densidades locales dentro del lago, es probable que este pez genere una alta heterogeneidad espacial en la liberación de nutrientes. *G. maculatus* podría entonces tener un importante efecto como generador de parches de baja limitación por nutrientes con cambios en las relaciones $N_{NH_4}:P_{PDT}$.

El tamaño de los peces y el momento del día son dos factores que pueden afectar la dieta de los peces y por ende el reciclado de nutrientes. Para analizar la variación de la actividad de alimentación-excreción de diferentes tamaños de *G. maculatus* a lo largo de un ciclo diario en función de los cambios de dieta, se realizaron experimentos *in situ* en microcosmos en el lago Moreno Oeste (Río Negro, Argentina). Los movimientos diarios de *G. maculatus* y sus efectos sobre la

comunidad pelágica fueron analizados indirectamente en función de los contenidos estomacales a diferentes horas de día.

Los análisis de contenido estomacal revelaron que *G. maculatus* alterna entre una dieta pelágica durante la noche y una dieta litoral durante el día, disminuyendo así el riesgo a ser depredado por otros peces. Esta característica hace de *G. maculatus* una especie con la capacidad de promover el movimiento de nutrientes dentro del lago y contribuir con el aporte de nuevos nutrientes a la zona pelágica. Aunque un aumento en la proporción de dieta litoral parece promover un mayor reciclado de fósforo en *G. maculatus*, los experimentos realizados no fueron suficientes como para direccionar la respuesta del reciclado en función de la dieta.

El lago Rivadavia (Chubut, Argentina) fue elegido como ambiente de estudio de las interacciones tróficas con depredadores invertebrados, dada la presencia en este lago del copépodo depredador *Parabroteas sarsi*. Los análisis del efecto de éste depredador sobre la dinámica de la comunidad del lago se llevaron a cabo a través de 2 experimentos *in situ* en microcosmos, y experimentos de depredación en laboratorio. El depredador *P. sarsi* redujo significativamente las abundancias del copépodo pastoreador *Boeckella michaelsoni*, el cual domina el grupo de crustáceos dentro del lago. En función del cambio producido por *P. sarsi* a nivel de los herbívoros, el efecto en cascada sobre los productores resultó débil, ya que no se observaron cambios a este nivel. Por último se llevaron a cabo estudios de distribuciones verticales del zooplankton dentro del lago Rivadavia, para el análisis del comportamiento de evasión a la depredación por peces. Tanto el copépodo pastoreador *B. michaelsoni* como el cladóceros *Daphnia* cf. *commutata* realizan migraciones verticales ocupando los estratos superiores del lago durante la noche, en búsqueda del alimento y bajando a zonas más profundas durante las horas del día, donde la relativa oscuridad del agua del lago ofrece un refugio a la depredación visual de los peces. Dado que la depredación por invertebrados es independiente de la luz, *P. sarsi* permaneció en las zonas profundas, aprovechando el refugio ofrecido por la zona afótica (debajo de los 30 m de profundidad), evitando el costo energético de la migración vertical y esperando la llegada de las presas (*B. michaelsoni*) durante las horas del día, momento en que se solapan las distribuciones verticales de ambos

copépodos. El tamaño y la pigmentación de *P. sarsi* en el lago Rivadavia son menores a los que esta especie presenta en ambientes sin peces, logrando así ser menos vulnerable a la depredación visual de los peces del lago.

En síntesis, tanto *G. maculatus* como *P. sarsi* controlaron las abundancias de los crustáceos de los lagos, pero sólo el efecto de *G. maculatus* se reflejó en un aumento de la biomasa fitoplanctónica debido al evidente aumento de las concentraciones de fósforo y nitrógeno en forma disponible, a través de los productos de excreción y egestión de los peces. Este aporte de nutrientes resulta de gran importancia para el crecimiento fitoplanctónico dado que disminuye la limitación por recursos existente en estos lagos oligotróficos.

ABSTRACT

Trophic interactions play an important role in the regulation of abundances and composition of the different trophic levels in aquatic communities. Top predators can modify lower levels by cascading effects. The aim of this study was to analyse the effect of the vertebrate predator: *Galaxias maculatus* (Salmoniformes, Galaxiidae), and the invertebrate predator: *Parabroteas sarsi* (Copepoda, Calanoidea) on the plankton community dynamics of oligotrophic lakes. Changes produced by these predators in the top of the food web have been studied in order to analyse the indirect effects on lower levels and phytoplankton biomass responses (trophic cascade).

In order to analyse the effects of *G. maculatus* on zooplankton constitution and trophic cascade effects on primary producers, two field experiments were carried out in Escondido Lake (Río Negro, Argentina). Enclosures with different abundances of fish, no fish and manual removal of zooplankton were used as treatments. Since primary production is strongly limited by low phosphorus and nitrogen availability, nutrient recycling by fish was analysed to integrate phytoplankton response to fish presence. Allometric variations in nutrient recycling, and N:P ratio were analysed through two laboratory experiments using different fish size. In both field and laboratory experiments *G. maculatus* strongly reduced crustacean abundances and increased phosphorus and nitrogen concentrations through excretions. *G. maculatus* facilitated algal growth by reducing nutrient limitation which increased phytoplankton growth rate, and reducing zooplankton grazing, which diminished algal mortality. Treatments with manual removal of grazers showed an increase in phytoplankton abundance, but this increase was significantly lower than that observed in fish treatments. Therefore predator-prey interaction between *G. maculatus* and crustaceans propagates through the food web as trophic cascade, favouring phytoplankton development.

Size structure of fish population affected nutrient recycling rates because smaller fish had higher mass-specific nutrient release. This increasing mass-specific nutrient release with decreasing body mass of *G. maculatus* could be explained through the higher metabolic rate of smaller fish. The N:P ratio was increased by fish indicating that *G. maculatus* can strongly influence phytoplankton community by changes in nutrient ratios.

The fact that *G. maculatus* is a species that moves in schools implies that high local densities are common in this species. The great spatial heterogeneity in fish density would generate very high spatial heterogeneity in nutrient release. *G. maculatus* would have an important effect as would generate patches of low nutrient limitation with shifts in $N_{NH_4}:P_{PDT}$.

Fish size and day time are two factors that can affect diet of fishes and nutrient recycling. Therefore, a microcosm field experiment was run in Lake Moreno Oeste (Río Negro, Argentina) in order to evaluate variations in food-excretion activity of different size of *G. maculatus*. The experiment was carried out in three different day times in function of *G. maculatus* diet changes. Daily movements of *G. maculatus* and their effects on pelagic communities were indirectly analysed by stomach contents, at different day times. These analyses revealed that *G. maculatus* alternates between littoral prey during the day, and pelagic prey during the night, diminishing in this way the risk to be preyed by other fishes. This behaviour gives *G. maculatus* the ability to promote nutrient translocation across habitats and contributes with “new” nutrients in the pelagic zone. Although the increase in the proportion of littoral prey seems to promote higher phosphorus recycling by *G. maculatus*, the results of this experiment were not sufficient to elucidate the recycling dynamics in relation with the diet.

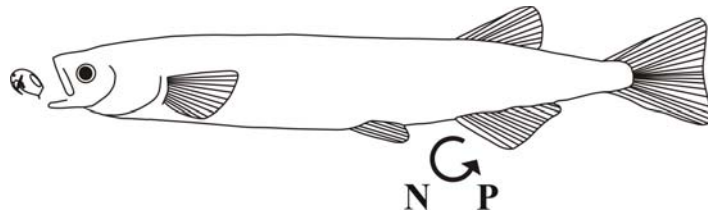
The studies of trophic interactions with invertebrate predators were carried out in Lake Rivadavia (Chubut, Argentina), since the predator copepod *Parabroteas sarsi* inhabits this lake. Two field and one laboratory experiments were run to test the effect of this predator in the dynamics of plankton. These experiments revealed that *P. sarsi* reduced significantly *Boeckella michaelsoni* abundances, the dominant

crustacean species of Lake Rivadavia. Although grazers were diminished by the predator, cascading effects resulted weak, because there were not changes in phytoplankton level. Vertical distributions were additionally analysed in order to assess possible vertical refuge of zooplankton against visual fish predation. The copepod *B. michaelsoni* and the cladoceran *Daphnia cf. commutata* showed an upper distribution during night, where they can graze in food-rich surface waters, and occupy the deeper layer during daytime where the relatively turbid waters offer refuge against visual predation. The predatory copepod *P. sarsi* showed a vertical distribution towards deeper layers of the water column both at midday and at night, indicating that the copepod had an effective refuge against visual predation. The overlap of *B. michaelsoni* and *P. sarsi* daytime distribution allow *P. sarsi* to prey on *B. michaelsoni* below the euphotic zone, avoiding the energetic cost of vertical migration since prey capture mechanisms by calanoid copepods were observed to be independent of light. The specimens of *P. sarsi* from Lake Rivadavia are less coloured and smaller in body size than those from fishless ponds reducing the risk of attack by the fishes of the lake.

In summary, *G. maculatus* and *P. sarsi* diminished the abundances of the crustaceans of lakes, but phytoplankton biomass was enhanced only in presence of *G. maculatus* because of the increment phosphorus and nitrogen concentrations through *G. maculatus* excretion and egestion processes. This contribution of nutrients is very important for phytoplankton growth since reduces the nutrient limitation that exists in these oligotrophic lakes.

CAPÍTULO I

CASCADA TRÓFICA CON PECES (EXPERIMENTOS DE CAMPO)



INTRODUCCIÓN

El estudio de las interacciones tróficas entre diferentes niveles de la cadena alimentaria ha promovido una creciente comprensión del funcionamiento de sistemas lénticos y lóticos (Lampert & Sommer 1997). En particular, en comunidades pelágicas de lagos, la regulación de la biomasa de los niveles tróficos ha merecido mucha atención al ser vista como una medida racional de manejo de los mismos (Gulati et al. 1990). En tal sentido, esta regulación tiene como base teórica dos hipótesis generales. Una de ellas es la visión más clásica del control desde abajo o control *bottom-up*, donde se considera que la biomasa de un nivel trófico está directamente determinada por el nivel inmediato inferior (McQueen et al. 1986). La otra hipótesis considera un control desde arriba o control *top-down*, donde la biomasa de un nivel está determinada por el efecto del nivel inmediato superior a través de la depredación y el pastoreo (McQueen et al. 1986). Estas dos hipótesis tienen impactos de diferente naturaleza debido a que un control desde abajo, a través de la disponibilidad de recursos, controla las tasas de reproducción y crecimiento individual y poblacional, mientras que un control desde arriba controla las densidades poblacionales, la biomasa y el tamaño corporal de los individuos a través de las tasas de depredación y pastoreo (Gliwicz 2002).



Ha sido bien demostrado que los procesos *top-down* juegan un papel muy importante en la regulación de las densidades y composiciones de los diferentes niveles tróficos. Es en este sentido que los peces comenzaron a adquirir un rol importante dentro las investigaciones realizadas de los ecosistemas acuáticos como controladores *top-down*, a partir de 1965 con los estudios de Brooks & Dodson y su hipótesis de eficiencia de tamaño. Esta hipótesis postula que los peces planctívoros al ser depredadores visuales, consumen selectivamente a los zoopláncteres de mayor tamaño corporal, tendiendo a eliminarlos del ambiente y cambiando la comunidad zooplanctónica a una comunidad dominada por especies pequeñas (Gliwicz & Pijanowska 1989). Esto explica por qué los grandes zoopláncteres dominan ambientes sin peces o ambientes donde existe una baja depredación. Es de esta manera que los peces dejaron de ser estudiados y manejados con el único fin de optimizar la pesca comercial y deportiva, y comenzaron a ser reconocidos dentro del campo de la limnología como importantes variables que regulan la estructura de la comunidad del plancton y la calidad de agua de los lagos. La presencia o ausencia de peces en sistemas lénticos comenzó entonces, a ser considerado un factor de gran importancia por su rol en la regulación de las estructuras de tamaños del zooplancton. Esto generó un nuevo pensamiento sobre los efectos de los peces en ecosistemas acuáticos (Matthews 1998), ya que los zoopláncteres de gran tamaño generalmente tienen mayores tasas de pastoreo masa específico que el pequeño zooplancton, pudiendo pastorear además un amplio rango de tamaños y morfologías de fitoplancton (Sterner 1989). De esta manera, una comunidad dominada por zooplancton de pequeño tamaño, produce un incremento en la biomasa y productividad fitoplanctónica, debido a las menores tasas de pastoreo (Carpenter & Kitchell 1993). Es así que el efecto de los peces planctívoros no sólo afecta la estructura de la comunidad del zooplancton, sino que sus efectos pueden transmitirse indirectamente hasta el nivel de productores. El pensamiento de que los peces no sólo afectan al nivel trófico inmediatamente inferior, sino que sus efectos pueden transmitirse en forma de cascada hasta el nivel de productores, fue postulado por Carpenter et al. (1985) con la teoría de cascada trófica. Esta teoría plantea que un incremento en la abundancia de depredadores en los niveles más altos de una cadena alimentaria, puede afectar al nivel de productores por efectos *top-down* transmitidos



en forma de cascada de un nivel al otro. Cada nivel trófico está inversamente relacionado a los niveles de arriba y debajo de él, en donde las interacciones depredador-presa se transmiten de un eslabón al siguiente. En ambientes acuáticos, la hipótesis de cascada trófica plantea que el aumento de la abundancia de peces planctívoros favorecerá indirectamente al nivel de productores, debido a que los peces eliminarán a los grandes zoopláncteres, disminuyendo la presión de pastoreo de éstos hacia el fitoplancton y explicando así la respuesta positiva del fitoplancton a los peces. Si a esta cadena alimentaria se le agrega un nivel trófico superior (peces piscívoros), se producirán efectos en cascada inversos, en donde la biomasa fitoplanctónica se verá disminuida, traduciéndose en una mayor transparencia del agua. Aquí, la presencia de peces piscívoros reducirá la densidad de peces planctívoros, incrementándose entonces la abundancia de grandes zoopláncteres quienes pastorearan fuertemente sobre el fitoplancton.

Si bien el efecto *top-down* a través de la depredación o pastoreo determina el rendimiento en biomasa de cada nivel trófico, es la disponibilidad de recursos el factor que fija la potencialidad de los mismos (Carpenter 1988, McQueen et al. 1989). Por eso, la hipótesis de cascada trófica explica sólo el 50% de la variabilidad en la producción primaria que no puede atribuirse a la carga de nutrientes (Carpenter et al. 1985). Es así que tanto la competencia por recursos, o control *bottom-up*, como el control *top-down* y sus efectos en cascada, son muy importantes en la dinámica y composición de especies en ambientes acuáticos, por lo que ambos son complementarios y no contradictorios, actuando conjuntamente y resultando difícil su separación (Attayde & Hansson 1999, Gliwicz 2002).

En los sistemas oligotróficos, el desarrollo de la biomasa fitoplanctónica se encuentra fuertemente controlado por un efecto *bottom-up*, debido a que existe una baja disponibilidad de nutrientes, especialmente de fósforo y nitrógeno (Wetzel 2001), y una gran demanda de éstos por parte del fitoplancton (McQueen et al. 1986). Se ha demostrado que todo proceso de reciclado interno de estos nutrientes resulta muy importante en estos ambientes. En este sentido, el reciclado de nutrientes a través del zooplancton y de los peces ha sido reconocido como una fuente importante de nutrientes para el crecimiento del fitoplancton (Lamarra 1975,



Lehman 1980, Sterner 1986, 1989, Brabrand et al. 1990, Reinertsen et al. 1990, Vanni & Findlay 1990, Kraft 1992, Schindler 1992, Schindler et al. 1993, Lampert & Sommer 1997, Persson 1997a, 1997b, Queimaliños et al. 1998, Attayde & Hansson 1999, entre otros). Tanto peces como zooplancton pueden afectar la estructura de la comunidad fitoplanctónica por variaciones en las tasas y relaciones del reciclado de nutrientes (Reinertsen et al. 1986, Elser et al. 1988, Vanni & Findlay 1990, Schindler 1992, Vanni & Layne 1997). De esta manera, el zooplancton herbívoro puede producir una mortalidad selectiva sobre ciertas especies algales, mientras simultáneamente contribuye con el crecimiento algal a través del aporte de nutrientes en formas disueltas y disponibles para los productores (Lehman 1980, 1984, Sterner 1986, 1989, Balseiro et al. 1997, Queimaliños et al. 1998). Por su parte, los peces planctívoros pueden incrementar la biomasa del fitoplancton directamente por la reducción del pastoreo a través del zooplancton (Lynch & Shapiro 1981, Carpenter et al. 1985), e indirectamente a través de los procesos de excreción y egestión, como una fuente de aporte de nutrientes al fitoplancton, estimulando así el crecimiento algal (Vanni & Findlay 1990, Schindler 1992, Vanni & Layne 1997, Attayde & Hansson 1999, entre otros). Adicionalmente, Threlkeld (1987) ha demostrado que los peces muertos también pueden ser importantes fuentes de aporte de nutrientes para el crecimiento del fitoplancton.

Algunos autores opinan que la excreción de nutrientes por peces explica la mayor parte de los efectos de éstos sobre la biomasa algal total, sugiriendo que los cambios en el zooplancton a través del pastoreo no fueron un mecanismo muy importante por el cual los peces afectaron al fitoplancton (Vanni & Findlay 1990, Schindler 1992, Vanni & Layne 1997). Attayde & Hansson (2001a) han demostrado que los peces afectan al fitoplancton a través del reciclado de nutrientes independientemente de sus efectos sobre el pastoreo del zooplancton. Algunos trabajos muestran que los peces pueden reciclar nutrientes a tasas que superan la entrada externa de nutrientes (Brabrand et al. 1990, Persson 1997b). Adicionalmente al propio aporte de nutrientes que realizan los peces, éstos pueden incrementar indirectamente las tasas de reciclado de nutrientes del zooplancton (Ramcharan et al. 1996), ya que la eliminación de los grandes zoopláncteres favorece el desarrollo de pequeños



zoopláncteres, quienes poseen mayores tasas de reciclado masa específicas (Sterner 1989).

Es claro entonces que los efectos de los depredadores sobre los niveles tróficos más bajos no deben ser vistos como un simple efecto *top-down* ya que también puede ocurrir a través de mecanismos *bottom-up* (Attayde & Hansson 1999). Esto significa que los efectos de cascada trófica de los depredadores tope sobre la comunidad algal ocurren a través de mecanismos que son mucho más complejos que una simple variación en las tasas de consumo (Vanni & Layne 1997).

Los lagos andinos han sido estudiados en diferentes aspectos de su trama trófica (Modenutti et al. 1998). Estos estudios señalaron la potencial importancia que poseerían las larvas y juveniles del pez autóctono *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Salmoniformes, Galaxiidae) en la estructuración del zooplancton (Modenutti et al. 1993). Por otro lado, el zooplancton resultó decisivo en sus efectos sobre el fitoplancton a través de un reciclado diferencial de nutrientes (Balseiro et al. 1997) y de cambios en las proporciones de nanoplancton y fitoplancton de red (Queimaliños et al. 1998). Estos estudios enfocan aspectos parciales de la trama trófica por lo que el presente trabajo pretende encarar un estudio integral, complementando los aspectos previamente investigados, para comprender el efecto de los peces sobre toda la trama trófica. El trabajo enfoca sobre el papel que desempeña *G. maculatus* en la dinámica de las poblaciones pelágicas de un lago oligotrófico. Para esto, se realizaron 2 experimentos *in situ* en mesocosmos donde se analizó si la depredación por *G. maculatus* afecta de manera significativa la estructuración del zooplancton y si los efectos se trasladan al nivel de los productores primarios. El reciclado de nutrientes a través de los peces fue estudiado de manera conjunta, para un análisis integral de la respuesta fitoplanctónica a la presencia de peces.



En este capítulo se plantean tres hipótesis:

1. El incremento de la densidad de peces provocará cambios en la estructura del zooplancton.
2. Los cambios en la estructura del zooplancton impactarán diferencialmente sobre las distintas fracciones de tamaño del fitoplancton.
3. Como consecuencia del incremento en la densidad de peces se producirá un aumento de la densidad del fitoplancton por un efecto en cascada a partir de la disminución de pastoreadores y del reciclado de nutrientes producido por los peces.



MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Lago Escondido

El lago Escondido (41°03' S; 71°34' O) es un lago pequeño y oligotrófico (Balseiro & Modenutti 1990, Díaz & Pedrozo 1993), ubicado dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi a 764 m s.n.m. y a 38 km al oeste de San Carlos de Bariloche (Patagonia, Argentina) (Figura 1.1). Este lago tiene un área de 8 ha, con una profundidad máxima que fluctúa entre 7 y 8 m, y una profundidad media de aproximadamente 5,5 m. Es un lago con régimen monomítico cálido, con períodos de mezcla completa durante el otoño-invierno y un corto período de estratificación entre octubre tardío y diciembre (Balseiro & Modenutti 1990). Las concentraciones de oxígeno disuelto son altas, llegando al 100 % de saturación durante la primavera (e incluso sobresaturación en la superficie), disminuyendo en las partes más profundas a valores de 87 %, durante los períodos de estratificación térmica (Balseiro & Modenutti 1990). Dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi, el lago Escondido es el ambiente que posee la concentración más alta de materia orgánica disuelta (COD = 2,66 mg l⁻¹) (Morris et al. 1995), provocando una menor transparencia al agua, y en consecuencia, una mayor extinción de las radiaciones fotosintéticamente activas, y fundamentalmente de radiaciones de corta longitud de onda (UVR). A pesar de la elevada concentración de COD, la transparencia de este lago es alta, con una visibilidad del disco de Secchi que alcanza su máxima profundidad, exceptuando los períodos de primavera y verano, donde la visibilidad de dicho disco disminuye hasta los 6,5 - 7 m (Balseiro & Modenutti 1990).

En un estudio anual realizado por Díaz y Pedrozo (1993) en el lago Escondido, se registraron concentraciones de amonio entre 3 y 138 µg l⁻¹, con una media de 32 µg l⁻¹, mientras que los valores de nitrato variaron entre no detectables y 20 µg l⁻¹. En ese estudio, los muestreos con los máximos valores de amonio y nitrato fueron precedidos por numerosos días de lluvia y nieve. Esto se explica al considerar que en regiones montañosas con cuencas de rocas graníticas y lagos oligotróficos, las precipitaciones constituyen la fuente principal de nitrógeno en los ambientes



acuáticos (Wetzel 2001), pudiendo elevar las concentraciones de este nutriente luego de largos períodos con precipitaciones.

Durante el mismo período estudiado por Díaz & Pedrozo (1993), las concentraciones de fósforo reactivo soluble (PRS), fluctuaron entre no detectables y $7 \mu\text{g l}^{-1}$ y el fósforo total (PT) varió de 3 a $11 \mu\text{g l}^{-1}$ con picos en primavera y verano, y la relación N:P varió entre 1,5 y 182 (media = 39).

La densidad del fitoplancton presentó un mínimo invernal, y un máximo durante el verano, con mayor proporción de nanoplancton que de fitoplancton de red (Díaz & Pedrozo 1993, Pérez et al. 2002).

El zooplancton de este ambiente está representado por rotíferos y crustáceos de pequeño tamaño (<1 mm de largo corporal). La densidad del zooplancton presentó un mínimo en invierno (mayo-junio) y un máximo en verano (febrero-marzo), con variaciones en el número total de individuos de hasta un orden de magnitud (Balseiro & Modenutti 1990). Los crustáceos se encuentran dominados por el cladóceros *Bosmina longirostris* (O.F. Müller) y el copépodo calanoideo *Boeckella gracilipes* Daday, registrándose ambos durante todo el año, con meses de máxima abundancia. Durante el período estudiado por Balseiro y Modenutti (1990) *Bosmina longirostris* presentó dos picos de máxima densidad en los meses de febrero y marzo, y un pico de menor tamaño en el mes de noviembre, mientras que *Boeckella gracilipes* presentó un pico en primavera tardía y un segundo pico, de menor importancia, en la transición entre verano y otoño.

La fauna íctica del lago Escondido está representada por la coexistencia de dos especies nativas: *G. maculatus* y *Percichthys trucha* (Cuvier & Valenciennes) (Balseiro & Modenutti 1990, Semenas 1999).

La vegetación circundante del lago Escondido, está compuesta por bosque nativo de coihue (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Blume), ciprés (*Austrocedrus chilensis* (D. DON) Florin et Boutleje) y ñire (*Nothofagus antarctica* (G. Foster) Oesterd), encontrándose también presentes el arrayán (*Luma apiculata* (D.C.) Burret), la caña colihue (*Chusquea culeou* Desv.) y la patagua (*Myrceugenia exsucca* (DC.) Berg) (Cabrera 1976).

El lago Escondido posee una extensa y muy vegetada zona litoral, con un gran desarrollo de la macrófita sumergida *Potamogeton linguatus* Hangström, y la



palustre *Schoenoplectus* (= *Scirpus*) *californicus* (Junco) (Meyer) Soják. La distribución de *P. linguatus* es continua, ubicándose entre los 2 a los 5 metros de profundidad, con extensiones variables dependiendo de la pendiente del terreno (Figura 1.1) (Añón Suárez 1997). El junco se localiza desde la línea de costa hasta los 2 metros de profundidad y está ausente en un sector de la costa noroeste donde la pendiente es muy pronunciada (Figura 1.1) (Añón Suárez 1997). La zona central del lago se encuentra parcialmente colonizada por bajas densidades de *Nitella* sp. (Añón Suárez 1997).

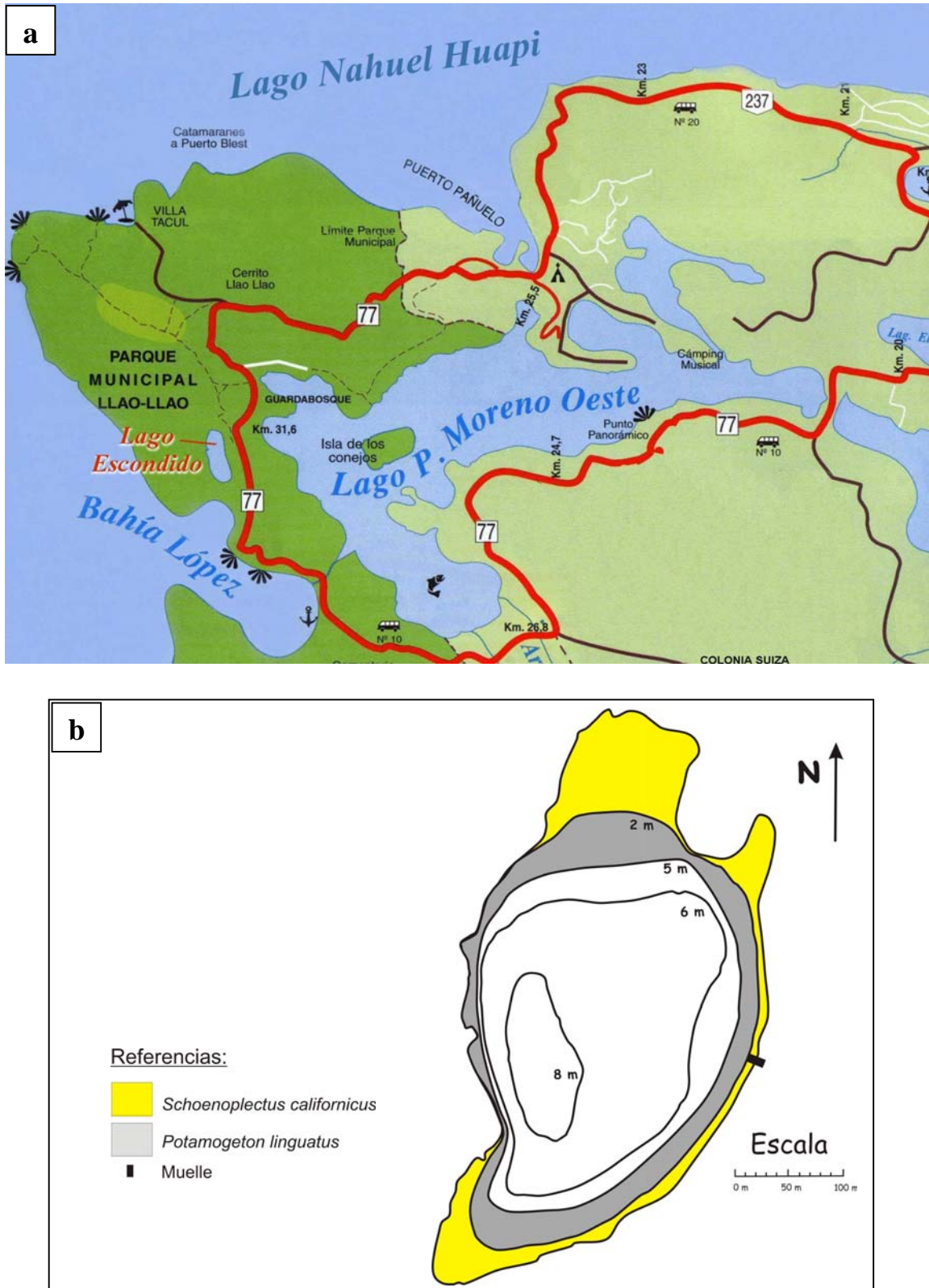


Figura 1.1. a) Mapa de referencia con la ubicación del lago Escondido b) Detalle de lago Escondido con indicación de su batimetría, y distribución de las dos especies de macrófitas más importantes, cubriendo la totalidad de la zona litoral del lago.



Descripción de *Galaxias maculatus*

Galaxias maculatus (Pisces: Galaxiidae) es una especie de pequeño tamaño con una extensa distribución en el Hemisferio Sur. Esta especie es considerada como diádroma (McDowall 1968a), presentando además formas encerradas en Australia, Nueva Zelandia y Sudamérica (Ringuelet et al. 1967, McDowall 1968b, 1971), siendo las poblaciones de Argentina en su mayoría encerradas.

McDowall (1971) citó que los adultos de *G. maculatus* en Sudamérica pueden alcanzar los 7 cm de longitud, aunque observaciones personales muestran que alcanzan longitudes cercanas a los 9 cm. La coloración de fondo de esta especie contiene tonalidades dorado verdosas, y la región dorsal del cuerpo y la cabeza contiene manchas oscuras y flancos con manchas alargadas en sentido transversal. Las larvas y juveniles tienen zonas transparentes o traslúcidas, aumentando la coloración con la edad (Barriga et al. 2002) (Figura 1.2). La poca coloración de los primeros estadios de *G. maculatus* posiblemente les permite sobrevivir en zonas pelágicas, disminuyendo la depredación por otros peces.

G. maculatus es una especie clasificada como carnívora eurifágica (McDowall 1968b, Pollard 1973). Las formas encerradas de Australia y Argentina presentan cambios ontogenéticos y estacionales dentro de sus dietas, comenzando sus vidas como peces planctívoros, y a medida que crecen, cambian progresivamente a una dieta combinada de presas litorales y zooplancton (Pollard 1973, Cervellini et al. 1993, Battini 1997). Las larvas más pequeñas ($7,68 \pm 3,29$ mm), se alimentan de nauplii de copépodos (100-300 μ m) y de algas como *Achnanthes* sp., *Cymbella* sp., *Oocystis* sp., *Cosmarium* sp. y *Staurastrum* sp. (Cervellini et al. 1993, Battini 1997). Los ejemplares más grandes ($26,8 \pm 6,3$ mm) se alimentan de zooplancton de mayor tamaño como rotíferos, copépodos y cladóceros (Cervellini et al. 1993, Modenutti et al. 1993, Battini 1997). Los adultos depredan sobre insectos, anfípodos, copépodos, cladóceros, larvas de quironómidos y coríxidos (Cervellini et al. 1993, Modenutti et al. 1993, Battini 1997).

G. maculatus es un componente importante dentro de la fauna nativa de peces de los lagos Andinos (Ringuelet et al. 1967, Azpelicueta et al. 1996), existiendo numerosos estudios sobre la biología y ecología de esta especie (Cussac et al. 1992, Cervellini



et al. 1993, Modenutti et al. 1993, Battini 1997, Barriga et al. 2002, entre otros). Sin embargo, ninguno de estos trabajos está relacionado con los efectos en cascada que produce esta especie en la zona pelágica, ni con el reciclado de nutrientes que este pez promueve.

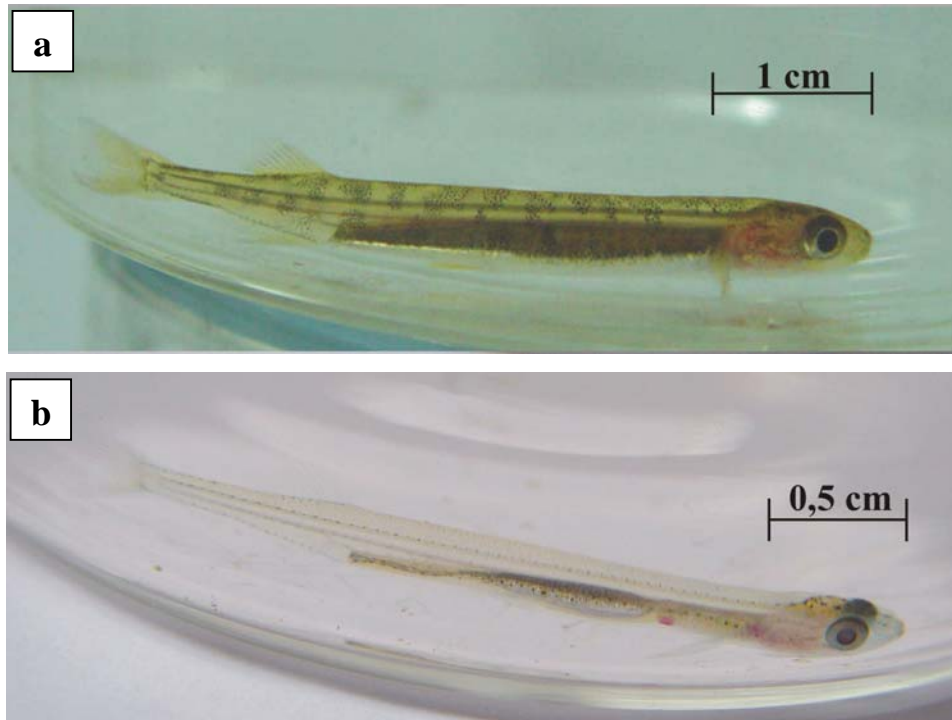


Figura 1.2. Pigmentación de distintos estadios de *G. maculatus*. a) adulto, b) estadio temprano.



EXPERIMENTOS DE CAMPO EN MESOCOSMOS

Ambos experimentos de mesocosmos (también llamados más adelante: clausuras o limnocorrales) se llevaron a cabo en meses de primavera tardía.

Diseños experimentales

- Experimento 1

Este experimento se realizó en el mes de diciembre de 2001 y tuvo el propósito de cuantificar el efecto de **diferentes densidades** de *G. maculatus* sobre los distintos niveles de la cadena trófica planctónica. El diseño experimental consistió en la exposición de *G. maculatus* a densidades naturales de fitoplancton y zooplancton. El efecto en cascada fue evaluado a través de mediciones periódicas de concentraciones de nutrientes y de clorofila *a*, así como las de densidades de fitoplancton y zooplancton. Los ejemplares de *G. maculatus* empleados fueron de tamaño pequeño con un largo total de $4,21 \pm 0,18$ cm (media \pm error estándar).

Se llevaron a cabo 3 tratamientos con 5 réplicas cada uno con un total de 15 clausuras:

- (1) Sin peces: clausuras con densidades naturales de plancton y ausencia peces.
- (2) Baja densidad de peces: clausuras con densidades naturales de plancton y presencia de 4 individuos de *G. maculatus* (24 indiv. m⁻³).
- (3) Alta densidad de peces: clausuras con densidades naturales de plancton y presencia de 8 individuos de *G. maculatus* (48 indiv. m⁻³).

Este experimento tuvo una duración de 9 días, con muestreos periódicos en los días 0, 2, 4, 7 y 9.

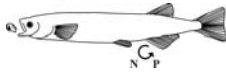


- Experimento 2

Este experimento se llevó a cabo en el mes de noviembre de 2002 y tuvo el propósito de continuar con la evaluación de los efectos en cascada producidos por *G. maculatus*. A diferencia del experimento 1, en este experimento se utilizó una única densidad de peces, la cual fue intermedia a las densidades utilizadas en el experimento anterior: 6 individuos por clausura (= 36 indiv. m⁻³). Adicionalmente, se incluyó un tratamiento denominado **remoción**, en el cual el zooplancton de mayor tamaño fue removido periódicamente de las clausuras, utilizando una red manual de 202 µm con el fin de simular una depredación por peces. La remoción fue gradual y se llevó a cabo en todos los días de muestreo, previo a la extracción de las muestras para los análisis. El propósito de este tratamiento **remoción**, fue separar los efectos de depredación y reciclado de nutrientes por *G. maculatus* dentro de las clausuras. De esta manera, se diseñó un experimento que permitiese determinar si la sola depredación por peces sobre el zooplancton, se traduce a los niveles inferiores de la cadena trófica. Los peces empleados fueron de menor tamaño que los utilizados en el experimento de diciembre de 2001, con un largo total de 3,71 ± 0,03 cm (media ± error estándar).

Al igual que en el experimento de diciembre, en este caso se utilizó un total de 15 clausuras, repartidas en 3 tratamientos con 5 réplicas cada uno:

- (1) Sin peces: clausuras con condiciones naturales de fitoplancton y zooplancton y ausencia de peces.
- (2) Remoción: clausuras con condiciones naturales de fitoplancton y zooplancton, ausencia de peces y remoción periódica y manual del zooplancton dentro de las clausuras.
- (3) Peces: clausuras con condiciones naturales de fitoplancton y zooplancton y la presencia de 6 individuos de *G. maculatus*.



Las mediciones realizadas fueron las mismas que las del experimento de diciembre de 2001: concentraciones de nutrientes y clorofila *a*, así como densidades de fitoplancton y zooplancton. La duración de este experimento fue de 8 días, con muestreos periódicos en los días 0, 2, 4, 6 y 8.

El criterio para la elección del volumen de los contenedores y la densidad de depredadores se basó en cuestiones de manipulación como así también en lograr que el efecto de los peces sobre el zooplancton y el fitoplancton del lago sea medible a corto plazo. La manipulación de los experimentos a campo es compleja debido a que las unidades experimentales sufren roturas con gran facilidad por estar expuestas a las condiciones ambientales reinantes. A medida que se aumenta el tamaño de las unidades experimentales, aumentan también los riesgos de ruptura y se incrementa la complejidad del experimento.

Aunque no se tiene un dato preciso de la densidad de *G. maculatus* en el lago Escondido, existen valores de referencia de sus densidades en la laguna Ezquerra (lago poco profundo que se ubica cerca del lago Escondido), de 1-8 indiv. m⁻³ (Cussac et al. 1992). Por esta razón, se es conciente que las densidades de peces utilizadas en los experimentos de mesocosmos resultan altas a nivel global del lago. Sin embargo, el hecho que *G. maculatus* es una especie que se mueve en cardúmenes (Barriga et al. 2002) implica que una alta densidad local es común en esta especie. Observaciones directas de los cardúmenes del lago Escondido (observaciones personales) y análisis de ecosonda basados en datos de Cussac et al. (1992), muestran que las densidades de *G. maculatus* dentro de los cardúmenes alcanzan los 60-100 indiv. m⁻³ (Reissig et al. 2003). De esta manera, en los experimentos de mesocosmos se utilizaron densidades superiores a la densidad global del lago pero similares, o incluso inferiores, a las que se encuentran en los cardúmenes de poblaciones naturales.



Unidades experimentales

Para los experimentos de campo se utilizaron mesocosmos, los cuales fueron contruidos con bolsas de PVC transparente de 200 μm de espesor, con capacidad de 167 litros (1 metro de profundidad y 46 cm de diámetro). El PVC utilizado posee una transmitancia del $88,50 \pm 0,33 \%$ (media \pm error estándar), en el rango de longitudes de onda entre los 340 y 800 nm (Figura 1.3). Dado el alto valor de transmitancia en estas longitudes de onda, se puede deducir que el material de las clausuras no afectó ni la visibilidad de los peces, ni la fotosíntesis de los productores.

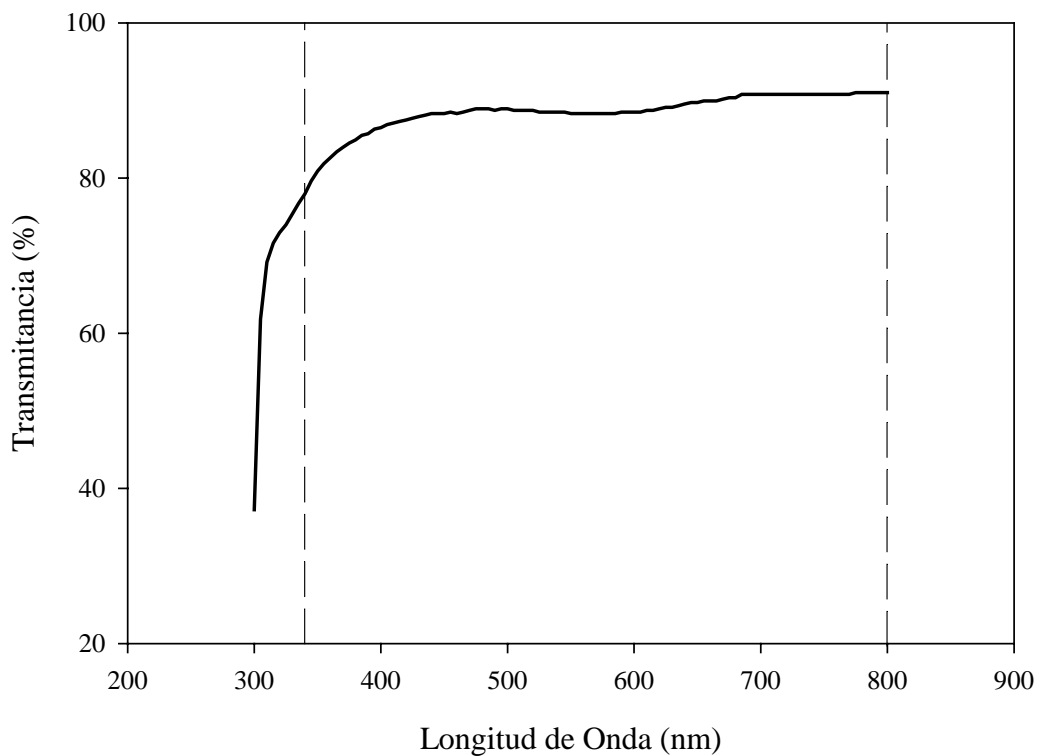


Figura 1.3. Transmitancia del material utilizado (PVC) en clausuras. Las líneas punteadas indican el rango de longitudes de onda que presentan un valor de transmitancia de $88,50 \pm 0,33 \%$ (media \pm error estándar).



Cada clausura fue llenada con 167 l de agua natural del lago, extraída de 1 metro de profundidad, con la utilización de una bomba de achique, conectada a una batería y a una manguera (Figura 1.4). El llenado se realizó colocando la bomba dentro de una red de 55 μm , de manera de evitar el pasaje del zooplancton a través de la bomba debido a que pueden verse dañados por las fuerzas de colisión y succión que la bomba produce (Figura 1.4). De esta manera las clausuras fueron primariamente llenadas con agua y organismos del plancton menores a 55 μm . El zooplancton y el fitoplancton mayor a 55 μm fue posteriormente colectado por medio de barridos verticales (desde una profundidad de 5 m) con la utilización de una red cónica de plancton de 40 cm de diámetro y 55 μm de malla. Lo capturado con los barridos verticales fue colocado en un contenedor común y posteriormente añadido a las clausuras en densidades homogéneas. El volumen filtrado a través de los barridos fue similar al volumen de todas las clausuras, de manera que al distribuir el zooplancton en cada una de las clausuras resultó en densidades cercanas a las naturales.

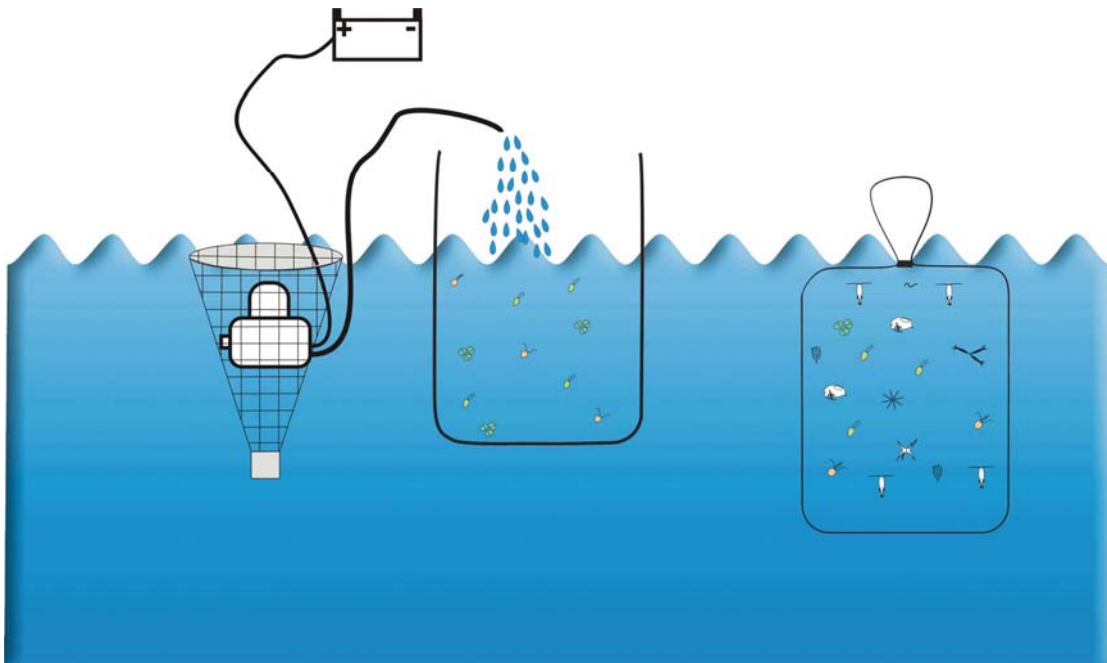


Figura 1.4. Esquema de llenado de los limnocorrales.



Una vez llena, cada clausura fue cerrada en la parte superior por medio de precintos plásticos, quedando así como contenedores herméticos sin contacto con el exterior (Figura 1.4). Estos modelos de mesocosmos cerrados evitan el ingreso de componentes ajenos al experimento como pueden ser: hojas de árboles, polvo del ambiente o excrementos de aves, entre otros, que se encuentran altamente cargados de nutrientes (especialmente nitrógeno y fósforo) (Wetzel 2001). Al proyectar un análisis exhaustivo de los nutrientes dentro de las clausuras, se consideró necesaria la utilización de mesocosmos cerrados para evitar el ingreso de agentes ajenos al experimento. De esta manera, los mesocosmos fueron abiertos sólo en los momentos de los muestreos, teniendo control sobre el ingreso de nutrientes dentro de los mismos. Una vez cerrados, y antes de la adición de los peces y de dar inicio al experimento, cada mesocosmos fue incubado a 50 cm por debajo de la superficie del agua, por un período de 24 horas, con el fin de dar un tiempo de aclimatación a los organismos del plancton.

En el extremo inferior de cada clausura se colocó un peso con el propósito de mantener sumergidas a las mismas, mientras que el extremo superior fue amarrado a un soporte de hierro. Cada soporte fue suspendido sobre la superficie por medio de boyas plásticas y mantenidos en su lugar a través de un sistema de pesas fijadas al fondo del lago, con el fin de evitar el hundimiento y/o arrastre de los soportes debido a las fuerzas del viento. En cada soporte se amarraron entre 2 y 3 clausuras (Figura 1.5).

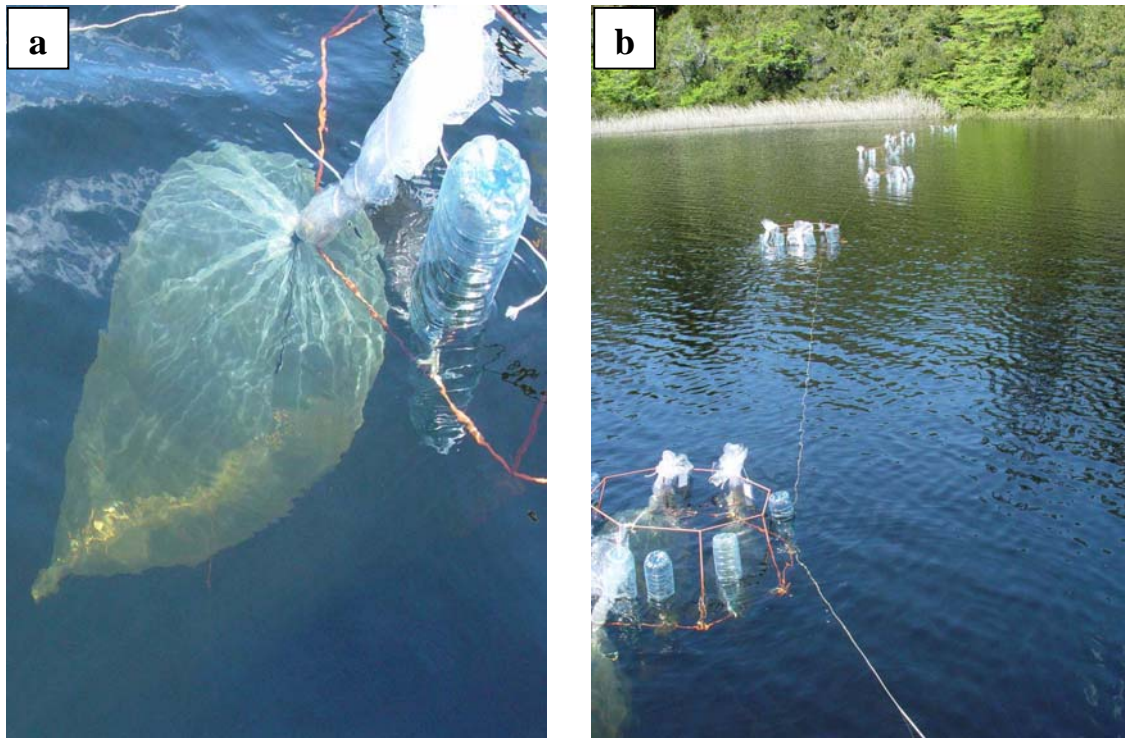


Figura 1.5. a) Foto con detalle de limnocorral, b) disposición de los limnocorrales dentro del lago.

El día del llenado de los limnocorrales, dos clausuras extras a las que fueran destinadas para el experimento, fueron llenadas siguiendo el mismo procedimiento descrito arriba, y destinadas a la conservación de los peces por un período de 24 hs. Estas 2 clausuras denominadas **clausuras de aclimatación**, tuvieron el propósito de aclimatar los peces a las condiciones de experimentación. Transcurridas 24 horas, los peces fueron retirados y transferidos a un contenedor térmico con agua del lago. Luego de realizar los muestreos en cada una de las clausuras, para evaluar las condiciones iniciales (muestreo denominado día 0), los peces fueron añadidos a las clausuras asignadas aleatoriamente a tratamientos con peces, dándose inicio al experimento. Las clausuras fueron nuevamente cerradas y suspendidas a 50 cm de la superficie.

Debido al alto riesgo de rotura que sufren las clausuras por las fricciones y manipuleo que reciben durante el experimento, debió emplearse un elevado número de réplicas para garantizar precisión en el experimento y poseer una buena



estimación del error experimental. Por esta razón, en ambos experimentos se emplearon 5 réplicas por tratamiento. En el transcurso de los experimentos, algunas clausuras sufrieron pinchaduras en el PVC, con la consecuente pérdida de agua, teniendo que ser descartadas del experimento. En el experimento de diciembre se descartó una clausura del tratamiento sin peces al día 2 y en el de noviembre se descartó una clausura del tratamiento sin peces al día 4 y una clausura con peces al día 2, quedando en estos casos 4 réplicas de dichos tratamientos, luego de la eliminación de las clausuras dañadas.

Captura y mediciones realizadas a los peces

Los peces fueron capturados en la zona litoral del lago utilizando una red de arrastre de 20 m de largo, 1,6 m de altura y 12 mm de apertura de malla la cual contenía una sección central de 10 m de largo y 1 mm de apertura de malla. Este tipo de redes facilitó la captura de un gran número de ejemplares en un corto período de tiempo, debido a que barre una extensa área y permite interceptar cardúmenes enteros. El gran número de *G. maculatus* capturados en los arrastres posibilitó una selección de ejemplares de tamaño homogéneo, para ser utilizados en los experimentos de limnocorales.

Al finalizar la captura de peces con el arrastre de la red, se seleccionaron los ejemplares de menor tamaño, y se los colocó en un contenedor térmico cerrado evitando el excesivo manipuleo de los mismos. La selección de tamaños se llevó a cabo debido a que en los experimentos se expondría a *G. maculatus* a una dieta exclusivamente planctónica, y son los peces más pequeños los que poseen un mayor porcentaje de este tipo de dieta (Cervellini et al. 1993, Battini 1997). No fue viable la utilización de larvas de *G. maculatus* (estadio con dieta exclusivamente planctónica), debido a que éstas son muy frágiles y mueren fácilmente con el manipuleo de la captura. Si bien no se realizó la determinación de estadios de los ejemplares seleccionados para los experimentos, los tamaños de los mismos se corresponden con tamaños de juveniles (o adultos pequeños) de *G. maculatus*, que presentan un gran porcentaje de dieta planctónica (Cervellini et al 1993, Battini 1997). Los peces seleccionados fueron colocados dentro de un contenedor térmico



cerrado, e introducidos posteriormente en las clausuras de aclimatación donde permanecieron por un período de 24 hs previo a la iniciación del experimento.

Una vez finalizados los experimentos, los peces fueron recuperados del interior de las clausuras con la utilización de redes manuales, e inmediatamente sacrificados con una solución saturada de CO₂. Seguidamente fueron trasladados al laboratorio donde se les realizaron mediciones de peso, utilizando una balanza de 0,01 g de precisión, largo total y largo estándar, utilizando un calibre de 0,02 mm de precisión.

Muestreo de los mesocosmos

En los días de muestreo, la parte superior de cada clausura fue elevada sobre la superficie del agua, eliminando el precinto de cierre para poder acceder al muestreo de las mismas. Una vez finalizado el muestreo cada clausura fue devuelta a su colocación inicial, para continuar con la incubación de las mismas.

Debido a que los nutrientes pueden verse incrementados por la muerte de los peces (Threlkeld 1987), la sobrevivencia de *G. maculatus* dentro de las clausuras fue visualmente controlada en los días de muestreo. En caso de muerte de algún ejemplar, se procedió a retirarlo de la unidad experimental evitando que la descomposición del pez incrementara la concentración de nutrientes dentro de la clausura. De esta manera se trató de evitar la sobreestimación del reciclado de nutrientes a través de los peces vivos. Debido a que en caso de muerte, el pez retirado no fue reemplazado por otro ejemplar (quedando la clausura con menor densidad de peces), los datos de reciclado de nutrientes y consumo de zooplancton fueron corregidos en el momento de su análisis de acuerdo a la densidad de peces presentes en cada día de muestreo.

En cada fecha de muestreo se tomó el registro de la temperatura del agua (con 0,2°C de precisión) y la concentración de oxígeno disuelto (utilizando un oxímetro YSI 59B), no encontrándose variaciones entre los tratamientos. La temperatura dentro de los limnocorrales fue igual a la temperatura del lago en los dos primeros metros, y la concentración de oxígeno se mantuvo entre el 86 y el 97 % de saturación. Luego de estas mediciones, y del control de la supervivencia de los peces, las clausuras fueron muestreadas utilizando un muestreador Ruttner de 2 litros de capacidad. En todos los



casos, 6 litros de agua fueron retirados de cada clausura en cada día de muestreo, correspondiendo esto a tres extracciones con la Ruttner. Dos litros fueron guardados en una botella plástica (previamente lavada con ácido y enjuagadas con agua destilada), la cual se trasladó al laboratorio dentro de un contenedor térmico para el análisis de nutrientes, clorofila *a* y fitoplancton. Los otros cuatro litros fueron filtrados en el campo a través de una red de 55 μm de abertura de malla para las determinaciones de abundancia y composición del zooplancton. Las muestras de zooplancton fueron fijadas con formaldehído al 4%, y llevadas al laboratorio para su análisis.

Análisis de muestras en laboratorio

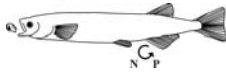
- *Densidad zooplanctónica*

El recuento e identificación taxonómica del zooplancton se llevó a cabo a partir de las muestras filtradas y fijadas en formaldehído 4%. El recuento de los crustáceos se realizó en cámaras de Bogorov de 5 ml, bajo microscopio estereoscópico, mientras que los rotíferos fueron identificados y contabilizados en cámaras de Sedgwick-Rafter de 1 ml, bajo microscopio directo.

- *Densidad fitoplanctónica*

Para el análisis de la densidad fitoplanctónica, 200 ml de muestra fueron separados en botellas plásticas y fijados con lugol acético. Posteriormente el recuento celular e identificación taxonómica se llevaron a cabo de acuerdo con la técnica de Utermöhl bajo microscopio invertido (Utermöhl 1958).

El límite entre nanoplancton y fitoplancton de red fue determinado en los 20 μm de dimensión linear máxima, GALD (Greatest Axial Linear Dimension) (Reynolds 1984).



La diversidad de especies fue calculada utilizando el índice de diversidad de Simpson como $1/D$, siendo:

$$D = \frac{\sum n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

donde,

n_i = número total de organismos de una especie en particular

N = número total de organismos de todas las especies

Las tasas netas de crecimiento (g) de del fitoplancton de red y del nanoplancton, fueron determinadas siguiendo Lehman & Sandgren (1985):

$$g = \ln (N_f / N_i) / \Delta t$$

donde,

N_i = concentración algal inicial en células ml^{-1}

N_f = concentración algal final en células ml^{-1}

Δt = intervalo de tiempo involucrado entre una y otra medición

- Análisis de clorofila a (Cl a)

Para las determinaciones de concentraciones de Cl a, 150 ml de muestra fueron filtrados a través de filtros GF/F Whatman, y las concentraciones de clorofila fueron determinadas utilizando el fluorómetro (Turner AU-10) luego de la extracción en etanol al 90 %, siguiendo los procedimientos de Nusch (1980).

- Análisis de nutrientes

El fósforo fue separado en cuatro fracciones diferentes de acuerdo a la naturaleza de las moléculas involucradas: el **fósforo total** (PT), está definido como la suma de



todas las especies de fósforo del ambiente (ya sea orgánico, inorgánico, disuelto o particulado); el **fósforo particulado total** (PPT) es el fósforo asociado a partículas orgánicas o inorgánicas que son retenidas por un filtro de fibra de vidrio (GF/F); el **fósforo disuelto total** (PDT), constituye la fracción disuelta del fósforo total (ya sea orgánico o inorgánico). Por último, el **fósforo reactivo soluble** (PRS) forma parte del PDT, y está compuesto mayormente por ortofosfato (PO_4^{-3}). El PO_4^{-3} es la forma de fósforo más importante que puede ser usada directamente por los organismos, aunque algunas algas pueden utilizar otras formas como ésteres orgánicos (Wetzel 2001).

Las fracciones de PT, PDT y PRS fueron analizadas usando la técnica de reducción con ácido ascórbico (APHA 1989) previa digestión con persulfato de potasio en el caso del PT y PDT. Las determinaciones de fósforo total (PT) fueron realizadas con agua sin filtrar, mientras que las determinaciones de fósforo disuelto total (PDT), fósforo reactivo soluble (PRS) y amonio (NH_4^+) se realizaron con agua filtrada a través de filtros GF/F. El fósforo particulado total (PPT) se obtuvo por diferencia entre el PT y el PDT. El N- NH_4^+ fue determinado utilizando el método de azul de indofenol (APHA 1989).

Los valores de concentraciones de PDT y NH_4^+ que fueran liberados por *G. maculatus*, fueron obtenidos como la diferencia entre las concentraciones del nutriente en los tratamientos con peces y los tratamientos sin peces. Estos valores serán referidos de aquí en adelante con el subíndice *Gm* de la siguiente manera: PDT_{Gm} y $\text{N-NH}_4^+_{Gm}$, respectivamente.

Las relaciones nitrógeno:fósforo fueron referidas como las relaciones molares entre el N de amonio y el P de fósforo disuelto total, simbolizada dicha relación como $\text{N}_{\text{NH}_4}:\text{P}_{\text{PDT}}$.

Análisis estadísticos

Las diferencias estadísticas en las concentraciones de nutrientes, zooplancton y clorofila *a* entre los diferentes tratamientos, fueron evaluadas utilizando el test de ANOVA de dos vías con muestras repetidas en el tiempo. En caso de encontrar



diferencias significativas entre tratamientos se aplicó el test de Tukey de comparaciones múltiples, con el fin de determinar los grupos homogéneos.

Debido a que las muestras repetidas representan la situación más común de falta de independencia entre las muestras (Quinn & Keough 2002), y siendo la independencia necesaria para un análisis de correlación, se utilizó la correlación de Spearman pero sólo como una medida descriptiva de la situación, por lo cual no se informará el valor de probabilidad. Se utilizó la prueba de autocorrelación Box-Ljung (Ferran Aranaz 2001) para comprobar la no independencia de los datos.

La correlación fue utilizada para evaluar descriptivamente las relaciones entre la concentración de clorofila *a* y el fósforo particulado total (PPT) a lo largo del tiempo. Esta correlación se llevó a cabo para analizar si el aumento de la biomasa fitoplanctónica lleva a un aumento en el PPT, debido a que el fitoplancton incorpora fósforo disuelto en sus células transformándolo en fósforo particulado. La correlación de Spearman fue también utilizada para evaluar descriptivamente la relación entre el incremento en la biomasa algal ($[Cl\ a_t] - [Cl\ a_{t-1}]$) y la concentración de fósforo disuelto total liberado por *G. maculatus* (PDT_{Gm}), al tiempo t-1. Esta segunda correlación, permitió evaluar si el fitoplancton utilizó el PDT liberado por *G. maculatus*, para desarrollarse en biomasa.



RESULTADOS

Densidad zooplanctónica

Al inicio de ambos experimentos, la comunidad zooplanctónica del lago estuvo dominada por rotíferos (Tabla 1.1), mientras que el crustáceo más abundante en ambas fechas fue el copépodo *Boeckella gracilipes*, seguido por una baja densidad del cladócero *Bosmina longirostris* y unos pocos ejemplares de copépodos ciclopoideos. Aunque la composición del zooplancton del lago fue semejante en ambas fechas, la densidad de crustáceos fue mayor en noviembre de 2002 que en diciembre de 2001 (Tabla 1.1) con lo cual al armar los mesocosmos, las clausuras del experimento 1 (dic. 2001) tuvieron menor densidad de crustáceos que las clausuras del experimento 2 (nov. 2002) (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Densidades iniciales (indiv. l⁻¹: media ± error estándar) de crustáceos totales (*Boeckella gracilipes* + *Bosmina longirostris* + ciclopoideos) y rotíferos totales en ambos experimentos en clausuras. Los datos de densidades en el lago se dan como valor de referencia para ambas fechas.

	Tratamientos	Crustáceos	Rotíferos
Experimento 1	<i>Sin peces</i>	4,38 ± 1,81	386 ± 132
	<i>Baja densidad de peces</i>	4,25 ± 1,27	227 ± 30
	<i>Alta densidad de peces</i>	3,80 ± 0,70	289 ± 44
	<i>Lago (5 m prof.)</i>	1,00	413
Experimento 2	<i>Sin peces</i>	41,05 ± 4,31	411 ± 95
	<i>Remoción</i>	33,85 ± 3,32	485 ± 88
	<i>Peces</i>	39,00 ± 1,27	492 ± 21
	<i>Lago (5 m prof.)</i>	17,25	405



En ambos experimentos, la abundancia de los crustáceos dentro de los mesocosmos disminuyó drástica y significativamente en los tratamientos con peces (Figura 1.6, Tabla 1.2). En el experimento 1, los crustáceos fueron reducidos a una densidad de cero en el día 2 de incubación, tanto en el tratamiento con alta, como en el tratamiento con baja densidad de peces (Figura 1.6a). En el experimento 2, la reducción de los crustáceos a un valor de cero tuvo lugar en el día 6 de incubación (Figura 1.6b), dado que en este experimento los valores iniciales de crustáceos dentro de los mesocosmos fueron un orden de magnitud superiores que las densidades iniciales del experimento 1 (Tabla 1.1). Estos resultados manifiestan que *G. maculatus* ejerce una gran depredación hacia el zooplancton de mayor tamaño.

En el tratamiento **remoción** del experimento 2, también se observó una disminución en las densidades de crustáceos a través del tiempo (Figura 1.6b), por lo que dicho tratamiento se consideró exitoso ya que se logró, a través de la remoción manual, una reducción gradual del zooplancton de mayor tamaño. De esta manera, se cumplió con el objetivo de dicho tratamiento de disminuir la presión de pastoreo de los crustáceos hacia el fitoplancton. Esta disminución fue menor (aunque no estadísticamente significativamente) que la generada por la depredación por peces (Figura 1.6b, Tabla 1.2) y los crustáceos no fueron eliminados de las clausuras (como en el caso del tratamiento con peces), sino que éstos fueron reducidos a aproximadamente la mitad de su densidad inicial (Figura 1.6b).

Los tratamientos sin peces de ambos experimentos mantuvieron densidades de crustáceos significativamente superiores a las de los tratamientos con peces y a las del tratamiento remoción para el caso del experimento 2 (Figura 1.6, Tabla 1.2). Esto demuestra que las disminuciones de crustáceos observadas en los otros tratamientos se corresponden única y exclusivamente a la depredación por parte de los peces (para los casos de tratamientos con peces) o a la remoción manual aplicada (para el caso del tratamiento remoción). Las variaciones que se observaron en las densidades de crustáceos en el el tratamiento sin peces del experimento 1 (Figura 1.6a), probablemente puedan ser atribuidas a errores de muestreo debidos a la baja densidad de crustáceos presentes en los mesocosmos (Tabla 1.1).

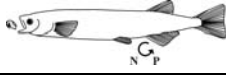
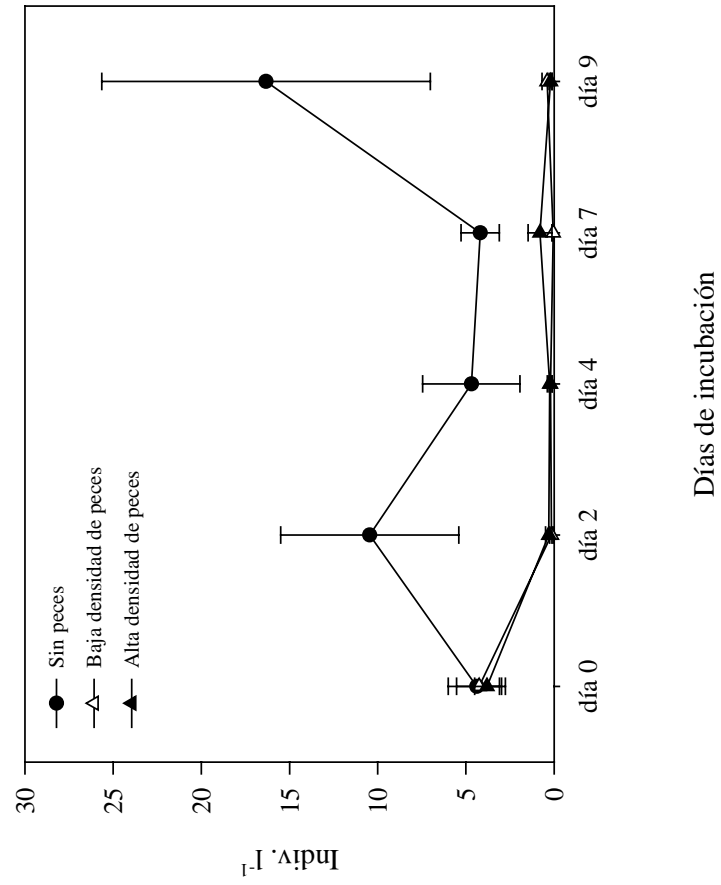
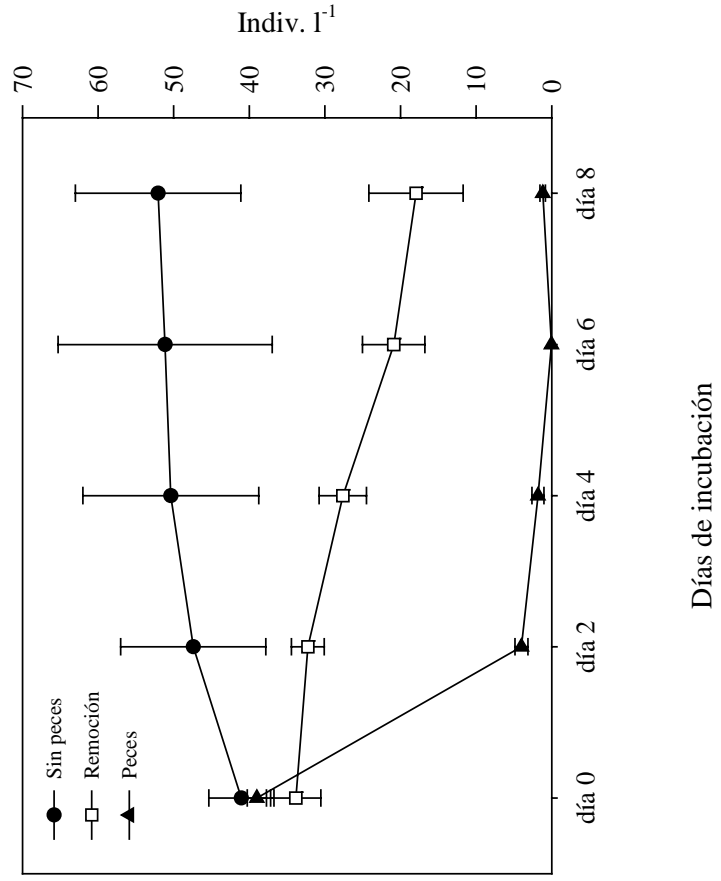


Figura 1.6. Densidades (media \pm error estándar) de crustáceos en ambos experimentos (ver cambio de escala)

a Experimento 1



b Experimento 2





La densidad de rotíferos totales disminuyó progresivamente en todos los tratamientos de ambos experimentos (Figura 1.7), sin manifestar diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 1.2). Dado que la abundancia de rotíferos tuvo el mismo patrón decreciente en todas las clausuras en ambas fechas de experimentación, y que los tamaños de peces utilizados no consumen rotíferos (Cervellini et al. 1993), puede considerarse entonces que los rotíferos no lograron aclimatarse a las condiciones presentes dentro de las mismas. Se descartó al UV como posible efecto negativo sobre los rotíferos debido a que su extinción en el lago Escondido es muy alta dada la alta concentración de carbono orgánico disuelto (Morris et al. 1995). En particular el 1% de 320 nm se ubica a 60 cm de profundidad y si se considera la profundidad de los mesocosmos es difícil pensar que fuera la radiación UV el factor que estuviera afectando negativamente la sobrevivencia de los rotíferos.



Tabla 1.2. Resultados de los ANOVA de muestras repetidas en el tiempo para las abundancias de crustáceos y rotíferos totales de ambos experimentos en mesocosmos. A y B representan grupos con diferencias significativas luego de aplicar el test a posteriori de Tukey entre medias de los tratamientos. S.: Sin; B.D.: baja densidad; A.D.: alta densidad; * diferencias significativas; n.s.: sin diferencias significativas.

		<u>Factor</u>	<u>Valor P</u>		<u>Tratamientos</u>		
					<u>S. Peces</u>	<u>B.D. Peces</u>	<u>A.D. Peces</u>
Experimento 1	Crustáceos	tratamiento	0,004	*	A	B	B
		día	0,253	n.s.			
		día x trat.	0,050	*			
	Rotíferos	tratamiento	0,614	n.s.	A	A	A
		día	<0,001	*			
		día x trat.	0,375	n.s.			
Experimento 2	Crustáceos	tratamiento	<0,001	*	A	B	B
		día	<0,001	*			
		día x trat.	<0,001	*			
	Rotíferos	tratamiento	0,415	n.s.	A	A	A
		día	<0,001	*			
		día x trat.	0,574	n.s.			

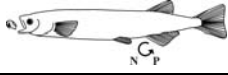
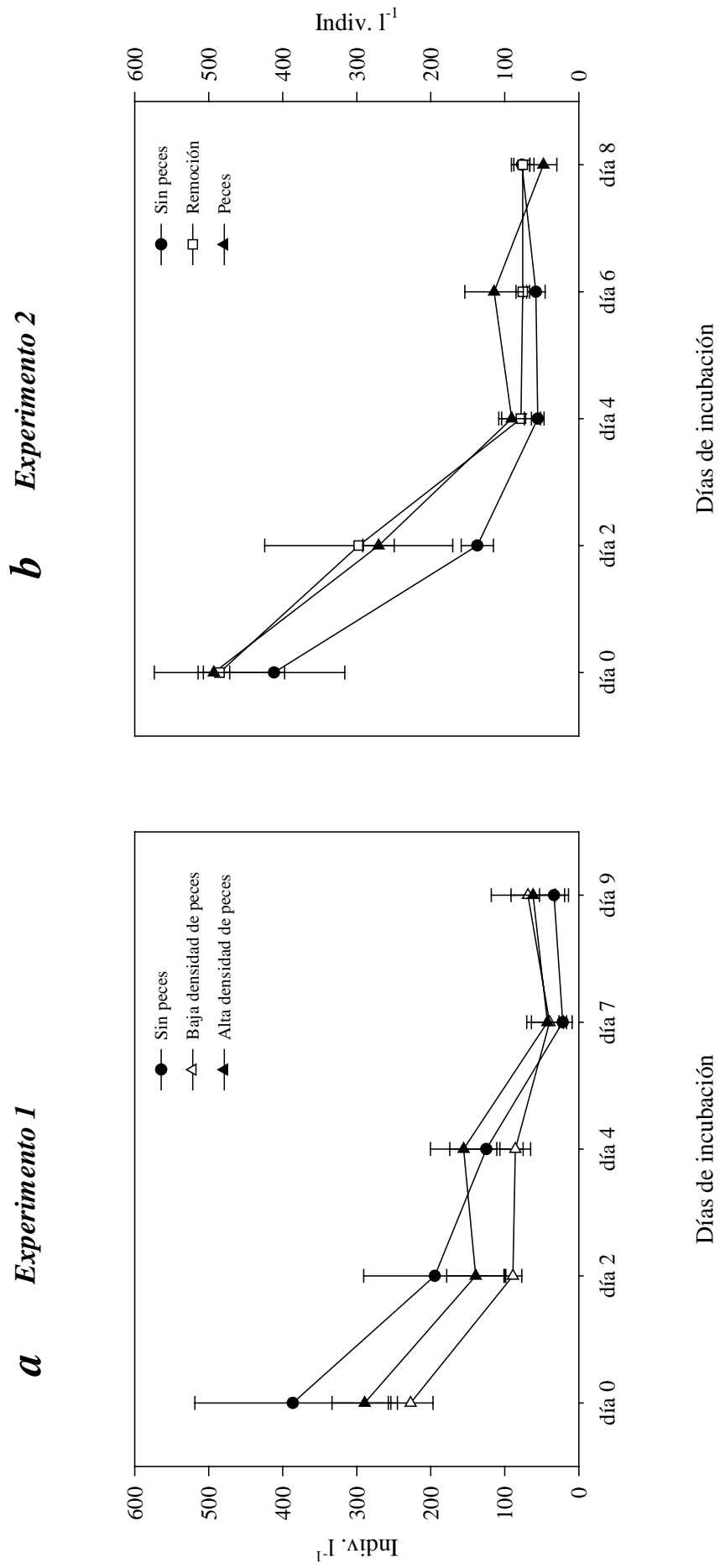


Figura 1.7. Densidades de rotíferos en ambos experimentos (media \pm error estándar).





Densidad fitoplanctónica

Durante el experimento 1 (diciembre de 2001), la comunidad algal del lago en la zona pelágica estuvo dominada por la fracción nanoplanctónica ($978,74 \pm 72,68$ indiv. l^{-1}), superando en uno o dos órdenes de magnitud al fitoplancton de red ($82,62 \pm 28,28$ indiv. l^{-1}). En esta fecha, la fracción del nanoplancton representó el 93 % de la densidad total del fitoplancton, y el grupo algal dominante dentro de esta fracción fue el de los nanoflagelados $< 5 \mu m$ ($326,88 \pm 45,32$ indiv. l^{-1}), seguida por los nanoflagelados entre 5 y 10 μm ($164,08 \pm 14,61$ indiv. l^{-1}), *Chrysochromulina* sp. ($110,66 \pm 14,48$ indiv. l^{-1}) y *Rhodomonas lacustris* (Pascher & Ruttner) Javornicky ($106,84 \pm 14,52$ indiv. l^{-1}). Contrariamente a la situación del experimento 1, durante el experimento 2 (noviembre de 2002), la comunidad algal del lago en la zona pelágica estuvo dominada por fitoplancton de red ($1866,5 \pm 188,1$ indiv. l^{-1}). La contribución del fitoplancton de red a la densidad total de algas fue del 53 % mientras que el nanoplancton representó el 47 % restante (1655 ± 167 indiv. l^{-1}). La dominancia de esta fracción durante el segundo experimento estuvo directamente relacionada con la abundancia de la cianofíceea *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg. (Figura 1.8a), quien representó el 94 % del fitoplancton de red ($1765,38 \pm 192,14$ indiv. l^{-1}). La crisofíceea *Dinobryon divergens* Imhof (Figura 1.8b) dominó en segundo lugar, representando el 4 % de esta fracción ($76,63 \pm 20,28$ indiv. l^{-1}). Ambas especies representan colonias con células pequeñas, que por su alta relación superficie/volumen son fuertes competidoras de recursos (Reynolds 1984). Por otra parte, la estructura de colonia le confiere un refugio al pastoreo por el zooplancton. La fracción de nanoplancton de este experimento, al igual que en el experimento anterior, estuvo mayormente representada por los nanoflagelados $< 5 \mu m$.

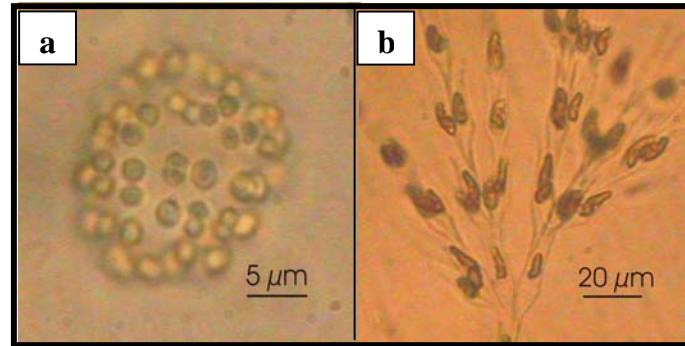


Figura 1.8. Fotos tomadas con microscopio directo de las dos especies dominantes dentro del fitoplancton de red durante el experimento 2. **a)** colonia de *Coelosphaerium kuetzingianum* **b)** colonia de *Dinobryon divergens*.

En el experimento 1, la comunidad fitoplanctónica dentro de los mesocosmos se vio fuertemente incrementada en los tratamientos con peces, mientras que en los tratamientos sin peces estas densidades permanecieron sin variaciones (Figura 1.9a). Esto muestra un fuerte efecto positivo de *G. maculatus* sobre el incremento de los productores primarios. Asimismo se observó un aumento significativamente mayor del fitoplancton total en el tratamiento con alta densidad de peces que en el tratamiento con baja densidad de peces (Figura 1.9a, Tabla 1.3), mostrando una relación positiva entre la biomasa de peces y el crecimiento de los productores. El fuerte aumento del fitoplancton total de este experimento, estuvo directamente relacionado con el crecimiento de la fracción nanoplanctónica (Figura 1.10a) debido a que el fitoplancton de red permaneció con poca variación (Figura 1.11a).

En el experimento 2 la presencia de *G. maculatus* también produjo un gran crecimiento del fitoplancton total (Figura 1.9b), el cual fue significativamente mayor que el aumento observado en los tratamientos remoción y tratamientos sin peces (Figura 1.9b, Tabla 1.3). Estos dos últimos tratamientos presentaron similares valores en las densidades del fitoplancton total (Figura 1.9b, Tabla 1.3). El aumento en el fitoplancton total del tratamiento con peces, se debió tanto al crecimiento del nanoplancton como al crecimiento del fitoplancton de red (Figuras 1.10b y 1.11b), mientras que en los tratamientos remoción y sin peces, dicho aumento estuvo principalmente producido por el crecimiento del fitoplancton de red (Figuras 1.10b y 1.11b). Esto último puede explicarse debido a que los mesocosmos pertenecientes a



los tratamientos remoción y tratamientos sin peces tenían crustáceos pastoreadores (Figura 1.6b), los cuales se alimentan de nanoplancton y no así del fitoplancton de red. De esta manera, la fracción no pastoreada tuvo ventajas sobre la fracción pastoreada (nanoplancton) a la hora de utilizar los nutrientes liberados por los zoopláncteres presentes. Sin embargo, en el tratamiento remoción se observó un mayor crecimiento de la fracción nanoplanctónica que en el tratamiento sin peces (Figura 1.10b) debido a que la presión de pastoreo fue reducida al disminuir las densidades de crustáceos (Figura 1.6b).

Tanto el experimento 1 como el experimento 2 muestran un efecto significativo del tiempo en el crecimiento del fitoplancton, así como también un efecto significativo de la interacción tiempo y tratamiento (Tabla 1.3). Ambos experimentos revelan que *G. maculatus* estimuló el crecimiento del fitoplancton. El experimento 1 muestra que una mayor biomasa de peces estimula un mayor crecimiento algal, mientras que el experimento 2 muestra que el crecimiento algal estimulado por *G. maculatus* es mayor que el provocado por la sola eliminación manual de los pastoreadores (tratamiento remoción). Este último experimento demuestra asimismo que la presencia de crustáceos ejerce una fuerte presión de pastoreo sobre el nanoplancton, favoreciendo así el crecimiento del fitoplancton de red.

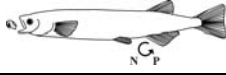
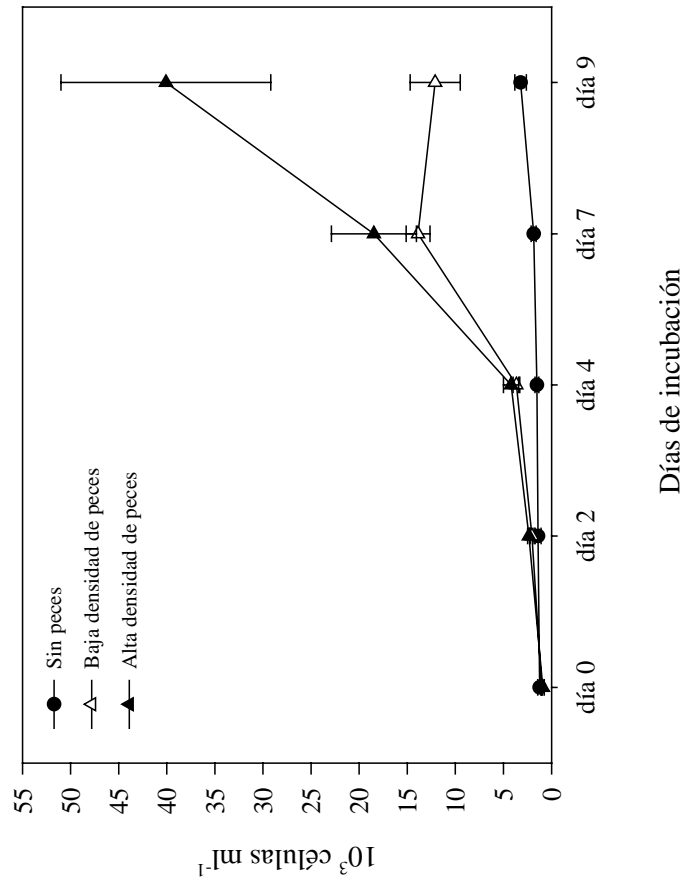
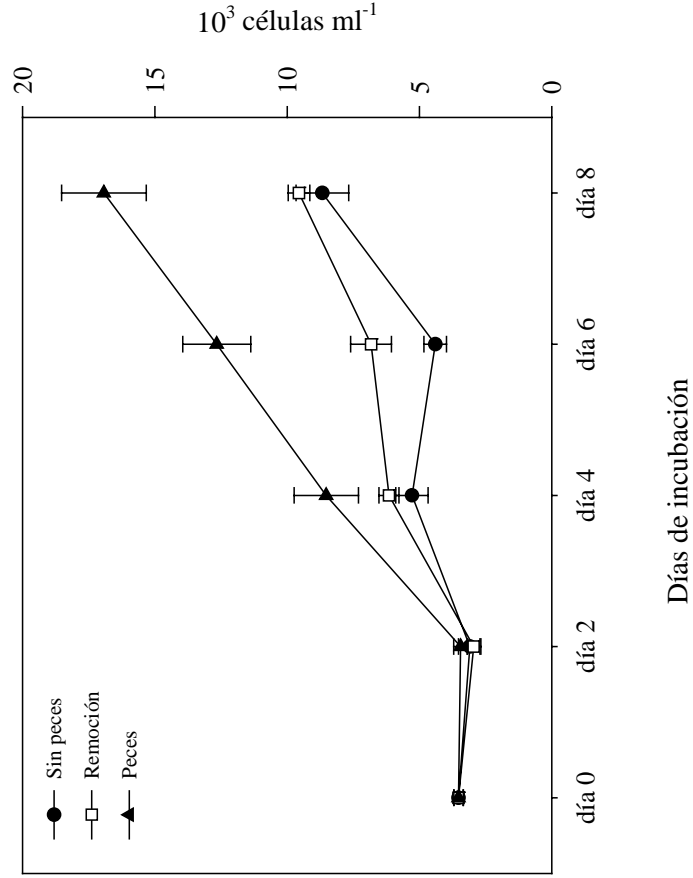


Figura 1.9. Concentración (media \pm error estándar) de fitoplancton total (nanoplancton + fitoplancton de red) en ambos experimentos (ver cambio de escala)

a Experimento 1



b Experimento 2



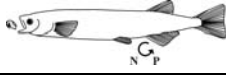
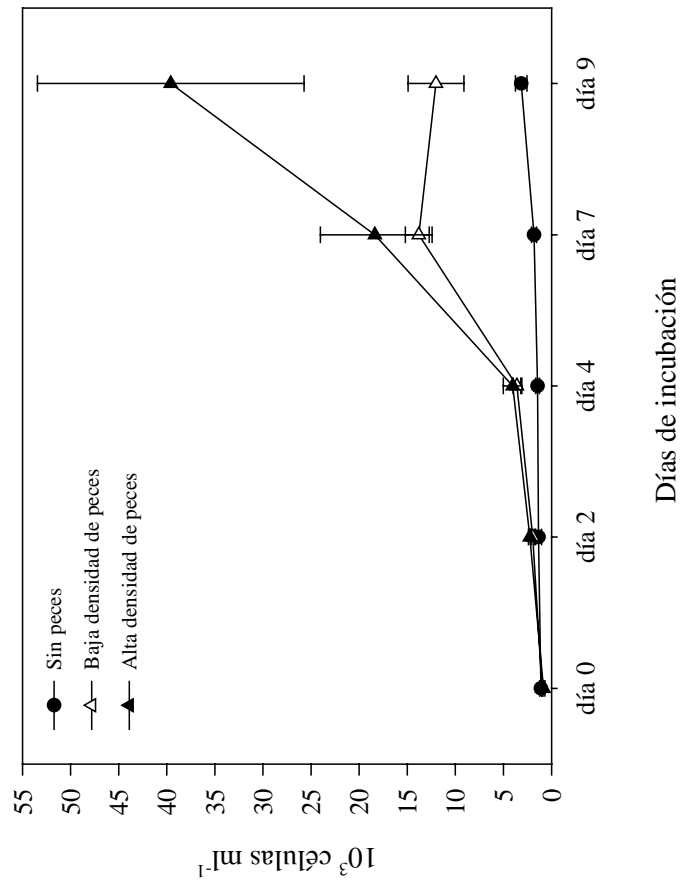
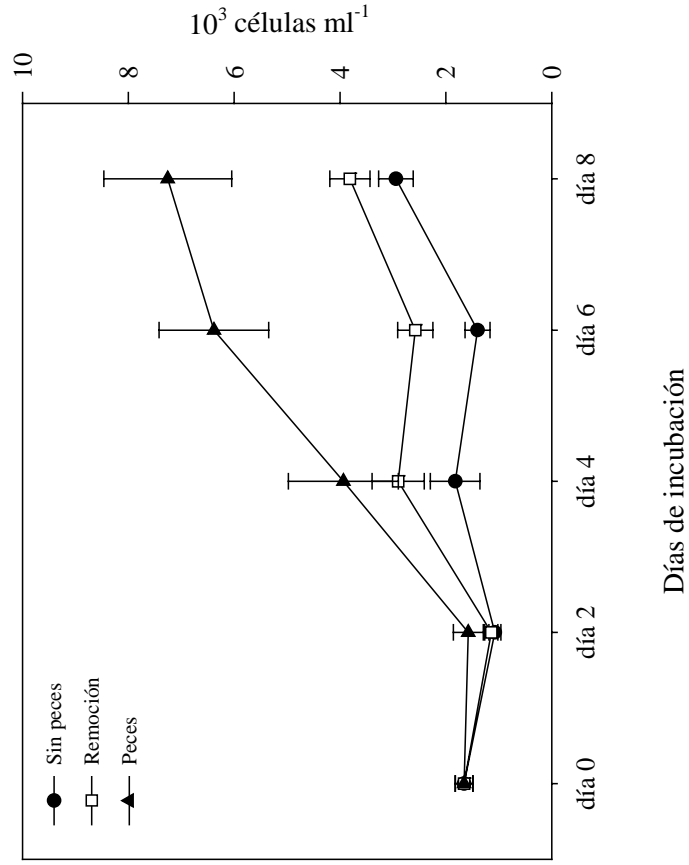


Figura 1.10. Concentración (media \pm error estándar) de nanoplankton ($< 20 \mu\text{m}$) en ambos experimentos (ver cambio de escala)

a Experimento 1



b Experimento 2



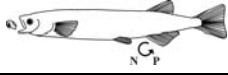
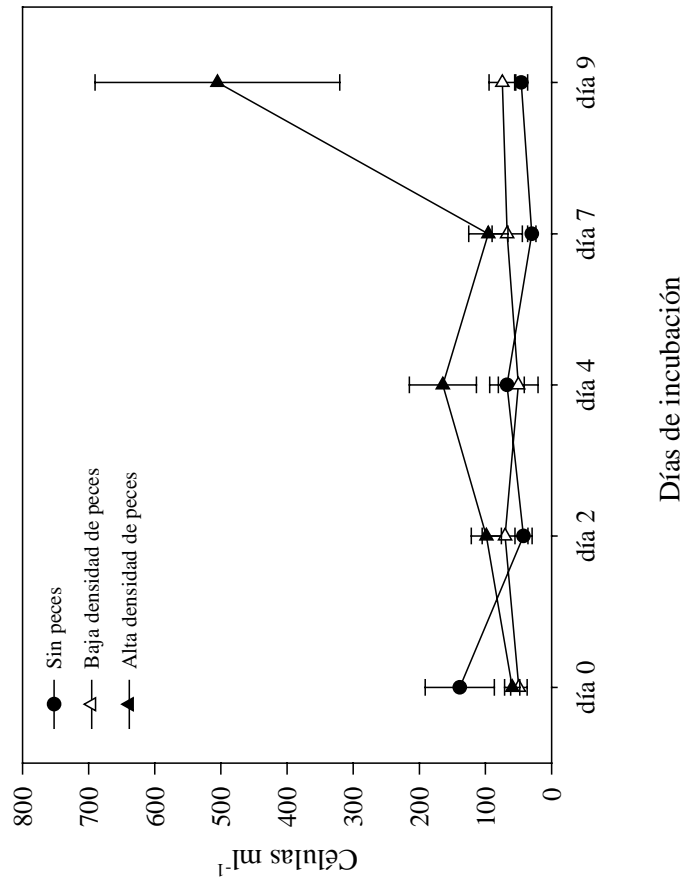


Figura 1.11. Concentración (media \pm error estándar) de fitoplancton de red ($> 20 \mu\text{m}$) en ambos experimentos (ver cambio de escala)

a Experimento 1



b Experimento 2

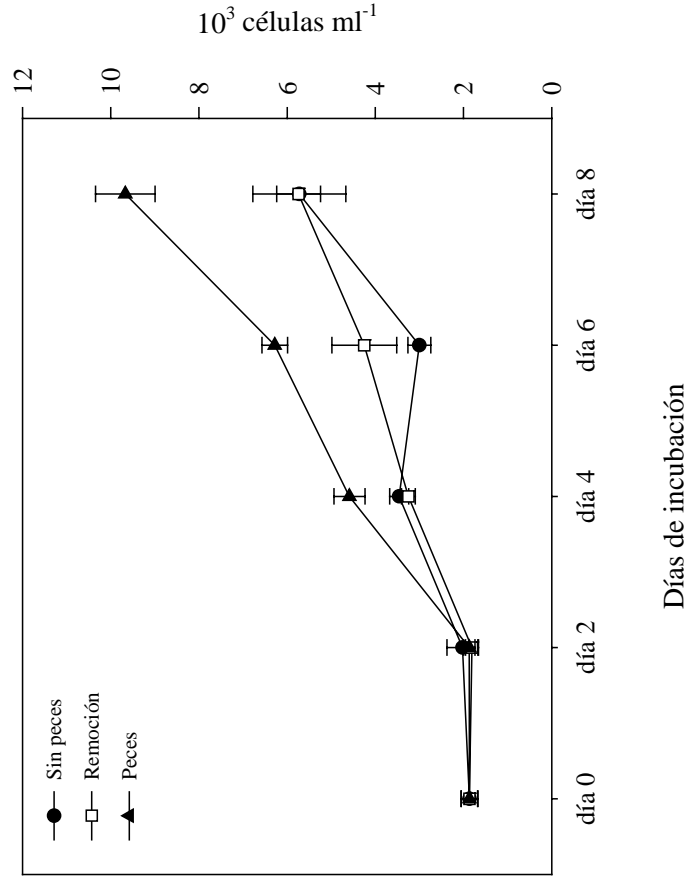
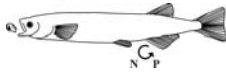




Tabla 1.3. Resultados de los ANOVA de muestras repetidas en el tiempo para las densidades de las diferentes fracciones de fitoplancton dentro de las clausuras de ambos experimentos. Fito total: fitoplancton de red + nanoplancton. A y B representan grupos con diferencias significativas luego de aplicar el test a posteriori de Tukey entre medias de los tratamientos. S.: sin; B.D.: baja densidad; A.D.: alta densidad; * diferencias significativas.

		Factor	Valor P	Tratamientos		
				S. Peces	B.D. Peces	A.D. Peces
Experimento 1	Nanoplancton	tratamiento ¹	0,001 *	A	A	B
		día	<0,001 *			
		día x trat.	<0,001 *			
	Fito red	tratamiento	0,025 *	AB	A	B
		día	0,006 *			
		día x trat.	<0,001 *			
	Fito total	tratamiento ¹	0,001 *	A	A	B
		día	<0,001 *			
		día x trat.	<0,001 *			
Experimento 2	Nanoplancton	tratamiento	<0,001 *	A	A	B
		día	<0,001 *			
		día x trat.	<0,001 *			
	Fito red	tratamiento	<0,001 *	A	A	B
		día	<0,001 *			
		día x trat.	<0,001 *			
	Fito total	tratamiento	<0,001 *	A	A	B
		día	<0,001 *			
		día x trat.	<0,001 *			

¹ Las comparaciones entre los tratamientos Sin peces y Baja densidad de peces a través del test de Tukey aunque no mostraron diferencias significativas, revelaron valores de P cercanos a la significancia (P = 0,054 para el caso del nanoplancton y P = 0,058 para el caso del fitoplancton total)



Diversidad de especies fitoplanctónicas

La presencia de peces no afectó en gran medida la diversidad de especies fitoplanctónicas, dado que durante el experimento 1 ésta disminuyó tanto en el tratamiento con peces como en el tratamiento sin peces, sin mostrar diferencias significativas entre ellos (Figura 1.12a, Tabla 1.4). En el experimento 2, la diversidad de especies permaneció aproximadamente constante en el tratamiento sin peces y en el tratamiento remoción, incrementándose levemente en presencia de peces (Figura 1.12b). En este último caso sólo se encontraron diferencias significativas entre el tratamiento con peces y el tratamiento sin peces (Tabla 1.4).

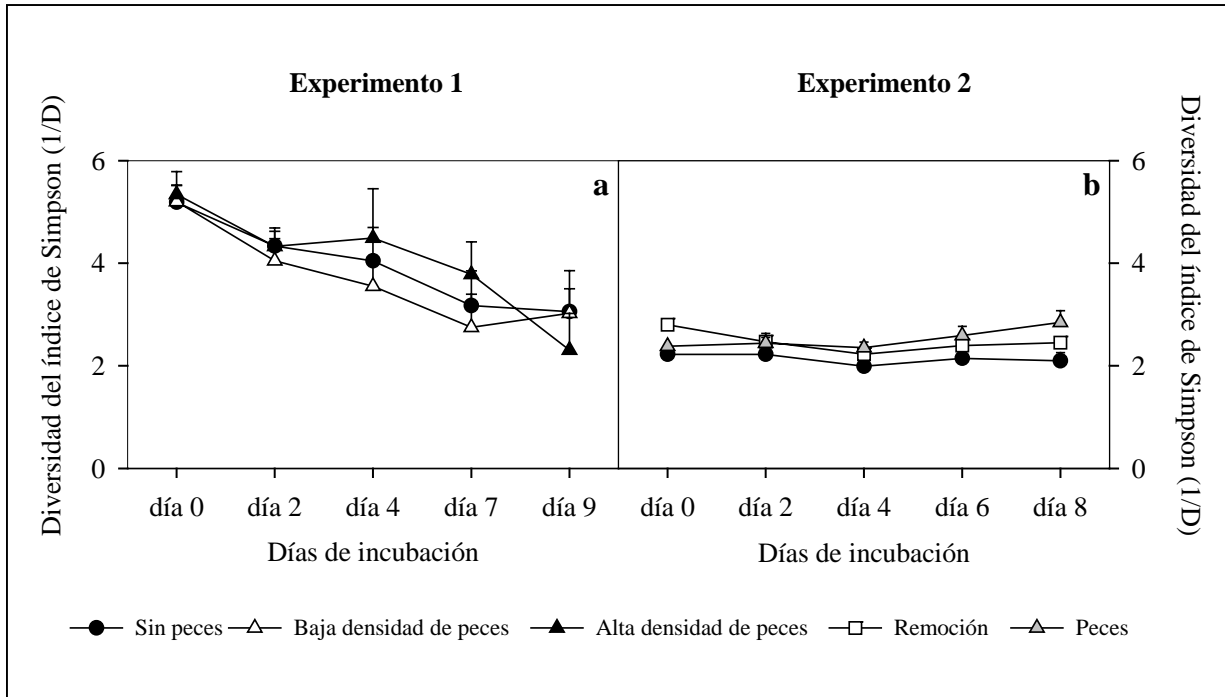


Figura 1.12. Diversidad del índice de Simpson para el fitoplancton de ambos experimentos.



Tabla 1.4. Resultados de los ANOVA de muestras repetidas en el tiempo para la diversidad de fitoplancton calculadas a partir del índice de Simpson. A y B representan grupos con diferencias significativas luego de aplicar el test a posteriori de Tukey entre medias de los tratamientos. B.D.: baja densidad; A.D.: alta densidad; * diferencias significativas; n.s.: sin diferencias significativas.

		Factor	Valor P	Tratamientos			
				Sin Peces	B.D. Peces	A.D. Peces	
Exp. 1	{	tratamiento	0,699	n.s.	A	A	A
		Día	<0,001	*			
		día x trat.	0,391	n.s.			
				Sin Peces	Remoción	Peces	
Exp. 2	{	tratamiento	0,007	*	A	AB	B
		día	0,065	n.s.			
		día x trat.	0,241	n.s.			

Tasas de crecimiento del fitoplancton

El cálculo de las tasas de crecimiento realizado en base a la concentración inicial (día 0) de células fitoplanctónicas, muestra claramente que en presencia de peces, las tasas de crecimiento del nanoplancton son positivas y significativamente superiores a las de los tratamientos sin peces (Figuras 1.13a y c, Tabla 1.5). La presencia de peces estimuló fuertemente el crecimiento de la fracción nanoplanctónica durante todos los días de incubación, exceptuando el segundo día del experimento 2 donde aún en presencia de peces se observó una tasa de crecimiento negativa, aunque ésta fue de menor magnitud que la de los tratamientos remoción y sin peces (Figura 1.13c). El nanoplancton del tratamiento sin peces en el experimento 1 también mostró tasas de crecimiento positivas aunque éstas fueron muy inferiores a las observadas en los tratamientos con alta y baja densidad de peces (Figura 1.13a, Tabla 1.5). Contrariamente, el nanoplancton del tratamiento sin peces en el



experimento 2 mostró tasas de crecimiento negativas exceptuando el último día de incubación (Figura 1.13c). En el tratamiento remoción del experimento 2, las tasas de crecimiento de la fracción pastoreable fueron superiores a las del tratamiento sin peces, pero significativamente menores que las del tratamiento con peces (Figura 1.13c, Tabla 1.5). Estas tasas de crecimiento muestran que al eliminar a los pastoreadores, disminuyendo la mortalidad algal, los peces estimulan fuertemente el crecimiento de la fracción nanoplanctónica. Sin embargo, las diferencias observadas entre el tratamiento remoción y el tratamiento con peces (Figura 1.13c), así como las diferencias entre el tratamiento con alta y baja densidad de peces (Figura 1.13a), muestran que no sólo la remoción de los crustáceos detonó el crecimiento del nanoplancton, sino que los peces generan algún otro beneficio que estimula el crecimiento de esta fracción.

En el caso del fitoplancton de red, las tasas de crecimiento también fueron positivas y superiores en los tratamientos con peces que en los tratamientos sin peces, exceptuando el segundo día de incubación (Figuras 1.13b y d, Tabla 1.5). En el caso del experimento 1 las tasas de crecimiento del fitoplancton de red fueron muy inferiores a las producidas en la fracción nanoplanctónica (Figuras 1.13 a y b). En el tratamiento sin peces de este primer experimento, el fitoplancton de red presentó tasas de crecimiento negativas debido a que entre el día 0 y el día 1 de incubación existió una gran disminución de la biomasa de esta fracción fitoplanctónica, permaneciendo luego en bajas concentraciones (Figura 1.11a), por lo que al calcular las tasas de crecimiento en relación a las concentraciones iniciales (día 0) da como resultado valores negativos. En el experimento 2, las tasas de crecimiento del fitoplancton de red luego del día 2 de incubación mostraron valores positivos en todos los tratamientos (Figura 1.13d) y en el tratamiento con peces estos valores fueron muy similares a los presentados por el nanoplancton (Figura 1.13c). Esto último puede deberse a que el fitoplancton de red de este segundo experimento (*Coelosphaerium kuetzingianum* y *Dinobryon divergens*) no se veía fuertemente reducido ante un incremento en el nanoplancton dado su alto poder competitivo por ser especies coloniales con células de gran relación superficie/volumen. Al igual que en el caso del nanoplancton, las tasas de crecimiento del fitoplancton de red en este



segundo experimento fueron significativamente mayores en el tratamiento con peces que en los tratamientos remoción y sin peces (Figura 1.13d, Tabla 1.5).

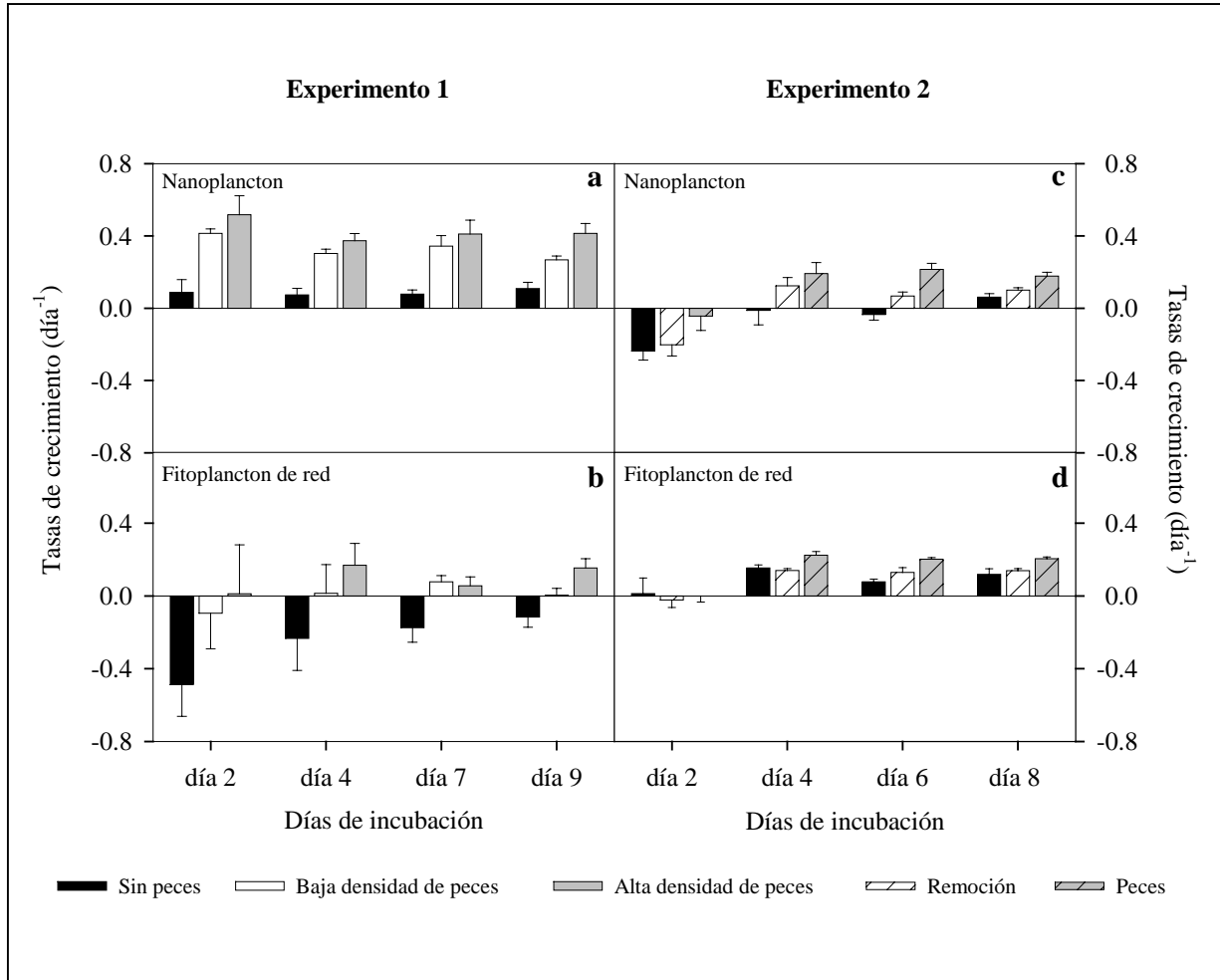


Figura 1.13. Tasas de crecimiento (media \pm error estándar) de nanoplankton ($<20 \mu\text{m}$) y fitoplancton de red ($>20 \mu\text{m}$) en las incubaciones del primer (a y b) y segundo (c y d) experimento. Todos los cálculos fueron realizados con referencia al día inicial (día 0).



Tabla 1.5. Resultados de los ANOVA de muestras repetidas en el tiempo para las tasas de crecimiento calculadas con referencia al día 0, de las diferentes fracciones de fitoplancton dentro de las clausuras de ambos experimentos. A y B representan grupos con diferencias significativas luego de aplicar el test a posteriori de Tukey entre medias de los tratamientos. S.: sin; B.D.: baja densidad; A.D.: alta densidad; * diferencias significativas; n.s.: sin diferencias significativas.

		<u>Factor</u>	<u>Valor P</u>	<u>Tratamientos</u>		
				<u>S. Peces</u>	<u>B.D. Peces</u>	<u>A.D. Peces</u>
Experimento 1	Nanoplancton	tratamiento	<0,001 *	A	B	B
		día	0,023 *			
		día x trat.	0,288 n.s.			
	Fito red	tratamiento	0,039 *	A	AB	B
		día	0,182 n.s.			
		día x trat.	0,883 n.s.			
Experimento 2	Nanoplancton	tratamiento	<0,001 *	A	A	B
		día	<0,001 *			
		día x trat.	0,521 n.s.			
	Fito red	tratamiento	0,018 *	A	A	B
		día	<0,001 *			
		día x trat.	0,496 n.s.			



La Figura 1.14 muestra la relación entre las tasas de crecimiento del fitoplancton entre días sucesivos, y la densidad de crustáceos presente. Mientras que en el experimento 1 no se registró ninguna tendencia en particular, en el segundo experimento tanto las tasas de crecimiento del nanoplancton como las del fitoplancton de red estuvieron inversamente relacionadas a la densidad de pastoreadores (Figuras 1.14c y d). Esto resulta lógico en el caso del nanoplancton dado que la presencia de crustáceos aumenta las tasas de pastoreo y por ende la mortalidad del mismo, siendo entonces esperable que las tasas de crecimiento del nanoplancton disminuyan a medida que se incrementa la densidad de los pastoreadores. Sin embargo, en el caso del fitoplancton de red se esperaría una relación contraria, en donde ante la presencia de una mayor concentración de crustáceos, disminuya la competencia por recursos y favorezca el crecimiento de la fracción no pastoreable. Al observar la Figura 1.14d se observa que es el tratamiento con peces, con muy poca concentración de crustáceos, en donde se presentan las mayores tasas de crecimiento del fitoplancton de red, mientras que las tasas de crecimiento de los tratamientos remoción y sin peces no muestran mayores diferencias entre sí. Esto revela que fueron los peces quienes estimularon en mayor medida el crecimiento del fitoplancton de red, independientemente a la competencia generada al eliminar el pastoreo sobre la fracción nanoplanctónica. Aquí se observa entonces, que a pesar que los peces aumentan la competencia entre el fitoplancton de red y el nanoplancton, estimulan a través de una vía diferente el crecimiento de ambas fracciones.

La ausencia de relación entre las tasas de crecimiento del fitoplancton y la concentración de crustáceos durante el experimento 1 (Figura 1.14a y b) puede deberse a la baja concentración de crustáceos presente en dicho experimento (Tabla 1.1), no permitiendo una correcta interpretación de la relación entre la concentración de crustáceos vs. tasas de crecimiento.

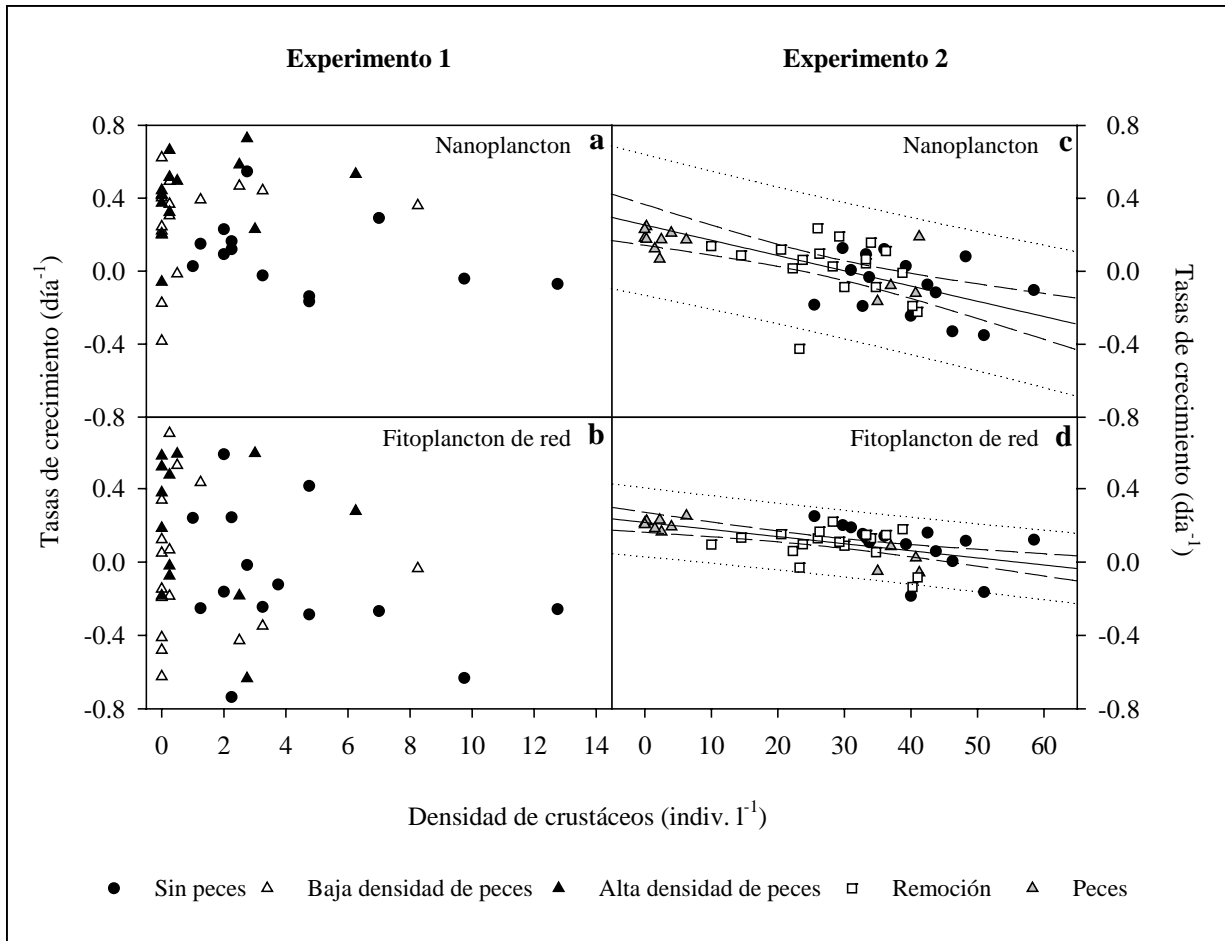


Figura 1.14. Tasas de crecimiento (media \pm error estándar) de nanoplancton ($<20 \mu\text{m}$) y fitoplancton de red ($>20 \mu\text{m}$) en función de las densidades de crustáceos durante el primer (a y b) y segundo (c y d) experimento. Los cálculos de tasas de crecimiento fueron realizados con referencia al día anterior. Para el experimento 2 se muestra la recta de ajuste ($P < 0,05$). — recta de ajuste; ---- intervalo de confianza (95%); intervalo de predicción. Nanoplancton: ($R^2 = 0,34$; $y = 0,19 + 0,006x$); Fitoplancton de red: ($R^2 = 0,32$; $y = 0,22 + 0,004x$).



Clorofila *a*

Acompañando los resultados de las densidades de fitoplancton, las concentraciones de clorofila *a* se vieron significativamente incrementadas en los tratamientos con peces de ambos experimentos, mientras que en los tratamientos sin peces la clorofila *a* permaneció aproximadamente constante (Figura 1.15, Tabla 1.6). En ambos experimentos se observa un efecto significativo del tiempo y de la interacción tiempo-tratamiento en el incremento de la clorofila *a* (Tabla 1.6).

Durante el experimento 1 se observó que la mayor densidad de peces estimula un mayor crecimiento algal dado que el tratamiento con alta densidad de peces presentó un aumento significativamente mayor en la concentración de clorofila *a* que el tratamiento con baja densidad de peces (Figura 1.15a; Tabla 1.6).

El tratamiento remoción del experimento 2, tuvo un aumento progresivo en la concentración de clorofila *a*, aunque éste fue significativamente menor que el observado en el tratamiento con *G. maculatus* (Figura 1.15b, Tabla 1.6). Esto último y la presencia, de una alta densidad de fitoplancton de red, no pastoreables, durante este experimento, muestra que el crecimiento del fitoplancton estimulado por *G. maculatus* no se debe únicamente a la remoción de los crustáceos.



Figura 1.15. Concentración de clorofila *a* (media \pm error estándar) en ambos experimentos

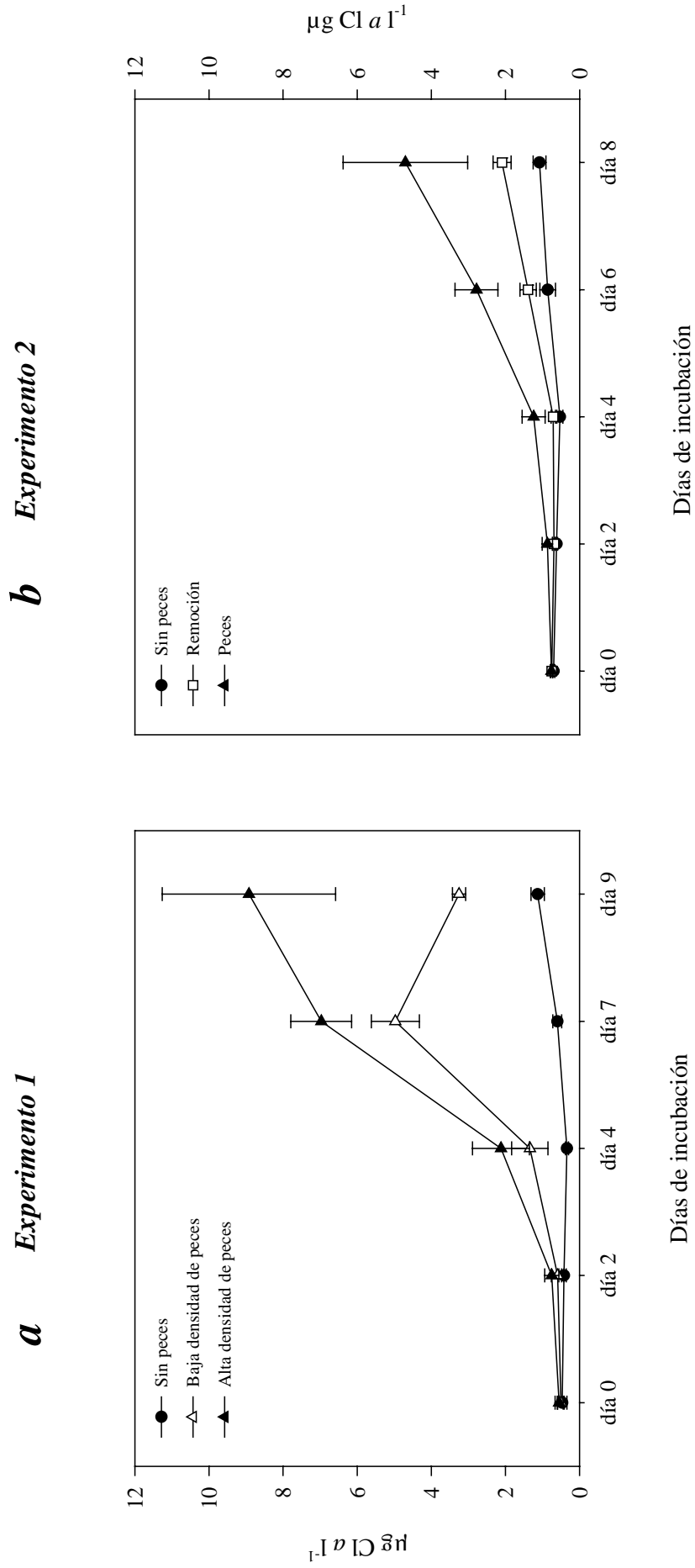




Tabla 1.6. Resultados de los ANOVA de muestras repetidas en el tiempo para las concentraciones de clorofila *a* dentro de las clausuras de ambos experimentos. A, B y C representan grupos con diferencias significativas luego de aplicar el test a posteriori de Tukey entre medias de los tratamientos. B.D.: baja densidad; A.D.: alta densidad; * diferencias significativas.

	Factor	Valor P	Tratamientos		
			Sin Peces	B.D. Peces	A.D. Peces
Exp. 1	tratamiento	<0,001 *	A	B	C
	día	<0,001 *			
	día x trat.	<0,001 *			
Exp. 2			Sin Peces	Remoción	Peces
	tratamiento	0,005 *	A	A	B
	día	<0,001 *			
	día x trat.	<0,001 *			

Las respuestas de la biomasa fitoplanctónica a los tratamientos de ambos experimentos, se encuentran representadas como el cociente entre la media de [Cl *a*] de los tratamientos con peces o remoción, y la media de la [Cl *a*] de los tratamientos sin peces (Figura 1.16). Los valores mayores que 1 indican un aumento en la concentración de Cl *a*, observándose una rápida respuesta positiva tanto en los tratamientos con peces como en el tratamiento remoción, dado que en estos tratamientos la [Cl *a*] fue mayor que en las clausuras sin peces a partir del día 2 en algunos casos, y del día 4 en otros. La respuesta del fitoplancton al tratamiento con peces fue mayor que la observada en el tratamiento remoción (Figura 1.16b), así como la respuesta del fitoplancton ante una alta densidad de peces fue superior a la observada frente una baja densidad de peces (Figura 1.16a).

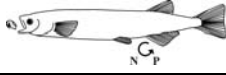
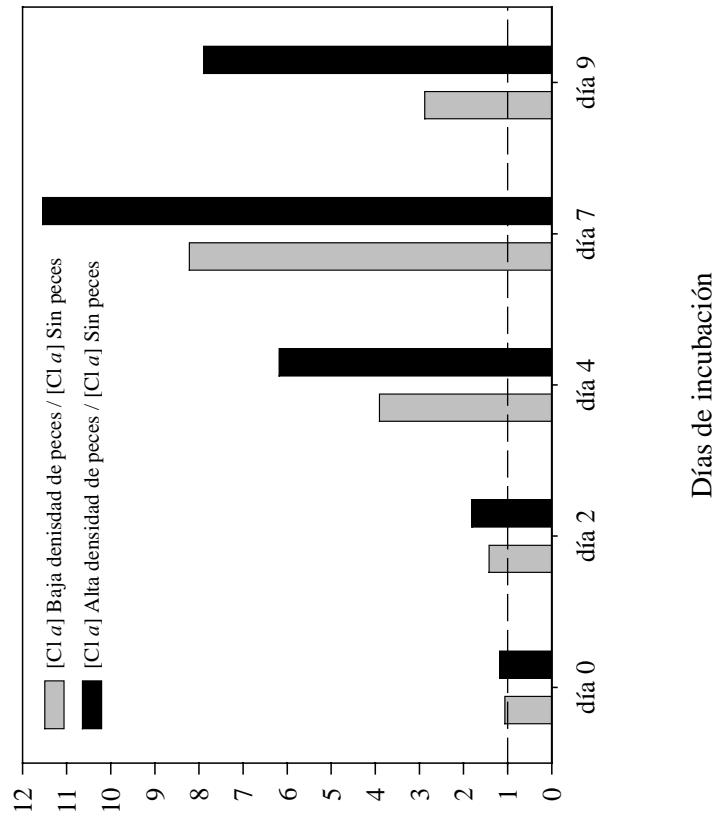
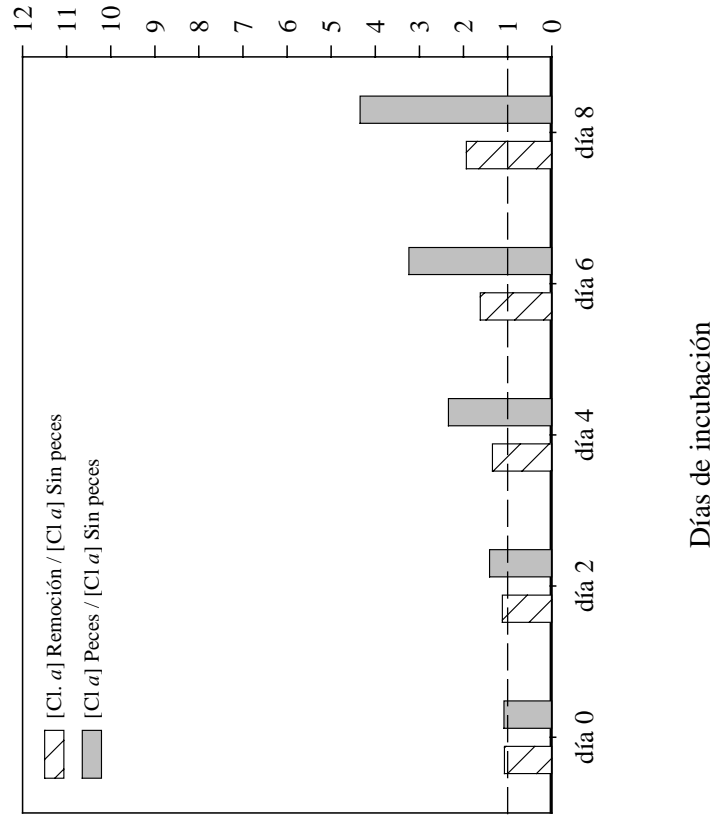


Figura 1.16. Frecuencia de distribución de las respuestas del fitoplancton, a la presencia de peces y a la remoción manual del zooplankton, en los diferentes días de incubación. Los valores fueron obtenidos como el cociente entre la media de [Cl a] de los tratamientos con peces o remoción y la media de [Cl a] de los tratamientos sin peces. Los valores por encima de 1 (la línea discontinua) indican una respuesta positiva del fitoplancton a la presencia de peces y a la remoción manual del zooplankton.

a Experimento 1



b Experimento 2





Nutrientes

La fracción de fósforo reactivo soluble (PRS) presentó valores muy bajos ($< 1 \mu\text{g l}^{-1}$) en ambos experimentos, debiendo ser considerados como concentraciones indetectables, razón por la cual estos valores no se presentan en los resultados. Las bajas concentraciones de PRS medidas no resultan sorprendentes, desde el punto de vista de que el lago Escondido es un lago oligotrófico, por lo que los nutrientes liberados en forma disponible para las algas (como el PRS), son rápidamente tomados por éstas sin ser detectados en el ambiente.

Los análisis de fósforo total (PT) y fósforo disuelto total (PDT) mostraron tendencias similares en ambos experimentos. Ante la presencia de *G. maculatus* las concentraciones promedio de ambas fracciones de fósforo se vieron incrementadas considerablemente en los dos experimentos y fueron significativamente mayores a las concentraciones de los tratamientos sin peces (Figuras 1.17 y 1.18, Tabla 1.7). Los mayores niveles tanto de PDT como de PT se presentaron en el tratamiento con alta densidad de peces del experimento 1 (Figuras 1.17a y 1.18a). El tratamiento con peces del experimento 2 presentó menores niveles acumulativos de PDT que los tratamientos con peces del experimento 1. Esto puede deberse a las diferencias entre ambos experimentos en la composición fitoplanctónica.

El promedio de la concentración de N-NH_4^+ y la relación $\text{N}_{\text{NH}_4}:\text{P}_{\text{PDT}}$ no mostraron tendencias claras en el experimento 1 (Figuras 1.19a y 1.20a). Contrariamente a esto, en el experimento 2, la concentración de N-NH_4^+ se incrementó significativamente en el tratamiento con peces, permaneciendo sin variaciones importantes en los tratamientos sin peces y remoción (Figura 1.19b, Tabla 1.7). La relación $\text{N}_{\text{NH}_4}:\text{P}_{\text{PDT}}$ de este último experimento también se incrementó en el tratamiento con peces (Figura 1.20b), aunque las diferencias no fueron significativas en ausencia de peces (Tabla 1.7).

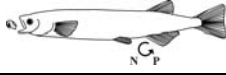
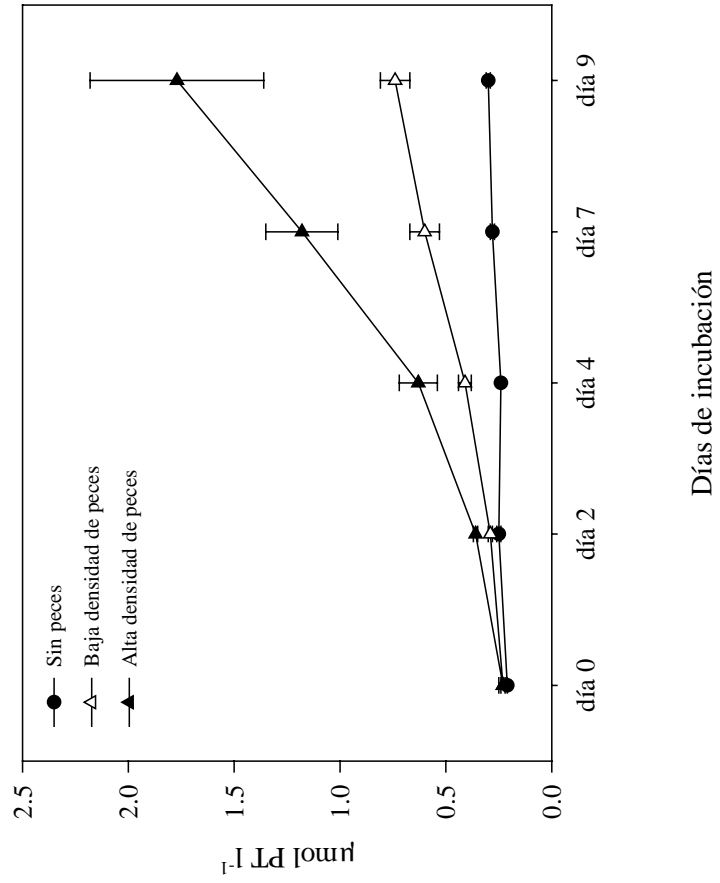
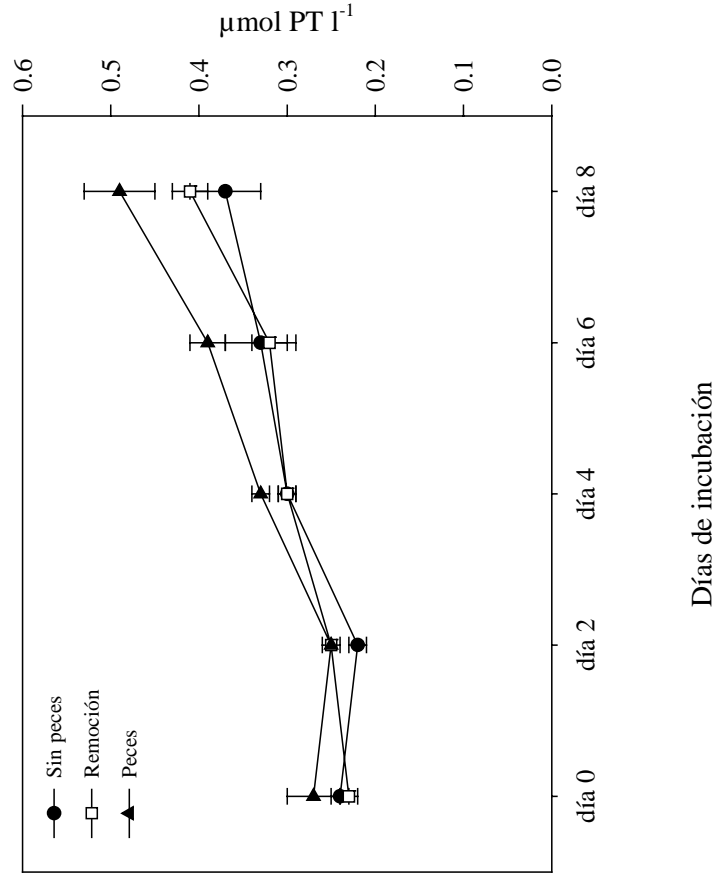


Figura 1.17. Concentración (media \pm error estándar) de fósforo total (PT) en ambos experimentos (ver cambio de escala)

a Experimento 1



b Experimento 2



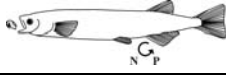


Figura 1.18. Concentración (media \pm error estándar) de fósforo disuelto total (PDT) en ambos experimentos

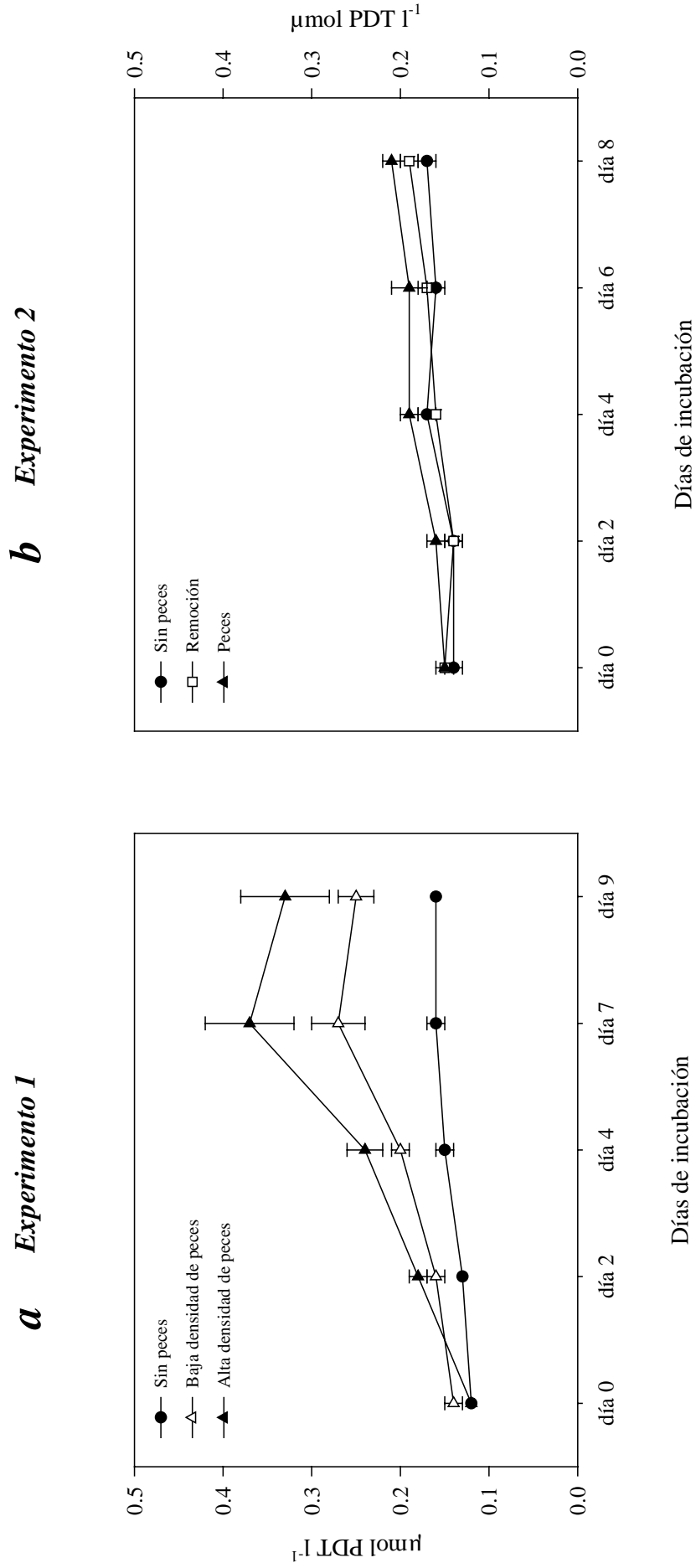
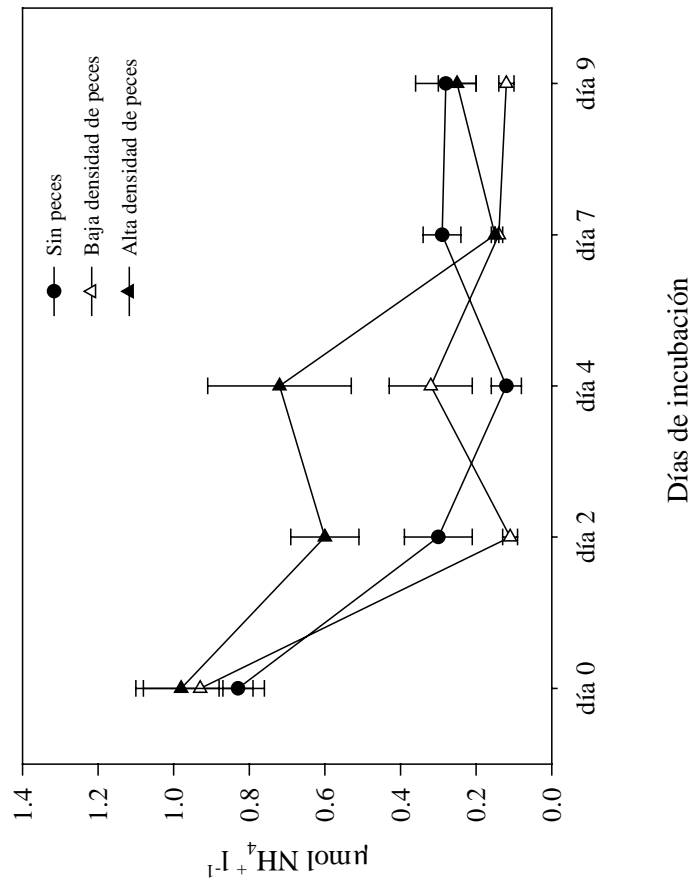


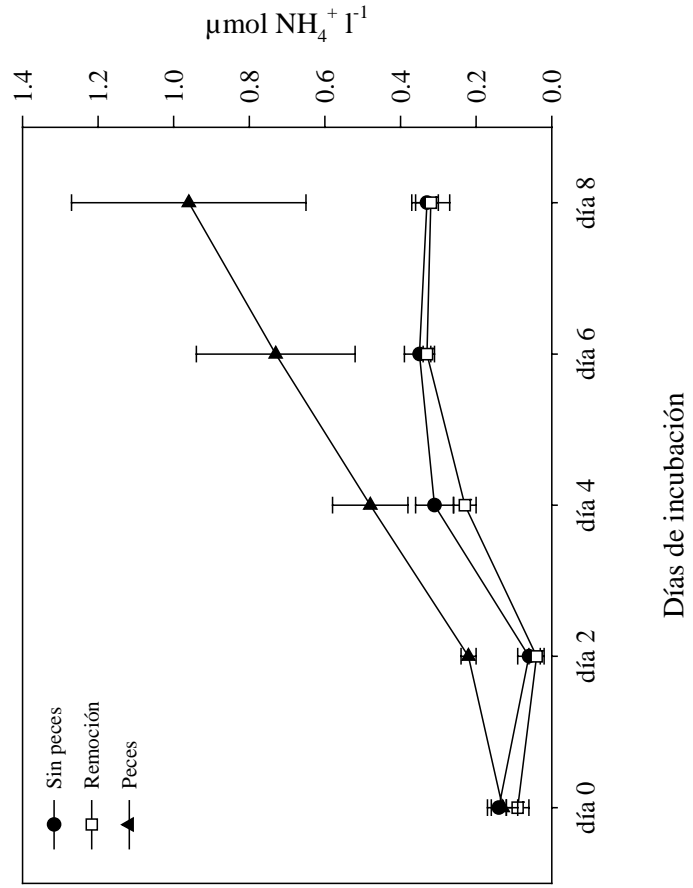


Figura 1.19. Concentración (media \pm error estándar) de amonio en ambos experimentos

a Experimento 1



b Experimento 2



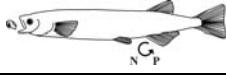
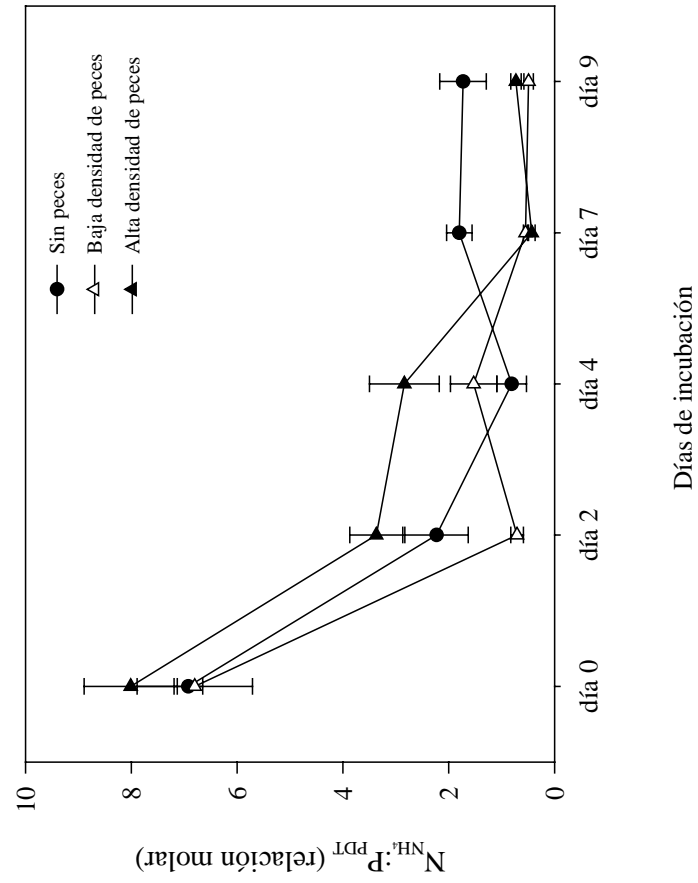
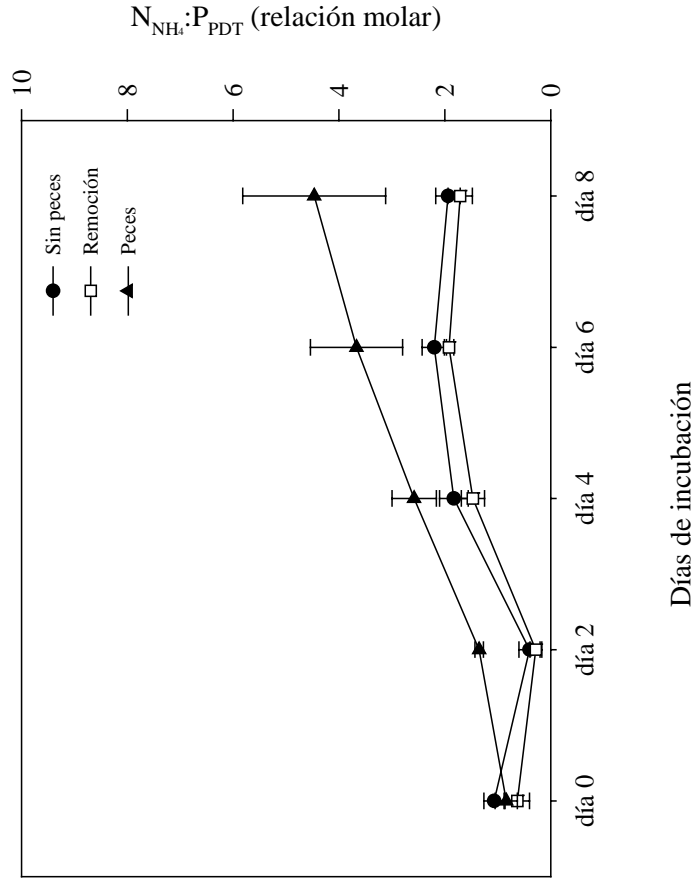


Figura 1.20. Relación molar (media \pm error estándar) de $N_{NH_4}:P_{PDT}$ en ambos experimentos

a Experimento 1



b Experimento 2



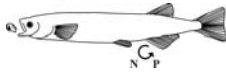


Tabla 1.7. Resultados de los ANOVA de muestras repetidas en el tiempo para las concentraciones de fósforo total (PT), fósforo disuelto total (PDT), fósforo particulado total (PPT), amonio (NH_4^+) y la relación $\text{N}_{\text{NH}_4}:\text{P}_{\text{PDT}}$ dentro de las clausuras en ambos experimentos. A y B representan grupos con diferencias significativas luego de aplicar el test a posteriori de Tukey entre medias de los tratamientos. S.: sin; B.D.: baja densidad; A.D.: alta densidad * diferencias significativas; n.s.: sin diferencias significativas.

	Factor	Valor P		Tratamientos		
				S. Peces	B.D. Peces	A.D. Peces
Experimento 1	PT	< 0,001	*	A	A	B
	PDT	< 0,001	*	A	B	B
	PPT	< 0,001	*	A	A	B
	N-NH_4^+	0,033	*	A	A	B
	$\text{N}_{\text{NH}_4}:\text{P}_{\text{PDT}}$	0,063	n.s.	A	A	A
Experimento 2	PT	0,005	*	A	A	B
	PDT	0,049	*	A	AB	B
	PPT	0,028	*	A	AB	B
	N-NH_4^+	0,014	*	A	A	B
	$\text{N}_{\text{NH}_4}:\text{P}_{\text{PDT}}$	0,016	*	AB	A	B

Todos los valores de P de los factores día y día x tratamiento del exp. 1 fueron < 0,001. En el exp. 2 todos los valores de P del factor día fueron < 0,001 y los valores de P del factor día x tratamiento fueron: PT = 0,175; PDT = 0,109; PPT = 0,137; N-NH_4^+ = 0,003; $\text{N}_{\text{NH}_4}:\text{P}_{\text{PDT}}$ = 0,008.



El fósforo particulado total (PPT) en los tratamientos con peces estuvo positivamente correlacionado en ambos experimentos, con la concentración de clorofila *a* (Tabla 1.8). Esta correlación, aunque de forma descriptiva y no con un valor de probabilidad, indica que el crecimiento del fitoplancton está directamente relacionado con la incorporación de fósforo dentro de la biomasa de las algas, transformando así fósforo disuelto disponible en fósforo particulado. El PPT se incrementó durante los días de incubación en los tratamientos con peces y este incremento fue significativamente mayor que frente a la ausencia de peces en el caso del tratamiento con alta densidad de peces del experimento 1, y el tratamiento con peces del experimento 2 (Figura 1.21, Tabla 1.7). En el caso del experimento 2 también se observó un incremento (aunque menor al observado en el tratamiento con peces) en los tratamientos sin peces y remoción (Figura 1.21b). En aumento del PPT de estos dos últimos tratamientos se atribuye probablemente al incremento observado del fitoplancton total (Figura 1.9).

Por otro lado, el incremento de la biomasa algal ($Cl\ a_t - Cl\ a_{t-1}$) del experimento 1, estuvo positivamente correlacionado hasta el día 7 con el PDT_{Gm} al tiempo $t-1$ (Tabla 1.8), demostrando que el PDT liberado por *G. maculatus* estuvo rápidamente disponible para el fitoplancton, permitiendo el incremento de su biomasa. Esta última correlación no existió en el experimento 2 (Tabla 1.8), debido a que a pesar de observarse un incremento en la $Cl\ a$, el PDT_{Gm} medido en este experimento fue bajo, no necesariamente por un bajo reciclado de fósforo a través de los peces, sino probablemente relacionado a una rápida incorporación del mismo por parte del fitoplancton o bacterias del medio.



Tabla 1.8. Coeficientes de correlaciones de Spearman para las correlaciones entre: “el incremento de la Cl *a* y el PDT_{Gm}” y entre “concentración de Cl *a* y PPT”. Incremento de la Cl *a* = diferencia en la concentración de Cl *a* del tiempo *t* y del tiempo *t-1*; PDT_{Gm} = PDT suministrado por *G. maculatus* = diferencia de PDT entre los tratamientos con peces y sin peces; PPT = fósforo particulado total = PT – PDT; B.D.: baja densidad; A.D.: alta densidad. No se muestra el valor P debido a que las correlaciones fueron realizadas a manera descriptiva ya que no se cumple el supuesto de independencia entre los datos. La dependencia de los datos fue comprobado mediante el análisis de autocorrelación Box-Ljung.

		Tratamiento	ρ	N
Cl <i>a</i> vs. PPT	Exp. 1	B.D. Peces	0,71	25
		A.D. Peces	0,84	25
	Exp. 2	Peces	0,76	21
	Cl <i>a</i> vs. PDT _{Gm} al tiempo <i>t-1</i>	Exp. 1	B.D. Peces	0,61
A.D. Peces			0,85	15
Exp. 2		Peces	0,06	16

Las diferencias en los tamaños de las muestras (N) se deben en la primera correlación: a la eliminación (por rotura), de una de las réplicas del tratamiento con peces en el día 2 del experimento 2; en la segunda correlación: a la misma razón que la correlación anterior para el caso del experimento 2, mientras que en el experimento 1 no se incorporaron los datos del día 9.

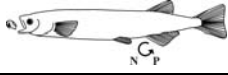
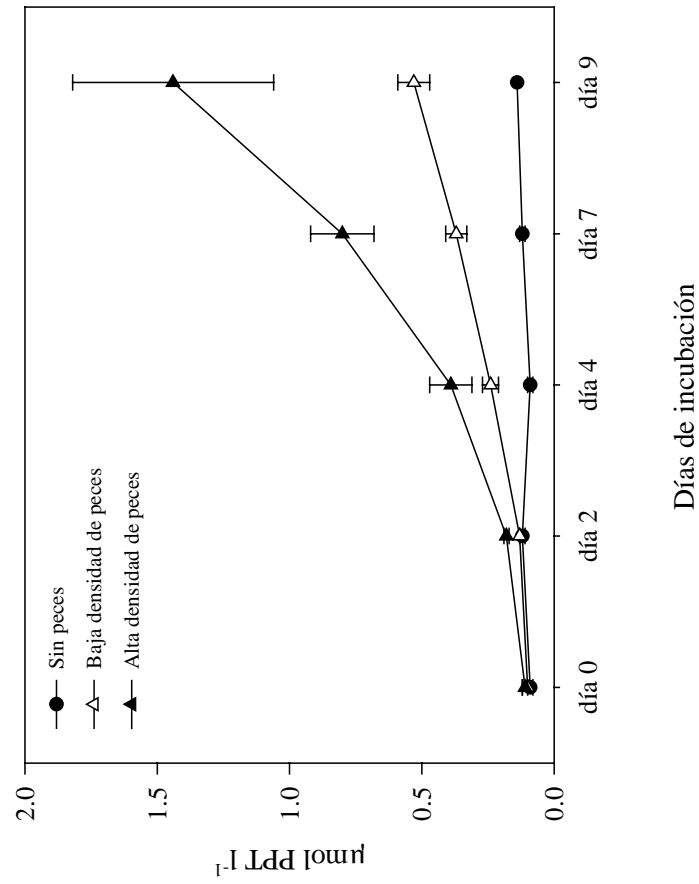
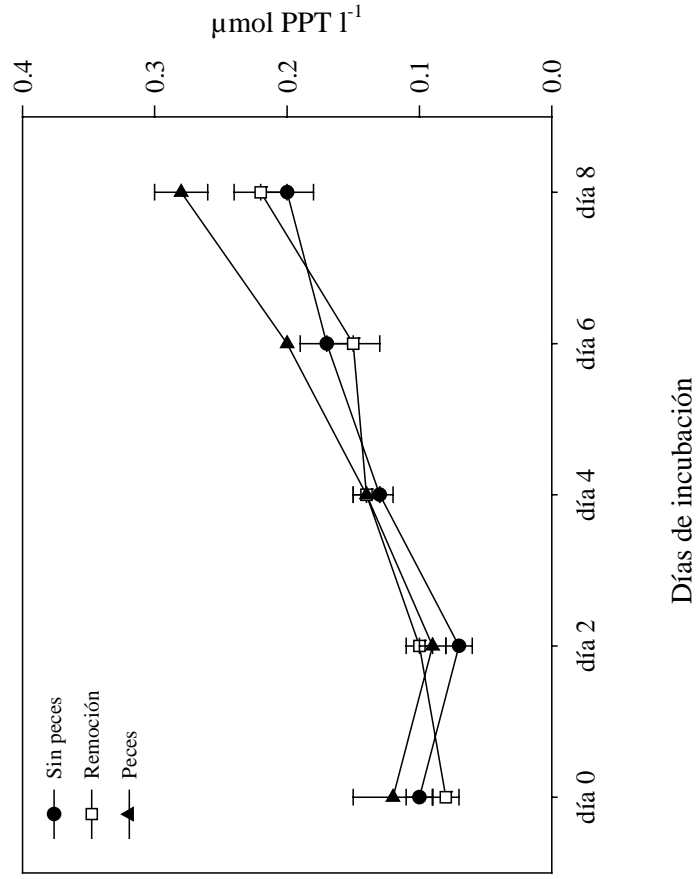


Figura 1.21. Concentración (media \pm error estándar) de fósforo particulado total (PPT) en ambos experimentos (ver cambio de escala).

a Experimento 1



b Experimento 2





DISCUSIÓN

En el último tiempo se llevaron a cabo numerosos experimentos en clausuras para el análisis de las interacciones tróficas y manejo de ambientes acuáticos (Post & McQueen 1987, McQueen et al. 1992, Ramcharan et al. 1996, Vanni et al. 1997, Attayde & Hansson 2001a y b, entre otros). A pesar de existir diferencias en los resultados de los diferentes autores sobre las respuestas del fitoplancton a la presencia de peces, existe un consenso claro de que los depredadores vertebrados reducen a los grandes individuos del plancton (Brooks & Dodson 1965, Hall et al. 1976, Lynch & Shapiro 1981, Carpenter et al. 1987). Tanto la hipótesis de eficiencia de tamaños (Brooks & Dodson 1965), como la teoría de cascada trófica (Carpenter et al. 1985), plantean que los peces depredan sobre crustáceos de gran tamaño (> 1 mm) favoreciendo el crecimiento de rotíferos y pequeños crustáceos (< 1 mm). La mayoría de los trabajos sobre cascada trófica, fueron realizados en ambientes con presencia de *Daphnia*, debido a que estos zoopláncteres con sus altas tasas de pastoreo (Cyr & Curtis 1999) pueden incrementar el impacto sobre el fitoplancton (Brett & Golman 1996). En estos trabajos se muestra que los peces reducen fuertemente a las daphnias, favoreciendo el crecimiento de pequeños pastoreadores como *Bosmina*, copépodos calanoideos y rotíferos (Gliwicz & Pijanowska 1989, Vanni & Findlay 1990, Ramcharan et al. 1996, Persson 1997a, Vanni & Layne 1997, Vanni et al. 1997, entre otros), quienes poseen menores tasas de pastoreo, favoreciendo de esta manera el crecimiento del fitoplancton. El lago Escondido es un ambiente donde no abundan crustáceos de gran tamaño (Balseiro & Modenutti 1990) sin embargo, este trabajo muestra que *G. maculatus* es capaz de detectar y reducir a los crustáceos de pequeño tamaño como *Bosmina longirostris* y *Boeckella gracilipes*. En este trabajo se demuestra además, que los efectos de este pez no concluyen con la simple interacción depredador-presa entre *G. maculatus* y estos dos crustáceos, sino que dicha interacción se traslada en forma de cascada hasta el nivel de productores, favoreciendo la producción fitoplanctónica como fuera predicho por Carpenter et al. (1985) para ambientes con crustáceos de mayor tamaño. El sólo efecto de la depredación de *G. maculatus* hacia los crustáceos del lago (situación simulada por el tratamiento remoción), se refleja en un incremento de



la densidad fitoplanctónica y un cambio en la composición de la comunidad algal, ya que el nanoplancton comienza a tomar mayor importancia dentro de la densidad fitoplanctónica total. Es claro entonces que *Boeckella* y *Bosmina*, aún siendo especies pequeñas y con menores tasas de pastoreo que las de los grandes crustáceos (DeMott 1982, Matveev & Balseiro 1990, Queimaliños et al. 1998, Balseiro et al. 2001), ejercen una presión importante sobre las algas comestibles, por lo que ante una disminución de esta presión, el nanoplancton incrementa sus densidades. Es así que en ambientes oligotróficos las tasas de pastoreo de estos pequeños zoopláncteres parecen ser suficientes para ejercer un control sobre los productores.

La hipótesis de eficiencia de tamaño predice que el tamaño óptimo de los individuos crece a medida que decrece la concentración de alimento (Brooks & Dodson 1965). De esta manera, una baja disponibilidad de alimento y la competencia por recursos favorece a los individuos y especies de gran tamaño como *Daphnia*. Sin embargo, DeMott (1982) demuestra que *Bosmina longirostris*, a diferencia de *Daphnia*, tiene apéndices aparentemente modificados para capturar y manipular células algales individuales, permitiéndole seleccionar las células a consumir, y haciéndolo más eficiente frente a bajas concentraciones de alimento. *Daphnia* posee un sistema de filtrado continuo que no le permite este tipo de selección y eficiencia, volviendo a *Bosmina* más eficiente en ambientes oligotróficos.

Es cierto que tanto *Boeckella* como *Bosmina* son eficientes en el control de las algas pastoreables del lago Escondido, sin embargo, el desarrollo que puede lograr el fitoplancton en ausencia de estos pastoreadores, se encuentra limitado por la disponibilidad de recursos, a través de un efecto *bottom-up*. Es por ello, que el efecto conjunto de la depredación sobre el zooplancton y el aporte de nutrientes generado por los peces, produce mayor crecimiento algal que la sola remoción de estos pastoreadores (Figuras 1.13c-d, 1.15b y 1.16b). Esto último no debe sorprender desde el punto de vista que el lago Escondido es un ambiente oligotrófico y por consiguiente limitado por nutrientes, razón por la cual el potencial de crecimiento del fitoplancton se encuentra restringido. El aporte de nutrientes que realiza *G. maculatus* tiene un efecto muy significativo sobre el crecimiento fitoplanctónico, ya que si bien en el experimento 1 se observó que ambas densidades de peces disminuyeron la presión de pastoreo sobre el fitoplancton de igual manera (Figura



1.6a), las tasas de crecimiento algal, y la biomasa fitoplanctónica fue mayor frente a una alta densidad de peces (Figuras 1.9a, 1.13a-b y 1.15a). Esto último se explica por el mayor aporte de nutrientes proporcionados por la mayor densidad de *G. maculatus*. Resulta claro entonces que el fitoplancton no sólo se vio favorecido por la reducción de pastoreadores, sino que el aporte de nutrientes a través de los peces explica gran parte del aumento de la biomasa fitoplanctónica. Una mayor disponibilidad de recursos se traduce en un mayor potencial de crecimiento, por lo que en ausencia de fuertes pastoreadores, el crecimiento del fitoplancton proseguirá hasta que ocurra una limitación por recursos.

La tasa neta de crecimiento de una población algal es la diferencia entre la tasa reproductiva y la mortalidad. El crecimiento algal puede deberse por lo tanto al aumento de la tasa reproductiva o a la disminución de la mortalidad. La tasa reproductiva esta generalmente limitada por luz, temperatura y concentración de nutrientes, mientras las causas de la mortalidad más importantes son el pastoreo y la sedimentación (Harris 1984, Reynolds 1984). Los resultados de este trabajo muestran claramente que *G. maculatus* favoreció el crecimiento algal tanto por el aporte de nutrientes generado, lo cual produjo un incremento de las tasas reproductivas del fitoplancton, como por la fuerte depredación sobre el zooplancton de mayor tamaño, lo cual disminuyó la mortalidad algal. De esta manera, el aumento en la reproducción fitoplanctónica junto con la ausencia de fuertes pastoreadores, se traduce en un aumento significativo de la biomasa algal, proporcionando tasas de crecimiento positivas e inversamente relacionadas a la densidad de zoopláncteres de mayor tamaño (Figuras 1.14c y d).

Las mayores tasas de crecimiento del fitoplancton de red en presencia de peces durante el segundo experimento (Figuras 1.13d y 1.14d) se debieron principalmente al aporte de nutrientes realizados por los peces, lo que supone una disminución de la competencia y por ende un incremento en la capacidad reproductiva tanto del nanoplancton como del fitoplancton de red. Esto se debe a que las especies que dominaron el fitoplancton de red durante este experimento (*Coelosphaerium kuetzingianum* y *Dinobryon divergens*) poseen, en relación a otras especies del fitoplancton de red, altas ventajas competitivas por los nutrientes, debido a su gran relación superficie/volumen. De esta manera, frente a un gran aporte de nutrientes la

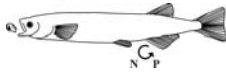


competencia se reduce, y el fitoplancton de red puede incrementarse pese a la presencia de nanoplancton. En el caso del tratamiento remoción y tratamiento sin peces del segundo experimento, el crecimiento del fitoplancton de red está relacionado a que ésta es una fracción no pastoreada por el zooplancton presente, otorgándole una ventaja competitiva en relación al nanoplancton, y permitiéndole monopolizar la mayor parte de los nutrientes presentes en el medio.

El zooplancton también juega un rol muy importante en el reciclado de nutrientes dentro de la zona pelágica (Lehman 1980, Elser & Goldman 1991, Balseiro et al. 1997), siendo el zooplancton pequeño el que tienen mayores tasas de reciclado masa-específicas (Sterner 1989). Dado que los peces favorecen el crecimiento del pequeño zooplancton, estos pueden incrementar indirectamente las tasas de reciclado de nutrientes por parte del zooplancton (Ramcharan et al. 1996). De esta manera, los peces favorecen doblemente el reciclado de nutrientes en los ambientes acuáticos: 1) aporte de nutrientes a través de sus productos de excreción y 2) incremento de las tasas de reciclado por parte del zooplancton.

La importancia de *G. maculatus* en el reciclado de nutrientes no implica que los cambios inducidos por este pez en el pastoreo del zooplancton no sean importantes para la regulación de la comunidad fitoplanctónica. McQueen et al. (1989) postularon que en ambientes oligotróficos, el efecto *top-down* del zooplancton hacia el fitoplancton se encuentra menos amortiguado que en ambientes eutróficos, por lo que el zooplancton puede controlar efectivamente al fitoplancton. En este sentido se demostró que *Boeckella* y *Bosmina*, a pesar de su pequeño tamaño, producen un control sobre el crecimiento de la fracción nanoplanctónica del fitoplancton. Es así que los cambios ejercidos por *G. maculatus* en la estructura y dinámica de la comunidad pelágica del lago Escondido, se deben tanto a su rol en el reciclado de nutrientes, como a los cambios producidos en el pastoreo del zooplancton y sus efectos en cascada hasta el nivel de productores.

Los esfuerzos de cuantificar *in situ* la liberación de nutrientes a través de los peces es usualmente complicado debido a la simultánea captación de nutrientes por el fitoplancton. Los nutrientes liberados son rápidamente secuestrados por las algas y contribuyen sustancialmente a las tasas de crecimiento de las especies (Lehman



1980). Las concentraciones de nutrientes medidas representan un balance entre las tasas de reciclado de nutrientes a través de los peces y una simultánea captación de estos nutrientes por el fitoplancton. Por ello resulta difícil en presencia de fitoplancton, realizar un análisis de las tasas de reciclado de *G. maculatus*, y de la relación N:P en que estos nutrientes son liberados al ambiente.

El nitrógeno es liberado por los peces casi exclusivamente en forma de amonio (Brabrand et al. 1990) el cual se encuentra inmediatamente disponible para las algas (Attayde & Hansson 1999). De esta manera, el aumento observado en la biomasa algal en los tratamientos con peces y la gran demanda de nitrógeno que esto provoca, podría explicar la ausencia del incremento en las concentraciones de amonio en las clausuras del experimento 1 (Figura 1.19a). En el caso del fósforo, Brabrand et al. (1990) expusieron que una gran proporción de este nutriente liberado por los peces planctívoros y bentívoros se encuentra rápidamente disponible para las algas en forma de PRS, pero otra fracción del fósforo es retenida en las heces y necesita actividad microbiana antes de encontrarse disponible para las algas. Los resultados de este trabajo conducen a asumir que una proporción del fósforo liberado por *G. maculatus* estuvo inmediatamente disponible para el crecimiento algal debido a que en los tratamientos con peces, las algas tuvieron un sorprendente aumento de sus densidades. Por otro lado, la biomasa algal estuvo positivamente correlacionada con el PDT_{Gm} y en PPT (Tabla 1.8), implicando que una fracción del fósforo liberado por *G. maculatus* fue transformada en biomasa fitoplanctónica. Sin embargo, el incremento de PDT en las clausuras con peces (Figura 1.18) podría indicar que parte del fósforo liberado por *G. maculatus* necesita mayores procesos microbianos antes de ser asimilado por las algas. El hecho que el PRS no fuera detectado en estos experimentos, no implica que *G. maculatus* no libere fósforo en esta forma, sino que estaría relacionado con que esta fracción de fósforo es removida del ambiente tan rápido como es generada.

Las diferencias entre ambos experimentos en las concentraciones de amonio y fósforo medidas dentro de las clausuras, pueden relacionarse con diferencias en los balances entre las tasas de reciclado y asimilación de estos nutrientes. Se ha demostrado que las tasas y relaciones de excreción de los consumidores dependen, entre otras cosas, de la calidad de alimento (Sterner & Hessen 1994) y que los



cambios en la dieta afectan el reciclado de nutrientes de los peces (Sterner & George 2000). Sin embargo, *G. maculatus* estuvo expuesto, en ambos experimentos, a una dieta pelágica, compuesta especialmente por *Boeckella gracilipes*, con lo que no existió cambio evidente en la composición de su dieta. Se ha demostrado también que las tasas de reciclado de nutrientes varían con el peso corporal de los peces (Schaus et al. 1997, Schaus & Vanni 2000). Si bien existió una pequeña diferencia en las tallas de peces utilizados en ambos experimentos, es probable que las diferencias medidas en las concentraciones de PDT y amonio, estén mayormente relacionadas con variaciones en el aprovechamiento de los nutrientes más que con desigualdades en el reciclado de los mismos. En este sentido, hay que tener en cuenta las amplias diferencias en la composición de especies algales presentes en ambos experimentos, lo que acarrea variaciones en los requerimientos y asimilación de nutrientes disponibles. Mientras en el experimento 1 el fitoplancton estuvo dominado ampliamente por nanoflagelados, en el experimento 2, dominaron *Coelosphaerium kuetzingianum* y *Dinobryon divergenes*, dos especies coloniales pertenecientes al fitoplancton de red (Figura 1.8). El género *Dinobryon* está fuertemente relacionado con la mixotrofia (Bird & Kalff 1987, Jones & Rees 1994), en donde combina una nutrición fototrófica, con una nutrición fagotrófica obteniendo energía y nutrientes a través de la ingestión de partículas, especialmente bacterias (Güde 1989, Bennett et al. 1990, Sanders 1991). Si bien en este trabajo no se realizaron mediciones de concentraciones de bacterias, la presencia de grandes cantidades de *D. divergenes* durante el experimento 2, podría relacionar indirectamente la presencia de grandes densidades de bacterias en el ambiente. Dado que las bacterias acuáticas tienen altos contenidos de fósforo y nitrógeno, y poseen una gran relación superficie/volumen, compiten fuertemente con las algas por estos nutrientes (Lampert & Sommer 1997, Wetzel 2001). Por tanto, una alta concentración de bacterias en el ambiente y la gran competencia con el fitoplancton, generaría una gran actividad microbiana en donde el PDT sería transformado en PRS por hidrólisis biológica a través de fosfatasas (Berman et al. 1990, Nedoma et al. 2002). De esta manera el fósforo disuelto pasaría a PRS pudiendo ser incorporado por algas y bacterias y explicando la baja acumulación de fósforo disuelto total durante el experimento 2 (Figura 1.18b). La falta de correlación entre el PDT_{Gm} y el



incremento de la $Cl\ a$ (Tabla 1.8) durante el experimento 2, se relaciona con esta baja acumulación del fósforo disuelto en el ambiente. Dado que la presencia de *G. maculatus* conllevó un marcado incremento en las densidades de fitoplancton total (Figura 1.9b, Tabla 1.3), como así también en la concentración de $Cl\ a$ (Figura 1.15b, Tabla 1.6), resulta evidente que la falta de correlación entre el PDT_{Gm} y la concentración de $Cl\ a$ está relacionada con una fuerte competencia por fósforo y una rápida asimilación del mismo.

Considerando que los mesocosmos no incluyeron presas de las zonas bentónicas ni litorales y que *G. maculatus* se alimentó exclusivamente de presas pelágicas, el incremento significativo del fósforo total en los tratamientos con peces (Figura 1.17, Tabla 1.7), no puede provenir de la importación de nutrientes desde aquellas zonas a la zona pelágica. Por lo tanto, este incremento sólo puede explicarse por la pérdida de masa de los peces en la condición experimental y la consecuente pérdida neta de nutrientes desde los peces hacia la columna de agua, como fuera observado también por Vanni et al. (1997) en sus experimentos. Dado que *G. maculatus* eliminó a los crustáceos de los mesocosmos en los primeros días de experimentación (Figura 1.6), resulta lógico pensar que el aumento de PT se deba a la pérdida de masa corporal de los peces a causa de su hambreado. De hecho, Vanni et al. (1997) comprobaron que al finalizar los experimentos los peces habían perdido hasta un 34% de su peso inicial, incluso con oferta de alimento dentro de las clausuras. Sin embargo, la realización de cálculos sencillos, con datos de contenidos corporales de P en los peces, demuestran que el aumento de fósforo total observado dentro de las clausuras con peces, resulta demasiado alto para ser explicado únicamente con la pérdida de masa de *G. maculatus*. Podría pensarse que el plástico de las clausuras (PVC) pudo haber liberado fósforo al ambiente lo que explicaría el excedente de fósforo. Sin embargo, hay que tener en cuenta que en el tratamiento sin peces del experimento 1, en donde se utilizaron clausuras del mismo material, no se observó un incremento en el PT (Figura 1.17a). Además, se realizaron pruebas con el PVC de las clausuras que comprueban que éste no libera fósforo.

Así como las razones del incremento del PT en presencia de peces no están absolutamente claras, tampoco lo está el aumento de PT observado en el tratamiento sin peces y en el tratamiento remoción del experimento 2, que si bien estos aumentos



no fueron significativos con respecto al tratamiento con peces (Tabla 1.7), existió un pequeño incremento.

El crecimiento del fitoplancton total observado en el tratamiento sin peces del experimento 2 (Figura 1.9b), se corresponde con el incremento en el fitoplancton de red (Figuras 1.11b y 1.13d) y no con un aumento del fitoplancton pastoreable (Figuras 1.10b y 1.13c) y se relaciona con la abundancia de especies coloniales durante este experimento. La presencia de *Boeckella* y *Bosmina* en el tratamiento sin peces favoreció a los agregados coloniales frente a la competencia con el nanoplancton, tanto por la disminución de esta última fracción a través del pastoreo, como por la regeneración de nutrientes disueltos a través del zooplancton (Lampert & Sommer 1997). La presencia de peces, favoreció tanto al fitoplancton de red (Figuras 1.11b y 1.13d) como a las algas pequeñas y pastoreables (Figuras 1.10b y 1.13c), a través de la combinación de un pastoreo reducido y el incremento de los nutrientes disponibles (Ramcharan et al. 1996).

Debe tenerse en cuenta que en condiciones naturales el efecto de *G. maculatus* no será tan evidente y fuerte en la totalidad del lago, debido a que dentro de los mesocosmos se impide la variabilidad natural del ambiente al restringir el movimiento de los peces a un área determinada, provocando así un efecto localizado y muy fuerte sobre el zooplancton y el fitoplancton dentro de los mismos. Sin embargo, debido a que *G. maculatus* es una especie que se mueve en cardúmenes (Barriga et al. 2002, Reissig et al. 2003) y presenta altas densidades locales, es probable que este pez genere una alta heterogeneidad espacial en la liberación de nutrientes. En este sentido, los parches de nutrientes podrían depender más del amontonamiento de *G. maculatus* que de las abundancias globales de peces. Mientras que la heterogeneidad de nutrientes puede considerarse efímera debido al movimiento de los cardúmenes, a la incorporación a través de las algas y a la difusión de nutrientes, *G. maculatus* podría tener un importante efecto como generador de parches de baja limitación por nutrientes con cambios simultáneos en las relaciones $N_{NH_4}:P_{PDT}$ (Reissig et al. 2003).

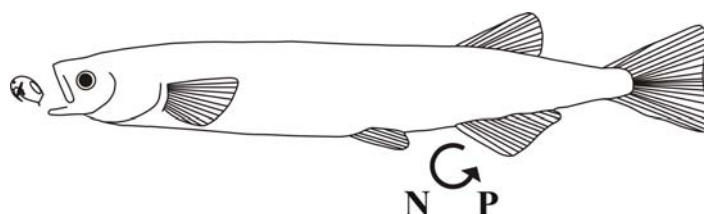


Aunque en estos experimentos los efectos de *G. maculatus* se vieron magnificados por estar concentrados en un área delimitada por los mesocosmos, han contribuido a explicar la participación de *G. maculatus* dentro del lago tanto como depredador activo del zooplancton como así también en el reciclado de nutrientes que se produce dentro del lago.

De acuerdo a Macchi (2004) las poblaciones de *G. maculatus* son depredadas por percas y salmónidos en otros ambientes, y sólo por percas en este lago. Por esta razón, la información resultante de este Capítulo puede contribuir al entendimiento y evaluación de los impactos que podría acarrear la manipulación de peces depredadores de *G. maculatus* en este lago.

CAPÍTULO II

CASCADA TRÓFICA CON PECES (EXPERIMENTOS DE LABORATORIO)



INTRODUCCIÓN

Se ha demostrado que los peces planctívoros pueden alterar la producción primaria tanto por reducción del pastoreo, como por el aporte de nutrientes que éstos producen a través de la excreción (Vanni & Findlay 1990, Persson 1997a, Vanni & Layne 1997). Sin embargo, la magnitud de estos dos factores puede verse modificada por la estructura de tamaños y el hábito alimenticio de la población de peces. En primer lugar, las dietas de algunos peces omnívoros suelen presentar cambios desde la planctivoría en los estados larvales y juveniles, a una alimentación bentónica en los estadios más grandes. A pesar que adultos de especies omnívoras suelen alimentarse de zooplancton cuando éste presenta grandes densidades (Yako et al. 1996), la presión que ejercen es menor que la de larvas y juveniles. En el caso de *G. maculatus* son los primeros estadios los que consumen una mayor proporción de dieta pelágica, aumentando con el tamaño la proporción de presas litorales (Pollard 1973, Cervellini et al. 1993, Battini 1997). Son los peces que se alimentan de presas litorales los que aportan una nueva fuente de nutrientes a la columna de agua, provocando una traslocación de nutrientes de la zona litoral a la zona pelágica (Brabrand et al. 1990, Schindler et al. 1993).



La estructura de tamaños de la población de peces puede afectar a su vez, las tasas de reciclado de nutrientes, dado que son los peces más pequeños los que poseen mayores tasas de reciclado masa específicas (Schaus et al. 1997, Schaus & Vanni 2000). De esta manera, una población dominada por peces pequeños tendrá mayor impacto sobre la densidad zooplanctónica y sobre las concentraciones de los nutrientes, que una población de igual biomasa dominada por peces más grandes.

Dado que las algas poseen requerimientos específicos de nitrógeno y fósforo, variando éstos entre especies algales, las concentraciones relativas de estos dos nutrientes y su relación N:P, puede determinar la biomasa fitoplanctónica y la composición de especies (Smith 1982, Suttle & Harrison 1988). Los cambios inducidos por los peces en la relación N:P, pueden tener entonces importantes efectos en la competencia por recursos entre las especies de la comunidad fitoplanctónica.

El presente capítulo pretende complementar los estudios realizados en mesocosmos, puntualizando los efectos observados allí y encarando el efecto diferencial de las estructuras de tamaños de *G. maculatus* en el reciclado de nutrientes y en las relaciones N:P. Para esto se realizaron 2 experimentos de depredación y reciclado de nutrientes en laboratorio, para los cuales se utilizaron dos tamaños de *G. maculatus*. Los tamaños utilizados, aunque diferentes, pertenecieron en ambos casos al rango en que esta especie incluye una gran proporción de dieta pelágica en su alimentación.

Para el desarrollo de estos experimentos se plantearon las siguientes hipótesis:

1. Como consecuencia del reciclado de nutrientes producido por los peces se producirán cambios en las relaciones elementales mensurables a nivel de las concentraciones de nitrógeno y de fósforo.
2. Los cambios en el tamaño de *G. maculatus* se reflejarán sobre el reciclado de nutrientes, existiendo una relación inversa entre las tasas de reciclado y el tamaño de los peces.



MATERIALES Y MÉTODOS

EXPERIMENTOS DE LABORATORIO

Estos experimentos se realizaron en peceras de vidrio utilizando agua y poblaciones planctónicas traídas del lago Escondido. La especie de pez utilizada para estos experimentos fue *G. maculatus*, al igual que en los experimentos en mesocosmos. Dado que el ambiente y el pez utilizados en estos experimentos son los mismos que los de los experimentos en mesocosmos, éstos fueron detallados en el capítulo 1.

Diseños experimentales

- Experimento 1

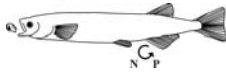
En enero de 2002 se llevó a cabo el primer experimento de laboratorio en peceras. En éste, se analizó el efecto de la presencia/ausencia de peces, sobre la depredación, reciclado de nutrientes, relaciones N:P y biomasa fitoplanctónica. Para este experimento se utilizaron 3 réplicas por tratamiento:

- (1) Sin Peces: peceras con fitoplancton y zooplancton natural, sin la presencia de peces.
- (2) Peces: peceras con fitoplancton y zooplancton natural, y la presencia de 3 ejemplares de *G. maculatus* (85,7 indiv. m⁻³).

Para la puesta en marcha de este experimento se seleccionaron, de entre los peces capturados, los de menor tamaño corporal, teniendo éstos un largo total = 4,02 ± 0,31 cm (media ± error estándar).

El experimento tuvo una duración de 6 días con muestreos regulares cada 24 hs.

En el día 2 se produjo la muerte de un ejemplar de *G. maculatus* en una réplica del tratamiento **peces**, el cual fue inmediatamente reemplazado por otro ejemplar de reserva. Los peces de reserva fueron mantenidos en un contenedor de aclimatación bajo las mismas condiciones de luz, temperatura y alimento que los peces de las



unidades experimentales. Dada la posibilidad de tener peces de reserva, se pudieron mantener las mismas densidades de peces en cada una de las réplicas durante todo el experimento.

- Experimento 2

En el mes de marzo de 2002 se llevó a cabo el segundo experimento de laboratorio en peceras, con el propósito de comparar los efectos generados por peces de menor tamaño. Al igual que en el experimento de enero, se realizó la comparación de los efectos producidos por la presencia o ausencia de *G. maculatus* en relación a las densidades de zooplancton, biomasa fitoplanctónica, concentración de nutrientes y relaciones N:P, utilizando 3 réplicas por tratamiento. En este experimento se utilizó un solo ejemplar de *G. maculatus* por pecera:

- (1) Sin Peces: peceras con fitoplancton y zooplancton natural, sin la presencia de peces
- (2) Pez: peceras con fitoplancton y zooplancton natural, y la presencia de 1 ejemplar de *G. maculatus* (28,6 indiv. m⁻³).

El largo total de los peces en este caso fue de $3,62 \pm 0,19$ cm (media \pm error estándar). Este experimento tuvo una duración de 5 días con muestreos en los días 0 (situación inicial), 1, 2, 3 y 5.

En esta ocasión, no murió ninguno de los peces utilizados.

Debido a la diferencia en el tamaño de los peces utilizados en uno y otro experimento en peceras, los dos experimentos fueron combinados para la evaluación de las relaciones alométricas en el reciclado de nutrientes. Para esto, los resultados fueron expresados como μmol de nutrientes por g (peso húmedo de pez)⁻¹ por litro⁻¹.



Unidades experimentales

Como unidades experimentales se utilizaron 6 peceras de vidrio de 50 litros cada una. Previamente al montaje del experimento, cada pecera fue cuidadosamente lavada con ácido clorhídrico 1 N y enjuagada con abundante agua destilada. Una vez limpia, cada unidad experimental fue llenada con 35 litros de agua de lago. Este agua fue recolectada del lago Escondido a una profundidad de 3 metros con la utilización de un muestreador Schindler-Patalas de 12 litros. Un total de 230 litros fueron traídos al laboratorio en contenedores plásticos lavados previamente con ácido clorhídrico 1 N y enjuagados con abundante agua destilada. Este agua contenía las densidades naturales de fitoplancton y zooplancton presentes a los 3 metros de profundidad del lago. Un pool extra de zoopláncteres mayores a 202 μm , fueron adicionados a todas las peceras con el fin de que los peces tuvieran una mayor concentración de alimento dado el tiempo de permanencia en las mismas. Estos zoopláncteres fueron recolectados del lago Escondido por medio de barridos verticales desde una profundidad de 6 metros con redes de 202 μm y colocados en un contenedor común con agua del lago. Una vez en el laboratorio, éstos fueron distribuidos en las peceras, quedando cada una con una concentración inicial aproximada de 6 crustáceos l^{-1} , en ambas fechas de experimentación.

Los ejemplares de *G. maculatus* fueron capturados en la misma fecha en que se colectó el agua y se hicieron los barridos verticales, desarrollando la misma metodología de captura que la que fuera utilizada en los experimentos en clausuras de campo. Los peces fueron trasladados al laboratorio en contenedores térmicos cerrados evitando cambios de temperatura. Una vez en el laboratorio, los peces fueron acondicionados dentro de un contenedor cargado con agua de lago. Este contenedor actuó como recipiente de aclimatación por un período de 24 h, previo al inicio del experimento. Este período de aclimatación tuvo el mismo propósito que en el caso de los mesocosmos, en donde se trata de aclimatar a los peces a las condiciones de experimentación. Transcurridas 24 hs, los peces fueron transferidos a las peceras de experimentación, dándose inicio al experimento.

Durante el tiempo de experimentación, las peceras fueron mantenidas en un cuarto aislado, con controles de luz y temperatura. Las paredes laterales de los acuarios



fueron cubiertos con material aislante para evitar ingreso de luz lateral. Este aislamiento favoreció al mismo tiempo a los peces, al disminuir su estrés. La temperatura del agua de las peceras se mantuvo a $17 \pm 2^\circ\text{C}$ en ambos experimentos. En la parte superior de cada pecera se colocó un tubo de luz fluorescente Fluora de Osram®, conectado a un reloj controlador, el cual fue programado con un ciclo de luz/oscuridad de 14/10 hs. De esta manera se trató de reproducir las condiciones de luz presentes en el lago en la estación de verano. Cada unidad experimental dispuso de un aireador para oxigenar el agua de las mismas.

Muestreo de las peceras

Para el muestreo de las peceras, se diseñó un muestreador pequeño, simulando el método utilizado por un muestreador Shindler-Patalas. Para esto, se utilizó un tubo de PVC de 2,5 cm de diámetro y 33 cm de profundidad (162 ml de capacidad) con cierre de válvula manual. Dicho tubo fue sumergido verticalmente dentro de las peceras suficientes veces, hasta obtener una muestra de 1 litro. Esta muestra de agua fue utilizada para el análisis de la densidad del zooplancton, concentraciones de nutrientes, concentración de clorofila *a* y relaciones N:P.

La supervivencia de los peces fue controlada varias veces al día, reemplazando eventualmente el pez muerto por un pez de reserva. La temperatura y la concentración de oxígeno fueron medidos en los momentos de muestreo. Las variaciones de temperatura y oxígeno (medias \pm errores estándares) dentro de las peceras fueron de $17,96 \pm 0,21^\circ\text{C}$ y $9,44 \pm 0,05 \text{ mg l}^{-1}$, durante el mes de enero y de $15,10 \pm 0,38^\circ\text{C}$ y $11,04 \pm 0,10 \text{ mg l}^{-1}$, durante el mes de marzo, respectivamente. Como es sabido, la temperatura influye en las tasas metabólicas de los peces (Eckert 1990) con lo cual, la diferencia de temperatura observada en uno y otro experimento pudo afectar la magnitud en el reciclado de nutrientes y las tasas de depredación de los peces en los distintos experimentos. Es esperable que en un mismo período de tiempo, los peces del experimento de marzo tengan menor reciclado de nutrientes y menor efecto de depredación sobre el zooplancton que los peces del experimento de enero, ya que en marzo los peces estuvieron expuestos a menor temperatura del medio. Por esta razón y con el objetivo de realizar comparaciones entre los



experimentos de manera más certera, es que los datos fueron graficados en función del tiempo de incubación corregido por la temperatura media del agua de acuerdo con las unidades térmicas acumuladas (UTA), lo que es de práctica común en cría de peces (Cussac com. pers). Esta corrección se basa en multiplicar la temperatura media del agua por el tiempo.

Al finalizar los experimentos, los peces fueron retirados de las peceras, anestesiados con una solución saturada de CO_2 , y seguidamente pesados con balanza de 0,01 g de precisión y medidos con un calibre de 0,02 mm de precisión.

Análisis de muestras en laboratorio

Las metodologías utilizadas para el recuento e identificación taxonómica del zooplancton, así como las metodologías empleadas para los análisis de nutrientes y concentraciones de clorofila *a*, fueron las mismas que las que fueron detalladas en el capítulo I.

Para evaluar las variaciones en la relación entre el fósforo y el nitrógeno, se calculó la relación N:P como la relación molar entre el N-NH_4^+ y el P-PDT ($\text{N}_{\text{NH}_4^+}:\text{P}_{\text{PDT}}$).

Análisis estadísticos

Las diferencias estadísticas en las concentraciones de nutrientes, zooplancton, clorofila *a*, y $\text{N}_{\text{NH}_4^+}:\text{P}_{\text{PDT}}$, entre los tratamientos con y sin peces, fueron evaluadas utilizando un ANOVA de dos vías con muestras repetidas en el tiempo.



RESULTADOS

Peces

Las biomásas de peces utilizadas en cada uno de los experimentos se encuentran detalladas en la Tabla 2.1. Los peces del experimento 2 fueron de menor peso corporal que los peces del experimento 1.

Tabla 2.1. Media y error estándar del peso húmedo de *G. maculatus* en cada uno de los dos experimentos.

	Peso individual de los peces (g)		Número de peces por pecera	Biomasa total (g)		g peces l ⁻¹	
	media	error		media	error	media	error
Experimento 1 (enero)	0,24	0,018	3	0,71	0,013	0,019	0,0004
Experimento 2 (marzo)	0,15	0,013	1	0,15	0,013	0,004	0,0004

Densidad zooplanctónica

La comunidad zooplanctónica de ambos experimentos estuvo dominada por el copépodo calanoideo *Boeckella gracilipes*, seguido por el cladóceros *Bosmina longirostris* el cual incrementó su representatividad en el experimento 2. Los copépodos ciclopoideos permanecieron con muy bajas concentraciones en ambos experimentos. Dentro de los rotíferos la especie *Polyarthra vulgaris* dominó ambos experimentos, seguida por los géneros *Collotheca*, *Synchaeta*, *Keratella* y



Pompholix durante el experimento 1 y *Collotheca*, *Synchaeta*, *Keratella* y *Gastropus* durante el experimento 2.

El filtrado total del volumen final de las peceras y la observación bajo microscopio esteresocópico del contenido del mismo, reveló que tanto rotíferos como crustáceos toleraron perfectamente las condiciones de laboratorio, ya que en ausencia de peces ambos permanecieron vivos y en perfectas condiciones hasta el final de los experimentos.

Los crustáceos de ambos experimentos fueron reducidos significativamente ante la presencia de *G. maculatus*, mientras que aumentaron sus densidades en el tratamiento sin peces (Figura 2.1, Tabla 2.2). Esto mostró nuevamente el fuerte efecto de depredación que produce *G. maculatus* sobre los crustáceos del lago Escondido, a pesar de su pequeño tamaño.

Los rotíferos por su parte, presentaron mayores densidades en los tratamientos con peces que en ausencia de estos, exceptuando el último día del experimento 2 (Figura 2.2). Las diferencias en las abundancias de rotíferos entre tratamientos sólo fueron significativas en el experimento 1 (Tabla 2.2).



Tabla 2.2. Resultados de los ANOVA de muestras repetidas en el tiempo para las densidades de crustáceos y rotíferos totales de ambos experimentos. * diferencias significativas; n.s.: sin diferencias significativas.

		Factor	Valor P	
Experimento 1 (enero)	Crustáceos	tratamiento	0,002	*
		día	<0,001	*
		día x tratamiento	<0,001	*
	Rotíferos	tratamiento	0,034	*
		día	<0,001	*
		día x tratamiento	0,542	n.s.
Experimento 2 (marzo)	Crustáceos	tratamiento	0,027	*
		día	0,002	*
		día x tratamiento	<0,001	*
	Rotíferos	tratamiento	0,941	n.s.
		día	0,006	*
		día x tratamiento	0,031	*

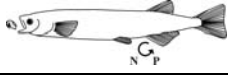
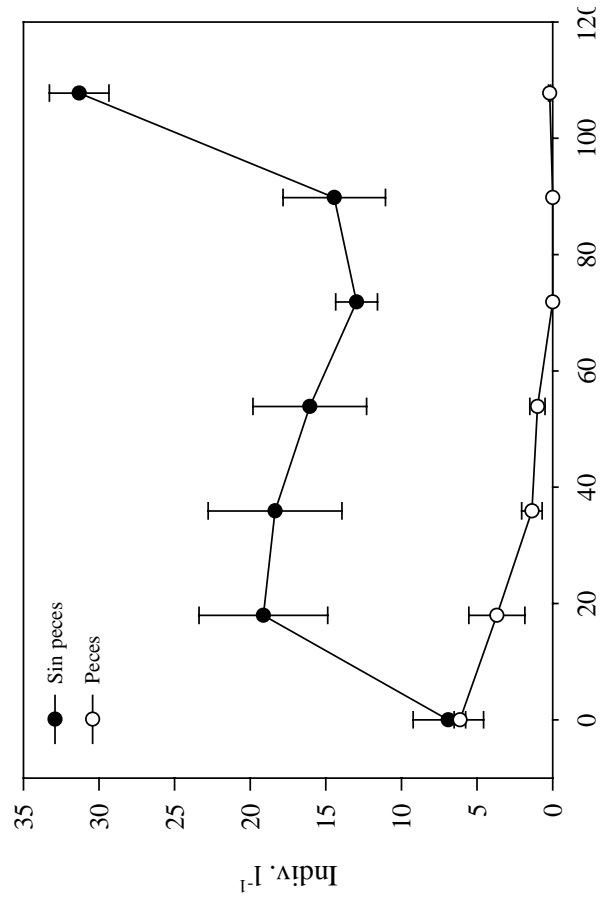


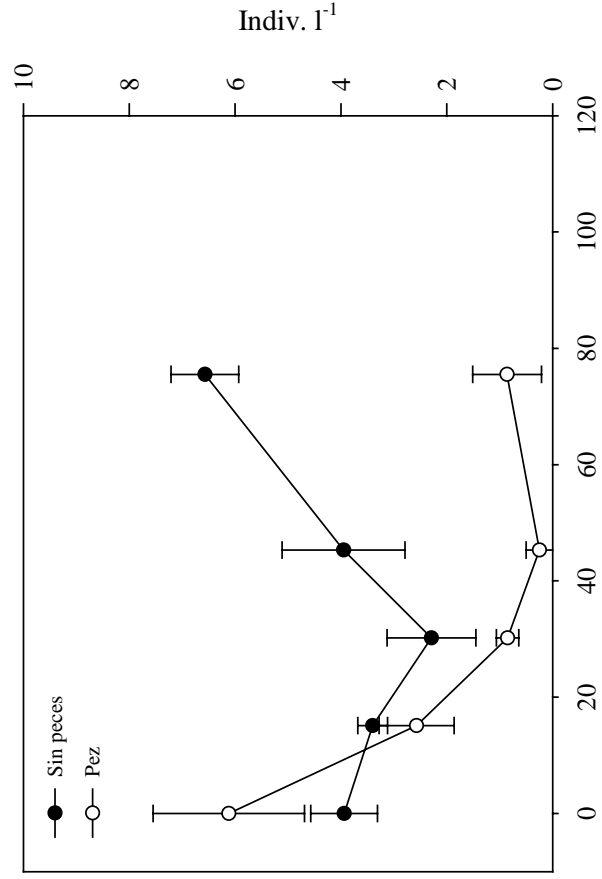
Figura 2.1. Densidades de crustáceos totales en ambos experimentos (ver cambio de escala).

a Experimento 1 (enero)



Tiempo de incubacion (en días) por temperatura media del agua (°C)

b Experimento 2 (marzo)



Tiempo de incubacion (en días) por temperatura media del agua (°C)

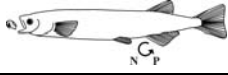
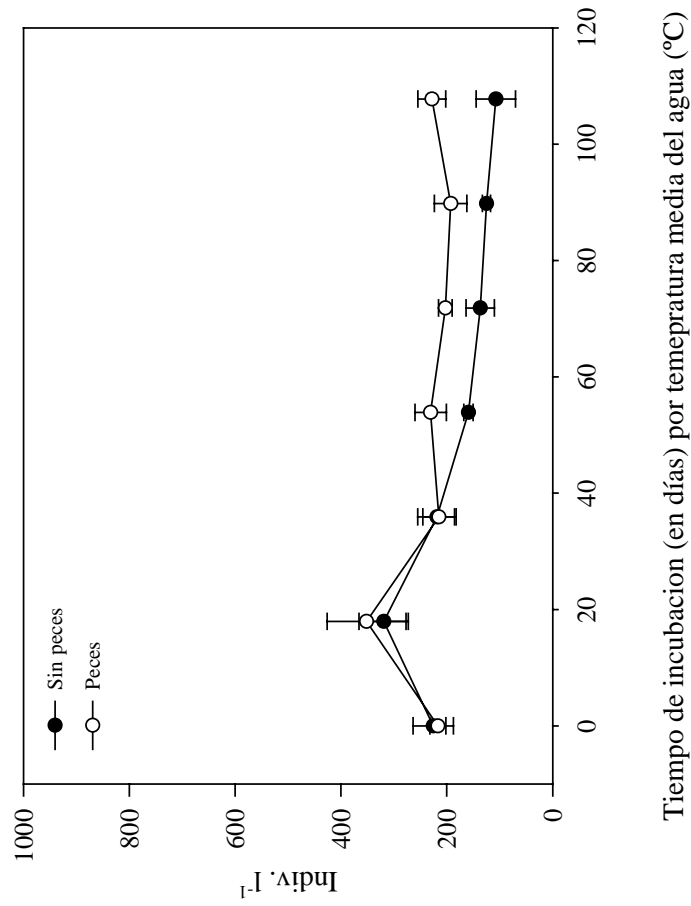


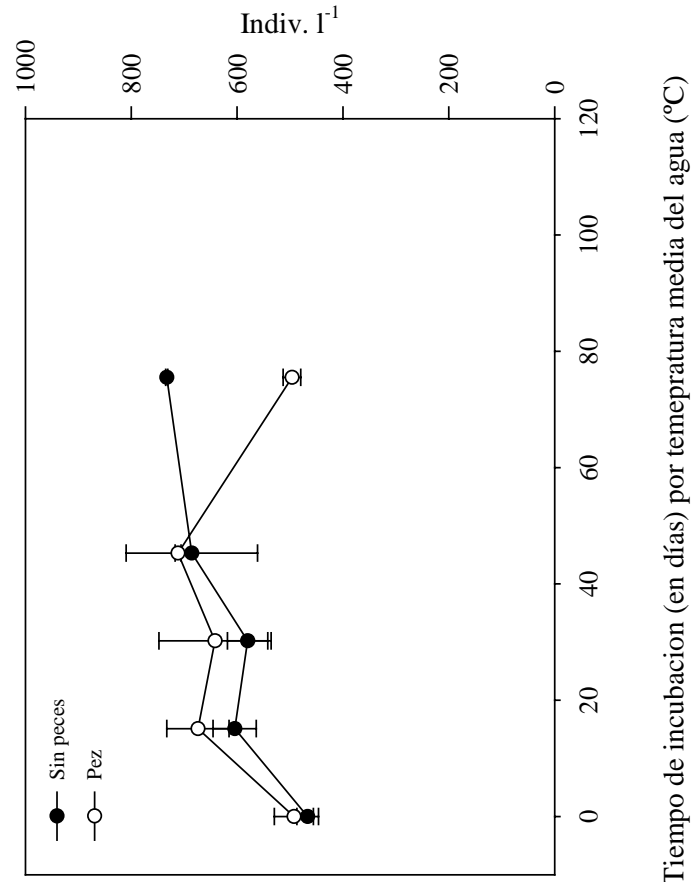
Figura 2.2. Densidades de rotíferos totales en ambos experimentos.

a Experimento 1 (enero)



Tiempo de incubación (en días) por temperatura media del agua (°C)

b Experimento 2 (marzo)



Tiempo de incubación (en días) por temperatura media del agua (°C)



Clorofila *a*

La concentración de clorofila *a* disminuyó significativamente a lo largo de los días de incubación, tanto en el tratamiento sin peces como en los tratamientos con peces de ambos experimentos (Figura 2.3, Tabla 2.3). Pese a que existió una disminución en la presión de pastoreo en los experimentos con peces (Figura 2.1), no se observaron diferencias significativas en la concentración de clorofila *a* entre los dos tratamientos (Tabla 2.3). Evidentemente, a pesar de los esfuerzos en simular las condiciones del lago para un buen desarrollo de los individuos frente a condiciones experimentales, no se logró alcanzar las condiciones necesarias para el buen desarrollo de las algas. Dado que el fitoplancton es muy sensible a las condiciones de luz, es muy factible que la luz proporcionada en laboratorio no fuera adecuada para el proceso fotosintético de las algas. No se podría descartar la presencia de especies mixotróficas que pudieran haber cambiado su metabolismo hacia la heterotrofia (estado incoloro) en estas condiciones de luz. Sin embargo, de ocurrir esto último, las especies en estado heterotrófico no incorporarían los nutrientes del medio en forma directa.

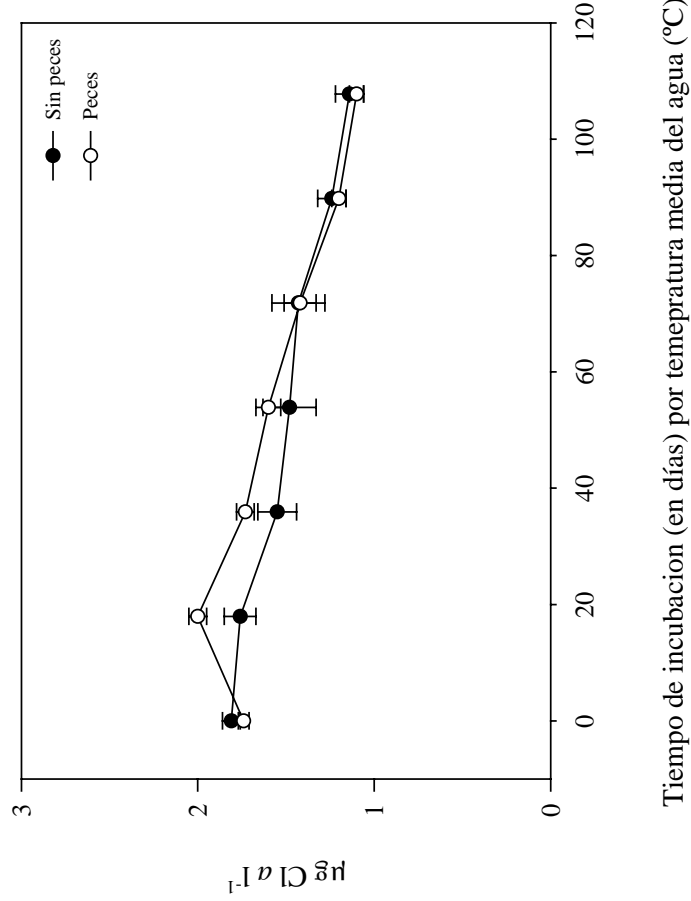
Tabla 2.3. Resultados de los ANOVA de muestras repetidas en el tiempo para las concentraciones de clorofila *a* de ambos experimentos. * diferencias significativas; n.s.: sin diferencias significativas.

	Factor	Valor P	
Experimento 1 (enero)	tratamiento	0,665	n.s.
	día	<0,001	*
	día x tratamiento	0,003	*
Experimento 2 (marzo)	tratamiento	0,526	n.s.
	día	<0,001	*
	día x tratamiento	0,355	n.s.



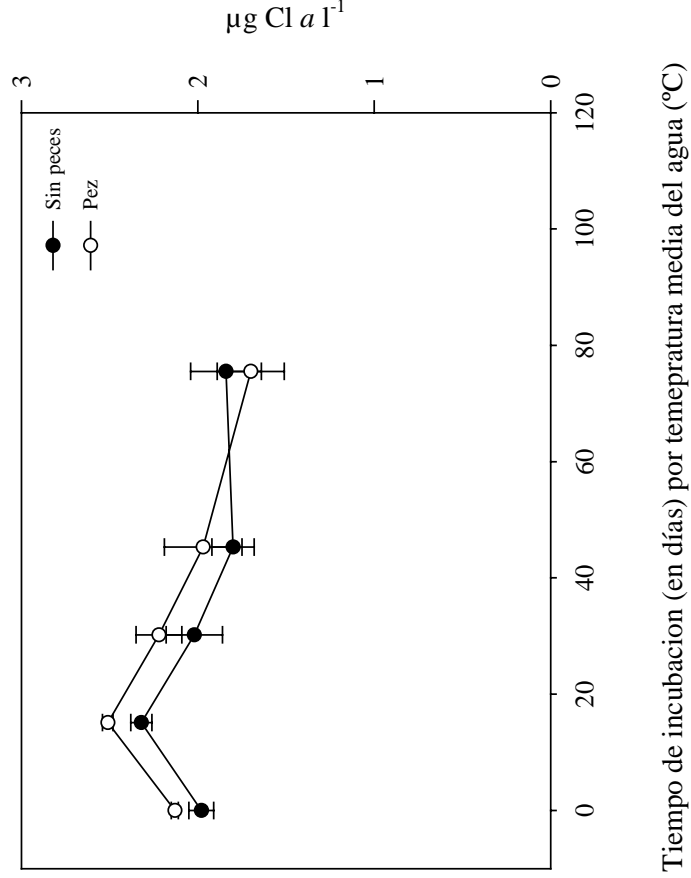
Figura 2.3. Concentración de clorofila *a* en ambos experimentos.

a Experimento 1 (enero)



Tiempo de incubación (en días) por temperatura media del agua ($^{\circ}\text{C}$)

b Experimento 2 (marzo)



Tiempo de incubación (en días) por temperatura media del agua ($^{\circ}\text{C}$)



Nutrientes

El hecho que no existió un buen desarrollo de las algas dentro de las peceras de ambos experimentos (Figura 2.3), permitió evaluar con mayor fidelidad las tasas de reciclado de nutrientes ya que no existió una gran superposición entre los efectos de reciclado de nutrientes y la asimilación simultánea de los mismos por parte de los productores del fitoplancton. Esto último se debe a que las tasas de asimilación se vieron disminuidas como consecuencia de la declinación de la biomasa fitoplanctónica.

Ambos experimentos mostraron un sorprendente aporte de nutrientes por parte de los peces en los sistemas acuáticos, ya que tanto el PDT, PT, como el NH_4^+ presentaron incrementos significativos ante la presencia de peces mientras que permanecieron sin variaciones en ausencia de éstos (Figuras 2.4, 2.5, 2.6 y 2.7; Tabla 2.4). A su vez la diferencia observada en la magnitud del reciclado de nutrientes entre ambos experimentos (Figuras 2.4, 2.5, 2.6 y 2.7) muestra que el aporte es mayor frente a una mayor densidad de peces (experimento de enero) (Tabla 2.1) dado que en el reciclado se suma el aporte que realiza cada uno de los peces. Parte de la diferencia puede relacionarse también a que en el experimento de enero el agua de las peceras tuvo aproximadamente 2°C más de temperatura que en el experimento de marzo. Esto último pudo inducir a una mayor tasa metabólica en los peces de este experimento y por ende, un aumento en el reciclado de nutrientes que éstos realizaron.

En el experimento de enero existió un aumento significativo de las concentraciones de fósforo particulado total en el tratamiento con peces (Figura 2.6a, Tabla 2.4), mientras que en el experimento de marzo, el aumento observado en presencia de *G. maculatus* fue levemente superior al tratamiento sin peces, sin que la diferencia resultara significativa (Figura 2.6b, Tabla 2.4). Dado que no existió un aumento en la biomasa fitoplanctónica durante los experimentos (Figura 2.3) a quien atribuir el incremento de PPT, puede deducirse que el PPT estuvo contenido mayormente en las heces de los peces y que éstas requerirían de procesos microbianos para que el P quede disponible para las algas. Por otra parte, teniendo en cuenta que en el



experimento 1 había una mayor cantidad de peces y a su vez, de mayor tamaño corporal que los utilizados en el experimento 2 (Tabla 2.1), puede considerarse que la mayor acumulación de fósforo particulado durante este primer experimento (Figura 2.6) se debe al mayor número de peces y a que las heces de estos son probablemente de mayor tamaño y por lo tanto más particuladas que las heces de los peces más pequeños utilizados durante el segundo experimento.

Pese a que existió un aumento del fósforo en forma particulada encontrándose esta fracción inaccesible para el fitoplancton de manera inmediata, también existió un significativo incremento del fósforo en forma disuelta (Figura 2.5), indicando nuevamente que *G. maculatus* representa una importante fuente de nutrientes para el fitoplancton. El significativo aporte de nitrógeno en forma de amonio observado en los tratamientos con peces (Figura 2.7, Tabla 2.4), también juega un papel muy importante en la disminución de la limitación por recursos ya que el nitrógeno, junto con el fósforo representan los dos nutrientes más limitantes en el crecimiento del fitoplancton, demostrándose entonces que los peces contribuyeron significativamente al aporte de ambos nutrientes (Figuras 2.5 y 2.7). Los cambios en las relaciones de estos dos nutrientes juegan un papel muy importante en la dinámica y composición de las algas, debido a la diferencia entre especies en los requerimientos de fósforo y nitrógeno. En este sentido *G. maculatus* incrementó la relación $N_{NH_4}:P_{PDT}$ en ambos experimentos (Figura 2.8) con lo que se deduce que la presencia de este pez pudo afectar la composición de especies algales. Aunque el incremento de la relación $N_{NH_4}:P_{PDT}$ sólo fue significativa en el experimento 1, el experimento 2 tuvo un valor P cercano al límite de significancia (Tabla 2.4). Al comienzo de ambos experimentos la relación $N_{NH_4}:P_{PDT}$ tuvo un valor aproximado de 2, permaneciendo con dicho valor en el tratamiento sin peces del experimento 1, y aumentando levemente en el tratamiento sin peces del experimento 2. En presencia de *G. maculatus* esta relación se incrementó considerablemente, aumentando 5 veces su valor en el experimento 1 ($N_{NH_4}:P_{PDT} = 10$), y dos veces en el experimento 2 ($N_{NH_4}:P_{PDT} = 4$).



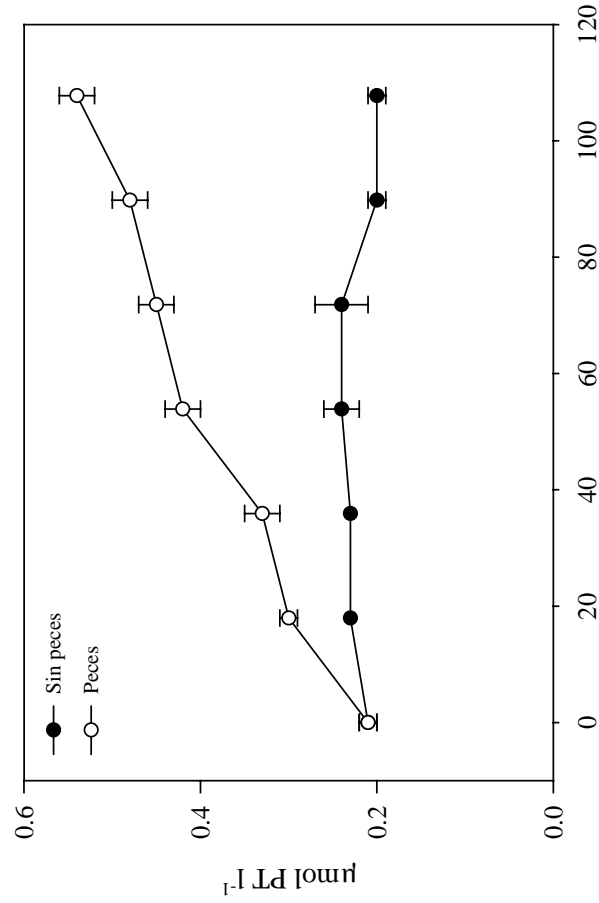
Tabla 2.4. Resultados de los ANOVA de muestras repetidas en el tiempo para concentraciones de nutrientes y relación molar $N_{NH_4}:P_{PDT}$ de ambos experimentos. * diferencias significativas; n.s.: sin diferencias significativas.

Factor		Valor P				
		PT	PDT	PPT	NH_4^+	$N_{NH_4}:P_{PDT}$
Exp. 1 (enero)	tratamiento	<0,001*	0,006*	0,002*	0,001*	0,004*
	día	<0,001*	<0,001*	<0,001*	<0,001*	<0,001*
	día x tratamiento	<0,001*	<0,001*	0,002*	<0,001*	<0,001*
Exp. 2 (marzo)	tratamiento	0,004*	0,002*	0,490 n.s.	0,009*	0,072 n.s.
	día	<0,001*	<0,001*	0,321 n.s.	<0,001*	<0,001*
	día x tratamiento	<0,001*	<0,001*	0,302 n.s.	<0,001*	0,008*



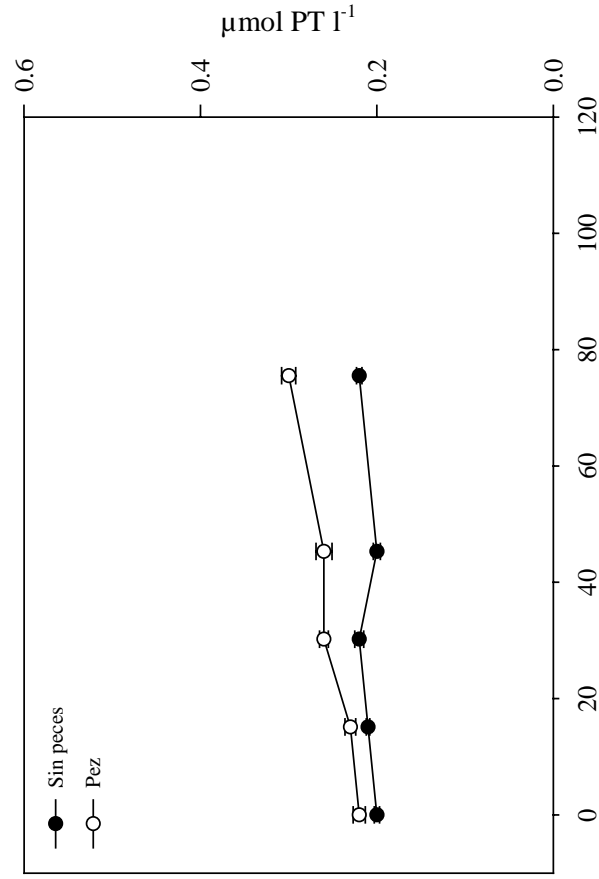
Figura 2.4. Concentración de fósforo total (PT) en ambos experimentos.

a Experimento 1 (enero)



Tiempo de incubación (en días) por temperatura media del agua ($^{\circ}\text{C}$)

b Experimento 2 (marzo)



Tiempo de incubación (en días) por temperatura media del agua ($^{\circ}\text{C}$)

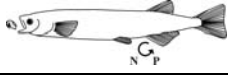
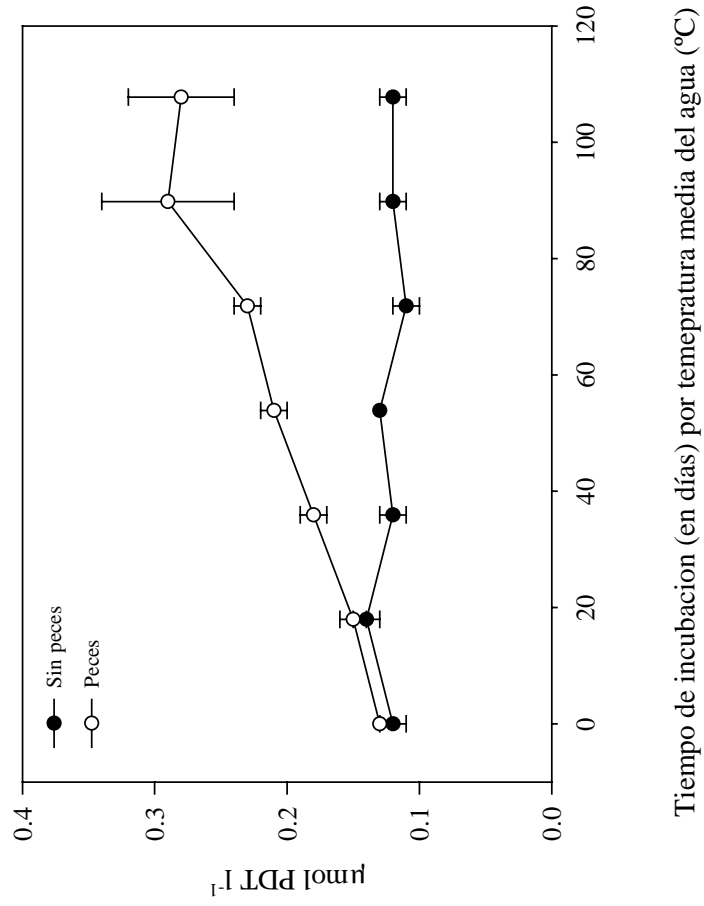


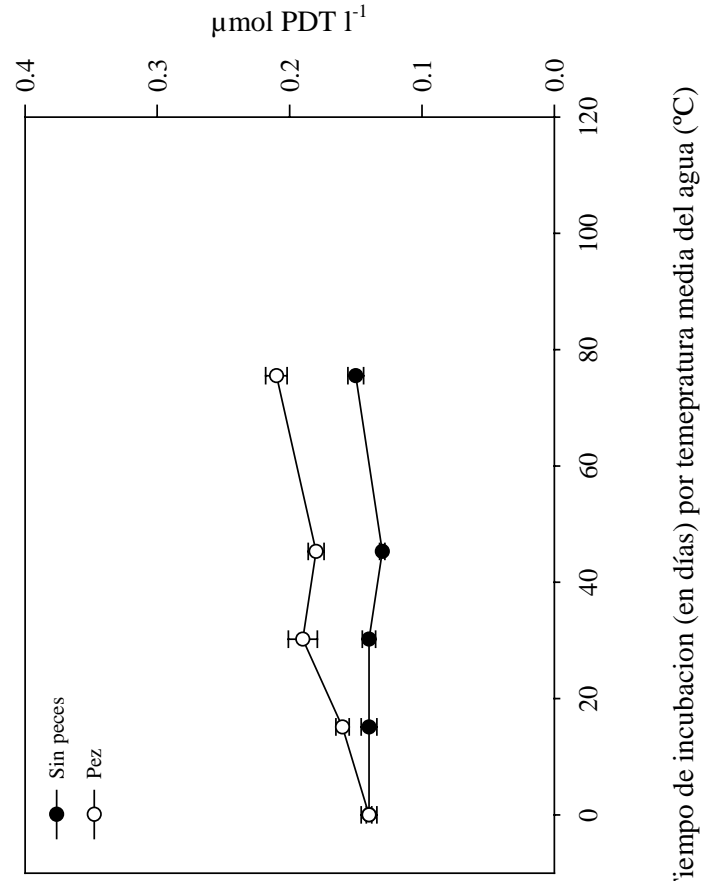
Figura 2.5. Concentración de fósforo disuelto total (PDT) en ambos experimentos .

a Experimento 1 (enero)



Tiempo de incubacion (en días) por temeperatura media del agua (°C)

b Experimento 2 (marzo)



Tiempo de incubacion (en días) por temeperatura media del agua (°C)

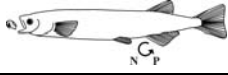
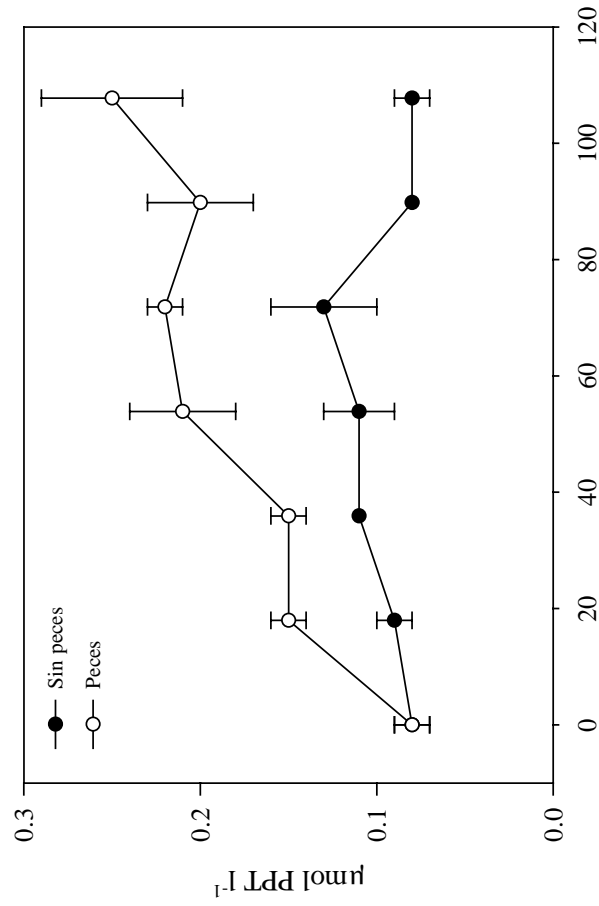


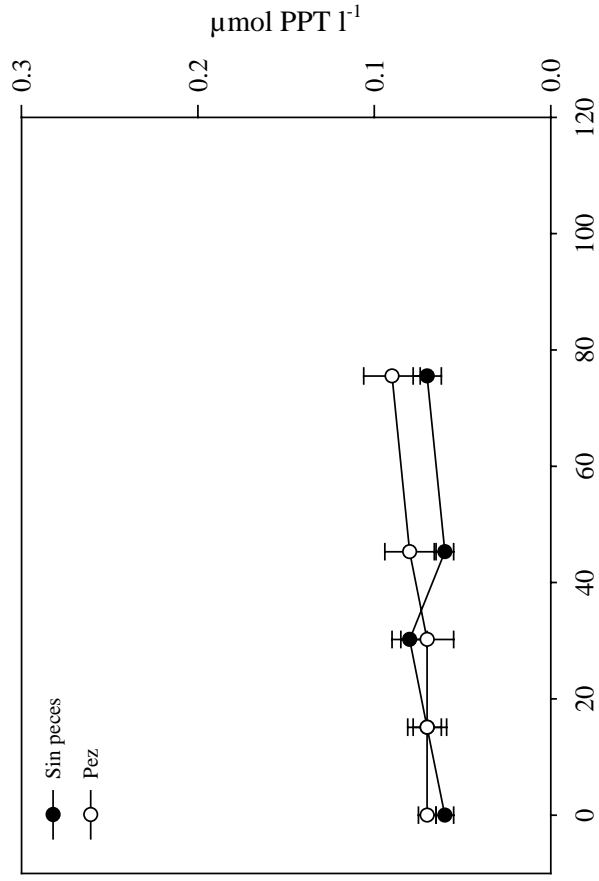
Figura 2.6. Concentración de fósforo particulado total (PPT) en ambos experimentos .

a Experimento 1 (enero)



Tiempo de incubacion (en días) por temperatura media del agua ($^{\circ}\text{C}$)

b Experimento 2 (marzo)



Tiempo de incubacion (en días) por temperatura media del agua ($^{\circ}\text{C}$)

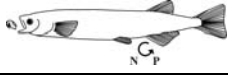
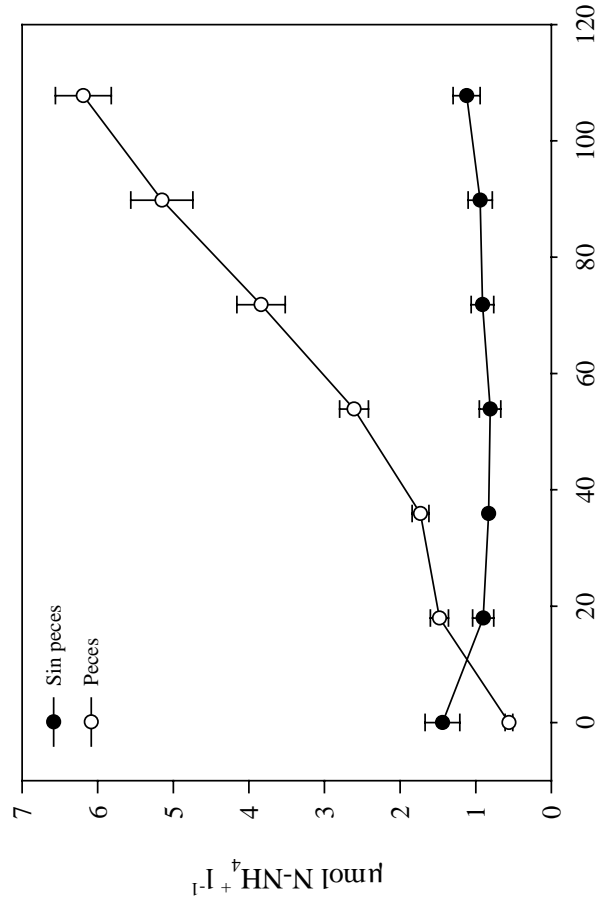


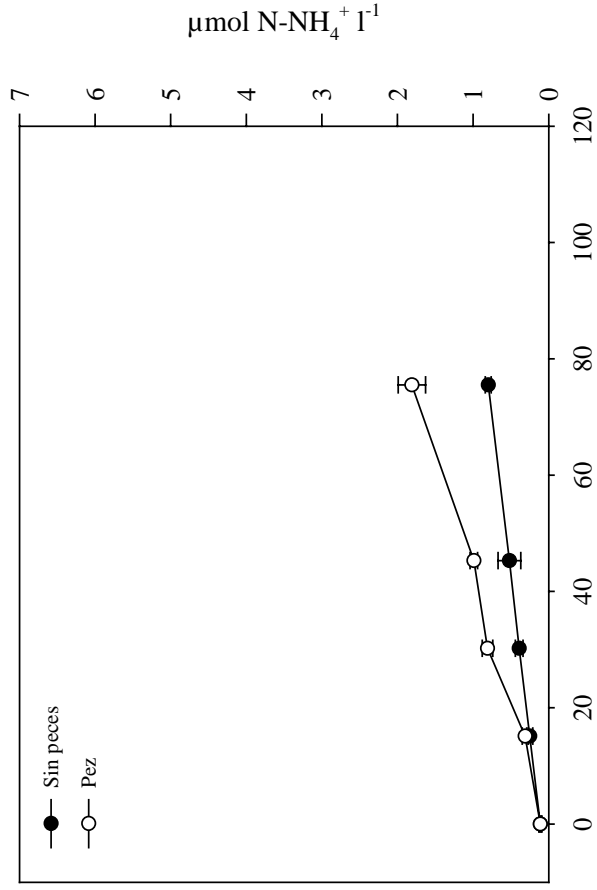
Figura 2.7. Concentración de amonio en ambos experimentos

a Experimento 1 (enero)



Tiempo de incubación (en días) por temperatura media del agua (°C)

b Experimento 2 (marzo)



Tiempo de incubación (en días) por temperatura media del agua (°C)

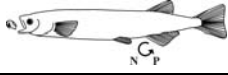
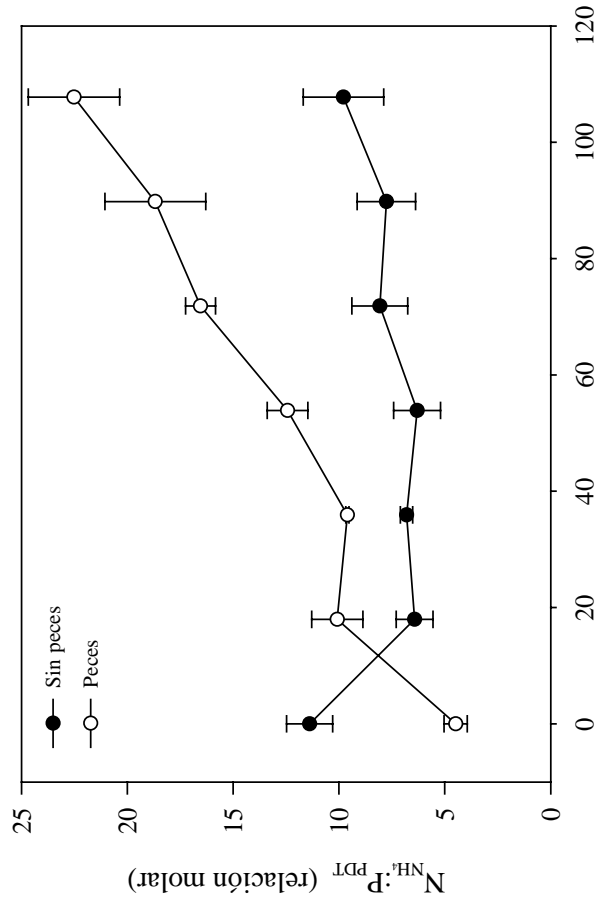


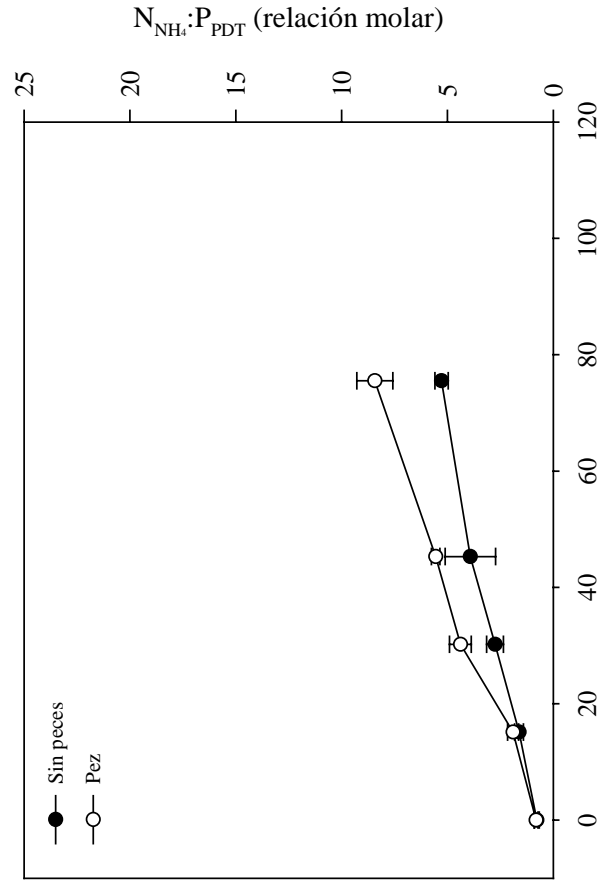
Figura 2.8. Relación $N_{NH_4}:P_{PDT}$ en ambos experimentos

a Experimento 1 (enero)



Tiempo de incubacion (en días) por tempepratura media del agua (°C)

b Experimento 2 (marzo)



Tiempo de incubacion (en días) por tempepratura media del agua (°C)



Relación alométrica en el reciclado de nutrientes

Debido a que el fitoplancton de las peceras no prosperó en ninguno de los dos experimentos (Figura 2.3), se pudo deducir que los nutrientes liberados por los peces fueron mayormente acumulados en el agua de las mismas. Por esta razón y dada la diferencia de tamaños en los peces utilizados en ambos experimentos (Tabla 2.1), se logró evaluar la liberación de nutrientes masa específica de *G. maculatus* expresando los valores de nutrientes como **$\mu\text{mol nutriente (g húmedo de pez)}^{-1} \text{ l}^{-1}$** . Como se espera desde el punto de vista de la diferencia de tamaños, los peces más pequeños utilizados en el experimento 2 (Tabla 2.1) tuvieron mayor reciclado de nutrientes por unidad de masa que los peces más grandes utilizados en el experimento 1 (Tabla 2.1, Figuras 2.9 y 2.10), incluso al estar expuestos a una menor temperatura del agua que los peces más grandes. Contrariamente a lo observado en el reciclado de PDT y NH_4^+ , la relación $\text{N}_{\text{NH}_4}:\text{P}_{\text{PDT}}$ por unidad de masa, fue superior en los peces de mayor tamaño (Figura 2.11, Tabla 2.1).

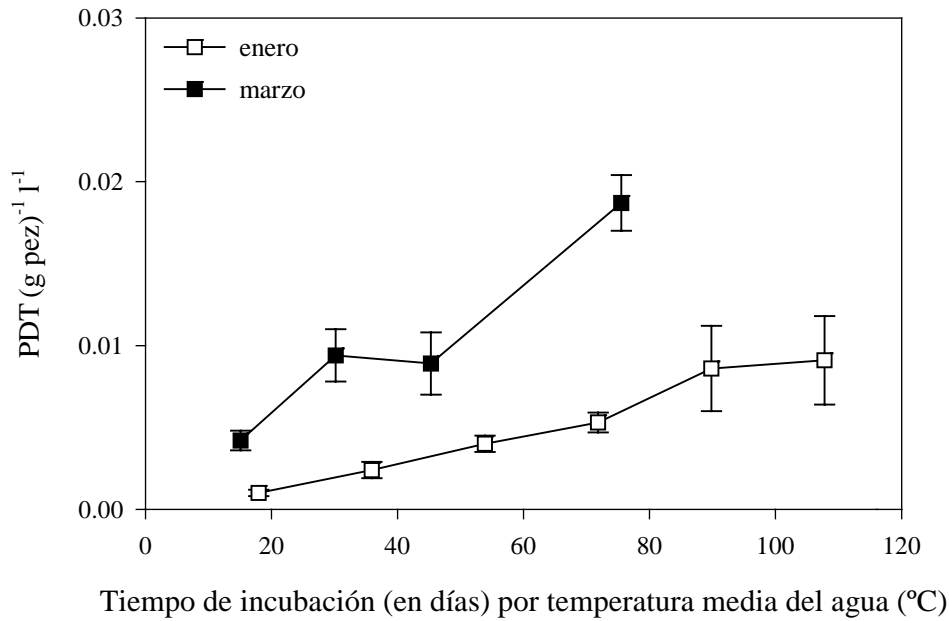


Figura 2.9. Reciclado masa específica de PDT a través de *G. maculatus* en ambos experimentos. enero: peces de $0,24 \pm 0,018$ g de peso húmedo; marzo: peces de $0,15 \pm 0,013$ g de peso húmedo.

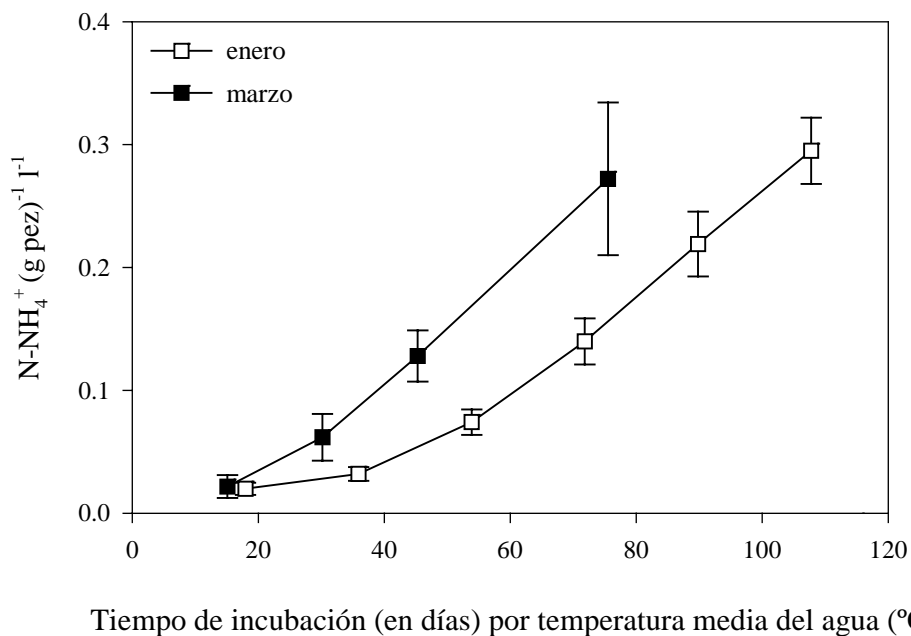


Figura 2.10. Reciclado masa específica de amonio a través de *G. maculatus* en ambos experimentos. enero: peces de $0,24 \pm 0,018$ g de peso húmedo; marzo: peces de $0,15 \pm 0,013$ g de peso húmedo.

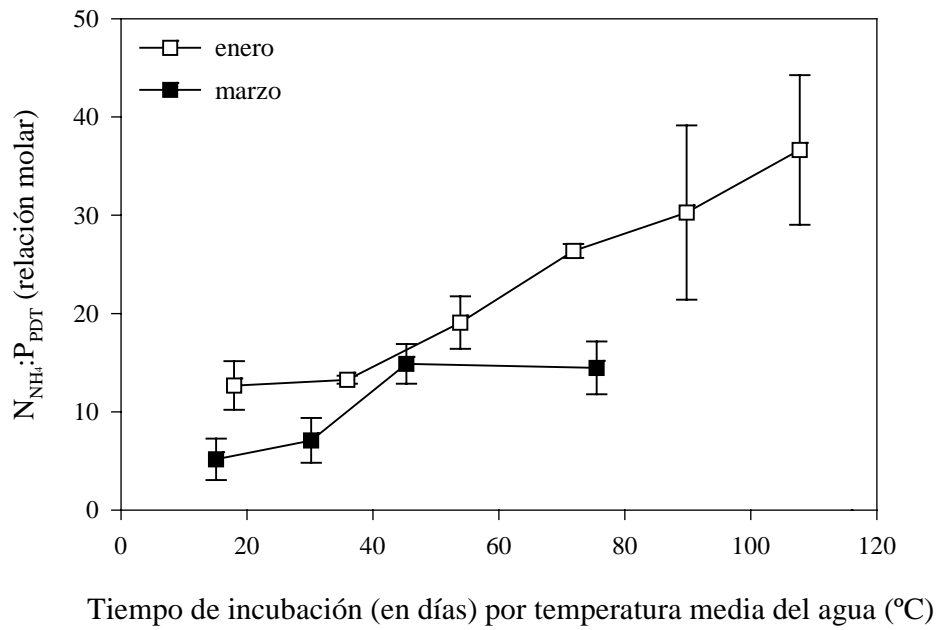


Figura 2.11. Reciclado masa específica de la relación $N_{NH_4}:P_{PDT}$, a través de *G. maculatus* en ambos experimentos. enero: peces de $0,24 \pm 0,018$ g de peso húmedo; marzo: peces de $0,15 \pm 0,013$ g de peso húmedo.



DISCUSIÓN

Al igual que en los experimentos en mesocosmos, los experimentos de laboratorio mostraron un claro efecto positivo de *G. maculatus* sobre el reciclado de nutrientes y un claro efecto negativo de este pez sobre *Boeckella* y *Bosmina*. Ambos crustáceos fueron fuertemente disminuidos en presencia de *G. maculatus*, mientras que las concentraciones de fósforo y nitrógenos así como la relación $N_{NH_4}:P_{PDT}$ fueron fuertemente incrementadas, demostrando que *G. maculatus* puede disminuir la limitación por estos recursos en el ambiente natural.

Debido a que el fitoplancton no se adecuó a las condiciones de laboratorio, los efectos de *G. maculatus* sobre la biomasa y composición de los productores no pudieron ser analizados en estos experimentos. Dada la disminución del fitoplancton, los nutrientes liberados por los peces no fueron inmediatamente incorporados a la biomasa fitoplanctónica, sino que fueron mayormente acumulados en el agua de los acuarios. Esto último permitió realizar un mejor análisis de la relación N:P en el reciclado de *G. maculatus* ayudando así, a la interpretación de los efectos producidos por los peces en condiciones naturales. La fracción de PRS siguió siendo indetectable dado que, a pesar de existir un decaimiento en la biomasa fitoplanctónica, siempre se detectó una fracción de fitoplancton vivo, el cual pudo tomar el PRS liberado por los peces.

El incremento observado en la relación $N_{NH_4}:P_{PDT}$ en presencia de *G. maculatus*, puede deberse a que los copépodos y el cladóceros *Bosmina longirostris* tienen relativamente bajos contenidos de fósforo (Andersen & Hessen 1991), provocando en *G. maculatus* una mayor eficiencia de asimilación de este nutriente en relación al nitrógeno, y reflejándose en una alta relación N:P en los productos de excreción. Esto juega un papel muy importante en la dinámica de la comunidad fitoplanctónica ya que las tasas de excreción, y las relaciones en que son excretados los nutrientes, más que sus niveles acumulativos, son las variables de interés para el desarrollo de diferentes especies algales. Dado que las especies algales poseen distintos requerimientos de P y N, los cambios en las relaciones N:P pueden causar variaciones en la composición fitoplanctónica del lago, afectando fuertemente la estructura de la comunidad fitoplanctónica (Smith 1982). Los cambios en la

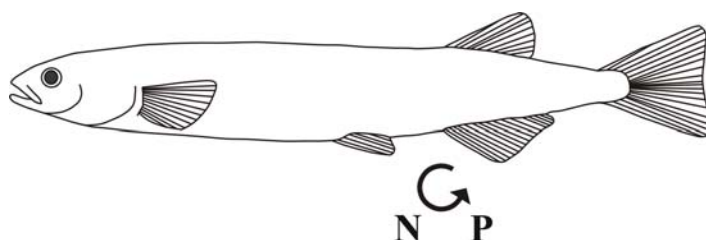


composición de especies se encuentran a su vez acompañados de variaciones en los contenidos de nitrógeno y fósforo dentro de las células fitoplanctónicas. Debido a que los herbívoros son más ricos en P y N que el fitoplancton y menos flexibles a cambios en las relaciones elementales, su crecimiento puede verse retardado en presencia de algas de baja calidad (bajas relaciones N:C y P:C) (Sterner & Hessen 1994). Es así que los peces pueden afectar indirectamente la composición de la comunidad del zooplancton por cambiar la cantidad y calidad de su alimento.

Las tasas de reciclado masa específico de P y N disminuyeron con el aumento del tamaño corporal de *G. maculatus*, así como fuera observado por otros autores en diferentes especies de peces (Brabrand et al. 1990, Schindler et al. 1993, Schaus et al. 1997, Schaus & Vanni 2000). Esta relación inversa entre el reciclado de nutrientes masa específico y el tamaño de los peces, podría explicarse por las mayores tasas metabólicas de los peces pequeños, quienes al impulsar el crecimiento aumentan las tasas de consumo, promoviendo mayor depósito de nutrientes en sus tejidos, e incluso así, promoviendo un mayor reciclado de nutrientes. De acuerdo a la hipótesis de tasas de crecimiento, los organismos con mayores tasas de crecimiento requieren proporcionalmente más fósforo debido al incremento de los contenidos de biomoléculas como el ARN_m y ARN_t para la síntesis de proteínas (Sterner & Elser 2002). Siendo así, el incremento de las tasas de crecimiento acarrea un aumento en el contenido interno de fósforo disminuyendo la relación N:P interna. Dado que el reciclado de fósforo disminuye con el incremento de los contenidos internos de este nutriente, es esperable que frente a la mayor producción de biomasa de los peces más pequeños, éstos produzcan un mayor incremento de la relación $N_{NH_4}:P_{PDT}$ en sus productos de excreción. Sin embargo, los resultados de estos experimentos mostraron que fueron los peces más grandes los que reciclaron con un N:P más alto, por lo que esto no se vería soportado por la hipótesis de tasas de crecimiento. Sin embargo, hay que tener en cuenta que esta hipótesis fue postulada en la comparación de diferentes especies y quizás no es aplicable dentro de la misma especie. En este sentido Vanni et al. (2002) encontraron también una relación positiva entre el N:P y el tamaño corporal en peces.

CAPÍTULO III

RECICLADO DE NUTRIENTES A TRAVÉS DE LOS PECES (EXPERIMENTOS DE CAMPO)



INTRODUCCIÓN

En los últimos tiempos se ha descubierto que ciertos factores ecológicos y de comportamiento, como los hábitos alimenticios de los peces (Lamarra 1975, Brabrand et al. 1990), el tamaño (Lamarra 1975, Brabrand et al. 1990, Kraft 1992, Schindler et al. 1993, Reissig et al. 2003), los movimientos diarios (Brabrand et al. 1990, Schindler et al. 1993) y la composición de la comunidad (piscívoros o planctívoros) (Schindler et al. 1993), pueden inducir modificaciones en la regeneración de nutrientes por alterar las tasas, las relaciones estequiométricas y la distribución espacio-temporal de los nutrientes.

Los cambios en la dieta afectan el reciclado de nutrientes, dado que la composición de nutrientes dentro de los tejidos corporales de los peces depende del tamaño de los mismos y de las especies (Davis & Boyd 1978, Sterner & George 2000), y los procesos fisiológicos mantienen un activo control de los contenidos de nutrientes en los peces, independientemente del contenido en nutrientes del alimento que consumen (Sterner & George 2000). Al cambiar de dieta cambia la eficiencia de



asimilación y por ende el reciclado de nutrientes para mantener la estequiometría interna (Sterner & George 2000). Los movimientos de los peces dentro del lago afectan la distribución de los nutrientes excretados, dado que los peces que migran diariamente entre la zona litoral y la zona pelágica pueden maximizar la contribución de nutrientes por transportarlos de una zona a la otra. Estos movimientos que realizan los peces establecen una conexión importante entre el bentos y los hábitat pelágicos (Lamarra 1975, Shapiro & Carlson 1982). Los peces que se alimentan y excretan dentro de la zona pelágica no aportan nutrientes nuevos, sino que reciclan los nutrientes ya existentes volviéndolos nuevamente disponibles para los productores. A diferencia de éstos, los peces que se alimentan del bentos y excretan en la zona pelágica redistribuyen los nutrientes ligados al bentos y aportan nuevos nutrientes a la zona pelágica, los cuales de otro modo no se encontrarían disponibles para el crecimiento del fitoplancton (Brabrand et al. 1990, Caraco et al. 1992, Schaus & Vanni 2000). El aporte de nuevos nutrientes es de gran importancia para el mantenimiento de la comunidad pelágica, debido a que en esta zona existe una gran pérdida de nutrientes con la decantación de los *pellets* y organismos muertos hacia las zonas profundas (Sommer 1989, Balseiro et al. 1997).

El tiempo que transcurre luego del momento de la alimentación, también resulta importante en el reciclado de nutrientes, ya que el reciclado es máximo (especialmente del fósforo) inmediatamente después de la alimentación, disminuyendo con el tiempo (Mather et al. 1995). Resulta claro entonces que el reciclado de nutrientes por peces es el resultado de un conjunto de interacciones complejas entre la ecología y la fisiología del pez (Schindler & Eby 1997), las cuales deben ser tenidas en cuenta a la hora de analizar y manejar los sistemas acuáticos que tienen peces.

Dado que en los capítulos I y II se abordó, dentro de los efectos en cascada, las variaciones en el reciclado de nutrientes frente a cambios de tamaño y densidad de peces, en este tercer capítulo se analizarán los cambios en el reciclado de nutrientes frente a variaciones en los hábitos alimenticios. Para ello se realizarán experimentos *in situ* en microcosmos utilizando diferentes tamaños de peces y diferentes horas del día, dado que estos son dos factores que afectan la dieta de los peces. En estos



experimentos cortos se medirá qué proporción del fósforo liberado por *G. maculatus* se encuentra rápidamente disponible para algas y bacterias en forma de PRS.

En el presente capítulo se plantearon las siguientes hipótesis:

1. *G. maculatus* presentará cambios en su dieta asociados al tamaño y al momento del día.
2. La variación en la dieta de *G. maculatus* producirá cambios en el reciclado de nutrientes.



MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Lago Moreno Oeste

El lago Moreno Oeste (41°5' S; 71°33' O) es un lago profundo y ultraoligotrófico ubicado a 758 m s.n.m. Este lago posee un área de 6 km² y forma parte del sistema del Nahuel Huapi (Patagonia, Argentina) (Figura 3.1). Su profundidad máxima es de 90 m y su transparencia es muy alta (profundidad de Secchi = 20 m). El lago Moreno Oeste se ubica en una región de clima templado con temperatura media anual de 8°C encontrándose bajo la influencia de los vientos del oeste y con precipitaciones medias anuales de 1600 a 2000 mm (Planas 1996). Es un lago con régimen monomítico cálido con estratificación estacional desde noviembre tardío hasta abril (Queimaliños et al. 1999, Modenutti et al. 2000). Durante el período de estratificación directa el lago desarrolla una marcada termoclina alrededor de los 30 m de profundidad, con 11 a 18°C en el epilimnion y 7°C en el hipolimnion. El período de mezcla ocurre durante el otoño tardío y los meses de invierno y la temperatura es de 7°C en la totalidad de la columna de agua (Modenutti et al. 2000). Este lago, es un ambiente con bajos contenidos de nutrientes, lo que le confiere la clasificación de ultraoligotrófico. Tanto las concentraciones del carbono orgánico disuelto (COD), como las fracciones del fósforo (PT y PDT), y del amonio (NH₄⁺) son muy bajas (COD 0,6 mg l⁻¹; PT 3,46 µg l⁻¹; PDT 1,81 µg l⁻¹ y NH₄⁺ 12,05 µg l⁻¹) y no se encuentran cambios remarcables a lo largo de la columna de agua (Pedrozo et al. 1993, Queimaliños et al. 1999, Modenutti et al. 2000). La concentración de clorofila *a* epilimnética es menor a 0,6 µg l⁻¹, mientras que en el metalimnion ésta se incrementa a 1,5 µg l⁻¹, produciendo un máximo profundo de clorofila a los 30 metros de profundidad (Queimaliños et al. 1999). La comunidad de zooplancton está caracterizada por la presencia de rotíferos, con representación de los géneros: *Polyarthra*, *Keratella*, *Synchaeta*, *Collotheca*, *Thichocerca* y *Conochilus*, entre otros (Modenutti 1998), y la dominancia de los crustáceos *Ceriodaphnia dubia* (Richard) y *Boeckella gracilipes*. El grupo de ciliados está caracterizado por la presencia de individuos de tamaño medio (< 50 µm) y dos especies de ciliados mixotróficos de gran tamaño (> 80 µm): *Stentor araucanus* Foissner & Woelfl y *Ophrydium*



naumanni Pejler, mostrando este último un incremento en la densidad de células por debajo de los 30 metros de profundidad, contribuyendo así al máximo de clorofila (Queimaliños et al. 1999).

En este lago conviven 5 especies de peces nativos *G. maculatus*, *Galaxias platei* Steindachner, *P. trucha*, *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann) y *Diplomystes viedmensis* Mac Donagh, y tres especies de peces introducidos: *Salmo trutta* (L.), *Salvenilus fontinalis* (Mitchill) y *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) (Milano et al. 2002).

Aunque no existe un estudio detallado sobre la fauna asociada al bentos del lago Moreno, existen trabajos de relevamiento de organismos del bentos en lagos de la zona, como el lago Mascardi (Bonetto et al. 1971) y el lago Escondido (Añón Suárez 1997). Por otro lado, es posible conocer en parte la composición de los organismos bentónicos de los lagos de la zona a partir de estudios sobre dieta de peces. En tal sentido, Milano et al. (2002), exponen datos sobre la composición de la dieta de *G. platei* en varios ambientes, entre los que se encuentra el lago Moreno. De estos trabajos se resume que los organismos asociados al bentos litoral de lagos de la zona están numéricamente mayor representados por anélidos (Oligoquetos), larvas de insectos (Trichoptera y Diptera) y turbelarios. Los macrocrustáceos comunes en los lagos de la zona son: *Aegla* spp. y *Samastacus spinifrons* (Philippi). Entre la vegetación y los detritos del litoral poco profundo se encuentra el anfípodo, *Hyaella* prob. *curvispina* y sobre la vegetación y en el perifiton se ubican gasterópodos. Larvas de efemerópteros y de odonatos también son frecuentes en la zona litoral de los lagos de la zona.

La vegetación circundante está compuesta por bosque compuesto de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis* (Grigera et al. 1989).

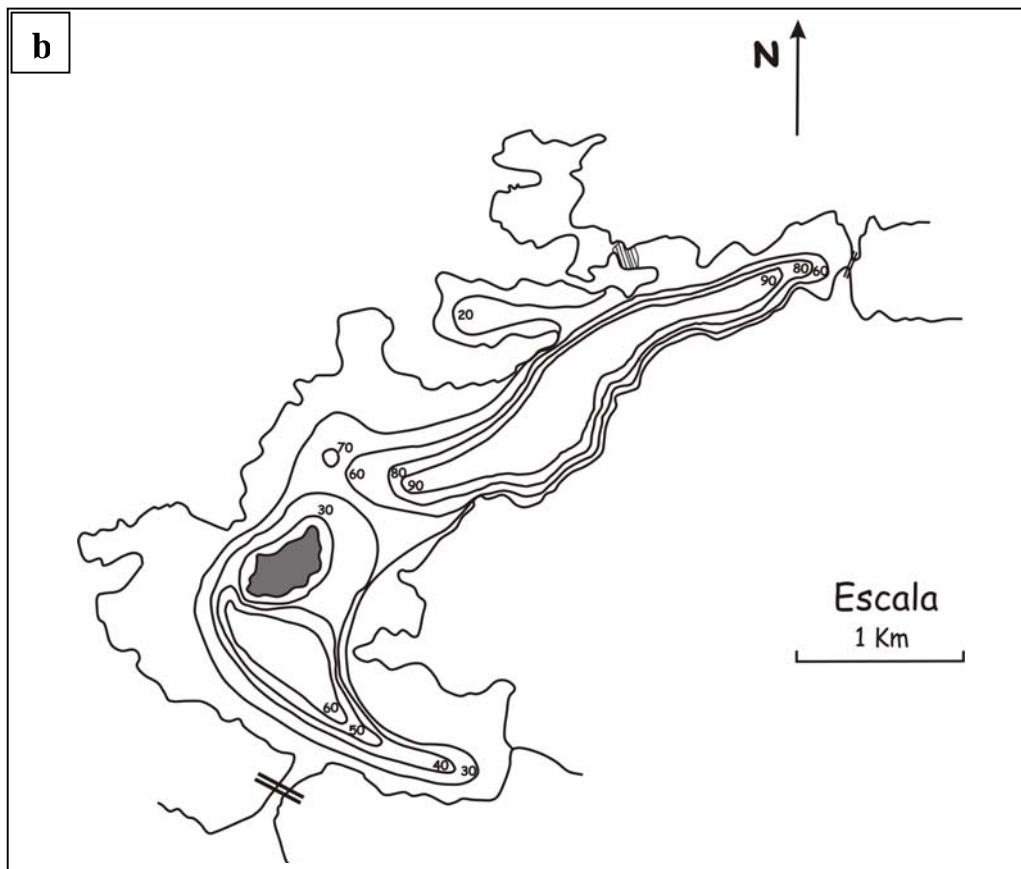


Figura 3.1. a) Mapa de referencia con la ubicación del lago Moreno Oeste b) Detalle de lago Moreno Oeste con indicación de su batimetría.



EXPERIMENTOS DE CAMPO EN MICROCOSMOS

El objetivo general de este experimento fue evaluar la variación de la actividad de alimentación-excreción de *G. maculatus* a lo largo de un ciclo diario en un ambiente ultraoligotrófico. Los objetivos particulares fueron analizar las diferencias en el reciclado de nutrientes de *G. maculatus* en función de los cambios de tamaño del pez y la dieta ingerida. Los movimientos diarios de *G. maculatus* y sus efectos sobre la comunidad pelágica fueron analizados indirectamente en función de los contenidos estomacales a diferentes horas de día.

La importancia de considerar las variaciones diarias en el reciclado de nutrientes se basa en que la actividad de alimentación de los peces, y en consecuencia la excreción de los mismos, puede variar dentro de un período de 24 horas.

Diseño experimental

A diferencia de los experimentos expuestos en los capítulos I y II, en los que *G. maculatus* fue expuesto a una dieta exclusivamente planctónica, el experimento desarrollado en este capítulo se basó en la medición del reciclado de nutrientes luego que *G. maculatus* haya ingerido las presas en el lago, ya sean litorales o pelágicas. Las mediciones de los nutrientes liberados por los peces recién capturados se realizaron introduciendo a los individuos de *G. maculatus* en contenedores plásticos con 750 ml de agua de lago prefiltrada a través de filtros de nitrato de celulosa 0,45 μm de poro (MSI). En cada contenedor se colocó un solo individuo de *G. maculatus*. Los peces fueron mantenidos en dichos contenedores por un período de 1 hora, analizando la cantidad y composición de los productos excretados una vez transcurrido ese tiempo.

Dado que el objetivo de este experimento es evaluar la cantidad de nutrientes liberados por *G. maculatus* (concentración de nutrientes liberado por g de pez por hora), y lograr detectar diferencias fehacientes con el control, se utilizaron densidades de *G. maculatus* que resultan extremadamente altas comparadas con el sistema natural, pero que facilita la interpretación de los resultados sin afectar el objetivo de este experimento.



El experimento se realizó con un diseño de dos vías: momento del día (mañana, tarde y noche) versus tamaño de *G. maculatus* (pequeños, medianos y grandes). Se incluyeron contenedores sin peces considerados como “controles” debido a que partir de ellos se pretende determinar cualquier variación en la concentración de nutrientes que sea independiente de la presencia de los peces. Los tamaños de los peces utilizados en cada caso y los horarios de experimentación están indicados en la Tabla 3.1.

Tabla 3.1. Resumen del diseño experimental con las horas de inicio y los tamaños de *G. maculatus* utilizados en cada uno de los tratamientos (longitud total \pm error estándar en cm).

Hora de inicio	Control	Peces pequeños	Peces medianos	Peces grandes
Mañana: 9 hs	-	3,68 \pm 0,03	4,62 \pm 0,04	6,33 \pm 0,16
Tarde: 13 hs	-	3,58 \pm 0,04	4,07 \pm 0,11	5,46 \pm 0,22
Noche: 20 hs	-	4,10 \pm 0,06	4,56 \pm 0,04	6,27 \pm 0,08

Se realizó una serie de tratamientos con distintos tamaños de peces, en cada uno de los momentos del día (mañana, tarde y noche). La serie de tratamientos de la tarde tuvo 3 réplicas, mientras que las series de la mañana y la noche contaron con 5 réplicas por tratamiento. Estas 3 series no pudieron realizarse dentro del mismo día, requiriéndose un día diferente para cada horario. Esto se debió al tiempo (previo y posterior al experimento), que demanda la preparación y el análisis del experimento. Este tiempo demandado se fundamenta en la preparación de los contenedores, el filtrado del agua utilizada, la captura y selección de los peces, así como también el filtrado a campo de las muestras extraídas de las botellas y los análisis químicos realizados en laboratorio. Los análisis químicos, especialmente los análisis de PRS, no pueden dilatarse, dado que representa a moléculas fácilmente asimilables, y postergar su análisis puede alterar considerablemente los resultados del mismo.



De esta manera, los 3 días requeridos para el análisis de las variaciones diarias estuvieron comprendidos entre el 23 de enero y el 14 de febrero de 2003.

Unidades experimentales

Para la realización de este experimento se utilizaron contenedores plásticos de 1 litro, los cuales fueron lavados cuidadosamente en el laboratorio con ácido clorhídrico 1 N, y enjuagados con abundante agua destilada. Para el llenado de los contenedores se utilizó agua epilimnética colectada del lago el día anterior al experimento, la cual fue filtrada en el laboratorio a través de filtros de membrana de nitrato de celulosa 0,45 μm de poro (MSI). Este filtrado se realizó debido a que uno de los objetivos principales de este experimento fue detectar si dentro de las formas de liberación de fósforo por parte de *G. maculatus* se encuentra el fósforo reactivo soluble (PRS). La medición de las tasas de reciclado de PRS es difícil debido a que proporciona una fuente de fósforo rápidamente aprovechable, y por tanto su captación por parte de las algas y las bacterias puede ser extremadamente rápida, confundiendo las estimaciones. Para evitar esto fue preciso utilizar agua filtrada con el fin de eliminar a las algas y gran parte de las bacterias.

El agua epilimnética fue colectada en el lago y trasladada al laboratorio para su filtración el día anterior al experimento. Se realizó un primer filtrado a través de filtros GF/F (0,7 μm de poro), con el fin de lograr la eliminación rápida del fitoplancton, zooplancton y de las partículas de mayor tamaño. Este primer filtrado permite que el paso del agua a través de los filtros de membrana (0,45 μm de poro), se realice con mayor velocidad y sin un excesivo taponamiento de los poros del mismo. El segundo filtrado permitió la eliminación de casi el total de las bacterias presentes en el agua del lago (bacterias > 0,45 μm) evitando así que los productos excretados por *G. maculatus* fueran utilizados o alterados por éstas. De esta manera, se consiguió medir la totalidad de los productos excretados por los peces en su composición original. Cabe aclarar que el agua filtrada no era estéril, ni tampoco el pez que se introdujo en el contenedor, pero esta metodología redujo a un mínimo el efecto bacteriano en la captura de nutrientes.



Los contenedores plásticos fueron llenados en laboratorio con 750 ml de este agua filtrada y posteriormente guardados en incubadora durante un período aproximado de entre 12 y 20 horas, evitando cambios de temperatura en el agua. Una vez trasladados al lago, se procedió a la captura y selección de los peces para dar comienzo al experimento.

Peces: captura, selección de tamaño y mediciones realizadas

Los peces fueron capturados con la misma técnica utilizada en los experimentos de los capítulos I y II (redes de arrastre). Una vez capturados, se seleccionaron individuos pequeños, medianos y grandes, los cuales fueron introducidos en un recipiente con agua epilimnética limpia (obtenida de la superficie del lago). Posteriormente fueron trasladados a un contenedor pequeño conteniendo agua filtrada a través de filtros GF/F y finalmente fueron trasladados a un último contenedor que contenía agua filtrada a través de filtros de membrana de nitrato de celulosa 0,45 μm de poro (MSI). Por último, se introdujo un pez por contenedor con un total de 5 réplicas para cada tamaño en los horarios de la mañana y la noche y 3 réplicas en el horario de la tarde. El mismo número de contenedores sin peces fueron considerados como controles.

Los traslados de los peces de un contenedor a otro, tuvieron el objetivo de impedir (lo mayor posible), que junto con los peces, se introdujera agua sucia dentro de las botellas de experimentación.

Los peces fueron recuperados al final del experimento y sacrificados con una solución saturada de CO_2 , evitando así la regurgitación de los contenidos del tubo digestivo. Seguidamente fueron trasladados al laboratorio para las mediciones de peso, largo total y largo estándar, utilizando los mismos instrumentos de medición que los expuestos en el capítulo I. Finalizadas estas mediciones, los individuos fueron fijados con formaldehído al 4% para la posterior disección y análisis de los tubos digestivos.



Incubación y toma de muestras

Una vez introducidos los peces en los respectivos contenedores de experimentación, 250 ml de agua fueron retirados de cada uno de ellos (incluidos los controles sin peces), para las determinaciones de las concentraciones iniciales de los nutrientes. Una vez extraídas estas muestras, se dejaron incubar los contenedores experimentales por un período de una hora. La incubación se realizó en la costa bajo la sombra de los árboles, y colocando los contenedores apartados para que los peces no fueran molestados. Mientras transcurría el tiempo de incubación, las muestras iniciales fueron filtradas a través de filtros GF/F con la utilización de bombas manuales. Una vez filtradas, las muestras fueron guardadas en frascos prelavados con ácido y agua destilada, y llevadas al laboratorio para los análisis de las concentraciones iniciales de PDT, PRS y NH_4^+ . Transcurrido el tiempo de incubación, otros 250 ml fueron retirados de cada uno de los contenedores con el fin de obtener las concentraciones finales de nutrientes. De la misma manera, se procedió al filtrado y guardado de las muestras para su posterior análisis en laboratorio.

Una vez en el laboratorio, se procedió al inmediato análisis de las muestras extraídas.

Análisis de muestras en laboratorio

Las concentraciones de nutrientes (PRS, PDT y NH_4^+) dentro de las botellas, fueron analizadas siguiendo las metodologías explicadas en el capítulo I para los experimentos de mesocosmos. En el caso del amonio sólo se utilizaron 4 réplicas de la mañana y la noche y 3 de la tarde para el análisis de sus concentraciones.

Cálculos realizados

Las concentraciones de nutrientes medidas en los controles fueron restadas de las de los tratamientos con peces, para luego determinar la excreción neta de nutrientes como la diferencia de las concentraciones iniciales y finales dentro de los



contenedores con peces. Dicha concentración fue dividida por la biomasa del pez presente en cada contenedor (peso húmedo) y el tiempo de incubación (1 hora), expresando los resultados como μg de nutrientes liberados (PRS, PDT o NH_4^+) por gramo húmedo de pez por hora.

Análisis estadísticos

Se utilizaron ANOVA de dos vías para examinar cómo el tamaño de los peces (pequeños/medianos/grandes) y el momento del día (mañana/tarde/noche), influyen en el reciclado de nutrientes de los peces.

En caso de ser necesario, los datos fueron logaritmizados para lograr la normalidad y/o homocedasticidad. Para las comparaciones múltiples de medias se utilizó el test de Tukey.

Se utilizó un análisis de componentes principales (PCA) para la distribución de dietas en función de los tamaños de *G. maculatus* y la hora del día.



RESULTADOS

Contenidos estomacales de *G. maculatus*

Los análisis de contenido estomacal revelaron que *G. maculatus* se alimenta durante todo el día, alternando entre una dieta pelágica y una dieta litoral. Los estómagos de los tres tamaños de *G. maculatus* contenían presas pelágicas en la mañana (9 hs) y primeras horas de la tarde (13 hs), mientras que las presas litorales fueron dominantes durante las últimas horas de la tarde (20 hs) (Figura 3.2, Tabla 3.2). El cladócer *Ceriodaphnia dubia* es una presa de gran importancia para *G. maculatus* debido a que existió una altísima representación de este cladócer en los contenidos estomacales de los tres tamaños de *G. maculatus* durante la mañana y la tarde (Figuras 3.2 y 3.3, Tabla 3.2). En estos horarios, los contenidos de los peces más pequeños tuvieron una combinación de dieta de *C. dubia* y el cladócer de menor tamaño *Bosmina longirostris*, mientras que los peces más grandes combinaron una dieta de *C. dubia* con presas de mayor tamaño como adultos de insectos, quironómidos y anfípodos (Figura 3.2, Tabla 3.2). Durante la noche, las presas litorales dominaron los contenidos estomacales de todos los peces capturados. Los peces más grandes incluyeron adultos de insectos, larvas de quironómidos, copépodos bentónicos del orden Harpacticoida, y cladóceros bentónicos de la familia Chydoridae. Los peces medianos, al igual que los peces grandes, incluyeron copépodos y cladóceros bentónicos así como también larvas de quironómidos y el cladócer *B. longirostris*, quien además de encontrarse en zonas pelágicas, se refugia en las macrófitas de la zona litoral. Los contenidos estomacales de los peces más pequeños durante la noche tuvieron ejemplares de quidóridos, quironómidos y algunos pequeños insectos, pero fue *Bosmina longirostris* la que siguió dominando como ítem alimenticio (Figura 3.2, Tabla 3.2).

Esta variación en los contenidos estomacales de *G. maculatus* en los distintos horarios permitió evaluar las diferencias en el reciclado de nutrientes, ligadas a las variaciones en la dieta de este pez.

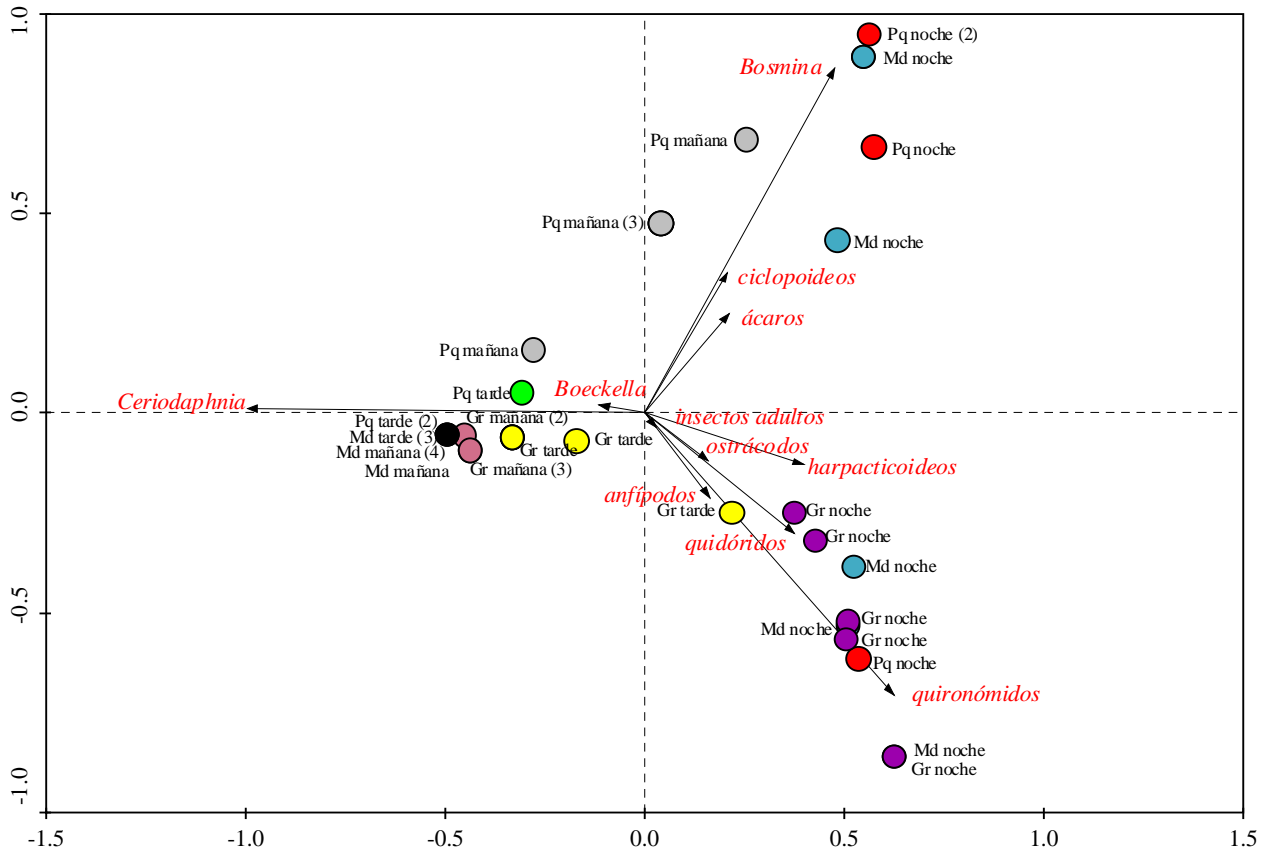


Figura 3.2. Análisis de Componentes Principales para los contenidos estomacales de los ejemplares de *G. maculatus* en los diferentes tratamientos. Los números entre paréntesis representan el número de réplicas que se encuentran superpuestas en un mismo sitio del gráfico. Pq (peces pequeños); Md (peces medianos); Gr (peces grandes).



Tabla 3.2. Contenido estomacal aproximado de los ejemplares de *G. maculatus* en los diferentes tratamientos. Los valores de largo total están expresados como media \pm error estándar.

Tamaño	Horario	Largo total (cm)	Ejemplar	Contenido Estomacal	
Pequeños	Mañana	$3,68 \pm 0,03$	1	70% <i>Bosmina</i> , 30% <i>Ceriodaphnia</i>	
			2	50% <i>Bosmina</i> , 50% <i>Ceriodaphnia</i>	
			3	50% <i>Bosmina</i> , 50% <i>Ceriodaphnia</i>	
			4	20% <i>Bosmina</i> , 80% <i>Ceriodaphnia</i>	
			5	50% <i>Bosmina</i> , 50% <i>Ceriodaphnia</i>	
	Tarde	$3,58 \pm 0,04$	1	100% <i>Ceriodaphnia</i>	
			2	80% <i>Ceriodaphnia</i> , 20% (<i>Bosmina</i> + <i>Boeckella</i>)	
			3	100% <i>Ceriodaphnia</i>	
	Noche	$4,10 \pm 0,06$	1	90% <i>Bosmina</i> , 10% insectos pequeños	
			2	80% <i>Bosmina</i> , 20% (quironómidos + ácaro + quidóridos)	
			3	-	
			4	95% <i>Bosmina</i> , 5% ciclopoideos	
			5	60% quironómidos, 40% quidóridos	
	Medianos	Mañana	$4,62 \pm 0,04$	1	100% <i>Ceriodaphnia</i>
				2	100% <i>Ceriodaphnia</i>
3				100% <i>Ceriodaphnia</i>	
4				100% <i>Ceriodaphnia</i>	
5				95% <i>Ceriodaphnia</i> , 5% quironómidos	
Tarde		$4,07 \pm 0,11$	1	100% <i>Ceriodaphnia</i>	
			2	100% <i>Ceriodaphnia</i>	
			3	100% <i>Ceriodaphnia</i>	
Noche		$4,56 \pm 0,04$	1	10% <i>Bosmina</i> , 50% quironómidos, 40% harpacticoideos	
	2		90% <i>Bosmina</i> , 10% adultos insectos		
	3		100% quironómidos		
4	50% quironómidos, 30% quidóridos, 20% harpacticoideos				
5	50% <i>Bosmina</i> , 50% harpacticoideos				



Grandes			
Grandes	Mañana	6,33 ± 0,16	1 95% <i>Ceriodaphnia</i> , 5% anfípodos
			2 80% <i>Ceriodaphnia</i> , 20% adultos de insectos
			3 80% <i>Ceriodaphnia</i> , 20% adultos de insectos
			4 95% <i>Ceriodaphnia</i> , 5% quironómidos
			5 80% <i>Ceriodaphnia</i> , 20% adultos de insectos
	Tarde	5,46 ± 0,22	1 60% <i>Ceriodaphnia</i> , 40% adultos de insectos
			2 30% <i>Ceriodaphnia</i> , 30% quironómidos, 30% quidóridos, 10% <i>Bosmina</i>
			3 80% <i>Ceriodaphnia</i> , 20% adultos de insectos
	Noche	6,27 ± 0,08	1 50% quironómidos, 20% quidóridos, 30% harpacticoideos
2 20% quironómidos, 80% adultos de insectos			
3 60% quironómidos, 35% anfípodos, 5% harpacticoideos			
4 100% quironómidos			
5 70% quidóridos 15% quironómidos, 15% (ostrácodos + harpacticoideos)			

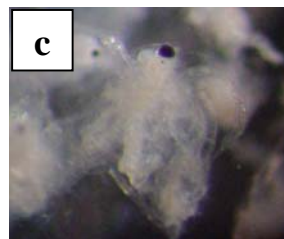


Figura 3.3. a) Aspecto general del estómago de *G. maculatus* b) Corte transversal con aspecto general de los estómagos de *G. maculatus* llenos de *Ceriodaphnia dubia* durante la mañana y la tarde. Los puntos negros corresponden a los ojos de *C. dubia* c) Aspecto general de los restos de *C. dubia* encontrados dentro de los estómagos de *G. maculatus*.



Reciclado de nutrientes

El reciclado de nutrientes como valor absoluto fue mayor en los peces más grandes y menor en los más pequeños pero el reciclado de nutrientes masa específico a través de *Galaxias maculatus* tuvo una relación inversa con el tamaño de los peces (Figuras 3.4, 3.5 y 3.6, Tabla 3.3). Los peces más pequeños liberaron en relación a su peso mayor cantidad de fósforo y nitrógeno que los peces de mayor tamaño (Figuras 3.4, 3.5 y 3.6, Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Tasas de excreción de nutrientes para los diferentes tamaños de peces, sin discriminación de horario. Valores expresados como μg nutriente $(\text{g pez})^{-1} \text{h}^{-1}$.

Nutrientes	Tamaño de Peces	Valor mínimo	Valor máximo	media \pm error estándar
PRS	pequeños	5,6	16,9	9,03 \pm 0,95
	medianos	2,8	10,8	6,21 \pm 0,73
	grandes	1,9	9,8	3,62 \pm 0,57
PDT	pequeños	8,3	22	12,54 \pm 1,12
	medianos	3,5	14,5	8,47 \pm 0,91
	grandes	2,5	14	4,80 \pm 0,85
NH ₄ ⁺	pequeños	10	65	42,10 \pm 8,45
	medianos	4	72	45,03 \pm 2,51
	grandes	3,7	31,6	18,09 \pm 2,59

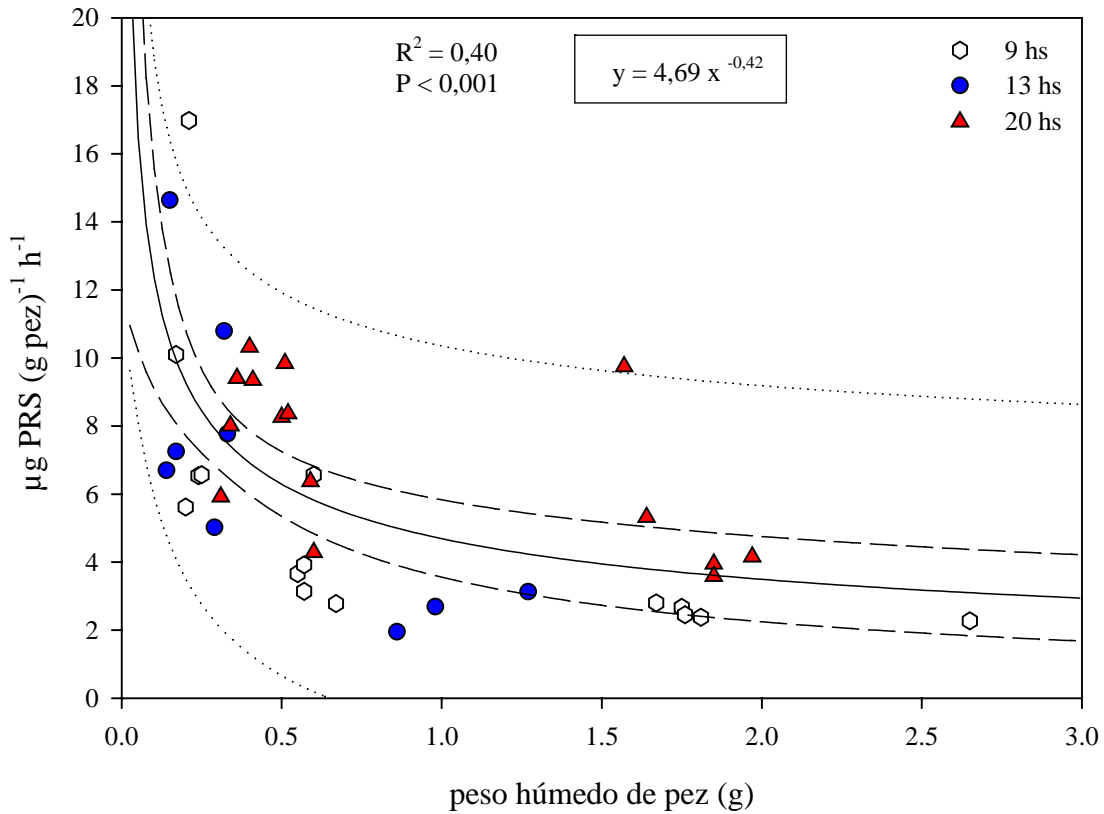


Figura 3.4. Concentraciones de PRS liberados en función de los diferentes tamaños de *G. maculatus*, a diferentes horas del día (puntos de diferente color). Valores expresados en una relación masa específica. — curva de ajuste; ---- intervalo de confianza (95%); intervalo de predicción.

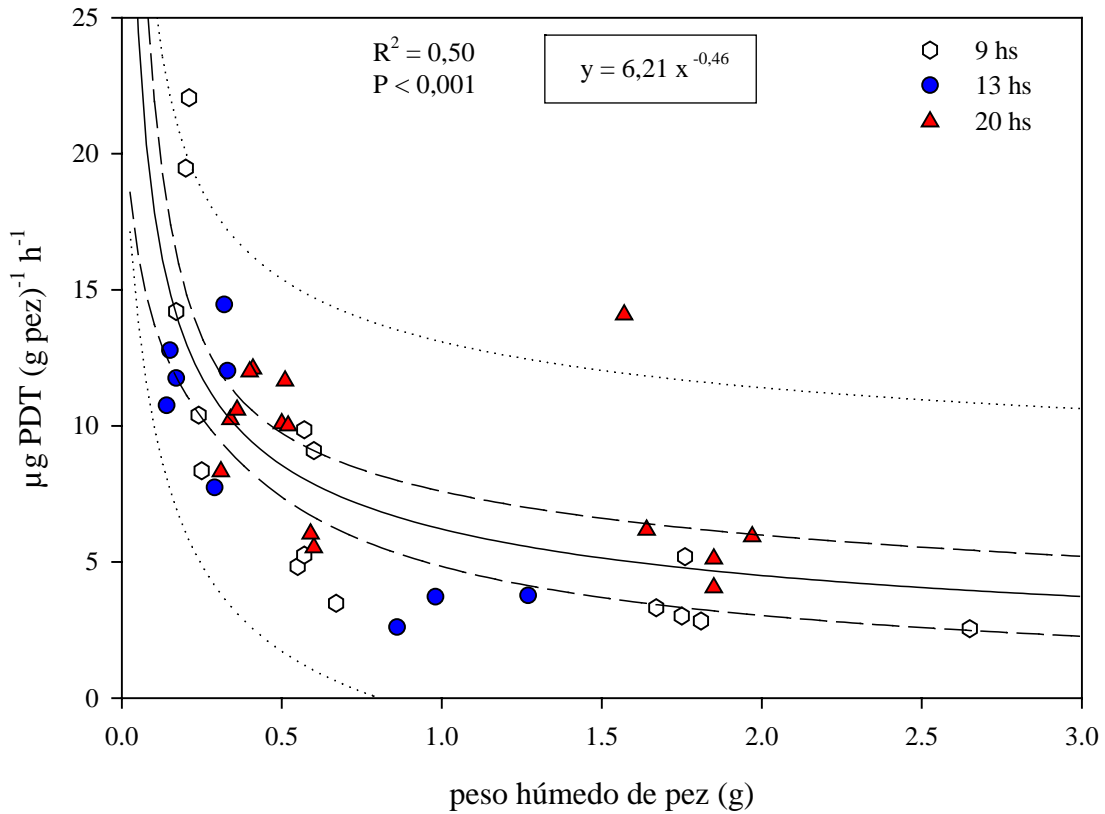


Figura 3.5. Concentraciones de PDT liberados en función de los diferentes tamaños *G. maculatus*, a diferentes horas del día (puntos de diferente color). Valores expresados en una relación masa específica. — curva de ajuste; ---- intervalo de confianza (95%); intervalo de predicción.



En las mediciones de concentraciones de amonio realizadas en laboratorio surgieron inconvenientes en los análisis, por lo que las réplicas presentadas en la Figura 3.6 no constituyen la totalidad de las muestras extraídas de los contenedores, debido a que hubieron réplicas que se perdieron. Esta pérdida no permitió un posterior análisis estadístico para el caso del amonio, por lo que la Tabla 3.4 sólo muestra los resultados de los ANOVAS realizados para las concentraciones de PRS y PDT.

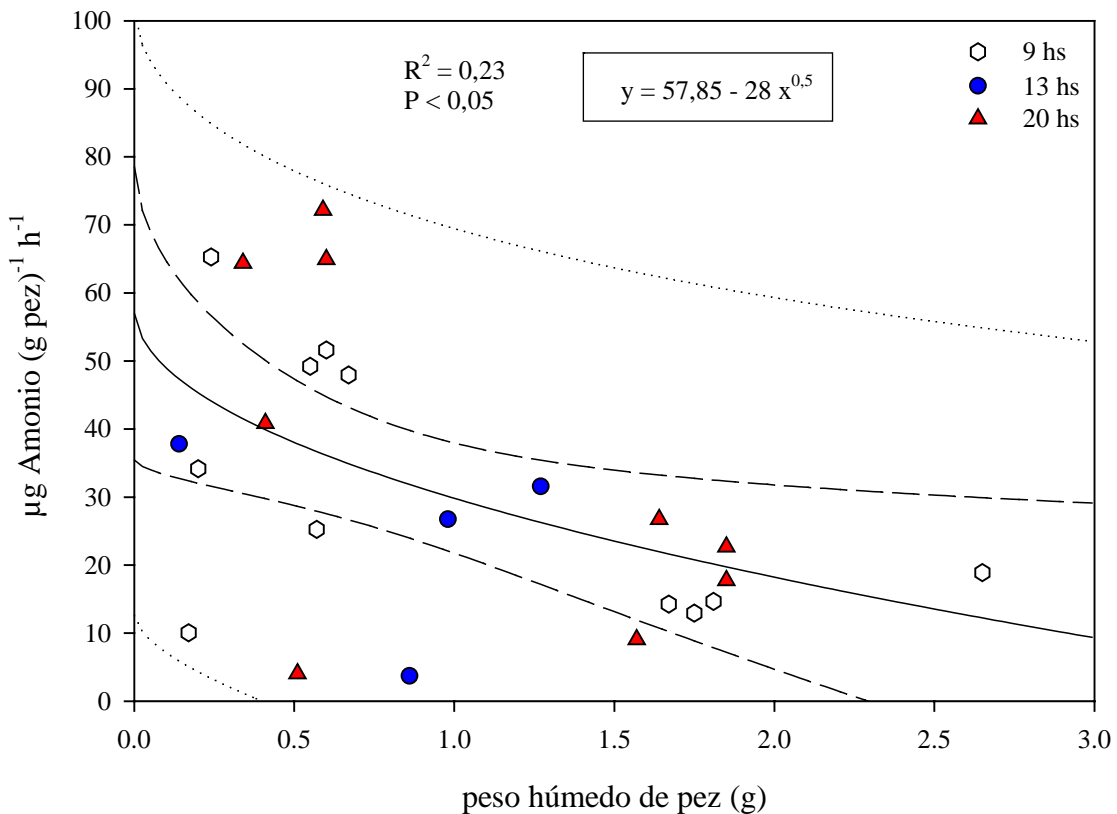


Figura 3.6. Concentraciones de amonio liberados en función de los diferentes tamaños *G. maculatus*, a diferentes horas del día (puntos de diferente color). Valores expresados en una relación masa específica. — curva de ajuste; ---- intervalo de confianza (95%); intervalo de predicción.

El efecto del tiempo en el reciclado de PRS y PDT varía con el tamaño del pez (interacción significativa tamaño x horario, Tabla 3.4). En los peces pequeños la excreción de PRS se mantiene aproximadamente constante durante todo el ciclo diario, mientras que en los peces medianos la excreción durante la tarde y la noche



es mayor a la producida durante la mañana, y en los peces grandes la excreción de la noche es mayor a la producida durante la mañana y la tarde (Figura 3.7). La excreción del PDT durante el ciclo diario fue similar a la del PRS (Figura 3.8) para los 3 tamaños de *G. maculatus*. Si bien los peces pequeños excretaron en todo momento mayor cantidad de PRS y PDT por unidad de masa, sólo existieron diferencias significativas en los horarios de la mañana y la tarde pero no así en el horario de la noche (Figuras 3.7 y 3.8, Tabla 3.5). Durante la mañana, el reciclado que produjeron los peces pequeños tanto de PRS como PDT, difirió significativamente del reciclado que produjeron los peces medianos y grandes (Figuras 3.7 y 3.8, Tabla 3.5). No obstante, durante la tarde el reciclado de los peces medianos se aproximó al de los peces pequeños difiriendo estos dos del reciclado producido por los peces grandes (Figuras 3.7 y 3.8, Tabla 3.5). En el horario de la noche los peces grandes aumentaron su reciclado por unidad de masa, y aunque siguieron reciclando menos que los tamaños más chicos, las diferencias no fueron significativas (Figuras 3.7 y 3.8, Tabla 3.5).

Tabla 3.4. Resultados de ANOVA de dos vías para las concentraciones de fósforo reactivo soluble (PRS) y fósforo disuelto total (PDT) a diferentes horas del día y diferentes tamaños de peces. * diferencias significativas; n.s.: sin diferencias significativas.

Variable	Factor	Valor P	
PRS	Tamaño	<0,001	*
	Horario	0,004	*
	Tamaño x Horario ¹	0,042	*
PDT	Tamaño	<0,001	*
	Horario	0,868	n.s.
	Tamaño x Horario ¹	0,024	*

¹ Para apertura de interacción ver Figuras 3.7 y 3.8 y Tabla 3.5.

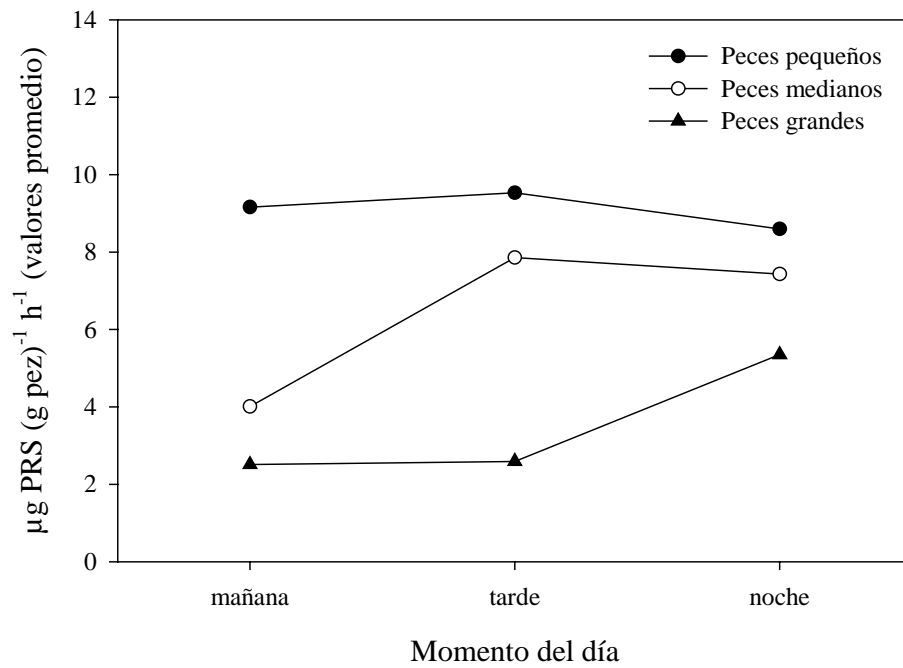


Figura 3.7. Gráfico de apertura de la interacción Tamaño x Horario, para el caso del PRS (para resultados estadísticos ver Tabla 3.5).

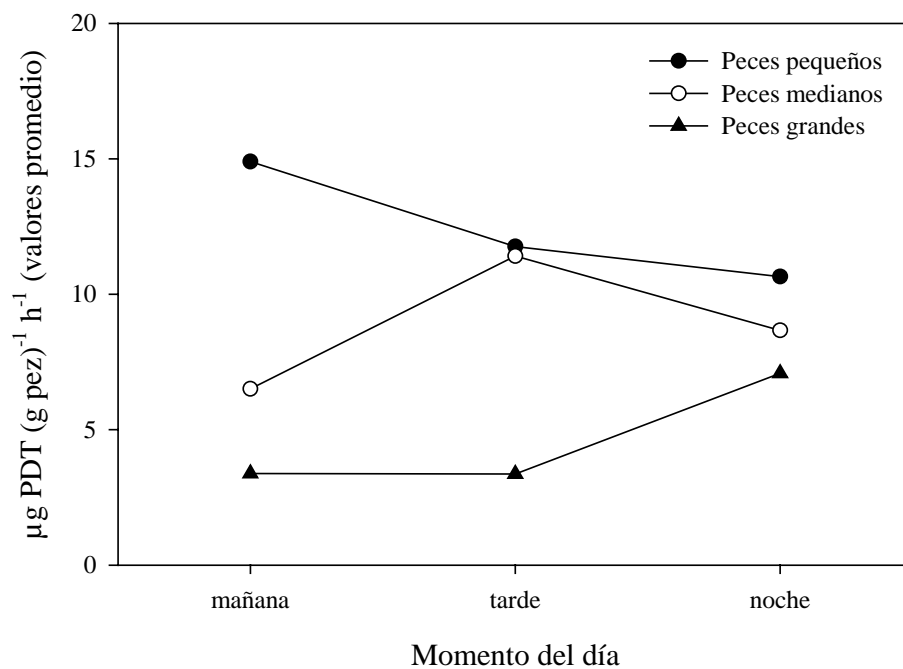


Figura 3.8. Gráfico de apertura de la interacción Tamaño x Horario, para el caso del PDT (para resultados estadísticos ver Tabla 3.5).



Tabla 3.5. Resultados de la apertura de la interacción Tamaño x Horario para el PRS y el PDT. A y B representan grupos con diferencias significativas luego de aplicar el test a posteriori de Tukey entre medias de los tratamientos; P: peces pequeños; M: peces medianos; G: peces grandes; * diferencias significativas; n.s.: sin diferencias significativas; gl tratamiento = 2; gl error = 30.

Variable	Valor F	Valor P		Tamaños			
				P	M	G	
PRS {	Tamaño mañana	16,95	< 0,001	*	A	B	B
	Tamaño tarde	12,56	< 0,001	*	A	A	B
	Tamaño noche	3,27	> 0,05	n.s.	A	A	A
PDT {	Tamaño mañana	17,67	< 0,001	*	A	B	B
	Tamaño tarde	6,75	< 0,01	*	A	A	B
	Tamaño noche	1,60	> 0,05	n.s.	A	A	A

La relación PRS/PDT mostró que el fósforo disuelto total liberado por *G. maculatus* estuvo constituido en su mayor parte por fósforo reactivo soluble debido a que los valores de dicha relación estuvieron casi en su totalidad por encima de 0,5 (Figura 3.9). De esta manera, una gran proporción del fósforo liberado por *G. maculatus* se encuentra rápidamente disponible para algas y bacterias, favoreciendo así el incremento de la producción primaria y bacteriana. La relación PRS/PDT es similar en todos los tamaños de peces dado que aunque la pendiente de la recta en función del tamaño de *G. maculatus* es positiva, ésta resulta muy pequeña y no significativa (Figura 3.9).

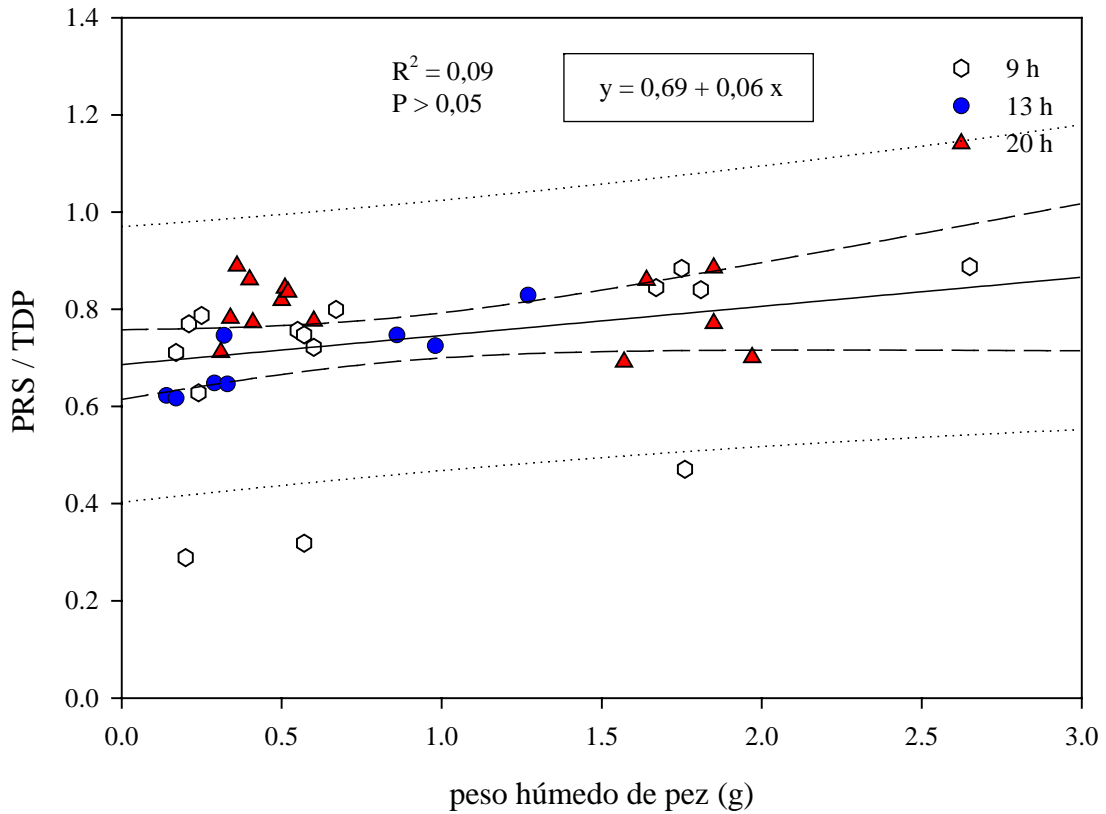


Figura 3.9. Relación PRS/PDT para los diferentes tamaños de *G. maculatus* a diferentes horas del día (puntos de diferente color). — recta de ajuste; ---- intervalo de confianza (95%); intervalo de predicción.



DISCUSIÓN

Se ha estudiado que *G. maculatus* realiza migraciones intralacustres a lo largo de su ontogenia donde juveniles y adultos ocuparían la zona litoral y bentónica del lago, y las larvas estarían distribuidas en la zona limnética (Cussac et al. 1992, Barriga et al. 2002). La captura de los peces utilizados en este experimento fue realizada en la zona litoral del lago, pero su contenido estomacal de la mañana y la tarde reflejó un claro predominio de *Ceriodaphnia dubia*. Dado que este cladóceros es de origen pelágico (Balseiro com. pers.) encontrándose en el lago Moreno mayormente distribuido a los 30 m de profundidad durante el día (Balseiro et al. 2004), resulta evidente que los peces realizan migraciones diarias entre la zona litoral y pelágica en búsqueda de sus presas. De esta manera *G. maculatus* aprovecha tanto la riqueza de las presas pelágicas como así también las presas litorales. Todos los tamaños adultos de *Galaxias* tienen una alta selectividad hacia *C. dubia* dado que durante el experimento, todos presentaron sus estómagos llenos de dicho cladóceros. Por otro lado, juveniles de *G. maculatus* tienen la capacidad de depredar sobre *Ceriodaphnia* aún cuando sus densidades resultan indetectables a través de los métodos de muestreo de zooplancton (Modenutti et al. 1993). Es claro entonces que *Ceriodaphnia* representa una presa de gran valor para *G. maculatus* por lo que este pez se mueve hacia la zona pelágica en búsqueda de dicha presa. Sin embargo, realizar estas migraciones bajo la luz del día implica un gran riesgo para *G. maculatus* dado que este pez es presa común de muchas especies ictiófagas como *P. trucha*, *S. trutta*, *O. mykiss* y *O. hatcheri* (Macchi et al. 1999). Por esta razón, *G. maculatus* busca refugio y protección en la oscuridad, y en la complejidad espacial de macrófitas y parches de vegetación sumergida durante las horas del día. A pesar que las presas son más fáciles de ver y más abundantes en la zona pelágica que en la zona litoral, los depredadores no se arriesgan a alimentarse en aguas abiertas durante las horas del día para evitar caer como presas de otro depredador visual, y sólo salen de su refugio al anochecer (Gliwicz 2003).

Para la mayoría de los peces, tanto el refugio como la abundancia de alimento están relacionados con la intensidad de luz y ésta cambia con la profundidad, turbidez y radiación recibida (Gliwicz 2003). Es evidente que la luz del día beneficia la visión



de *G. maculatus* a la hora de detectar a *C. dubia*, pero esta luz beneficia aún más la visión de los peces piscívoros. Por esta razón alimentarse a plena luz del día fuera de la protección hallada en la costa puede resultar ser muy costoso, convirtiendo al hábitat en un lugar extremadamente beneficiado para los peces piscívoros. *G. maculatus* debe entonces moverse hacia la zona pelágica en horas de la noche aprovechando lo que se denomina “ventana antidepredadora”. El concepto de “ventana antidepredadora” fue desarrollado por Clark & Leavy (1988) en donde se postula que los movimientos diarios de los peces planctívoros seguirían el nivel de iluminación que está justo entre dos intensidades críticas de luz: el mínimo de iluminación necesaria para que un depredador piscívoro vea a los peces planctívoros y el mínimo de iluminación necesaria para que los peces planctívoros localicen a sus presas. Clark & Levy (1988) asumieron que en ambos procesos de depredación (planctívoro y piscívoro), las tasas de depredación están relacionadas a un rango de detección visual. Sin embargo, el rango de detección en piscívoros debe ser mayor que el de los planctívoros ya que la abundancia de los peces planctívoros es órdenes de magnitud inferior que las del zooplancton. De esta manera, un depredador piscívoro necesita ver sus presas desde una distancia mayor que la que necesita un pez planctívoro para detectar sus presas. El rango de detección decrece con la profundidad o el avance de la oscuridad. Como resultado, existe un estrato de la columna de agua con un nivel de iluminación intermedia denominada “ventana antidepredadora”, donde el pez planctívoro escapa de la depredación pero logra detectar a sus presas. Durante la tarde, este estrato se mueve gradualmente hacia arriba en la columna de agua permaneciendo durante la noche cerca de la superficie y regresando a las capas profundas en la mañana. Esta ventana antidepredadora se hace más marcada en ambientes transparentes que en ambientes turbios (Gliwicz 2003). Siendo el lago Moreno un ambiente altamente transparente se puede asumir que *G. maculatus* realizaría un forrajeo nocturno o crepuscular en la columna de agua en búsqueda de las presas pelágicas utilizando la “ventana antidepredadora”, mientras que encuentra refugio en la zona litoral durante el día. Los estómagos de *G. maculatus* llenos de *C. dubia* durante los horarios de la mañana (9 hs) y la tarde (13 hs) (Tabla 3.2), reflejan la migración de este pez hacia la zona pelágica durante las horas de la noche ya que la digestión de los contenidos estomacales emplea algunas



horas. Los contenidos estomacales del muestreo de la noche (20 hs), reflejan lo consumido durante la tarde en la zona litoral mientras *G. maculatus* se refugiaba de la depredación por otros peces.

Los movimientos diarios realizados por *G. maculatus* entre una zona y otra propagan la contribución de nutrientes hacia la zona limnética ya que *Galaxias* transporta hacia allí los nutrientes consumidos en la zona litoral. Esto genera una llegada de nuevos nutrientes a la zona pelágica, favoreciendo la regeneración de fósforo y nitrógeno y el crecimiento algal. Es evidente que *Galaxias* promueve un reciclado de fósforo y nitrógeno, ya sea por consumir presas pelágicas o presas litorales, quedando esto demostrado durante el desarrollo de esta tesis. Es indudable también que estos nutrientes pueden ser aprovechados por las algas generando un incremento de su biomasa. Sin embargo, hasta aquí la fracción de fósforo que resulta inmediatamente disponible para las algas y bacterias no había podido ser detectado como forma de excreción de *G. maculatus*. Esto se debió a que en los experimentos presentados en los capítulos I y II, el PRS fue aprovechado por las algas y probablemente las bacterias, sin ser detectado en los análisis químicos. La eliminación de algas y bacterias a través del filtrado realizado en el experimento de este capítulo, permitió detectar qué proporción de fósforo es liberado por *G. maculatus* en forma de PRS. Aquí se demuestra que el PRS es liberado en grandes cantidades existiendo una alta relación PRS/PDT, y permitiendo ésto un gran e inmediato aprovechamiento por parte de algas y bacterias del fósforo liberado por *G. maculatus*.

En el capítulo II, donde los peces fueron expuestos a una dieta exclusivamente pelágica se demostró que los peces de menor tamaño generan un mayor reciclado de nutrientes masa específico, debido a sus mayores tasas metabólicas. Aquí se muestra que esto es cierto independientemente de la dieta que este pez ingiera. Sin embargo, un incremento en la proporción de larvas y adultos de insectos en la dieta de *G. maculatus*, parece aumentar el reciclado de nutrientes que este pez promueve. Es así que durante la noche, los tamaños más grandes (con mayor proporción de este tipo de dieta) (Tabla 3.2), se acercaron al reciclado masa específico generado por los peces más pequeños (Figuras 3.7 y 3.8).



Los peces mantienen un activo control de los contenidos de nutrientes dentro de los tejidos, independientemente del contenido en nutrientes del alimento que consumen (Sterner & George 2000). Una variación en los ítems alimenticios puede entonces traer aparejado cambios en el reciclado de nutrientes por parte de los peces, relacionados a las variaciones en los contenidos de nutrientes de las diferentes presas. En *G. maculatus* se observó una dieta variada a lo largo del ciclo diario, ya que a la mañana y la tarde se encontraron estómagos con predominio de presas pelágicas, y a la tarde los estómagos revelaron un predominio de dieta litoral. A pesar que a la noche los peces más pequeños presentaron una gran proporción del cladóceros *Bosmina longirostris* dentro de sus estómagos, puede considerarse que existió, al igual que en los otros tamaños de peces, un predominio de presas litorales ya que este cladóceros puede encontrarse tanto en la zona pelágica como en la zona litoral bajo el refugio de las macrófitas sumergidas *Potamogeton linguatus* y *Schoenoplectus californicus* (Bastidas 2004).

Considerando que la excreción de lo consumido se da tempranamente en el proceso digestivo (aproximadamente 8 horas) (Mather et al. 1995), sólo en los peces más grandes se observó un cambio en las tasas de excreción de fósforo relacionado al cambio de dieta experimentado en las horas del día. Al cambiar a una dieta litoral estos peces aumentaron el reciclado masa específico de fósforo aproximándose al reciclado producido por los peces de menor tamaño (Figuras 3.7 y 3.8). Esto podría explicarse en base a lo expuesto por Penczak (1985), quien postula que los insectos litorales tienen mayor contenido de P, con lo cual es lógico que *G. maculatus* excrete mayores cantidades de P luego de alimentarse de estas presas. Sin embargo dicha aseveración no ha podido ser probada ya que la relación N:P varía enormemente entre las especies (Sterner & Elser 2002). Si fuera cierto que un cambio hacia una dieta bentónica acarrea mayor reciclado de P, no se encuentra una explicación lógica para el aumento en el reciclado de P de los peces medianos durante la tarde ya que sin existir un cambio de dieta (Tabla 3.2), hubo un incremento en el reciclado de fósforo de estos peces (Figuras 3.7 y 3.8). En los peces más pequeños, el cambio en la dieta a lo largo del ciclo diario no tuvo mayor influencia en el reciclado de fósforo (Figuras 3.7 y 3.8) probablemente debido a que en estos tamaños de *G. maculatus* siguieron predominando los cladóceros como

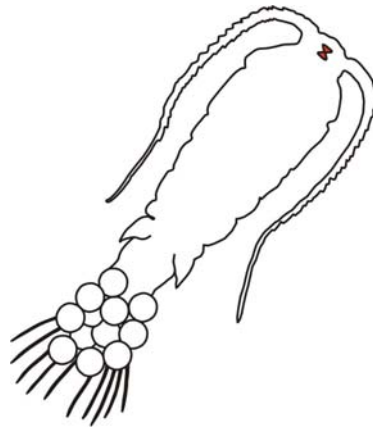


presas más abundantes. Es muy probable que los cambios de dieta observados en *G. maculatus* acarreen variaciones en el reciclado de nutrientes, principalmente en el reciclado de fósforo debido a que la excreción del P es más variable que la excreción del N (Mather et al. 1995), pero no resulta clara la dirección de dicho cambio a través de los experimentos realizados en el lago Moreno.

Mather et al. (1995) exponen que las tasas de excreción de P y N son máximas tempranamente en el proceso digestivo y que disminuyen con el tiempo. Así mismo, las tasas de excreción del P disminuyen más tempranamente que las tasas de excreción del N, y que peces que se han alimentado en el último tiempo (dentro de las últimas 8 horas) poseen las mayores tasas de excreción de fósforo. Dado que *G. maculatus* presentó el estómago lleno durante los tres momentos de captura (mañana, tarde y noche) es de esperar que sus tasas de excreción sean altas durante todo el día, y que las variaciones en estas tasas se deban al cambio de dieta más que a variaciones en la tasa de alimentación.

CAPÍTULO IV

CASCADA TRÓFICA CON INVERTEBRADOS (EXPERIMENTOS DE CAMPO Y LABORATORIO)



INTRODUCCIÓN

La cascada trófica predice que los cambios que se producen en el tope de la cadena alimentaria causan modificaciones en los niveles más bajos, afectando a la biomasa fitoplanctónica (Carpenter et al. 1985). En este escenario, los peces son considerados especies clave (Benndorf 1995), mientras que los depredadores invertebrados parecerían tener menor influencia; sin embargo, se ha demostrado que son importantes promotores de la mortalidad del zooplancton herbívoro (Black & Aristón 1988, Wojtal et al. 1999, O'Brien 2001).

El posible impacto de los depredadores invertebrados en las cadenas alimentarias de los lagos es difícil de predecir, debido a que al mismo tiempo son depredadores y presas (Luecke et al. 1992). En el Hemisferio Norte, el cladóceros depredador *Leptodora kindtii* (Focke) puede ser considerado como un efectivo reductor del



zooplancton herbívoro, disminuyendo de esta manera las tasas de filtrado (Herzig & Auer 1990, Arndt et al. 1993), aunque el consecuente control de la biomasa algal es leve (Gliwicz 1977). Por otro lado, el copépodo depredador *Heterocope septentrionalis* Juday & Muttkowski fue capaz de reducir a *Daphnia pulex* Leydig y *Bosmina longirostris* en las lagunas árticas (O'Brien 2001); y en el lago Kinneret, los copépodos ciclopoideos *Mesocyclops oregonus* Onabamiro y *Thermocyclops dybowskii* (Landé) produjeron también un gran efecto de depredación sobre el zooplancton herbívoro (Blumenshine & Hambright 2003). En los experimentos realizados por Vanni & Findlay (1990), la larva de Diptera *Chaoborus americanus* (Johannsen) deprimió al zooplancton herbívoro y sus tasas de filtrado, pero esto no se reflejó en un incremento del fitoplancton.

En ambientes con peces la abundancia de los depredadores invertebrados es disminuida debido a que éstos poseen generalmente mayor tamaño corporal que el zooplancton pastoreador y por ende mayor vulnerabilidad a la depredación visual de los peces (Gliwicz & Pijanowska 1989). La depredación por peces está inversamente relacionada con el tamaño de los individuos y la intensidad de pigmentación de las presas ya que son las presas más grandes y coloridas las que logran verse a mayor distancia, proporcionando al pez una mayor distancia de reacción hacia dichas presas (Gliwicz 2003). Así, los grandes y coloridos zoopláncteres son muchas veces excluidos de los ambientes con peces, dominando aquí las especies de pequeño tamaño. Sin embargo, el refugio que proporciona la oscuridad de las capas profundas de la columna de agua es ampliamente aprovechado por zoopláncteres en las horas del día para evadir la depredación visual de los peces (Gliwicz 2003). En este sentido las especies más conspicuas tienen mayor amplitud de migración ya que muchas veces estas especies no pueden sobrevivir a la depredación por peces sin el refugio encontrado en las zonas profundas (Gliwicz 2003).

En los lagos andinos pertenecientes a la cuenca del Futaleufú (Chubut, Argentina) se ha observado la presencia del copépodo depredador *Parabroteas sarsi* Daday (José de Paggi & Paggi 1985, Pizzolón et al. 1995). Esta es una especie de copépodo calanoideo centropágido de gran tamaño que habita tanto lagunas temporarias sin peces, como lagos profundos y con peces de la Patagonia y la Antártida (José de



Paggi & Paggi 1985, Heywood 1970). Estudios realizados previamente en lagunas temporarias indican que este copépodo depredador puede acceder a una gran variedad de presas incluyendo rotíferos y cladóceros (Balseiro & Vega 1994, Vega 1995, Diéguez & Balseiro 1998). Si bien ha sido indicada la presencia de *P. sarsi* en lagos profundos y con peces (José de Paggi & Paggi 1985, Pizzolón et al. 1995), su impacto de depredación, su relación dentro de la cadena alimentaria planctónica de estos ambientes y su estrategia de evasión a la depredación visual de los peces permanece desconocida.

El objetivo de este capítulo es analizar el efecto de *P. sarsi* en la estructura del plancton de un lago profundo y con peces, y analizar cómo el efecto de este depredador se propaga a través de la cadena alimentaria. A su vez se analizará si la profundidad de la columna de agua podría otorgarle a *P. sarsi* un posible refugio vertical frente a la depredación de los peces.

Para el desarrollo de los experimentos con invertebrados se plantearon las siguientes hipótesis:

1. *P. sarsi* posee alguna estrategia que le permite escapar a la depredación visual de los peces del lago.
2. *P. sarsi* depredará sobre los crustáceos del lago afectando la constitución del zooplancton.
3. *P. sarsi*, siendo un depredador invertebrado, tendrá un efecto en cascada menor al producido por peces sobre el nivel de los productores primarios.



MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Lago Rivadavia

El lago Rivadavia (42°34' S; 71°39' O) se ubica dentro del Parque Nacional Los Alerces, y presenta un área de 21,7 Km², con una profundidad máxima de 147 m (Figura 4.1). El lago Rivadavia pertenece a la cuenca del Río Futaleufú, de vertiente Pacífica. Este lago se encuentra localizado a 500 m s.n.m, es de origen glaciar y posee una baja conductividad (24 µS cm⁻¹) (Modenutti et al. 2003). El lago Rivadavia es de régimen monomíctico cálido con estratificación durante primavera y verano, y la concentración de nutrientes es baja tanto en primavera como en verano. El fósforo total varía entre 5 y 7 µg l⁻¹ mientras que el fósforo disuelto total fue estimado entre 2,5 y 3,5 µg l⁻¹ (Modenutti et al. 2003), y los valores de amonio en 57,6 µg l⁻¹.

La comunidad zooplanctónica está constituida por rotíferos como *Synchaeta* spp., *Keratella* sp., *Polyarthra* sp., *Collotheca* sp. y *Gastropus* sp., el cladóceros de gran tamaño *Daphnia* cf. *commutata* Ekman (*Daphnia middendorffiana* Fischer sensu J.C. Paggi) y los copépodos calanoideos *Boeckella michaelsoni* (Mrázek) y *Parabroteas sarsi* (José de Paggi & Paggi 1985, Modenutti et al. 2003, Reissig et al. 2004). Las densidades del zooplancton del lago dependen de la profundidad y la hora del día, encontrándose las máximas densidades de los crustáceos entre los 30 y los 40 m de profundidad durante el mediodía y siendo éstas de 0,43 indiv. l⁻¹ para *D.* cf. *commutata*, 0,17 indiv. l⁻¹ para *P. sarsi* y 10 indiv. l⁻¹ para *B. michaelsoni* (Reissig et al. 2004).

La presencia de especies de gran tamaño dentro del zooplancton, como *D.* cf. *commutata* y *P. sarsi*, es característica de la cuenca del Futaleufú (Modenutti et al. 2003). El fitoplancton de red está dominado por diatomeas, crisofíceas, clorofíceas y dinoflagelados mientras que el nanoplancton está dominado por primnesiofíceas y criptofíceas (Modenutti et al. 2003, Reissig et al. 2004).

En el lago Rivadavia se han citado las siguientes especies de peces: *Galaxias platei*, *Aplochiton zebra* Jenyns, *Percichthys trucha* y *Odontesthes hatcheri* como peces



autóctonos y *Salmo trutta*, *Salvelinus fontinalis* y *Oncorhynchus mykiss* como salmónidos exóticos (Milano et al. 2002, Ruzzante et al. 2003).

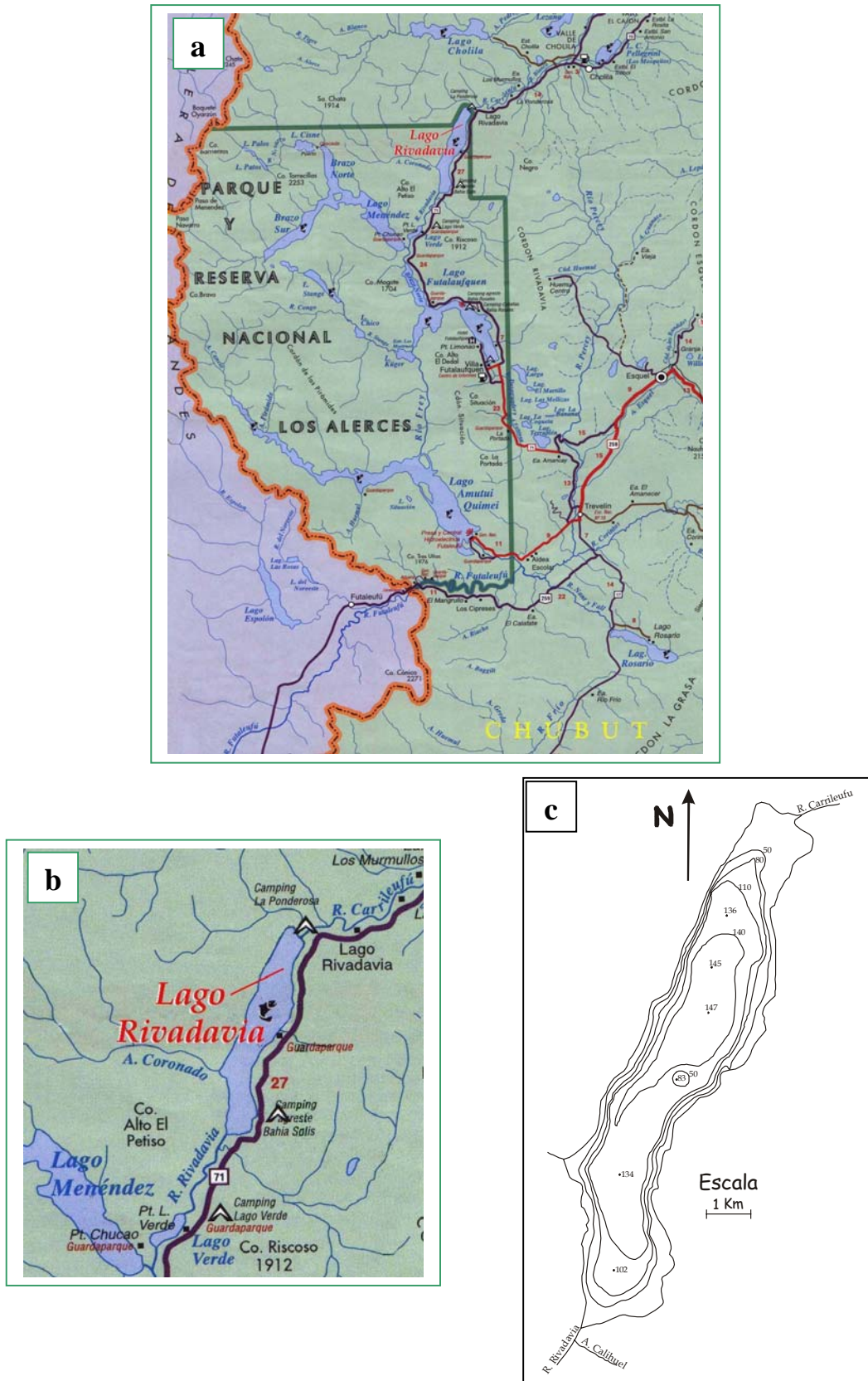


Figura 4.1. a) Mapa de referencia con la ubicación del lago Rivadavia b) Detalle de lago Rivadavia c) Detalle de lago Rivadavia con indicación de su batimetría.



ESTUDIOS DE CAMPO

Debido al escaso conocimiento sobre la comunidad planctónica del lago Rivadavia, se realizaron mediciones físico-químicas y biológicas a diferentes profundidades para interpretar mejor las interacciones que mantienen los organismos en este ambiente. Dichas mediciones se llevaron a cabo entre los meses de diciembre de 2000 y marzo de 2001, realizando muestreos de distribución vertical del zooplancton y mediciones de tamaños y hábito alimenticio de algunos de los zoopláncteres dominantes en el ambiente.

Mediciones biológicas y físico-químicas del ambiente

Para la caracterización del lago se midieron perfiles de luz y temperatura desde los 0 a los 60 metros de profundidad, utilizando un radiómetro sumergible PUV 500B (Biospherical Instruments). Se tomaron muestras de agua desde los 0 a los 50 metros, con intervalos de 10 metros, para los análisis de nutrientes y clorofila *a* siguiendo las metodologías descriptas en el capítulo I. El análisis de carbono orgánico disuelto (COD) fue desarrollado siguiendo a Modenutti et al. (2000).

Estudio sobre la comunidad zooplanctónica del lago Rivadavia

- *Parabroteas sarsi*

Se obtuvieron y midieron individuos de la población de *P. sarsi* del lago Rivadavia para ser comparados con las mediciones realizadas en otros ambientes a individuos de la misma especie. Se midió el largo total del cuerpo desde el extremo anterior del cefalotórax hasta el extremo posterior de las ramas furcales excluyendo las setas, de 30 individuos adultos de cada sexo. Para ello se utilizó un microscopio estereoscópico con ocular graduado. La coloración de los individuos también se tomó en cuenta en la comparación de los individuos de diferentes ambientes. Estos datos fueron comparados con datos de la población de *P. sarsi* presente en la laguna Fantasma (laguna temporaria y sin peces, cercana a la ciudad de Bariloche), así



como también con datos de poblaciones de otros ambientes citados en la literatura. Los datos bibliográficos se refieren a tamaños medios y no se incluyen el número de individuos medidos, ni las medidas de dispersión. Por esta razón, las comparaciones estadísticas de los tamaños se realizaron con los datos de mediciones propias, tanto de la población del lago Rivadavia, como de la población de la laguna Fantasma, no pudiéndose incluir en este análisis los datos de la literatura.

- *Boeckella michaelsoni*

Dado que el copépodo *B. michaelsoni* domina el grupo de crustáceos dentro del lago Rivadavia, se decidió realizar un análisis del papel que cumple este copépodo dentro de la comunidad planctónica de este lago. Para esto se realizó el estudio de las mandíbulas con el fin de analizar el tipo de alimentación que posee, y sus posibles efectos sobre niveles inferiores de la cadena trófica. Para ello, 20 mandíbulas fueron disecadas bajo microscopio estereoscópico y montadas en un portaobjetos con polivinil alcohol-lactofenol. Estos preparados fueron observados bajo microscopio óptico y las imágenes se analizaron con el programa Image Pro Plus (Media Cybernetics). Siguiendo la metodología de Green & Shiel (1999) se calculó el Edge Index, el cual clasifica 3 tipos de alimentación: carnívoro (valores > 900), omnívoro (valores entre 500 y 900) o herbívoro (valores < 500).

$$\text{Edge Index} = \sum \left(\frac{w_i}{W} \times \frac{h_i}{H} \times 10^4 \right) / N$$

Para el cálculo de este índice se requiere de la medición de las distancias entre los dientes mandibulares del copépodo (Figura 4.2), las cuales fueron determinadas utilizando el mismo programa de computación.

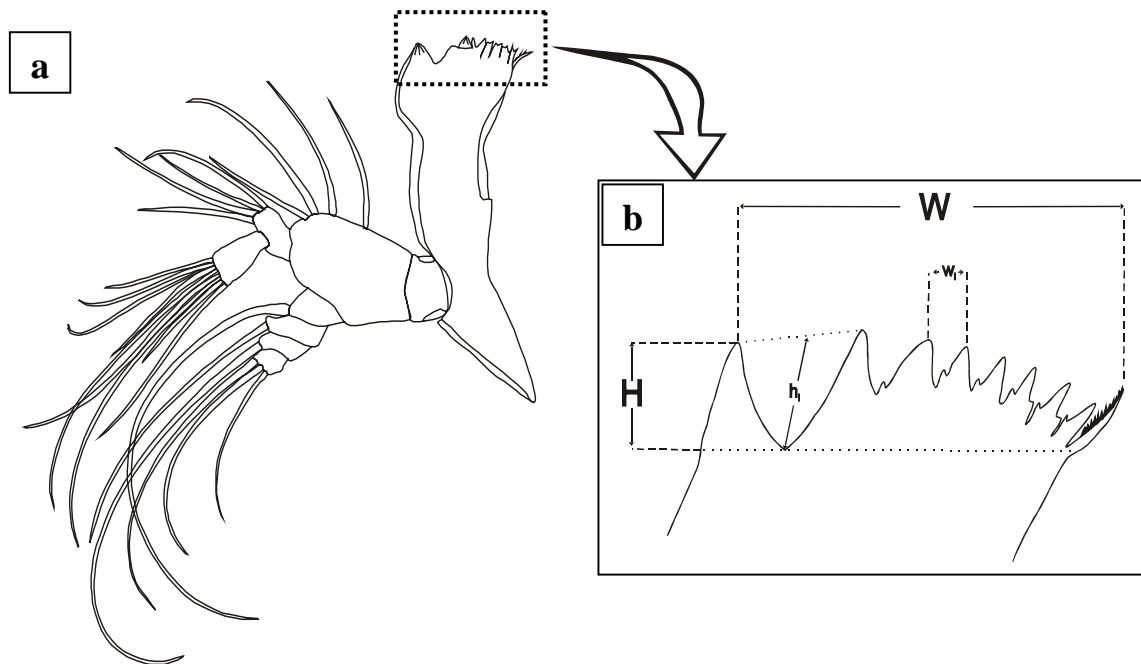


Figura 4.2. a) Detalle general de la mandíbula de copéodos b) Detalle de la región molar de la mandíbula, con indicación de las distancias requeridas en el cálculo del Edge Index (Green & Shiel 1999).

Distribuciones verticales

A fines de la primavera del año 2000 (comienzos de diciembre), se estudiaron las distribuciones verticales del zooplancton en dos horarios diferentes: mediodía (12 horas) y noche (21 horas; una hora después del ocaso). Para este estudio, se realizaron barridos verticales con 2 redes de cierre de 48 y 202 μm de tamaño de malla, respectivamente (red Bongo). Estos barridos se realizaron en los siguientes intervalos de profundidades: 0-5 m, 5-10 m, 10-20 m, 20-30 m y 30-40 m. De las redes de 202 μm se sacaron las muestras para la cuantificación de los crustáceos, para lo cual se utilizaron cámaras Bogorov de 5 ml y microscopio estereoscópico. Las muestras de las redes de 48 μm fueron utilizadas para cuantificar a los rotíferos, con la utilización de cámaras Sedgwick-Rafter de 1 ml bajo microscopio óptico.



EXPERIMENTOS DE CAMPO EN MICROCOSMOS

El propósito de estos experimentos fue evaluar el efecto del copépodo depredador *P. sarsi* sobre la estructura del plancton del lago Rivadavia. En estos experimentos, se evaluó la propagación del efecto del depredador sobre los distintos niveles de la cadena trófica.

Diseños experimentales

Se llevaron a cabo 2 series de experimentos en clausuras, el primer experimento se realizó en diciembre de 2000 (primavera tardía) y el segundo experimento se realizó en marzo de 2001 (verano tardío). En ambos experimentos, diferentes estructuras planctónicas, fueron expuestas a la acción del depredador *P. sarsi*:

- (1) Tratamiento Z: contenedores plásticos con agua filtrada a través de 55 μm y el agregado de *B. michaelsoni* y rotíferos (Figura 4.3).
- (2) Tratamiento Z+P: contenedores plásticos con agua filtrada a través de 55 μm y el agregado de *B. michaelsoni*, rotíferos y 5 adultos de *P. sarsi* (Figura 4.3).
- (3) Tratamiento Z+D+P: contenedores plásticos con agua filtrada a través de 55 μm y el agregado de *B. michaelsoni*, rotíferos, 5 adultos de *P. sarsi* y 5 adultos de *Daphnia cf. commutata* (Figura 4.3).

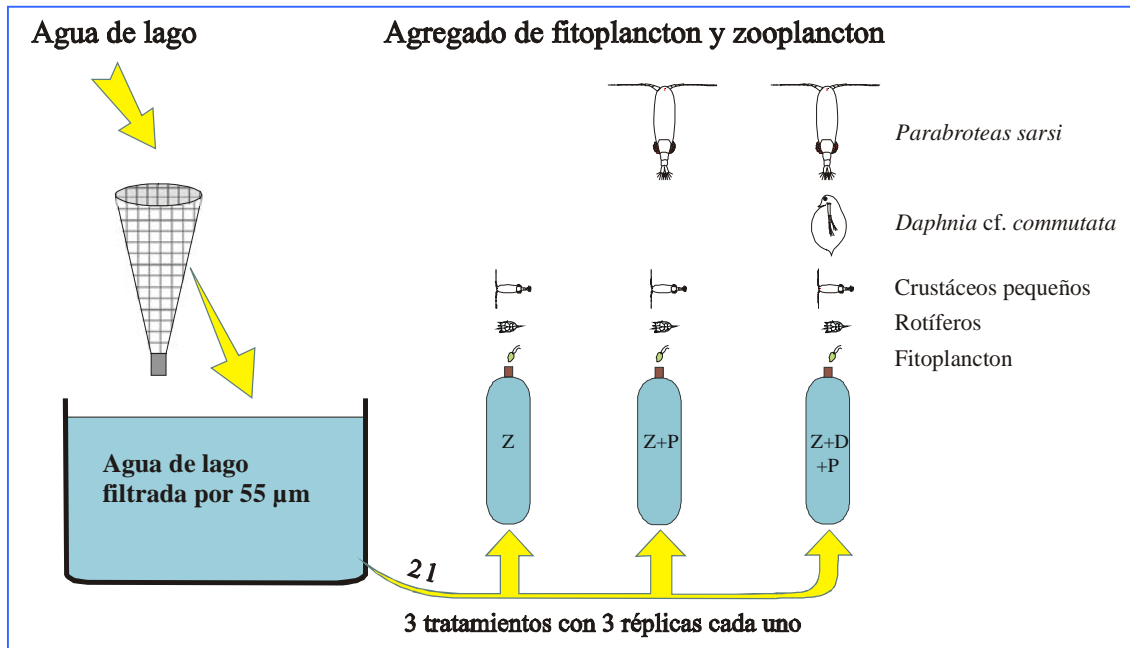


Figura 4.3. Esquema del armado de los microcosmos con detalle de los tres tratamientos.

Las respuestas fueron estudiadas sobre la biomasa de productores, como concentración de clorofila *a*, y sobre los cambios en densidad y composición del zooplancton.

El experimento de primavera fue denominado *experimento 1*, y el experimento de verano fue denominado *experimento 2*. El experimento 1 tuvo una duración de 48 horas, realizando los muestreos en los días 0, 1 y 2, mientras que el experimento 2 tuvo una duración de 72 horas, con muestreos en los días 0, 1, 2 y 3.

Para el experimento 1 se armaron 9 contenedores de cada uno de los 3 tratamientos, con un total de 27 contenedores. Nueve contenedores (3 réplicas de cada tratamiento), fueron llevados inmediatamente al laboratorio para los análisis de las condiciones iniciales, dejando incubar a los restantes contenedores en el lago, a una profundidad de 10 m (Figura 4.4). Cada 24 horas se retiraron 9 contenedores del lago (3 réplicas de cada tratamiento), para realizar los análisis en el laboratorio. La incubación terminó una vez transcurridas las 48 horas.

El mismo procedimiento se llevó a cabo para el experimento 2, pero dado que la incubación en este caso fue de 72 horas, este experimento fue armado con 36 contenedores iniciales.



Para el montaje de los contenedores, se colectó agua de lago de 20 metros de profundidad, utilizando un muestreador Schindler-Patalas de 12 litros de capacidad. Este agua fue filtrada a través de redes de 55 μm de malla y repartida entre los contenedores de experimentación (2 litros en cada uno de ellos) (Figura 4.3). Aproximadamente una hora antes de comenzar el experimento, el zooplancton fue colectado utilizando una red cónica de 55 μm de malla. Para colectar los zoopláncteres de menor tamaño (*B. michaelsoni* y rotíferos), se realizaron barridos verticales desde los 20 metros hasta la superficie, mientras que *Daphnia* y *Parabroteas* fueron colectados a mayor profundidad (barridos desde los 40 hasta los 20 metros de profundidad). Después de su captura, el zooplancton de menor tamaño fue aclimatado en un contenedor plástico, conteniendo 1 litro de agua de lago filtrada a través de redes de 55 μm . Posteriormente, se homogenizó este concentrado de zooplancton de menor tamaño, y con el uso de una pipeta graduada, se colocó aproximadamente la misma concentración de zoopláncteres, en cada uno de los contenedores de experimentación. Por otro lado, *Daphnia* y *Parabroteas* fueron separados manualmente de las muestras extraídas desde las zonas más profundas y colocados en recipientes con agua filtrada a través de 55 μm . La separación de *Daphnia* y *Parabroteas* se realizó mediante uso de pipetas plásticas y cada especie fue colocada en un recipiente distinto, con la previa verificación de que en dicho traspase no se acarrearán otras especies de zoopláncteres. Como último paso, 5 individuos adultos de *Daphnia* y/o *Parabroteas* fueron añadidos en los contenedores con tratamientos de Z+P y Z+D+P.

Los tratamientos no reflejan precisamente las abundancias naturales, ya que las abundancias de *P. sarsi* y *D. cf. commutata* fueron incrementadas.

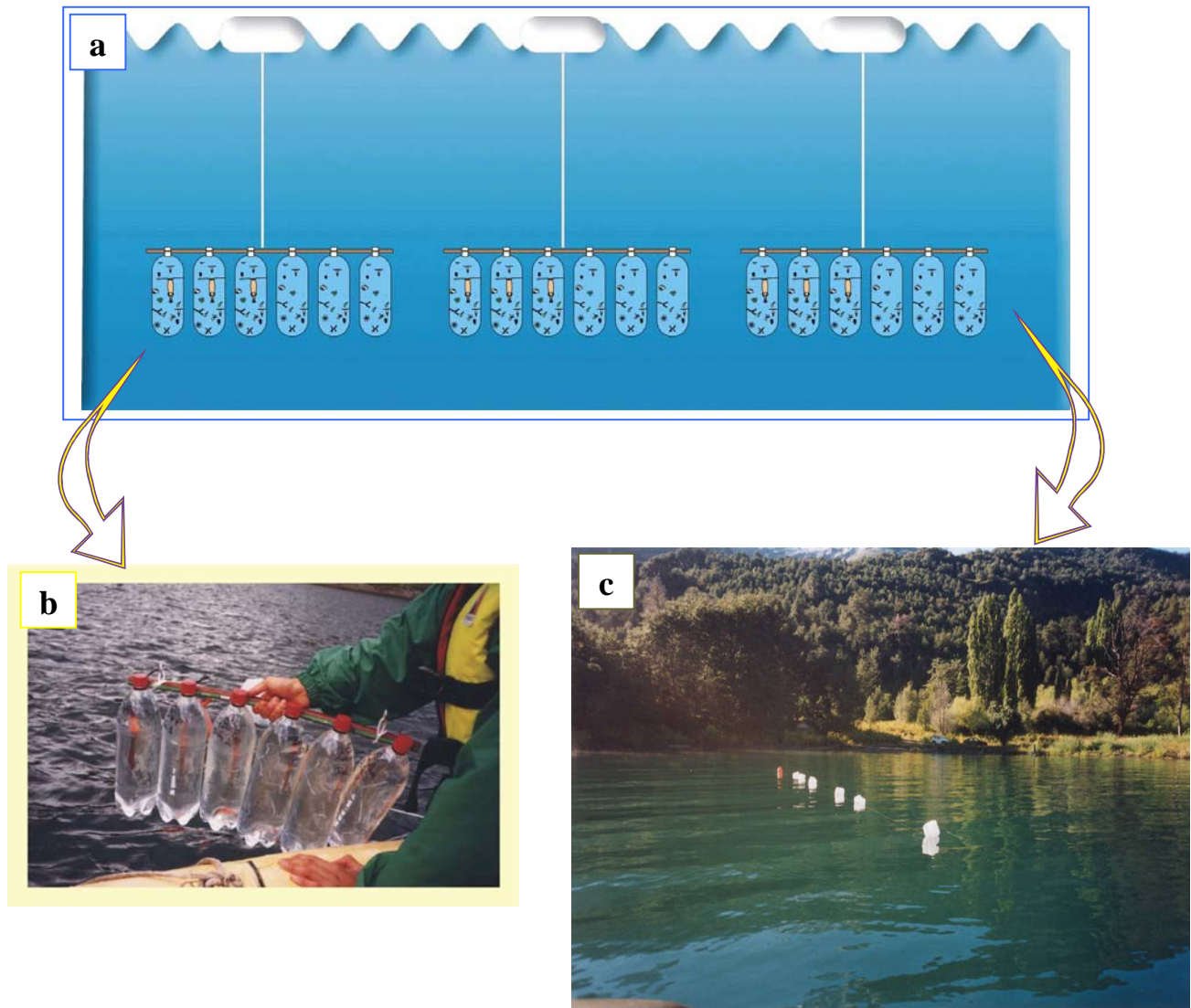


Figura 4.4. a) Esquema general de la incubación de los microcosmos en el lago b) foto de los microcosmos c) Foto del lago Rivadavia con la incubación de los experimentos.

Análisis de muestras en laboratorio

En todos los casos, las unidades experimentales de 2 litros fueron llevadas al laboratorio en contenedores térmicos cerrados y oscuros, dentro de la media hora de haber sido removidos del lago. En el laboratorio, un volumen de 150 ml fue utilizado para las determinaciones de clorofila *a*. Este volumen fue filtrado a través de filtros GF/F, y las concentraciones de clorofila fueron determinadas utilizando un



fluorómetro Turner AU10 luego de la extracción en etanol al 90% (Nusch 1980). Para las determinaciones de fitoplancton, 100 ml del agua fueron separados y fijados con lugol acético. Luego, el recuento fue realizado de acuerdo con la técnica de Utermöhl. Finalmente el zooplancton fue colectado con red de plancton de 55 μm de malla y fijados con una solución de formaldehído al 4 % para luego ser cuantificado en cámaras de Bogorov y cámaras de Sedgwick-Rafter como en todos los demás casos.

Cálculos realizados

Las tasas netas de crecimiento (g) del fitopláncton fueron determinadas igual que en el capítulo I, siguiendo Lehman & Sandgren (1985):

$$g = \ln (N_f / N_i) / \Delta t$$

donde, N_i = concentración algal inicial en células ml^{-1}

N_f = concentración algal final en células ml^{-1}

Δt = intervalo de tiempo involucrado entre una y otra medición

Análisis estadísticos

Las diferencias en las concentraciones de zooplancton y clorofila a , entre los distintos tratamientos fueron analizados a través de ANOVA de muestras repetidas en el tiempo, verificando previamente la homocedasticidad y normalidad de los datos. En caso de encontrar diferencias significativas entre tratamientos se aplicó el test de Tukey de comparaciones múltiples, con el fin de determinar los grupos homogéneos.



EXPERIMENTOS DE LABORATORIO (depredación por *P. sarsi*)

Diseños experimentales

Con el fin de evaluar el efecto de depredación de *P. sarsi* sobre *B. michaelsoni*, se llevó a cabo un experimento de laboratorio en el cual 20 ó 30 adultos de *B. michaelsoni* fueron expuestos a la depredación de diferentes estadios de *P. sarsi*. Los estadios de *P. sarsi* utilizados en los diferentes tratamientos fueron: hembras ovígeras, hembras no ovígeras y copepoditos III y IV (Figura 4.5).

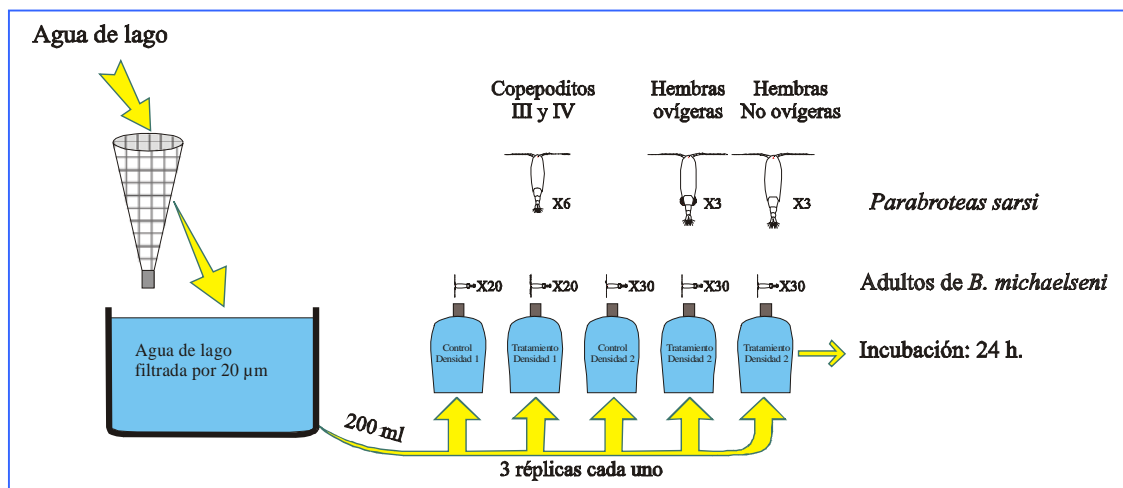


Figura 4.5. Esquema del armado de los experimentos en laboratorio con detalle de los tres tratamientos.

Los experimentos se llevaron a cabo en recipientes de 250 ml con 200 ml de agua del lago filtrada a través de 20 μm de malla, los cuales fueron mantenidos en la oscuridad a 15°C (Figura 4.5). El agua utilizada fue colectada a los 20 metros de profundidad el mismo día del experimento, y los ejemplares de *Boeckella* y *Parabroteas* fueron colectados a 20 y 40 m de profundidad, respectivamente. El experimento tuvo una duración de 24 horas. Una vez transcurrido ese lapso, se colectaron y contabilizaron los ejemplares vivos de *B. michaelsoni*, bajo microscopio estereoscópico.



Cálculos

Se calcularon las tasas de alimentación (TA) de *P. sarsi* siguiendo a Dodson (1984):

$$TA = [-\text{Ln} (N_f / N_i)] / (D.t)$$

N_f = concentración final de presas

N_i = concentración inicial de presas

D = concentración del depredador (en litros)

t = tiempo de exposición (en días)

Análisis estadísticos

El análisis de las diferencias en las tasas de alimentación de distintos estadios de *P. sarsi* se llevó a cabo a través de un ANOVA de una sola vía y test a posteriori de Tukey.



RESULTADOS

Mediciones biológicas y físico-químicas del ambiente

Durante el estudio, el lago estuvo térmicamente estratificado. En diciembre, el epilimnion tuvo una temperatura de 11,5°C, y 30 metros de profundidad, mientras que en marzo la capa de mixis estuvo a 14,7°C y se extendió por debajo de los 32 metros de profundidad. El nivel del 1% de irradiancia de PAR (zona eufótica) alcanzó los 20 metros de profundidad en ambas ocasiones (Figura 4.6). Las concentraciones de clorofila *a* mostraron una distribución casi homogénea en la zona eufótica y fue similar en ambos casos (1,60 $\mu\text{g l}^{-1}$ en diciembre y 1,65 $\mu\text{g l}^{-1}$ en marzo). Las concentraciones de nutrientes fueron bajas en ambas fechas (PT: 5 y 7 $\mu\text{g l}^{-1}$; PDT: 2,5 y 3,5 $\mu\text{g l}^{-1}$ en diciembre y marzo, respectivamente). El carbono orgánico disuelto (COD) fue bajo en ambas ocasiones (COD: 1,2 mg l^{-1}). La abundancia del fitoplancton del lago promedió entre las 490 células ml^{-1} en diciembre y las 450 células ml^{-1} en marzo. El nanoplancton (<20 μm) estuvo dominado por *Chrysochromulina parva* Lackey y *Rhodomonas lacustris* (Pascher & Ruttner) Javornicky. El fitoplancton de red estuvo mayormente compuesto por las crisíficeas *Dinobryon sertularia* Ehr. y *D. divergens* Imhof, el dinoflagelado *Gymnodinium paradoxum* Schilling y la clorofitas *Pandorina morum* Bory y *P. smithii* Chodat. Además, se observaron las diatomeas: *Synedra ulna* (Nit.) Ehr., *S. actinastroides* Lemm., *Aulacoseira granulata* (Ehr.) y *Asterionella formosa* Hassall. La relación nanoplancton:fitoplancton de red fue diferente en las dos ocasiones de muestreo, siendo mayor en primavera que en verano (6 en primavera y 0,5 en verano).

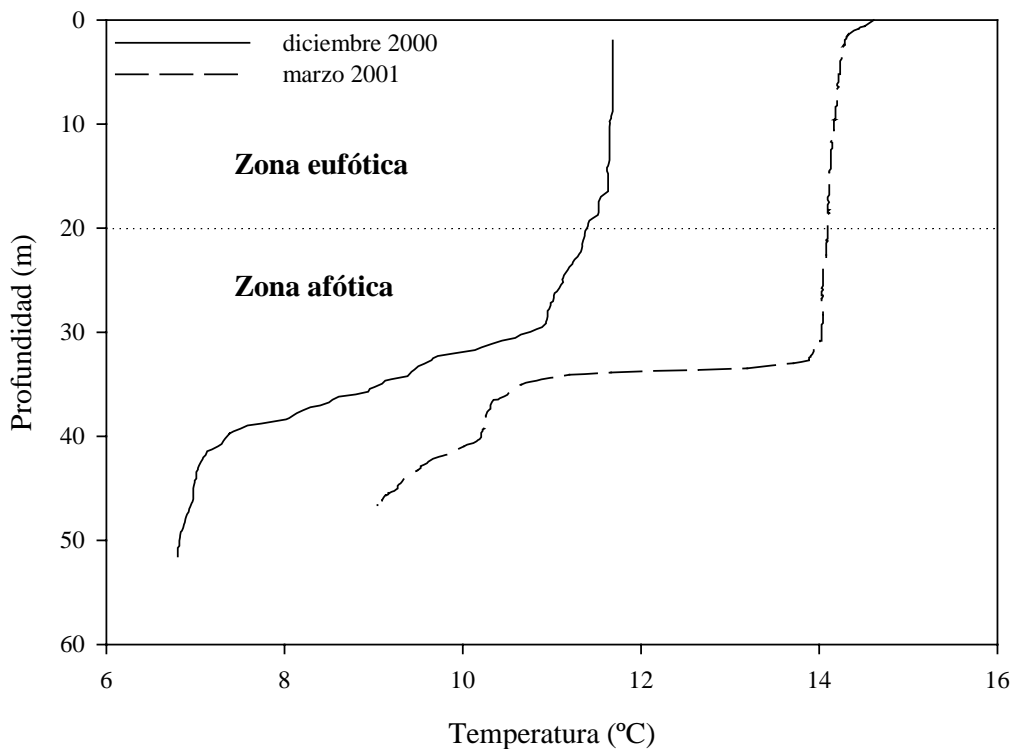


Figura 4.6. Perfiles de temperatura del lago Rivadavia en ambas fechas de experimentación. La línea punteada indica el límite inferior de la zona eufótica.

Distribuciones verticales del zooplancton

El zooplancton del lago estuvo dominado por rotíferos (*Keratella cochlearis* Gosse y *Synchaeta* spp.), mientras que *B. michaelsoni* dominó el grupo de crustáceos. Se observó una particular distribución vertical dentro del zooplancton. La distribución de los rotíferos fue similar al mediodía (12 hs) y a la noche (21 hs), aunque ocupó menor profundidad durante la noche (Figura 4.7). Esta leve variación en la distribución vertical de los rotíferos podría indicar que para estos zoopláncteres no existe una marcada diferencia horaria en las tasas de depredación o en la disponibilidad de alimento. Por otra parte, la capacidad de migración de los rotíferos es menos significativa que la de los crustáceos, por lo que no se esperan grandes variaciones entre el día y la noche. Contrariamente, *D. cf. commutata* y *B. michaelsoni* exhibieron las mayores diferencias en sus perfiles verticales, con las



mayores abundancias a los 30-40 m de profundidad durante el día, y en los 5-10 m de profundidad en el muestreo de la noche (Figura 4.7). Notablemente, el gran copépodo depredador *P. sarsi* no mostró diferencias y presentó sus mayores abundancias siempre en la zona afótica, a los 30-40 m de profundidad (Figura 4.7).

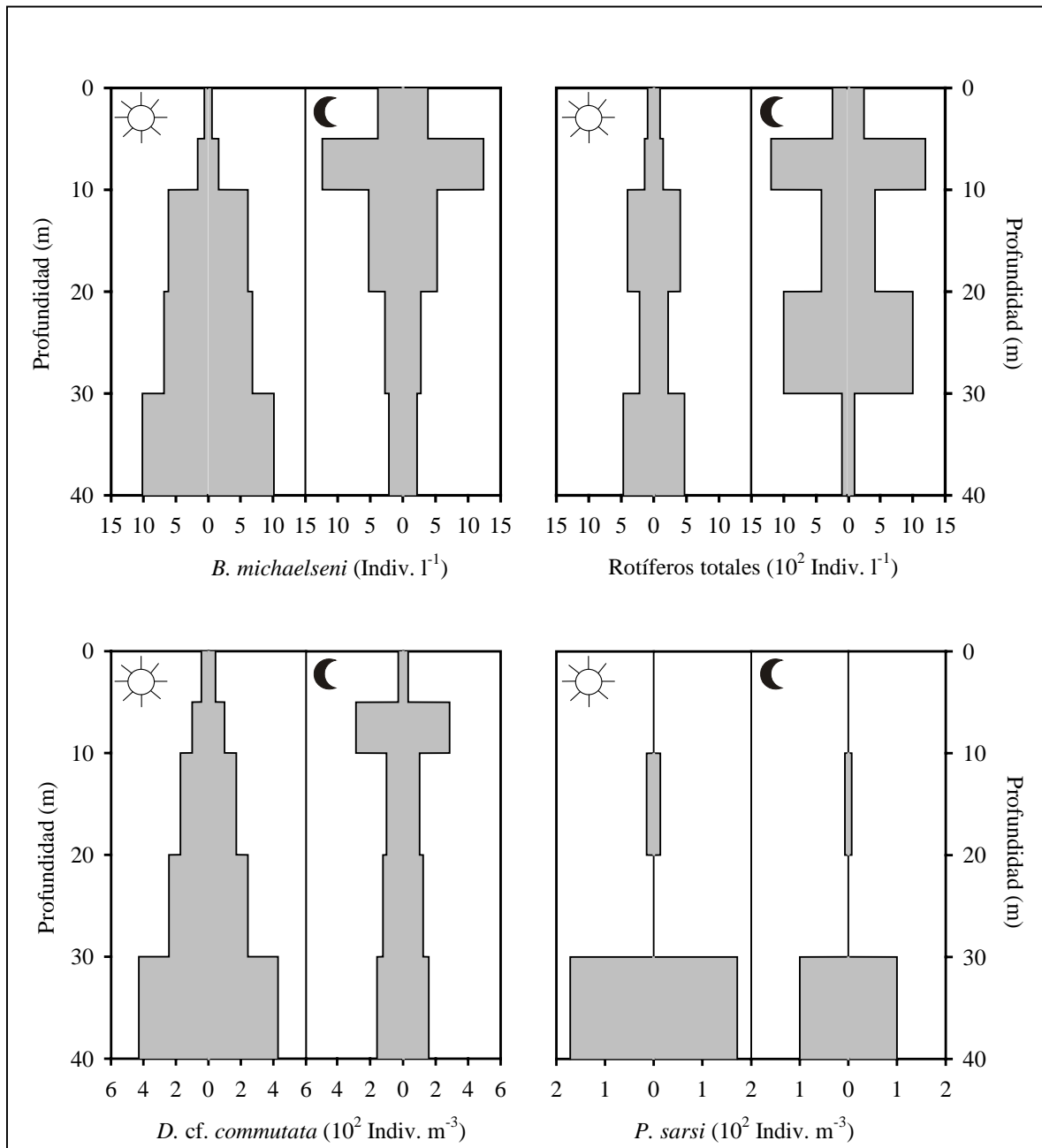


Figura 4.7. Distribución vertical del zooplancton del lago Rivadavia al mediodía (☀: 12 hs) y a la noche (☾: 21 hs), en diciembre de 2000. Las abundancias de *B. michaelsoni*, *P. sarsi* y *D. cf. commutata* incluyen todos los estadios.



Comparaciones de ejemplares de *Parabroteas sarsi* de diferentes ambientes

En el lago Rivadavia, el promedio observado del largo total de *P. sarsi* (de un conjunto de machos y hembras) fue de $3,078 \pm 0,045$ mm y el largo del cefalotórax fue de $2,361 \pm 0,040$ mm. No se observaron cambios marcados en el tamaño corporal entre los especímenes de diciembre y marzo. La comparación de estos ejemplares con los de lagunas temporarias y otros lagos profundos mostraron importantes diferencias (Tabla 4.1). Los ejemplares del lago Rivadavia son menos coloreados (casi sin color) (Figura 4.8), y de menor tamaño corporal que los ejemplares de lagunas temporarias y sin peces (Tabla 4.1). Las comparaciones estadísticas entre los tamaños corporales de los ejemplares del lago Rivadavia y los de la laguna Fantasma mostraron diferencias significativas (ANOVA, $P < 0,001$).



Tabla 4.1. Tamaño (largo total) y coloración de *Parabroteas sarsi* en diferentes ambientes acuáticos de Patagonia y Antártida. Referencias: LP (lago profundo, $Z_{\max} > 100$ m), Lag. (laguna), ND (datos no disponibles). Las mediciones de este estudio corresponden a medias \pm errores estándares. Los datos de la literatura sólo reportaron valores medios.

Lugar	Tipo	Presencia de peces	Tamaño (mm)		coloración	fuente
			machos	hembras		
Lago Situación (43°05'S; 71°40'O)	LP	Sí	3,15	3,50	ND	José de Paggi & Paggi 1985
Laguna temporaria en la provincia de Santa Cruz	Lag.	No	ND	7	Rojo	Brehm 1956
Isla Signy (60°38'S; 45°20'O)	Lag.	No	ND	7,5	ND	Heywood 1970
Georgia del sur	Lag.	No	-5-		ND	Hansson & Tranvik 2003
Laguna Fantasma (41°S; 72°O)	Lag.	No	4,2	4,8	Rojo-anaranjado brillante	Vega 1999
Laguna Fantasma (41°S; 72°O)	Lag.	No	4,94 \pm 0,03	4,97 \pm 0,03	Rojo-anaranjado brillante	Este estudio
Lago Rivadavia (42°34'S; 71°39'O)	LP	Sí	2,93 \pm 0,05	3,08 \pm 0,02	Sin coloración	Este estudio

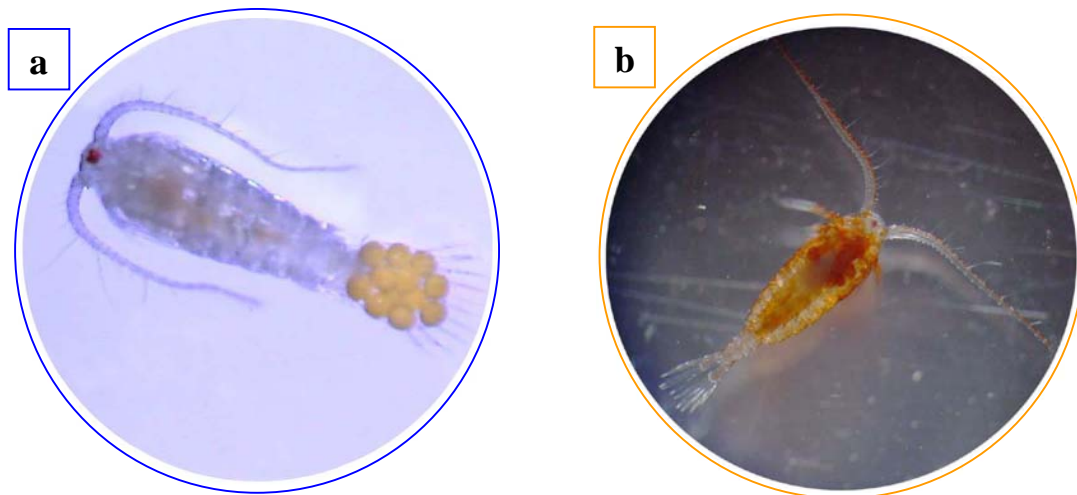


Figura 4.8. a) Coloración de *P. sarsi* en el lago Rivadavia (foto de hembra con huevos)
b) Coloración de *P. sarsi* en la laguna Fantasma (foto de un copepodito IV).

Características de *Boeckella michaelsoni*

La morfología de las piezas bucales de *B. michaelsoni* estuvo estrechamente relacionada con la de *B. gracilipes*, la otra *Boeckella* sudamericana que habita los grandes lagos patagónicos (Balseiro et al. 2001). El estudio de las mandíbulas de *B. michaelsoni* reveló un valor estimado del Edge Index de 816 ± 25 , valor que se encuentra dentro del rango de una dieta omnívora (Green & Shiel 1999). Su tamaño corporal es de $928 \pm 5 \mu\text{m}$ en el caso de las hembras, y de $837 \pm 4 \mu\text{m}$ en los machos, lo que resulta muy similar al tamaño de *B. gracilipes* (Bayly 1992). Siendo el Edge Index y el tamaño corporal de *B. michaelsoni* tan semejante a *B. gracilipes*, se podría suponer que estas dos especies ocupan el mismo rol dentro de las cadenas alimentarias planctónicas.

Experimentos de laboratorio

Los experimentos de laboratorio revelaron que los copepoditos (III y IV) y las hembras adultas de *P. sarsi*, son capaces de acceder a los adultos de *B. michaelsoni* (Figura 4.9). La supervivencia de *B. michaelsoni* en los controles fue del 100% y las



mayores tasas de alimentación fueron obtenidas con las hembras no ovígeras de *P. sarsi* (Tabla 4.2). Esto último probablemente se deba a que las hembras ovígeras tienen mayor dificultad en la captura de las presas por el mayor peso ó resistencia (ó bien ambos) generado por los huevos acarreados. El análisis estadístico de las tasas de alimentación mostró diferencias significativas entre los tratamientos (ANOVA, $P < 0,05$). Dado que los experimentos se realizaron en un laboratorio donde no se contaba con la presencia de un incubador con control de temperatura, fue imposible realizar los experimentos a la temperatura del hipolimnion donde habita *P. sarsi* (7°C), y fueron realizados a una temperatura de 15°C. Esta diferencia de temperatura altera las tasas metabólicas y en consecuencia sobrestima las tasas de alimentación calculadas en laboratorio.



Tabla 4.2. Tasas de alimentación de *P. sarsi* sobre *B. michaelsoni* en los experimentos de laboratorio. Los valores están dados como media \pm error estándar para los diferentes estadios de *P. sarsi*, y las unidades son: litros depredador⁻¹ día⁻¹.

Copepoditos III y IV	Hembras ovígeras	Hembras No ovígeras
0,0435 \pm 0,0068	0,0671 \pm 0,0035	0,0936 \pm 0,0136

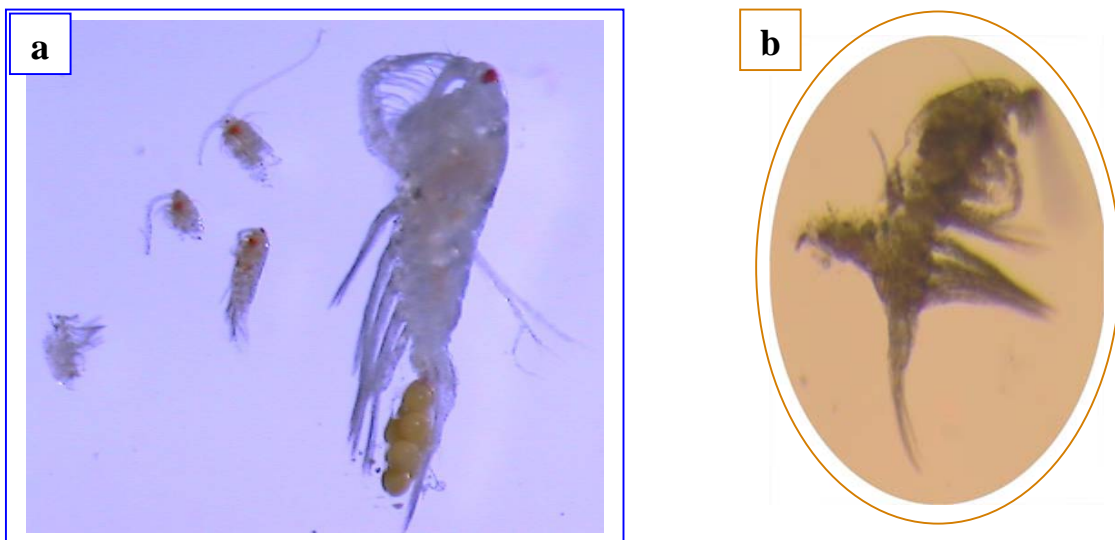


Figura 4.9. a) hembra de *P. sarsi* junto a restos de *B. michaelsoni* atacados por este depredador b) foto de *B. michaelsoni* luego de un ataque del depredador *P. sarsi*.

Experimentos de campo

Durante ambos experimentos de campo, la supervivencia de *P. sarsi* fue del 100% en los diferentes tratamientos. La presencia del depredador disminuyó en todos los casos la supervivencia de *B. michaelsoni*, ya que al final del período de incubación *B. michaelsoni* disminuyó substancialmente en las clausuras donde estuvo presente



P. sarsi (Figura 4.10, Tabla 4.3). Contrariamente *D. cf. commutata* no fue disminuida por este depredador dado que luego de 48 hs (experimento 1) o 72 hs (experimento 2) los cinco adultos de *Daphnia* fueron recuperados vivos. El patrón observado en los rotíferos difirió en los dos experimentos. En diciembre, los rotíferos totales no cambiaron sustancialmente sus abundancias en presencia de *P. sarsi* (Tabla 4.3). Por el contrario, en el experimento de marzo, *P. sarsi* incrementó las abundancias del rotífero *Synchaeta* spp. (Figura 4.11e, Tabla 4.3). En este experimento la presencia de *D. cf. commutata* tuvo un efecto negativo sobre la supervivencia de los rotíferos luego de 48 y 72 hs de incubación aunque no se obtuvieron diferencias significativas (Figura 4.11d, e y f, Tabla 4.3). Probablemente el diferente patrón observado en los experimentos de diciembre y marzo se deba al mayor tiempo de incubación del segundo experimento.

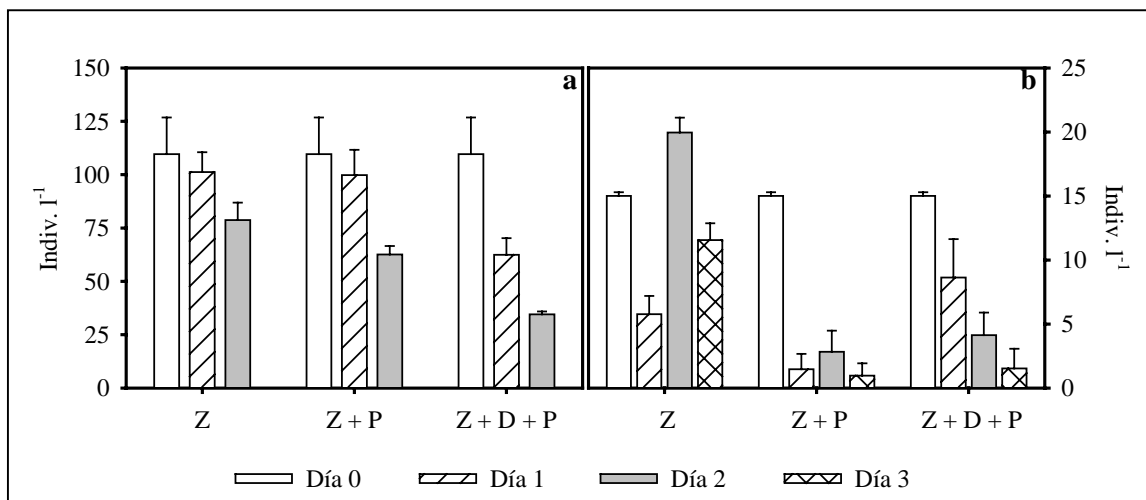


Figura 4.10. Abundancias de *Boeckella michaelsoni* (media \pm error estándar) en las incubaciones de campo durante el primer (a) y segundo (b) experimento. (Ver cambio de escala).

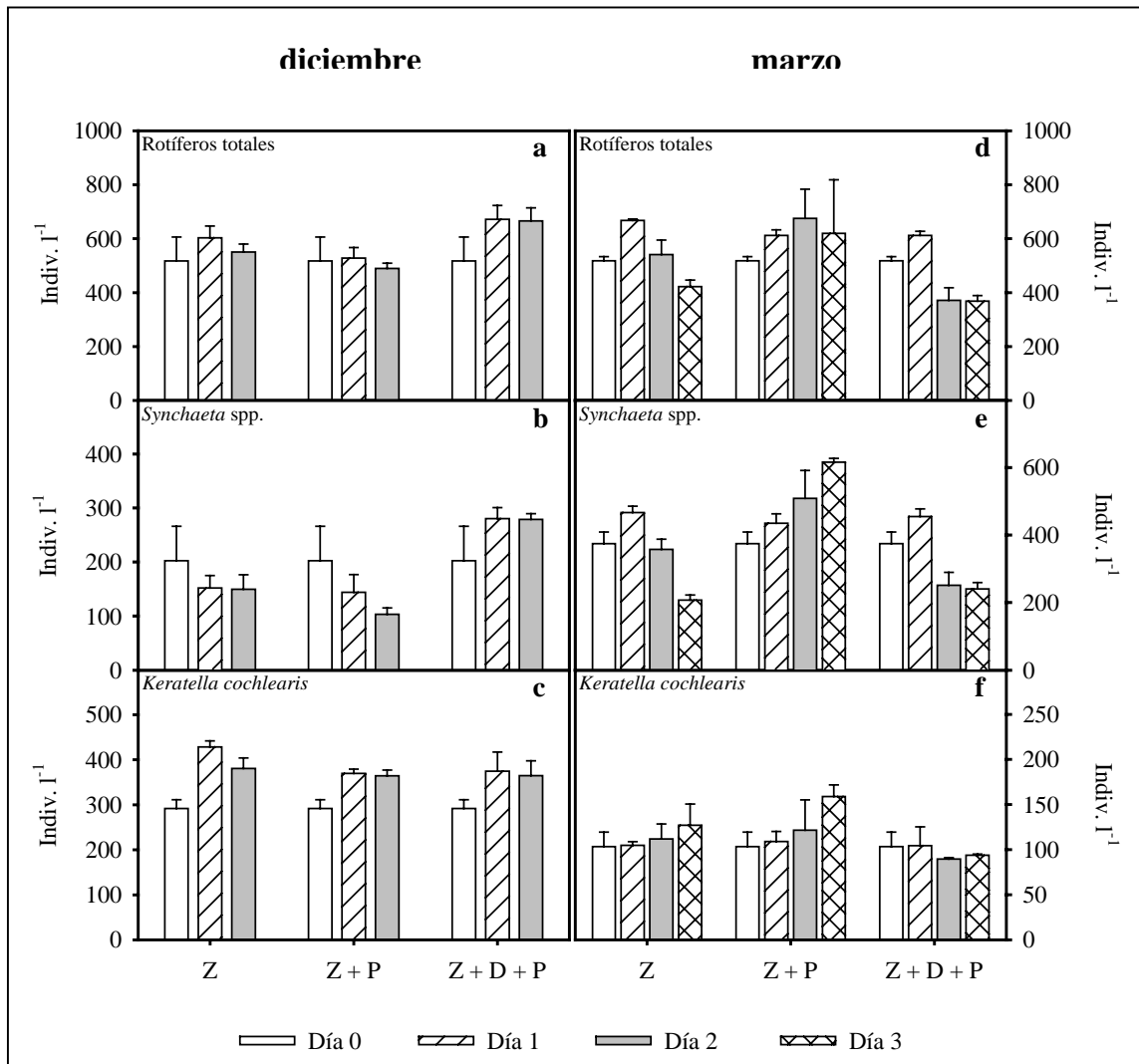


Figura 4.11. Abundancias de rotíferos (media \pm error estándar) en las incubaciones de campo durante el primer (a, b y c) y segundo (d, e y f) experimento. Se indican las abundancias de los rotíferos totales (a y d) y de los dos rotíferos más abundantes: *Synchaeta* spp. (b y e) y *K. cochlearis* (c y f). (Ver cambios de escala).

La biomasa fitoplanctónica, en términos de concentración de clorofila *a*, no presentó cambios marcados entre los tratamientos de ambos experimentos (Figura 4.12, Tabla 4.3). Estos resultados indicaron que el efecto en cascada producido por *P. sarsi* es débil. En el primer experimento (diciembre), los nanoflagelados ($<20 \mu\text{m}$) mostraron una tasa de crecimiento negativa en todos los tratamientos (Figura 4.13a), mientras



que en los grandes flagelados coloniales (especialmente *Dinobryon* spp. y *Pandorina* spp.) existió una respuesta positiva durante el tiempo de incubación (Figura 4.13b). Un patrón contrastante del crecimiento fitoplanctónico fue observado durante el segundo experimento (marzo). En este caso, el grupo de nanoflagelados mostró tasas de crecimiento positivas en los tratamientos excepto en el tratamiento Z + D + P a 72 h de incubación (Figura 4.13c). No se observaron tendencias claras en los grandes flagelados coloniales aunque a las 48 hs de incubación se observó un efecto positivo en el tratamiento Z +D +P (Figura 4.13d).

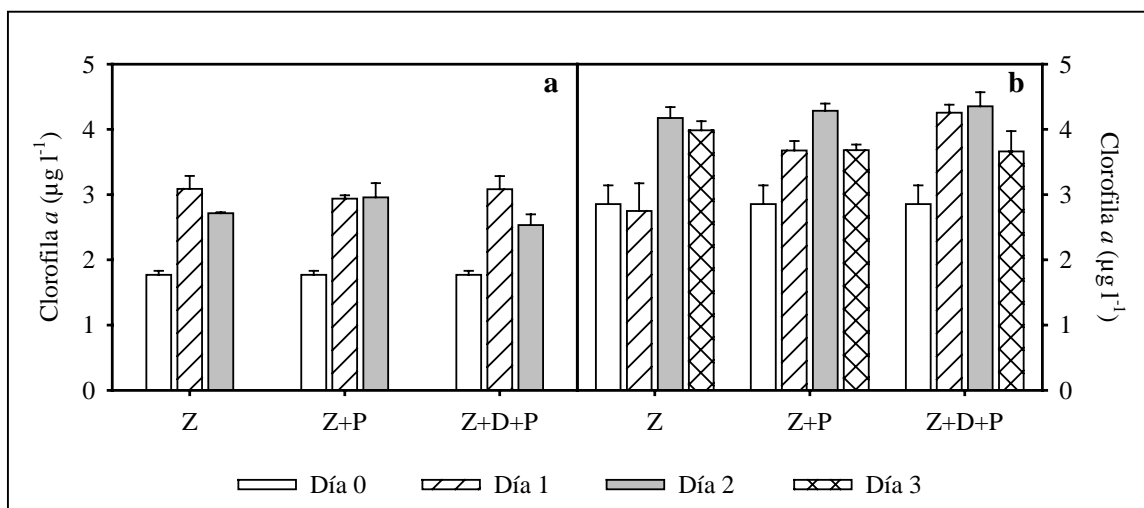


Figura 4.12. Concentraciones de clorofila *a* (media \pm error estándar) en las incubaciones de campo durante el primer (a) y segundo (b) experimento.

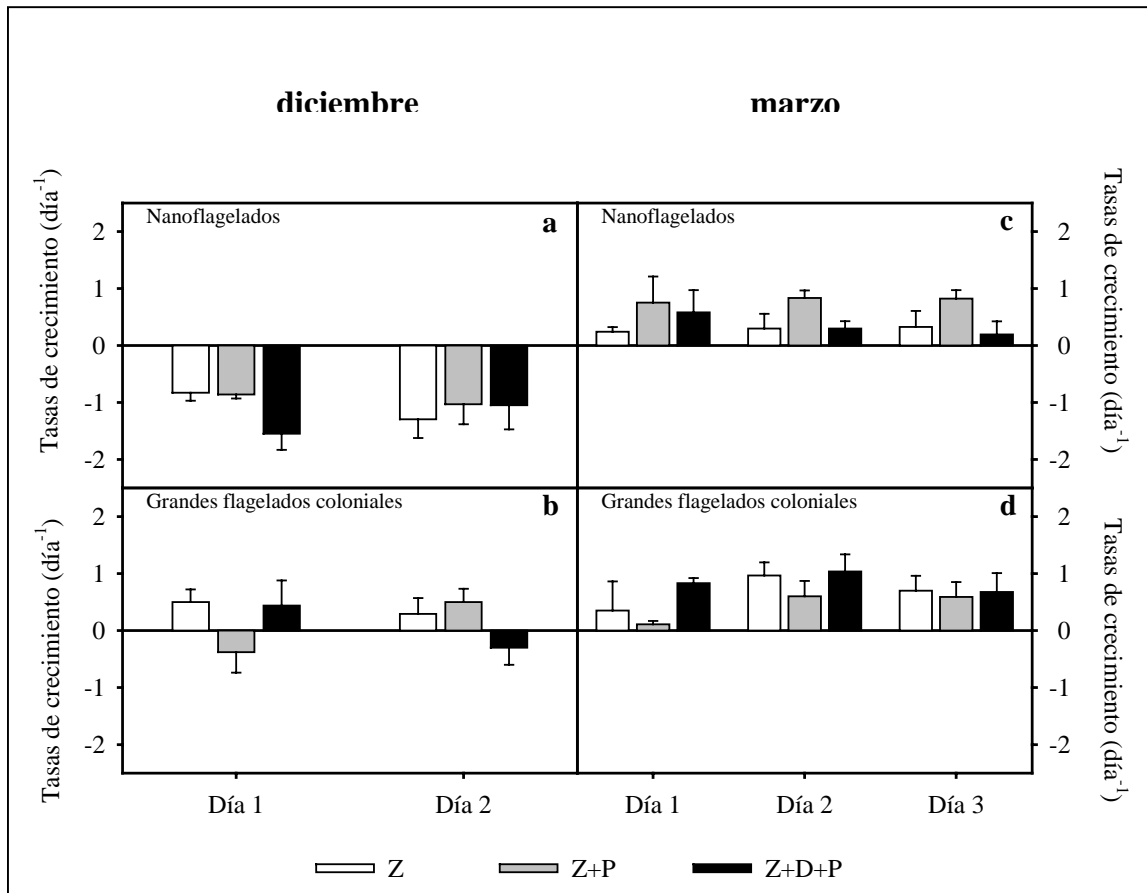


Figura 4.13. Tasas de crecimiento (media \pm error estándar) de nanoflagelados ($<20 \mu\text{m}$) y grandes flagelados coloniales ($>20 \mu\text{m}$) en las incubaciones de campo durante el primer (a y b) y segundo (c y d) experimento. Todos los cálculos fueron realizado en referencia al día inicial (día 0).



Tabla 4.3. Resultados de los ANOVA de muestras repetidas en el tiempo para las abundancias de las diferentes especies de zooplancton y concentración de clorofila *a* en los distintos tratamientos de ambos experimentos (diciembre y marzo). Referencias: Para las referencia de los tratamientos Z, Z+P y Z+D+P ver la metodología; A y B representan grupos con diferencias significativas luego de aplicar el test a posteriori de Tukey entre medias de los tratamientos; * con diferencias significativas; n.s. sin diferencias significativas.

Variable	Exp.	Factor	Valor P	Tratamientos		
				Z	Z+P	Z+D+P
<i>B. michaelsoni</i>	dic.	tratamiento	0,026 *	A	AB	B
		día	<0,001 *			
		día x trat.	0,043 *			
	marzo	tratamiento	<0,001 *	A	B	B
		día	<0,001 *			
		día x trat.	<0,001 *			
Rotíferos totales	dic.	tratamiento	0,003 *	A	A	B
		día	0,089 n.s.			
		día x trat.	0,334 n.s.			
	marzo	tratamiento	0,002 *	A	B	A
		día	0,015 *			
		día x trat.	<0,001 *			
<i>Synchaeta</i> spp.	dic.	tratamiento	0,002 *	A	A	B
		día	0,420 n.s.			
		día x trat.	0,016 *			
	marzo	tratamiento	0,001 *	A	B	A
		día	0,004 *			
		día x trat.	<0,001 *			



<i>K. cochlearis</i>	dic.	tratamiento	0,052	n.s.	A	A	A
		día	0,001	*			
		día x trat.	0,766	n.s.			
	marzo	tratamiento	0,136	n.s.	A	A	A
		día	0,434	n.s.			
		día x trat.	0,674	n.s.			
Clorofila <i>a</i>	dic.	tratamiento	0,505	n.s.	A	A	A
		día	<0,001	*			
		día x trat.	0,434	n.s.			
	marzo	tratamiento	0,031	*	A	AB	B
		día	<0,001	*			
		día x trat.	<0,001	*			



DISCUSIÓN

Tanto los experimentos de campo como los experimentos de laboratorio mostraron que el copépodo depredador *P. sarsi* afecta significativamente la supervivencia de *B. michaelsoni*. Estos resultados muestran que *B. michaelsoni* podría ser la presa más frecuente del depredador *P. sarsi* en los lagos profundos. Además, una coincidente distribución geográfica en lagos profundos de estas dos especies de copépodos fue previamente observada (José de Paggi & Paggi 1985). Ambos copépodos también cohabitan en dos lagunas sin peces de la isla del sur de Georgia, y aunque *P. sarsi* también depreda sobre el copépodo *Boeckella poppei* (Mrázek) y el cladóceros *Alona weineckii* (OFM), *B. michaelsoni* constituye la principal fuente de alimento de este depredador (Hansson & Travik 2003). En el trabajo de Vega (1999) se muestra que en la laguna Fantasma los primeros estadios de *P. sarsi* incluyen diatomeas, rotíferos y cladóceros dentro de sus dietas, pero a partir del estadio de copepodito IV, este depredador incluye a copépodos. De esta manera, el rol de *P. sarsi* en la estructuración de los copépodos es de particular importancia tanto en lagunas temporarias y sin peces, como en lagos profundos y con peces en los que está presente.

Los adultos de *D. cf. commutata* no fueron sustancialmente afectados por el depredador. El incremento del tamaño corporal de la presa disminuye su vulnerabilidad ante un depredador invertebrado (Gliwicz & Pijanowska 1989). En el caso de *D. cf. commutata*, el gran tamaño corporal de los adultos (2,5 mm) podría limitar el acceso del depredador, así como fue observado en los experimentos de laboratorio de Balseiro & Vega (1994). En la laguna Fantasma los adultos de *P. sarsi* pudieron capturar e ingerir fácilmente presas mayores a 1,6 mm de largo. Por lo tanto, este depredador puede acceder a juveniles de *Daphnia*; sin embargo, la producción de largas espinas caudales en los juveniles disminuyó sus tasas de mortalidad (Balseiro & Vega 1994). En las muestras del lago Rivadavia también se observaron juveniles de *D. cf. commutata* con largas espinas caudales, seguramente debidas a la presencia de depredadores como los peces y *P. sarsi*. Esta estrategia de defensa junto con el menor tamaño corporal que presenta el depredador en el lago



Rivadavia (Tabla 4.1), probablemente contribuyen a un menor impacto en la población natural de *Daphnia* de este lago.

Los experimentos de campo realizados en el lago Rivadavia muestran que los rotíferos no fueron afectados negativamente por el depredador *P. sarsi*. Vega (1999) indicó que durante el desarrollo de los copépodos, los estadios de copepoditos incluyeron a los rotíferos como importantes ítems dentro de sus dietas. Sin embargo, las presas más grandes incrementaron su importancia dentro de la dieta de los últimos estadios de *P. sarsi*, cuando el largo de sus maxilipedios se incrementó (Diéguez & Balseiro 1998). Dado que para los experimentos en microcosmos llevados a cabo en el lago Rivadavia se utilizaron sólo adultos de *Parabroteas*, se espera un menor impacto sobre los rotíferos, quienes serán probablemente más afectados ante la presencia de los primeros estadios de copepoditos del depredador.

Existen fuertes evidencias que los rotíferos no pueden volverse abundantes en presencia de las grandes *Daphnia* (>1,2 mm) (Gilbert 1988). En los experimentos de marzo donde el nanoplancton fue disminuido (relación nano:fitoplancton de red = 0,5), *D. cf. commutata* afectó negativamente la abundancia de rotíferos. Bajo condiciones de limitación por alimento, las grandes *Daphnia* pueden suprimir a los rotíferos por interferencia y competencia en la explotación de recursos (MacIsaac & Gilbert 1991). De esta manera, ambos mecanismos pudieron haber ocurrido en los microcosmos de experimentación.

Las piezas bucales de *B. michaelsoni* revelaron que éste es un copépodo con dieta omnívora, por lo tanto esta especie puede afectar un amplio espectro de tamaños de fitoplancton y ciliados, lo que lo hace muy similar al hábito alimenticio de *B. gracilipes*, la otra especie de copépodo calanoideo que habita los grandes y profundos lagos andinos (Balseiro et al. 2001). Sin embargo, no se observaron efectos en cascada debidos a la presencia de *P. sarsi*, y la consecuente disminución de las abundancias de *B. michaelsoni*. En este sentido, Vanni & Findlay (1990) realizaron experimentos en mesocosmos con depredadores vertebrados (peces) e invertebrados (larva del díptero *Chaoborus*) donde ambos disminuyeron sustancialmente las abundancias del zooplancton herbívoro, pero sólo los peces lograron un incremento del fitoplancton. Esto parece deberse a que la disminución



del zooplancton herbívoro causada por los peces, se potencia con el mayor aporte de nutrientes que éstos realizan a través de productos de excreción y egestión.

Los peces, al ser depredadores visuales, son altamente selectivos de presas conspicuas, alimentándose preferentemente del zooplancton colorido y de gran tamaño (Brooks & Dodson 1965). El lago Rivadavia posee dos especies de zooplancton de gran tamaño (*D. cf. commutata* y *P. sarsi*) que son potenciales presas para el rico grupo de especies de peces del lago. Los análisis de contenidos de tubos digestivos de peces revelaron que *Daphnia* es una presa frecuente, mientras que *P. sarsi* pareciera no serlo (Milano et al. 2002, Ruzzante et al. 2003). Este resultado podría indicar que el copépodo depredador poseería un efectivo refugio contra los depredadores visuales. Los hábitats poco iluminados durante el día son considerados refugios por reducir la probabilidad de ataque de depredadores visuales (De Robertis 2002). El lago Rivadavia presenta coeficientes de atenuación de luz fotosintéticamente activa (PAR) relativamente elevados ($K_d = 0,25 \text{ m}^{-1}$) y más altos que otros lagos andinos (Pérez et al. 2002). Durante ambas fechas de experimentación (diciembre y marzo), *P. sarsi* presentó una distribución vertical en donde se ubicó cerca de las capas profundas de la columna de agua. La relativa oscuridad del agua en la zona profunda del lago permite que el descolorido *Parabroteas* tome ventaja de este refugio vertical. Por el contrario *D. cf. commutata* se encontró en las capas superiores de la columna de agua durante la noche (Figura 4.7) sugiriendo una migración vertical. Esta conducta elude la superposición con los depredadores visuales y permite a *Daphnia* pastorear en las capas superiores de la columna de agua, donde existe una rica concentración de alimento (Lampert 1987). El mismo patrón vertical fue observado para *B. michaelsoni* (Figura 4.7), permitiendo que *P. sarsi* depreda sobre *Boeckella* durante las horas del día en las capas profundas del lago, debajo de la zona eufótica. Los mecanismos de captura de copépodos calanoideos son independientes de la luz dado que la mecanorrecepción y las corrientes alimenticias generadas por las presas interactúan en la detección de las mismas (Bundy & Vanderploeg 2002). Esto implica que mientras los herbívoros necesitan migrar a las capas superiores para adquirir el alimento de mejor calidad, los copépodos depredadores pueden permanecer en las zonas profundas evitando el



costo energético de la migración vertical y esperando la llegada de la presa en las horas del día.

El escenario de distribución vertical descrito en el lago Rivadavia contrasta fuertemente con el de las lagunas temporarias, sin embargo, en ambos ambientes está presente el copépodo depredador. De esta manera, *P. sarsi* puede ser un componente importante tanto del grupo de zooplancton de lagunas sin peces como de lagos profundos y con peces. Además, la supervivencia de otros copépodos calanoideos, como especies de *Boeckella*, está significativamente influida por este depredador. Sin embargo, en función del cambio que se produjo a nivel de los herbívoros, el efecto en cascada sobre los productores resultó débil, ya que no se observaron cambios a este nivel.

CONCLUSIONES GENERALES

- *Galaxias maculatus* reduce sustancialmente, a través de la depredación, las concentraciones de los crustáceos a pesar del pequeño tamaño que éstos puedan tener, como es el caso de *Boeckella gracilipes* y *Bosmina longirostris* en el lago Escondido. La eliminación de estos dos crustáceos por parte de *G. maculatus* durante los experimentos en cascada de campo y de laboratorio, demuestran el gran poder de detección que estos peces tienen hacia presas de pequeño tamaño.
- La gran selectividad de *G. maculatus* hacia el cladóceros pelágico *C. dubia* en el lago Moreno demuestra que este cladóceros constituye una presa de gran valor en la dieta de este pez. Dado que *G. maculatus* es presa común de muchas especies ictiófagas del lago Moreno, éste se refugia en la complejidad espacial de la zona litoral durante las horas del día, donde se alimenta de presas litorales. Durante el crepúsculo o la noche, *G. maculatus* se mueve hacia la zona pelágica donde se alimenta principalmente de *C. dubia*. Los movimientos hacia la zona pelágica son realizados utilizando la ventana antidepredadora, la cual proporciona un nivel de iluminación que permite a peces planctívoros detectar a sus presas, pero evita que éstos sean vistos por los peces piscívoros.
- Los experimentos realizados con *G. maculatus* demostraron que estos peces incrementan las concentraciones de fósforo y nitrógeno del medio, a través de sus productos de excreción y egestión. Sin embargo, estos incrementos serían locales debido a la gran heterogeneidad espacial de la densidad de peces en el lago (formación de cardúmenes). *G. maculatus* podría entonces tener un importante efecto como generador de parches de baja limitación por nutrientes con cambios en las relaciones $N_{NH_4}:P_{PDT}$.
- El nitrógeno liberado por los peces es casi exclusivamente en forma de amonio y por lo tanto inmediatamente aprovechable por las algas. El fósforo sin embargo, puede ser liberado en diferentes formas, algunas de las cuales necesitan posteriores procesos microbianos para quedar disponibles para las

algas. El experimento del lago Moreno mostró claramente que si bien *G. maculatus* libera fósforo en forma disuelta y particulada, una gran proporción es liberado en forma de PRS, permitiendo entonces una rápida incorporación del mismo por las algas del lago. En presencia de una gran actividad microbiana la fracción de fósforo liberada en forma de PDT sería transformada en PRS por hidrólisis biológica e igualmente aprovechada para el crecimiento algal y bacteriano.

- La relación N:P fue incrementada por *G. maculatus* jugando un papel muy importante en la dinámica de la comunidad fitoplanctónica debido a que las especies algales poseen distintos requerimientos de P y N y los cambios en las relaciones N:P pueden causar variaciones en la composición fitoplanctónica del lago.
- El tamaño de *G. maculatus* afecta las tasas de reciclado de nutrientes, siendo los peces más pequeños los que poseen mayores tasas de reciclado masa específico debido probablemente a sus mayores tasas metabólicas.
- *Boeckella gracilipes* y *Bosmina longirostris* aún siendo especies pequeñas controlan fuertemente al nanoplancton del lago, por lo que la ausencia de éstos disminuye las tasas de mortalidad por pastoreo de las algas comestibles y favorece su crecimiento. De esta manera, la interacción depredador-presa entre *G. maculatus* y estos dos crustáceos se traslada en forma de cascada hasta el nivel de productores primarios, reduciendo a los pastoreadores y favoreciendo el incremento de la biomasa fitoplanctónica.
- La liberación de la presión de pastoreo en presencia de *G. maculatus* no fue la única causa de estimulación del crecimiento algal. Dado que en lagos oligotróficos las algas están fuertemente limitadas por los recursos a través de un control desde abajo, el aporte de nutrientes generado por los peces resultó de suma importancia para generar mayores tasas reproductivas.
- El aumento observado en las tasas de crecimiento algal en presencia de *G. maculatus* resulta entonces una combinación del incremento de las tasas

reproductivas en respuesta al aporte de nutrientes y una disminución de la mortalidad por pastoreo.

- La disminución de pastoreadores en el tratamiento remoción se tradujo en un aumento en la biomasa de nanoplancton, pero éste fue significativamente menor al observado en los tratamientos con peces, debido a que la disminución del pastoreo no estuvo acompañado del aporte de nuevos nutrientes.
- En ausencia de peces existe una mayor presencia de crustáceos que controlan la fracción nanoplanctónica, viéndose favorecido entonces el fitoplancton de red por una disminución en la competencia por nutrientes y la monopolización de éstos por parte del fitoplancton de red, habiendo esto sido observado en los tratamientos control y remoción del segundo experimento en mesocosmos.
- El crecimiento de *Coelosphaerium kuetzingianum* y *Dinobryon divergens* pese a la competencia con el nanoplancton en presencia de *G. maculatus* se debió a la gran relación superficie/volumen de sus células y por tanto, a su alto poder competitivo por los recursos. Esta característica hizo que ambas fracciones de fitoplancton pudieran aprovechar los recursos.
- La supervivencia de *Parabroteas sarsi* en un lago profundo y con peces se explica por el comportamiento de evasión de la depredación por peces, que se basa en permanecer en las capas profundas y oscuras del lago esperando la llegada de *B. michaelsoni* durante las horas del día. Es éste el momento donde se solapan las distribuciones verticales de ambos copépodos y *P. sarsi* se alimenta sin el riesgo de ser depredado por los peces, evitando el costo energético que requieren las migraciones verticales en búsqueda de las presas.
- El depredador invertebrado *P. sarsi* redujo significativamente las abundancias de *Boeckella michaelsoni*, siendo éste el copépodo pastoreador dominante del lago Rivadavia.
- En función del cambio producido por *P. sarsi* a nivel de los herbívoros, el efecto en cascada sobre los productores resultó débil, ya que no se observaron cambios a este nivel.

- En síntesis, tanto *G. maculatus* como *P. sarsi* desempeñaron un papel importante en el control de las abundancias de los crustáceos de los lagos, sin embargo, sólo el efecto de *G. maculatus* se trasladó hacia el nivel de productores aumentando la biomasa algal. Esto se debe a que la reducción de los crustáceos herbívoros causada por *G. maculatus* se potencia con el aporte de nutrientes que éstos realizan, lo que resulta muy importante para el crecimiento fitoplanctónico en estos lagos oligotróficos. El gran movimiento realizado por *G. maculatus* dentro del lago en busca de sus presas, promueve además la redistribución y flujo de nutrientes entre la zona litoral y la zona pelágica que resulta muy importante para las algas de lagos oligotróficos.

BIBLIOGRAFÍA

- American Public Health Association (APHA). 1989. Standard methods for the examination of water, sewage, and wastewater. American Public Health Association, Washington, DC. 715 pp.
- Andersen T. & Hessen D.O. 1991. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **36**: 807-814.
- Añón Suárez D. 1997. Estructura y dinámica de la taxocenosis Chironomidae (Diptera, Nematocera) de un lago Andino. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata. 181 pp.
- Arndt H., Krockner M., Nixdorf B. & Köhler A. 1993. Long term annual and seasonal changes of meta and protozooplankton in lake Müggel see (Berlin). Effects of eutrophication, grazing activities and the impact of predation. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **78**: 379-402.
- Attayde J.L. & Hansson L.A. 1999. Effects of nutrient recycling by zooplankton and fish on phytoplankton communities. *Oecologia*, **121**: 47-54.
- Attayde J.L. & Hansson L.A. 2001a. Fish-mediated nutrient recycling and the trophic cascade in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **58**: 1924-1931.
- Attayde J.L. & Hansson L.A. 2001b. The relative importance of fish predation and excretion effects on planktonic communities. *Limnol. Oceanogr.*, **46**: 1001-1012.
- Azpelicueta M., Almiron A., Lopez Cazorla A. & Casciotta J. 1996. Geographical distributios of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Pisces: Osmeriformes: Galaxiidae) in Patagonia. *Biogeographica*, **72**: 157-160.

- Balseiro E.G. & Vega M. 1994. Vulnerability of *Daphnia middendorffiana* to *Parabroteas sarsi* predation: the role of the tail spine. *J. Plankton Res.*, **16**: 783-793.
- Balseiro E.G. & Modenutti E.B. 1990. Zooplankton dynamics of Lake Escondido (Rio Negro, Argentina) with special reference to a population of *Boeckella gracilipes* (Copepoda, Calanoida). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **75**: 475-491.
- Balseiro E.G., Modenutti B.E. & Queimaliños C.P. 1997. Nutrient recycling and shifts in N:P ratio by different zooplankton structure in a South Andes lake. *J. Plankton Res.*, **19**: 805-817.
- Balseiro E.G., Modenutti B.E. & Queimalinos C.P. 2001. Feeding of *Boeckella gracilipes* (Copepoda, Calanoida) on ciliates and phytoflagellates in an ultraoligotrophic Andean lake. *J. Plankton Res.*, **23**: 849-857.
- Balseiro E.G., Queimaliños C.P. & Modenutti B.E. 2004. Grazing impact on autotrophic picoplankton in two south Andean lakes (Patagonia, Argentina) with different light:nutrient ratios. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, **77**: 73-85 .
- Barriga J.P., Battini M.A., Macchi P.J., Milano D. & Cussac V.E. 2002. Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in a lake in the South America Andes. *N. Z. J. Mar. Fresh. Res.*, **36**: 349-363.
- Bastidas M.A. 2003. Distribución de tecamebianos y rotíferos en las zonas litoral y pelágica del lago Escondido. Tesina de licenciatura. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue. 100 pp.
- Battini M.A. 1997. Los estadios tempranos de vida de *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) y *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann, 1909), con especial referencia a su alimentación y crecimiento. Tesis doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue. 187 pp.

- Bayly I.A.E. 1992. Fusion of the genera *Boeckella* and *Pseudoboeckella* (Copepoda) and revision of their species from South America and sub-antarctic islands. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, **65**: 17-63.
- Benndorf J. 1995. Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **80**: 519-534.
- Bennett S.J., Sanders R.W. & Porter K.G. 1990. Heterotrophic, autotrophic and mixotrophic nanoflagellates: Seasonal abundances and bacterivory in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.*, **35**: 1821-1832.
- Berman T., Wynne D. & Kaplan B. 1990. Phosphatases revisited: analysis of particle-associated enzyme activities in aquatic systems. *Hydrobiologia*, **207**: 287-294.
- Bird D.F. & Kalff J. 1987. Algal phagotrophy: Regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (Chrysophyceae). *Limnol. Oceanogr.*, **32**: 277-284.
- Black R.W. & Hairston N.G. 1988. Predator driven changes in community structure. *Oecologia*, **77**: 468-479.
- Blumenshine S.C. & Hambright K. D. 2003. Top-down control in pelagic systems: a role for invertebrate predation. *Hydrobiologia*, **491**: 347-356.
- Bonetto A., Dioni W. & Depetris P. (eds.). 1971. Informe preliminar sobre las investigaciones limnológicas de las cuencas del río Manso y lago Mascardi (Río Negro - Patagonia). Publicación N°4, Departamento de recursos Naturales y Energía. Fundación Bariloche. 62 pp.
- Braband A., Faafeng B.A. & Nilsen J.P.M. 1990. Relative importance of Phosphorous supply to phytoplankton production; fish excretion versus external loading. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**: 364-372.
- Brehm V. 1956. Sobre los copépodos hallados por el Profesor Biraben en la Argentina. *Neotropica*, **2**: 22-32.

- Brett M.T. & Goldman C.R. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **93**: 7723-7726.
- Brooks J.L. & Dodson S.L. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, **150**: 28-35.
- Bundy M.H. & Vanderploeg H.A. 2002. Detection and capture of inert particles by calanoid copepods: the role of the feeding current . *J. Plankton Res.*, **24**: 215-223.
- Cabrera A. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Tomo II, Fascículo 1. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería.
- Caraco N.F., Cole J.J. & Likens G.E. 1992. New and recycled primary production in an oligotrophic lake: Insights for summer phosphorus dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, **37**: 590-602.
- Carpenter S.R. 1988. Complex interactions in lake communities. Springer-Verlag, New York. 283 pp.
- Carpenter S.R. & Kitchell J.F. 1993. The Trophic Cascade in Lakes. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 385 pp.
- Carpenter S.R., Kitchell J.F. & Holgson J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, **35**: 634-638.
- Carpenter S.R., Kitchell J.F., Hodgson J.R., Cochran P.A., Elser J.J., Elser M.M., Lodge D.M., Kretchmer D., He X. & Von Ende C.N. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology*, **68**: 1863-1876.
- Cervellini P.M., Battini M.A. & Cussac V.E. 1993. Ontogenetic shifts in the diet of *Galaxias maculatus* (Galaxidae) and *Odontesthes microlepidotus* (Atherinidae). *Environ. Biol. Fish.*, **36**: 283-290.
- Clark C.W. & Levy D.A. 1988. Diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon and the antipredation window. *Am. Nat.*, **131**: 271-290.

- Cussac V.E., Cervellini P. & Battini M. 1992. Intralacustrine movements of *Galaxias maculatus* (Galaxidae) and *Odontesthes microlepidotus* (Atherinidae) during their early life history. *Environ. Biol. Fish.*, **35**: 141-148.
- Cyr H. & Curtis J.M. 1999. Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia*, **118**: 306-315.
- Davis J.A. & Boyd C.E. 1978. Concentrations of selected elements and ash in Bluegill (*Lepomis macrochirus*) and certain other Freshwater Fish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **107**: 862-667.
- DeMott W.R. 1982. Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnol. Oceanogr.*, **27**: 518-527.
- De Robertis A. 2002. Size-dependent visual predation risk and the timing of vertical migration: An optimization model. *Limnol. Oceanogr.*, **47**: 925-933.
- Díaz M. & Pedrozo F. 1993. Seasonal succession of phytoplankton in a small andean patagonian lake (Argentina) and some considerations about the PEG model. *Arch. Hydrobiol.*, **127**: 167-184.
- Diéguez M.C. & Balseiro E.G. 1998. Colony size in *Conochilus hippocrepis*: defensive adaptation to predator size. *Hydrobiologia*, **387**: 421-425.
- Dodson S.I. 1984. Predation of *Heterocope septentrionalis* on two species of *Daphnia*: Morphological defenses and their cost. *Ecology*, **65**: 1249-1257.
- Eckert R. 1990. Fisiología Animal, mecanismos y adaptaciones. 3 ed. Interamericana. McGraw-Hill, Madrid. 683 pp.
- Elser J.J. & Goldman C.R. 1991. Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. *Limnol. Oceanogr.*, **36**: 64-90.

- Elser J.J., Elser M.M., MacKay N.A. & Carpenter S.R. 1988. Zooplankton-mediated transitions between N- and P-limited algal growth. *Limnol. Oceanogr.*, **33**: 1-14.
- Ferran Aranaz, M. 2001. SPSS para windows. Análisis estadístico. McGraw-Hill, Madrid. 421 pp.
- Gilbert J.J. 1988. Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, **33**: 1286-1303.
- Gliwicz Z.M. 1977. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake. *Ekol. Pol.*, **25**: 179-226.
- Gliwicz Z.M. 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs. *Freshwater Biol.*, **47**: 2296-2312.
- Gliwicz Z.M. 2003. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of offshore animals. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe. 379 pp.
- Gliwicz Z.M. & Pijanowska J. 1989. The role of predation in zooplankton succession. En: Sommer U. (ed.), *Plankton ecology: succession in plankton communities*. Springer-Verlag, Berlin: 253-296.
- Green J.D. & Shiel R.J. 1999. Mouthpart morphology of three calanoid copepods from Australian temporary pools: evidence for carnivory. *N. Z. J. Mar. Fresh. Res.*, **33**: 385-398.
- Grigera D., Bianchi E., Brion C., Puntieri J. & Rodríguez N. 1989. Carta del medio ambiente y su dinámica de San Carlos de Bariloche. Universidad Nacional del Comahue.
- Güde H. 1989. The role of grazing on bacterial in plankton succession. En: Sommer U. (ed.): *Plankton ecology: succession in plankton communities*. Springer-Verlag, Berlin: 337-364.

- Gulati R.D., Lammens E.H.R., Meijer M.L. & Van Donk E. 1990. Biomanipulation. Tool for water management. *Hydrobiologia*, **200/2001**: 99-118.
- Hall D.J., Threlkeld S.T., Burns C.W. & Crowley P.H. 1976. The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **7**: 177-208.
- Hansson L.A. & Tranvik L.J. 2003. Food webs in sub-Antarctic lakes: a stable isotope approach. *Polar Biol.*, **26**: 783-788.
- Harris G.P. 1984. *Phytoplankton Ecology. Structure, function and fluctuation.* Chapman & Hall, London. 384 pp.
- Herzig A. & Auer B. 1990. The feeding behaviour of *Leptodora kindtii* and its impact on the zooplankton community of Neusiedler See (Austria). *Hydrobiologia*, **198**: 107-117.
- Heywood R.B. 1970. The mouthparts and feeding habits of *Parabroteas sarsi* (Daday) and *Pseudoboeckella silvestri*, Daday (Copepoda, Calanoida). En: Holdgate M.W. (ed.), *Antarctic Ecology.* Academic Press, London: 637-649.
- Jones R. & Rees S. 1994. Influence of temperature and light on particle ingestion by the freshwater phytoflagellate *Dinobryon*. *Arch. Hydrobiol.*, **132**: 203-211.
- José de Paggi S. & Paggi J.C. 1985. Zooplankton de los cuerpos de agua preexistentes en el área del Embalse Amutui Quimei (Cuenca del Río Futaleufu). *Neotropica*, **31**: 119-131.
- Kraft C.E. 1992. Estimates of Phosphorus and Nitrogen Cycling by Fish Using a Bioenergetics Approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**: 2596-2604.
- Lamarra V.A. 1975. Digestive activities of carp as a major contributor to the nutrient loading of lakes. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, **19**: 2461-2468.

- Lampert W. 1987. Vertical migration of freshwater zooplankton: indirect effects of vertebrate predators on algae communities. En: Kerfoot W.C. & Sih A. (eds), Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities. The University Press of New England, Hanover (NH): 291-299.
- Lampert W. & Sommer U. 1997. Methods of Ecological Research. En: Lampert W. & Sommer U. (eds.), Limnoecology: The ecology of lakes and streams. Oxford University Press: 7-15.
- Lehman J.T. 1980. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 620-632.
- Lehman J.T. 1984. Grazing, nutrient release, and their impacts on the structure of phytoplankton communities. En: Meyers D.G. & Strickler J.R. (eds.), Trophic interactions within aquatic ecosystems. American Assoc. Adv. Sci. Select. Symp. 85. Westview Press, Boulder: 49-72.
- Lehman J.T. & Sandgren C.D. 1985. Species-specific rates of growth and grazing loss among freshwater algae. *Limnol. Oceanogr.*, **30**: 34-46.
- Luecke C., Lunte C.C., Wright R.A., Robertson D. & McLane A.S. 1992. Impacts of variation in planktivorous fish on abundance of Daphnids: a simulation model of the Lake Mendota food web. En: Kitchell J.F. (ed.), Food web management. A case study of Lake Mendota. Springer-Verlag, New York: 408-424.
- Lynch M. & Shapiro J. 1981. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, **26**: 96-102.
- Macchi P.J. 2004. Respuestas poblacionales de *Galaxias maculatus* a la depredación por parte de *Percichthys trucha* y los salmónidos introducidos en la Patagonia. Tesis doctoral. Universidad del Comahue. 172 pp.
- Macchi P.J., Cussac V.E., Alonso M.F. & Denegri M.A. 1999. Predation relationships between introduced salmonids and the native fish fauna in

-
- lakes and reservoirs in northern Patagonia. *Ecol. Freshw. Fish*, **8**: 227-236.
- MacIsaac H.J. & Gilbert J.J. 1991. Discrimination between exploitative and interference competition between cladocera and *Keratella cochlearis*. *Ecology*, **72**: 924-937.
- Mather M.E., Vanni M.J., Wissing T.E., Davis S.A. & Schaus M.H. 1995. Regeneration of Nitrogen and Phosphorus by bluegill and gizzard shad: Effect of Feeding History. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**: 2327-2338.
- Matthews W.J. 1998. Effects of fish in ecosystems. En: Matthews W.J. (ed.), *Patterns in freshwater fish ecology*. Chapman & Hall, New York: 565-616.
- Matveev V.F. & Balseiro E.G. 1990. Contrasting responses of two cladocerans to changes in the nutritional value of nanoplankton. *Freshwater Biol.*, **23**: 197-204.
- McDowall R.M. 1968a. *Galaxias maculatus* (Jenyns), the New Zealand Whitebait. *Fisheries Research Bulletin, N° 2 (New Series)*. 84 pp.
- McDowall R.M. 1968b. The application of the terms anadromus and catadromus to the Southern Hemisphere Salmonoid fishes. *Copeia*, **1**: 176-178.
- McDowall R.M. 1971. The galaxiid fishes of South America. *Zool. J. Linn. Soc.*, **50**: 33-73.
- McQueen D.J., Post J.R. & Mills E.L. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**: 1571-1581.
- McQueen D.J., Johannes M.R. & Post J.R. 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs*, **59**: 289-309.
- McQueen D.J., France R. & Kraft C. 1992. Confounded impacts of planktivorous fish on freshwater biomanipulations. *Arch. Hydrobiol.*, **125**: 1-24.
- Milano D., Cussac V.E., Macchi P.J., Ruzzante D.E., Alonso M.F., Vigliano P.H. &

-
- Denegri M.A. 2002. Predator associated morphology in *Galaxias platei* in Patagonian lakes. *J. Fish Biol.*, **61**: 138-156.
- Modenutti B. 1998. Distribution of planktonic rotifers in North Patagonian lakes (Argentina). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **26**: 1968-1972.
- Modenutti B.E., Balseiro E.G. & Cervellini P.M. 1993. Effect of selective feeding of *Galaxias maculatus* (Salmoniforme, Galaxiidae) on zooplankton of a South Andes lake. *Aquat. Sci.*, **55**: 65-75.
- Modenutti B.E., Balseiro E.G. & Queimaliños C.P. 2000. Ciliate community structure in two South Andean lakes: the effect of lake water on *Ophrydium naumanni* distribution. *Aquat Microb Ecol.*, **21**: 299-307.
- Modenutti B.E., Queimaliños C.P., Balseiro E.G. & Reissig M. 2003. Impact of different zooplankton structure on the microbial food web of South Andean oligotrophic lake. *Acta Oecologica*, **24**: S289-S298.
- Modenutti B.E., Balseiro E.G., Queimaliños C.P., Añon Suárez D.A., Diéguez M.C. & Albariño R.J. 1998. Structure and dynamics of food webs in Andean lakes. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, **3**: 179-186.
- Morris D.P., Zagarese H.E., Williamson C.E., Balseiro E.G., Hargreaves B.R., Modenutti B.E., Moeller R. & Queimaliños C. 1995. The attenuation of UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.*, **40**: 1381-1391.
- Nedoma J., Vrba J., Hejzlar J. & Šimek K. 2002. Spatial patterns of phosphorus dynamics along to canyon-shaped reservoirs of different thophy. *Proceedings of the 4th International Conference on Reservoir Limnology and Water Quality*, 250-253.
- Nusch E.A. 1980. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **14**: 14-36.

- O'Brien W.J. 2001. Long-term impact of an invertebrate predator, *Heterocope septentrionalis*, on an arctic pond zooplankton community. *Freshwater Biol.*, **46**: 39-45(7).
- Pedrozo F., Chillrud S., Temporetti P. & Díaz M. 1993. Chemical composition and nutrient limitation in rivers and lakes of northern Patagonian Andes (39.5°-42° S; 71° W) (Rep. Argentina). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **25**: 205-214.
- Penczak T. 1985. Phosphorus, nitrogen, and carbon cycling by fish populations in two small lowland rivers in Poland. *Hydrobiologia*, **120**: 159-165.
- Pérez G.L., Queimaliños C.P. & Modenutti B.E. 2002. Light climate and plankton in the deep chlorophyll maxima in North Patagonian Andean lakes. *J. Plankton Res.*, **24**: 591-599.
- Pérez-Fuentetaja A., McQueen D.J. & Ramcharan C.W. 1996. Predator-induced bottom-up effects in oligotrophic systems. *Hydrobiologia*, **317**: 163-176.
- Persson A. 1997a. Effects of fish predation and excretion on the configuration of aquatic food webs. *Oikos*, **79**: 137-146.
- Persson A. 1997b. Phosphorus release by fish in relation to external and internal load in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.*, **42**: 577-583.
- Pizzolón L., Santinelli N., Marinone M.C. & Menumarque S.A. 1995. Plankton and hydrochemistry of Lake Futalaufquen (Patagonia, Argentina) during the growing season. *Hydrobiologia*, **316**: 63-73.
- Planas H. 1996. Plan de Manejo Parque Municipal LLao LLao, Anexo II: Factores Físicos. CRUB, Universidad Nacional del Comahue.
- Pollard D.A. 1973. The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). V. Composition of the diet. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.*, **24**: 281-295.

- Post J.R. & McQueen D.J. 1987. The impact of planktivorous fish on the structure of a plankton community. *Freshwater Biol.*, **17**: 79-89.
- Quinn G.P. & Keough M.J. 2002. Experimental design and data analysis for Biologists. Cambridge University Press, New York. 537 pp.
- Queimaliños C.P., Modenutti B.E. & Balseiro E.G. 1998. Phytoplankton responses to experimental enhancement of grazing pressure and nutrient recycling in a small Andean lake. *Freshwater Biol.*, **40**: 41-49.
- Queimaliños C.P., Modenutti B.E. & Balseiro E.G. 1999. Symbiotic association of the ciliate *Ophrydium naumanni* with *Chlorella* causing a deep chlorophyll *a* maximum in an oligotrophic South Andes lake. *J Plankton Res*, **21**: 167-178.
- Ramcharan Ch.W., France R.L. & McQueen D.J. 1996. Multiple effects of planktivorous fish on algae through a pelagic trophic cascade. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**: 2819-2828.
- Reinertsen H., Jensen A., Langeland A. & Olsen Y. 1986. Algal competition for phosphorus: The influence of zooplankton and fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**: 1135-1141.
- Reinertsen H., Jensen A., Koksvik J.I., Langeland A. & Olsen Y. 1990. Effects of Fish Removal on the Limnetic Ecosystem of a Eutrophic Lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**: 166-173.
- Reissig M., Queimaliños C.P. & Balseiro E.G. 2003. Effects of *Galaxias maculatus* on nutrient dynamics and phytoplankton biomass in a North Patagonian oligotrophic lake. *Environ. Biol. Fish.*, **68**: 15-24.
- Reissig M., Modenutti B.E., Balseiro E.G. & Queimaliños C.P. 2004. The role of the predaceous copepod *Parabroteas sarsi* in the pelagic food web of a large deep Andean lake. *Hydrobiologia*, **524**: 67-77.
- Reynolds C.S. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge Univ.

Press, Cambridge. 365 pp.

Ringuelet R.A., Aramburu R.H. & Alonso A. 1967. Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires. Buenos Aires. 602 pp.

Ruzzante D.E., Walde S.J., Cussac V.E., Macchi P.J., Alonso M.F. & Battini M. 2003. Resource polymorphism in a Patagonian fish *Percichthys trucha* (Percichthyidae): phenotypic evidence for interlake pattern variation. *Biol. J. Linn. Soc.*, **78**:141-148.

Sanders R.W. 1991. Mixotrophic protists in marine and freshwater ecosystems. *J. Protozool.*, **38**: 76-81.

Schaus M.H. & Vanni M.J. 2000. Effects of gizzard shad on phytoplankton and nutrient dynamics: Role of sediment feeding and fish size. *Ecology*, **81**: 1701-1719.

Schaus M.H., Vanni M.J., Wissing T.E., Bremigan M.T., Garvey J.E. & Stein R.A. 1997. Nitrogen and phosphorus excretion by detritivorous gizzard shad in a reservoir ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, **42**: 1386-1397.

Schindler D.E. 1992. Nutrient regeneration by sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) fry and subsequent effects on zooplankton and phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**: 2498-2506.

Schindler D.E. & Eby L.A. 1997. Stoichiometry of fishes and their prey: Implications for nutrient recycling. *Ecology*, **78**: 1816-1831.

Schindler D.E., Kitchell J.F., He X., Carpenter S.R., Hodgson J.R. & Cottingham K.L. 1993. Food web structure and phosphorus cycling in lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **122**: 756-772.

Semenas L.G. 1999. Estructura comunitaria de parásitos en *Galaxias maculatus* (Pisces, Galaxiidae) y *Percichthys trucha* (Pisces, Percichthyidae) del lago Escondido (Río Negro, Argentina). Tesis doctoral. Universidad de Buenos

Aires. 263 pp.

Shapiro J. & Carlson R.E. 1982. Comment on the role of fishes in the regulation of phosphorous availability in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**: 364.

Smith V.H. 1982. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **17**: 1101-1112.

Sommer U. 1989. Plankton Ecology. Succession in Pankton Communities. Springer-Verlag, New York. 369 pp.

Sterner R.W. 1986. Herbivores' direct and indirect effects on algal populations. *Science*, **231**: 605-607.

Sterner R.W. 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. En: Sommer U. (ed.), Plankton ecology: succession in plankton communities. Springer-Verlag, Berlin: 107-170.

Sterner R.W. & Hessen D.O. 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **25**: 1-29.

Sterner R.W. & George N.B. 2000. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of cyprinid fishes. *Ecology*, **81**: 127-140.

Sterner R.W. & Elser J. 2002. Ecological stoichiometry. The biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton University Press, Princeton-New Jersey. 439 pp.

Suttle C.A. & Harrison P.J. 1988. Ammonium and phosphate uptake rates, N:P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **33**: 186-202.

Threlkeld S.T. 1987. Experimental evaluation of trophic-cascade and nutrient-mediated effects of planktivorous fish on plankton community structure. En: Kerfoot W.C. & Sih A. (eds), Predation: Direct and Indirect Impacts on

- Aquatic Communities. The University Press of New England, Hanover (NH): 161-173.
- Utermöhl H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplanktonmethodik. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, **9**: 38 pp.
- Vanni M.J. & Findlay D.L. 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology*, **71**: 921-937.
- Vanni M.J. & Layne C.D. 1997. Nutrient recycling and herbivory as mechanisms in the "top-down" effect of fish on algae in lakes. *Ecology*, **78**: 21-40.
- Vanni M.J., Layne C.D. & Arnett S.E. 1997. "Top-down" trophic interactions in lakes: Effects of fish on nutrient dynamics. *Ecology*, **78**: 1-20.
- Vanni M.J., Flecker A.S., Hood J.M. & Headworth J.L. 2002. Stoichiometry of nutrient recycling by vertebrates in a tropical stream: linking species identity and ecosystems processes. *Ecology Letters*, **5**: 585-593.
- Vega M. 1995. La depredación intrazooplancónica: un estudio sobre *Parabroteas sarsi*. Tesis doctoral. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue. 211 pp.
- Vega P.M. 1999. Life-State differences in the diet of *Parabroteas sarsi* (Daday) (Copepoda, Calanoida): A Field Study. *Limnologica*, **29**: 186-190.
- Wetzel R.G. 2001. Limnology Lake and River Ecosystems. Academic Press, London. 1006 pp.
- Wojtal A., Frankiewicz P. & Zalewski M. 1999. The role of the invertebrate predator *Leptodora kindtii* in the trophic cascade of a lowland reservoir. *Hydrobiologia*, **416**: 215-223.
- Yako L.A., Dettmers J.M. & Stein R.A. 1996. Feeding preferences of omnivorous gizzard shad as influenced by fish size and zooplankton density. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **125**: 753-759.