

# FITOPLANCTON, EPIPELON, MATERIA ORGÁNICA Y FÓSFORO DE UNA LAGUNA ARREICA EN RELACIÓN CON FASES CLARAS Y TURBIAS

M. E. MAC DONAGH <sup>1</sup>, M. A. CASCO <sup>1</sup>, M. G. CANO <sup>1</sup>,  
L. C. SOLARI <sup>2</sup>, M. C. CLAPS <sup>2</sup> & N. A. GABELLONE <sup>2</sup>

<sup>1</sup> División Ficología. Museo de La Plata (UNLP), Paseo del Bosque s/n. 1900. La Plata.

<sup>2</sup> Instituto de Limnología "Dr. Raúl Ringuelet" (CONICET- UNLP).

Av. Calchaquí km 23,5. 1888. Florencio Varela.

*mmacdonagh@fcnym.unlp.edu.ar*

**ABSTRACT.** The Alternative Stable States Hypothesis has been revised over the last years, owing to the differences found between shallow lakes from temperate zones and those from other latitudes and climates. Studies performed in shallow lakes of the Pampean region showed that the temporal and spatial changes and the interactions between algal communities are very complex. In these shallow lakes the epiphyton and epipelton may play significant roles that can be as or ever more important as the roles described for phytoplankton. In Lacombe Lake, three different phases of equilibrium were defined, one of them with intermediate characteristics between clear and turbid phases. The aim of this paper was to analyze the individual fit of some estimators of system dynamics of infrequently used application in the equilibrium state definition to this conceptual scheme. The differences between phases were mainly identified in water variables, whereas sediment variables did not show great variations although changes in system's state were being recorded. Chlorophyll *a*, phytoplankton density and water organic matter were the best indicators of the phases. With respect to sediment variables, the three phases were only differentiated on the basis of variations in the settled planktonic algae.

**Key words:** shallow lake, alternative states, phytoplankton, epipelton, total phosphorus.

**Palabras clave:** laguna. estados alternativos de equilibrio, fitoplancton, epipelton, fósforo total.

## INTRODUCCIÓN

Durante los últimos veinte años se trató de interpretar la dinámica de los lagos someros de acuerdo con la Hipótesis de los Estados Alternativos de Equilibrio. Las bases de esta hipótesis fueron generadas sobre casos de lagos templados del Hemisferio Norte estableciéndose una fuerte distinción entre lagos de aguas claras y turbias. Las macrófitas sumergidas fueron consideradas el principal factor regulador de los sistemas, debido a su capacidad de brindar refugio para los

grandes cladóceros y sus consecuentes efectos sobre el pastoreo, a sus propiedades alelopáticas y a la estabilización física de la columna de agua (Scheffer *et al.*, 1993; Lauridsen *et al.*, 1996; Jeppesen *et al.*, 1997; Scheffer, 1998; Jeppesen *et al.*, 1999).

Sin embargo, en la actualidad se ha iniciado un proceso de revisión de la hipótesis debido a las diferencias encontradas en lagos someros de otras latitudes y climas donde las relaciones pueden ser más complejas y las fases de equilibrio menos estables (Jeppesen *et al.*, 2007 a,b). En los ecosiste-

mas pampeanos esta hipótesis no es fácilmente aplicable debido a la mayor complejidad de las cadenas tróficas, a la gran diversidad de peces y a sus diferencias de comportamiento, y a la mayor diversidad de macrófitas de distinto hábito de vida (Meerhoff *et al.*, 2003), por lo que se ha comenzado a buscar la forma de adaptarla a las características de esta región (Jeppesen *et al.*, 2007 a; Attayde *et al.*, 2008; Casco *et al.*, 2009) o incluso se han tratado de aplicar otros modelos conceptuales para explicar los cambios de estado de los lagos someros pampeanos (Conde *et al.*, 1999; Cano *et al.*, 2008).

Los primeros estudios en lagunas de la Provincia de Buenos Aires sobre las variaciones temporales entre fases claras y turbias se realizaron en la laguna Lacombe y mostraron que los cambios temporales y espaciales -así como las interacciones entre las comunidades algales-, son muy complejos (Cano *et al.*, 2008; Casco *et al.*, 2009). La importancia de la elección de este cuerpo de agua radica en que, por tratarse de una laguna arreica, las comunidades no están influenciadas por aportes alóctonos. Uno de los rasgos que ha sido destacado en estos trabajos es la importancia del rol de las algas del epifiton y epipelon en el sistema, además del rol del plancton. Sin embargo, los estudios integrados de las diferentes comunidades algales son poco frecuentes debido a las complicaciones metodológicas en el muestreo y en la obtención de resultados en unidades comparables. Por esta razón el epipelon y el epifiton han sido poco considerados en los estados alternativos de aguas claras y turbias en los lagos someros.

En la laguna Lacombe se distinguieron tres fases: una turbia, una clara y una con características intermedias, a partir de un análisis multivariado de similitud basado en las variables fisicoquímicas y biológicas del agua y del sedimento analizadas en conjunto en un ciclo anual (Casco *et al.*, 2009). A partir de los

estados de equilibrio previamente discriminados, el objetivo de este trabajo es analizar el ajuste individual de ciertos estimadores de la dinámica del sistema a este esquema conceptual y que generalmente no se utilizan para la definición de los estados de equilibrio. Para ello se realizaron contrastes *a posteriori* de las principales variables fisicoquímicas (fósforo total, materia orgánica) y biológicas (densidad algal, clorofila *a*, diversidad específica) en el agua y en el sedimento y se examinaron los cambios en la estructura algal del epipelon en relación con las fases de equilibrio considerando el aporte provenientes de otras comunidades

## MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en la laguna Lacombe (35 ° 50' S y 57 ° 53' O), situada en la Provincia de Buenos Aires. Dicha laguna tiene un área de 130 ha y la longitud de la línea de costa es de 5,6 km. Su forma es aproximadamente isodiamétrica, con una longitud máxima de 1.750 m y un ancho máximo de 1.500 m. La profundidad máxima registrada en el período estudiado fue de 2,5 m. La macrófita emergente *Schoenoplectus californicus* (C.A.Meyer) Soják coloniza la mayor parte de la superficie durante todo el año y macrófitas sumergidas como *Stuckenia pectinata* (L.) Börner y *Myriophyllum quitense* Kunth están presentes principalmente durante la estación de crecimiento (octubre a febrero).

El muestreo con periodicidad mensual se efectuó en cuatro sitios durante un ciclo anual (2001-2002). Estos sitios se eligieron de acuerdo con la distribución espacial de las macrófitas acuáticas (emergentes y sumergidas). El sitio 1 está situado en el juncal central y el sitio 2 en el límite sur del mismo. Ambos sitios tienen una densidad de macrófitas sumergidas variable. El sitio 3 está ubicado en el sector norte, sin macrófitas emergentes y con abundantes macrófitas sumergidas. El

sitio 4, cercano a la orilla, tiene una profundidad máxima de 1,40 m y presenta abundantes macrófitas sumergidas. En los sitios 1, 2 y 3 (con profundidades entre 1,68 y 2,60 m) se tomaron muestras de agua a cinco profundidades en un perfil vertical y se integraron los resultados, mientras que en el sitio 4 se tomó una muestra subsuperficial debido a su escasa profundidad. Las muestras de sedimento se obtuvieron con un corer de 3 cm de diámetro. La transparencia del agua se midió con el disco de Secchi. La cobertura de macrófitas sumergidas y emergentes se estimó en diez parcelas de 1 m<sup>2</sup> en cada ocasión y sitio. La profundidad de la zona fótica se calculó de acuerdo con Scheffer (1998). Se utilizaron metodologías estándar para estimar la abundancia algal, la clorofila *a*, el fósforo total (PT) y la materia orgánica particulada (LOI) en agua y sedimento, (ver más detalle de metodología en Casco *et al.*, 2009).

La diversidad del fitoplancton y del epipelon se calculó mediante el índice de Shannon con el programa MVSP (Kovach, 2001). En el análisis cuantitativo del conjunto de algas halladas en el sedimento se discriminaron tres grupos: las algas propias del sedimento (epipelon), y entre las algas de origen alóctono, aquellas que provienen del epifiton y las que sedimentan desde el plancton.

Todas las variables se transformaron a logaritmo natural (excepto la diversidad). Se verificó la normalidad de las variables con el test de Shapiro-Wilks y la homocedasticidad de la varianza con el test de Levene. Se verificó la existencia de diferencias entre fases con análisis de varianza y Kruskal-Wallis. Luego se aplicaron los tests de Diferencias Minimamente Significativas (DMS) y Mann-Whitney, con corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples según fueran los datos normales o no, respectivamente para determinar entre qué fases se producían diferencias significativas de acuerdo con las variables

analizadas tanto en el agua como en el sedimento.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las tres fases identificadas por Casco *et al.* (2009) para la laguna Lacombe se caracterizan de acuerdo con la transparencia del agua y la cobertura de macrófitas sumergidas como:

**Fase 1:** Fase turbia (julio a septiembre) sin macrófitas sumergidas y con una profundidad máxima del disco de Secchi de 40 cm. La profundidad de la zona fótica fue menor a la profundidad de la columna de agua en todos los sitios, excepto en el sitio más somero (S 4).

**Fase 2:** Fase clara con abundantes macrófitas sumergidas (octubre a febrero). Período de máximo crecimiento de las macrófitas sumergidas que alcanzaron coberturas de hasta 100%. La profundidad máxima del disco de Secchi fue de 75 cm. El sedimento de los puntos de muestreo más profundos recibió luz la mayor parte del tiempo durante este período.

**Fase 3:** Fase clara con escasas macrófitas sumergidas (marzo a junio). Dentro de esta fase en la etapa final se produce la recuperación de los manchones de macrófitas sumergidas. La profundidad máxima del disco de Secchi fue de 10 cm. Los sedimentos siempre recibieron luz durante este período.

### Variables del agua:

#### *Clorofila a fitoplanctónica*

La mayor concentración de clorofila *a* fitoplanctónica se registró durante la fase turbia. En las fases claras, la concentración de clorofila fue menor y en la última fase, además, fue menos variable (Tabla 1, Figura 1). Las diferencias entre fases fueron significativas (Tabla 2). Realizando los tests *a posteriori* se observó que la fase turbia mostró diferencias significativas con respecto a la fases 2 y 3 mientras que

estas últimas no fueron diferentes entre sí (Tabla 2).

El valor promedio de la concentración de clorofila *a* durante la fase turbia (Fase 1= 49,3  $\mu\text{g. l}^{-1}$ ) fue similar al hallado en la misma laguna (63, 2  $\mu\text{g. l}^{-1}$ ) por Allende *et al.* (2009) en otro período definido como turbio por estos autores. En cambio, en las fases claras la concentración promedio de clorofila fue menor (Fase 2= 24,3  $\mu\text{g. l}^{-1}$  Fase 3= 27,5  $\mu\text{g. l}^{-1}$ )

#### *Materia orgánica particulada en el agua*

Fue mayor durante la fase turbia (Tabla 1, Figura 1) debido al predominio del fitoplancton. La correlación entre materia orgánica y densidad de fitoplancton se demostró en Casco *et al.* (2009). Las diferencias entre fases fueron significativas y además las tres fases pudieron distinguirse una de otra estadísticamente (Tabla 2).

#### *Fósforo total en agua*

Las menores concentraciones de PT se registraron durante la fase 3 (Figura 1). Si bien las concentraciones promedio en las fases 1 y 2 fueron similares, la fase 2 mostró una mayor variabilidad (Tabla 1). Las diferencias entre fases fueron significativas (Tabla 2). No se discriminaron diferencias entre las fases 1 y 2 y los tests *a posteriori* indicaron que la única fase significativamente diferente fue la 3 (Tabla 2).

La mínima concentración de PT para este mismo período fue de 95  $\mu\text{g. l}^{-1}$  (Cano *et al.*, 2008) y superó ampliamente los valores señalados como limitantes por Reynolds (1984) y Ryding y Rast (1992). Tanto el promedio de la concentración de PT en la fase turbia ( 317  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) como en la fase 2 (338  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) fueron similares al registrado por Allende *et al.* (2009) (261  $\mu\text{g l}^{-1}$ ) para la misma laguna en un momento señalado por estos autores como turbio.

#### *Densidad fitoplanctónica*

Las mayores concentraciones de fitoplancton se registraron durante la fase turbia, mientras que las menores coincidieron con la fase de máximo desarrollo de las macrófitas sumergidas (fase 2). Luego, durante la fase con escasas macrófitas sumergidas, la densidad se incrementó levemente y fue también más variable. Estas notorias diferencias entre fases se dieron por igual en todos los sitios (Figura 1). Las comparaciones hechas con base en la densidad fitoplanctónica discriminaron claramente las fases, siendo todas diferentes entre sí (Tabla 2). La densidad de algas calculada para el período turbio (Cano *et al.*, 2008: 4x10<sup>4</sup> ind. ml<sup>-1</sup>) fue, en comparación, un orden de magnitud menor que la hallada por Allende *et al.* (2009) para la misma laguna en noviembre de 2005 (2x10<sup>5</sup> ind. ml<sup>-1</sup>) cuando dominó *Oocystis nephrocystoides*.

#### *Diversidad de fitoplancton*

Durante la fase turbia la diversidad varió entre 2,5 y 3,5. En la primera fase clara la diversidad fue muy variable, aunque la media fue similar a la de la fase anterior (Tabla 1). Esto produjo la ausencia de diferencias significativas entre ambas fases. La segunda fase clara fue el momento de mayor diversidad fitoplanctónica, con valores elevados durante todo el período, y se distinguió de las fases 1 y 2 (Tabla 2).

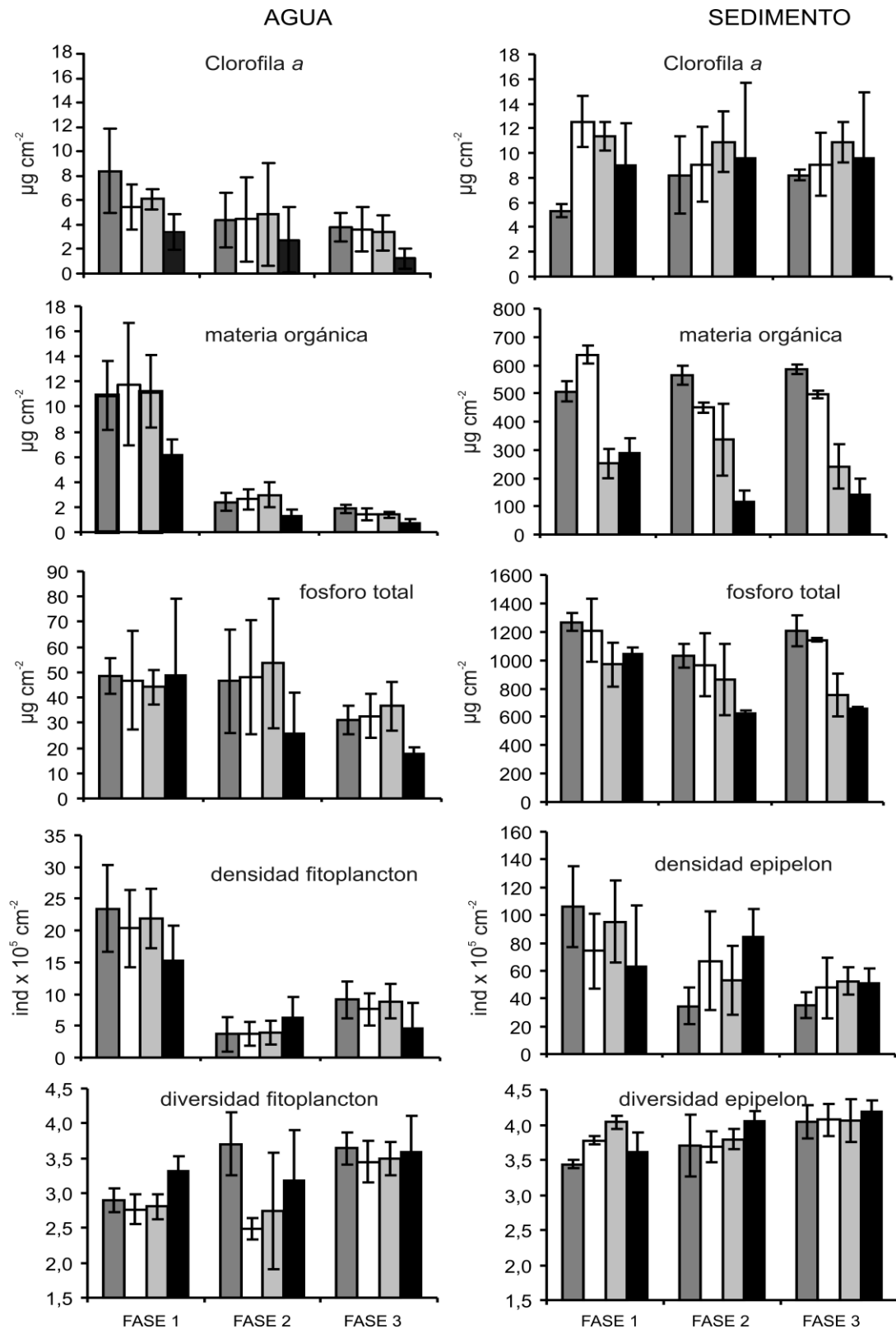
#### **Variables del sedimento**

##### *Clorofila a del epipelon*

La concentración promedio de clorofila *a* epipélica presentó valores similares entre las fases. El sitio más somero (S 4) fue el de mayor variabilidad. Por otro lado, en el sitio 1, el efecto conjunto de la turbidez del agua y la presencia de juncos (*S. californicus*) sobre la llegada de la luz al fondo durante la fase 1 podría haber afectado a la comunidad (Figura 1). No se encontraron diferencias significativas entre fases (Tabla 2).

**Tabla 1:** Media, desviación estándar (entre paréntesis), mínimo y máximo de las variables fisicoquímicas y biológicas en el agua y en los sedimentos, en cada fase.

	Fase 1		Fase 2		Fase 3	
	Media (SD)	Min- Max	Media (SD)	Min- Max	Media (SD)	Min- Max
<b>Agua</b>						
clorofila <i>a</i> ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	5,83 (2,59)	2,23 12,02	4,05 (2,82)	0,21 10,48	2,74 (1,69)	0,33 5,11
materia orgánica ( $\text{mg cm}^{-2}$ )	10 (3,62)	4,70 16,25	2,18 (0,94)	0,45 (4,11)	1,28 (0,48)	0,53 2,14
PT ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	47,21 (16,01)	24,77 82,88	48,46 (32,03)	14,06 114,89	32,63 (9,11)	17,88 44,18
densidad fitoplancton (ind. $10^5 \text{ cm}^{-2}$ )	20,25 (5,85)	10,86 31,24	5,66 (2,94)	1,91 10,90	7,02 (3,52)	1,27 11,17
diversidad fitoplancton (índice Shannon)	2,94 (0,28)	2,54 3,55	2,76 (0,69)	1,36 4,13	3,54 (0,31)	3,01 4,21
<b>Sedimento</b>						
clorofila <i>a</i> ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	9,58 (3,36)	4,86 14,44	11,28 (4,63)	3,82 25,25	9,13 (2,80)	2,95 13,03
materia orgánica ( $\text{mg cm}^{-2}$ )	421,64 (168,39)	204,92 673,11	364,38 (178,58)	82,22 611,59	369,51 (192,47)	92,78 608,50
PT ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	1123,33 (223,66)	662,38 1414,27	894,08 (228,19)	561,49 1292,18	961,47 (263,96)	556,19 1292,03
densidad total de algas (ind. $10^5 \text{ cm}^{-2}$ )	84,72 (33,23)	13,09 137,32	55,46 (26,39)	22,33 106,30	48,08 (14,30)	29,25 78,08
densidad algas planctónicas (ind. $10^5 \text{ cm}^{-2}$ )	36,72 (23,01)	0,80 76,46	14,27 (7,75)	6,53 31,54	11,09 (5,00)	3,63 23,49
densidad algas epifíticas (ind. $10^5 \text{ cm}^{-2}$ )	28,09 (12,85)	6,70 49,89	28,16 (14,13)	10,96 55,17	21,35 (8,65)	8,93 35,92
densidad algas epipélicas (ind. $10^5 \text{ cm}^{-2}$ )	16,94 (9,72)	3,82 37,06	15,52 (12,04)	31,7 40,28	14,12 (6,48)	4,39 24,39
diversidad algas del epipelon (índice Shannon)	3,71 (0,26)	3,37 4,13	3,80 (0,29)	3,29 4,3	4,09 (0,22)	3,75 4,39



**Figura 1:** Media y desvío estándar de las variables en el agua (en la columna de la izquierda) y en el sedimento (en la columna de la derecha) en cada sitio de muestreo (gris oscuro: sitio 1, blanco: sitio 2, gris claro: sitio 3, negro: sitio 4) durante las tres fases (1, 2 y 3).

**Tabla 2:** ANOVA o Kruskal-Wallis y Tests a posteriori (DMS o Mann-Whitney con corrección de Bonferroni para comparaciones múltiples según corresponda).

Variables en el agua	ANOVA	Kruskal-Wallis	Test a posteriori (DMS o Mann-Whitney)		
			Fase 1 – Fase 2	Fase 1 – Fase 3	Fase 2 – Fase 3
clorofila <i>a</i>	*		*	*	n.s.
materia orgánica		*	*	*	*
PT	*		n.s.	*	*
densidad fitoplancton	*	*	*	*	*
diversidad fitoplancton		*	n.s.	*	*

Variables en el sedimento	ANOVA	Kruskal-Wallis	Test a posteriori (DMS o Mann-Whitney)		
			Fase 1 – Fase 2	Fase 1 – Fase 3	Fase 2 – Fase 3
clorofila <i>a</i>	n.s.		-	-	-
materia orgánica		n.s.	-	-	-
PT		*	*	n.s.	n.s.
densidad total de algas		*	n.s.	*	n.s.
densidad algas planctónicas		*	*	*	n.s.
densidad algas epifíticas	n.s.		-	-	-
densidad algas verdaderamente epifíticas	n.s.		-	-	-
diversidad algas del epipelon	*		n.s.	*	*

### *Materia orgánica en el sedimento*

Los valores promedio de la materia orgánica en el sedimento en las estaciones con macrófitas emergentes (S 1 y S 2) fueron notablemente mayores (Figura 1) que en los sitios sin juncos. Podría interpretarse que hay una gran estabilidad en su concentración a lo largo del tiempo, ya que no mostró diferencias entre fases (Tabla 2), y que esta variable estaría influida por las condiciones locales (presencia de macrófitas emergentes, mayor estabilidad de la columna de agua) tendientes a crear una zona de mayor sedimentación y aporte de materia orgánica por parte de las macrófitas a los sedimentos.

### *Fósforo total en el sedimento*

El PT en el sedimento se encontró siempre en altas concentraciones. Las menores concentraciones promedio se registraron durante ambas fases claras en las estaciones con mayor cobertura de macrófitas sumergidas (S 3 y S 4) (Figura 1). Las diferencias entre fases fueron significativas y los tests *a posteriori* mostraron que las únicas fases significativamente diferentes entre sí fueron la fase 1 y la fase 2 (Tabla 2).

### *Densidad de algas en el sedimento*

Las diferencias entre fases fueron significativas y las fases que resultaron significativamente diferentes entre sí según los test *a posteriori* fueron solamente la 1 con la 3 (Tabla 2). Las mayores concentraciones se dieron en la fase turbia y las menores en la fase 3. La fase 2 tuvo densidades intermedias y una alta variabilidad entre sitios que dificultó la discriminación de esta fase, a diferencia de lo que ocurrió con el análisis de la densidad de algas en el plancton donde las tendencias fueron similares en todos los sitios de muestreo (Figura 1).

### *Densidad de algas en el sedimento discriminadas según su comunidad de origen*

Las algas de origen planctónico mostraron diferencias significativas entre fases, siendo la fase 1 la que se diferenció de la fase 2 y de la fase 3, en tanto estas dos últimas fases no pudieron diferenciarse entre sí de acuerdo con esta variable (Tabla 2). La densidad de algas de origen propiamente epipélico y las de origen epifítico no presentaron diferencias significativas entre fases (Tabla 2).

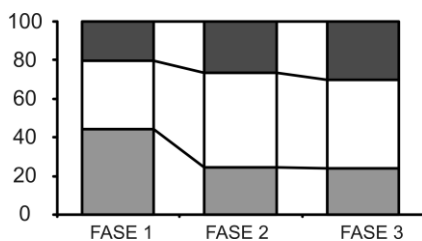
La mayor densidad de algas en el sedimento en la fase turbia se atribuye a los aportes alóctonos desde el fitoplancton (Figura 2). Durante las etapas claras, disminuyó la densidad total en el sedimento y aumentó la proporción de algas de origen epifítico y propiamente epipélicas. Se destaca que la alta proporcionalidad de algas epifíticas en el sedimento durante todo el muestreo se relaciona con el hecho de que estas algas pueden provenir tanto de las macrófitas emergentes (junco) como de las sumergidas.

Debido a la multiplicidad de aportes de especies desde distintas comunidades hacia el epipelón, la diversidad específica fue elevada y relativamente estable durante todo el período de estudio. Asimismo, la clorofila *a* en el sedimento no mostró diferencias entre fases, posiblemente debido a las variaciones en la composición específica y a los aportes previamente mencionados (Figura 1).

Las diferencias entre fases fueron identificadas principalmente en las variables medidas en el agua, en tanto que las variables del sedimento mostraron una mayor estabilidad frente a los cambios de estado. Los mejores indicadores de las fases fueron la clorofila *a* planctónica, la densidad del fitoplancton y la materia orgánica en el agua. En el caso particular de esta



laguna, la materia orgánica en el agua sería un buen indicador de los estados de equilibrio, debido a que está compuesta principalmente por el fitoplancton (Casco *et al.*, 2009) y a que por tratarse de una laguna arreica su concentración no está sujeta a las posibles variaciones derivadas de aportes desde afluentes. Los valores de concentración de clorofila *a* hallados en las distintas etapas discriminadas en este trabajo, son coincidentes con los valores mencionados en la clasificación de lagunas pampeanas en claras y turbias (no inorgánicas) de Quirós *et al.* (2002). El fósforo total en el agua, en cambio, tuvo una gran variabilidad dentro de cada fase, debido a que los aportes externos de fósforo intervienen en la dinámica interna de este nutriente (Casco *et al.*, 2009), que podría estar influido por la escorrentía y las variaciones en las prácticas agropecuarias en los alrededores de la laguna. Cabe destacar que a similares concentraciones de PT en el agua, la laguna puede encontrarse en estados claros o turbios por lo que este nutriente no sería un elemento de control en los estados de equilibrio de la laguna en el rango de concentraciones encontrado. Esta observación coincide con la superposición de los rangos de valores de fósforo total hallados por Quirós *et al.* (2002) en lagunas pampásicas claras (23 a 1.288 mg.m<sup>-3</sup>) y turbias (25 a 1.250 mg.m<sup>-3</sup>).



**Figura 2:** Participación porcentual y absoluta (en individuos. mm<sup>-2</sup>) de las algas de origen propiamente epipélico (gris oscuro), de origen epifítico (blanco) y planctónico (gris claro) en la comunidad del epipelón en cada una de las fases.

La Hipótesis de los Estados de Equilibrio Alternativos, así como otras referidas a aguas claras y turbias, se diseñaron en relación con los eventos ocurridos en la masa de agua, independientemente de los otros subsistemas que componen un lago somero. A partir de nuestros resultados se puede ver que las fases pueden discriminarse en relación con las variables en el agua. Al considerar las variables en los sedimentos, se diferencian las tres fases sólo con la densidad y diversidad algal total, pero probablemente los aportes de algas planctónicas sean los responsables de las diferencias halladas, ya que cuando se consideran las algas de origen propiamente epipélico o de origen epifítico no se obtuvieron diferencias significativas para discriminar las fases.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Marcelo Martínez Leanes por facilitarnos el acceso a la laguna localizada en su estancia y a Roberto Aranda por su ayuda en el trabajo de campo. Este trabajo fue realizado con el financiamiento del CONICET (PIP 2216) y de la Universidad Nacional de La Plata (Subsidio N 343).

## BIBLIOGRAFÍA

- Allende, L., G. Tell, H. Zagarese, A. Torremorell, G. Pérez, J. Bustingorry, R. Escaray y I. Izaguirre. 2009. Phytoplankton and primary production in clear-vegetated, inorganic-turbid, and algal-turbid shallow lakes from the pampa plain (Argentina). *Hydrobiologia*, 624: 45-60.
- Attayde, J. L., X. Lazzaro, N. Mazzeo, G. Lacerot, S. Kosten, V. Huszar, L. Costa y M. Scheffer. 2008. A comparative analysis of trophic structure in shallow lakes under different climatic conditions: the SALGA project experience. Facultad de Ciencias, Universidad de

- la República, Montevideo. Libro de resúmenes, página 9. 23 al 28 de Noviembre, Montevideo.
- Cano, M. G., M. A. Casco, L. C. Solari, M. E. Mac Donagh, N. A. Gabellone y M. C. Claps.** 2008. Implications of rapid changes in chlorophyll-*a* of plankton, epipelon and epiphyton in a pampean shallow lake: an interpretation in terms of a conceptual model. *Hydrobiologia*, 614: 33-45.
- Casco, M. A., M. E. Mac Donagh, Cano, M. G., L. C. Solari, M. C. Claps y N. A. Gabellone.** 2009. Phytoplankton and epipelon responses to clear and turbid phases in a seepage lake (Buenos Aires, Argentina). *International Revue of Hydrobiologie*, 94 (2): 153-168.
- Conde, D., S. Bonilla, L. Aubriot, R. de León y W. Pintos.** 1999. Comparison of the areal amount of chlorophyll *a* of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon. *Hydrobiologia*, 408/409: 285-291.
- Jeppesen, E., M. Søndergaard, M. Søndergaard y K. Christoffersen.** 1997. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies*, Vol. 131. Springer Verlag. 421 pp.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard y T. Lauridsen.** 1999. Trophic dynamics in turbid and clearwater lakes with special emphasis on the role of zooplankton for water clarity. *Hydrobiologia*, 408/409: 217-231.
- Jeppesen, E., M. Meerhoff, B. A. Jacobsen, R. S. Hansen, M. Søndergaard, J. P. Jensen, T. M. Lauridsen, N. Mazzeo y C. W. C. Branco.** 2007a. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation- the successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia* 581: 269-285.
- Jeppesen, E., M. Søndergaard, M. Meerhoff, T. L. Lauridsen y J. P. Jensen.** 2007b. Shallow lake restoration by nutrient loading reduction -some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia* 584: 239-252.
- Kovach, F.** 2001. *Multivariate Statistical Package (MVSP) Versión. 3.12.* Kovach Computing Service, Pentraeth, United Kingdom.
- Lauridsen, T. L., L. J. Pedersen, E. Jeppesen y Ma. Søndergaard.** 1996. The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. *Journal of Plankton Research*, 18 (12): 2283-2294.
- Meerhoff, M., N. Mazzeo, B. Moss y L. Rodríguez-Gallego.** 2003. The structuring role of free-floating versus submerged macrophytes in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology*, 37: 377-391.
- Quirós, R., A. M. Rennella, M. B. Boveri, J. J. Rosso y A. Sosnovsky.** 2002. Factores que afectan la estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas. *Ecología Austral* 12: 175-185.
- Reynolds, C. S.** 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton.* Cambridge, The University Press. 384 pp.
- Ryding, S. O. y W. Rast.** 1989. *El control de la eutrofización en lagos y pantanos.* Madrid. Ed. Pirámide. 375 pp.
- Scheffer, M.** 1998. *Ecology of shallow lakes.* Chapman & Hall, London. 357 pp.
- Scheffer, M., S. H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss y E. Jeppesen.** 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 (8): 275-279.