

BIODIVERSIDAD DEL PARQUE NACIONAL PRE-DELTA (ENTRE RÍOS, ARGENTINA) II. ESTUDIO CUANTITATIVO DEL FITOPLANCTON

V. MIRANDE ^{1,2}, G. A. BARRETO ², S. E. HALEBLIAN ² y B. C. TRACANNA ^{1,3,4}

Summary: Biodiversity of Pre-Delta National Park (Entre Ríos, Argentina). II. Phytoplankton quantitative study. This paper was realized because of lack of phycológic dates from Pre-Delta National Park. The aim of this paper was to know abundance phytoplankton in lentic and lotic environments from this area, which is located in Diamante City (Entre Ríos). Seven sampling sites (three lakes, one stream and two rivers) and absolute algal abundance, biomass and diversity of phytoplankton were studied, employing the Principal Component Analyse (PCA) in the ordination of the sites. Our results have showed to diatoms as dominant across pennate group. The PCA separated the lotic and lentic water bodies in base of considered variables. If we consider to individual level given by species, *Aulacoseira granulata* was generally dominant in lotic systems but not in lentic systems. The absolute algal abundance, biomass and diversity variables permitted to separate the lentic and lotic sampling sites by means of the PCA utilization.

Key words: phytoplankton, abundance, lentic and lotic systems, Pre-Delta National Park, Entre Ríos, Argentina.

Resumen: La falta de antecedentes ficológicos vinculados al Parque Nacional Pre-Delta nos condujo a realizar este estudio. El objetivo fue conocer la abundancia del fitoplancton en ambientes leníticos y lóticos de dicha área protegida, la cual está situada en la ciudad de Diamante (Entre Ríos). Se estudiaron siete zonas (tres lagunas, un arroyo y dos riachos) y las variables abundancia absoluta algal, biomasa y diversidad, empleándose para la ordenación de los sitios el análisis de componentes principales (ACP). Los resultados obtenidos evidenciaron a las diatomeas como el grupo dominante a través de las pennadas. Si se consideran a nivel de individuos aportados por las especies, *Aulacoseira granulata* fue dominante en líneas generales en los sistemas lóticos estudiados, no así en los sistemas leníticos. El empleo de variables específicamente vinculadas al fitoplancton como densidad absoluta, biomasa y diversidad posibilitó la separación de los sitios a través del ACP.

Palabras clave: fitoplancton, abundancia, sistemas leníticos y lóticos, Parque Nacional Pre-Delta, Entre Ríos, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Se han realizado diversos estudios sobre el fitoplancton en el Paraná Medio (García de Emiliani, 1980, 1993, 1997; Zalocar de Domitrovic, 1990, 1992, 1993; Neiff, 1996; Devercelli, 2006; Zalocar de Domitrovic *et al.*, 2007), contándose además con ciertas revisiones (Bonetto & Wais, 1990; García de Emiliani, 1990).

¹Instituto de Ficología, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

²Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de Entre Ríos, Entre Ríos, Argentina.

³Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.

⁴CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) virginiamirande@yahoo.com.ar

Estas investigaciones tendieron a relacionar los cambios espaciales y temporales del fitoplancton respecto a diversos aspectos limnológicos, entre los cuales cabe resaltar la dinámica hidrológica, tanto para ciclos anuales normales o anómalos por la influencia de las corrientes del Niño o de la Niña. Desde la década del sesenta se ha comentado que las fluctuaciones hidrométricas de los ríos fue uno de los factores más importantes para explicar la riqueza, distribución y abundancia de los organismos que viven en estos ambientes (García de Emiliani, 1980; Zalocar de Domitrovic & Vallejos, 1982; Junk *et al.* 1989; Neiff, 1996; Aceñolaza *et al.*, 2004; Devercelli, 2006). El concepto de pulso de inundación fue desarrollado por Junk *et al.* (1989) y surgió como un modelo conceptual aplicable a grandes ríos con llanura aluvial, en los cuales la recurrencia de los pulsos permitió explicar el intercambio de materia y energía entre el cauce principal y zonas anegables. Esto último puso de manifiesto la importancia que tiene la conectividad entre los subsistemas, esencial para mantener la estructura de la llanura de inundación y preservar los procesos que regulan la producción del río a través del intercambio de nutrientes y materia orgánica (Baigún *et al.*, 2005). La existencia de pulsos de inundación y de aguas estancadas o de flujo lento en los sistemas lóticos ha permitido la formación de zonas de retención de agua o “zonas muertas” que posibilitaron el desarrollo de poblaciones algales cruciales para el mantenimiento y dinámica del plancton, las cuales fueron incorporadas al cauce principal a través de las variaciones en el nivel del agua (Valentine & Wood, 1977; Moss & Balls, 1989; Reynolds, 1988, 1992; Reynolds & Glaister, 1989; Stoyneva, 1994; Reynolds & Descy, 1996). Otro modo de reclutamiento de organismos en los ambientes acuáticos se relacionó con la resuspensión temporaria de especies ticoplanctónicas de los sedimentos, lo que podría explicar en parte la supervivencia de las poblaciones algales fluviales (Billen *et al.*, 1994; Izaguirre & Vinocur, 1994; Reynolds *et al.*, 1994).

En las comunidades planctónicas de los grandes ríos tales como el Paraná u otros tropicales y subtropicales como el Nilo, Ganges o Amazonas, la diatomea *Aulacoseira granulata* y sus variedades han sido típicamente dominantes. La dominancia de las céntricas y subdominancia de clorococales ha sido

observada en otros cuerpos lóticos de grandes dimensiones (Rojo *et al.*, 1994; Reynolds & Descy, 1996). O’Farrell (1994), en los sectores superior y medio del Paraná y para diferentes épocas del año, encontró dicha especie generalmente acompañada por *Crucigenia quadrata*, *Monoraphidium contortum*, *Pediastrum simplex*, *Schroederia setigera*, *Scenedesmus smithii*, *Strombomonas ovalis*, *Raphidiopsis mediterranea* y *Lyngbya limnetica*. Otras experiencias llevadas a cabo en el tramo medio de este río no coincidieron con lo observado por O’Farrell (1994), destacándose en el fitoplancton en primer término individuos de *Cryptomonas* spp., *Chlamydomonas* spp., *Rhodomonas minuta* y *Skeletonema* cf. *subsalsum*, seguidas por diatomeas céntricas pequeñas y una Chrysophyta silíceas (Devercelli, 2006), o de Volvocales y Cryptophyceae (García de Emiliani & Devercelli, 2003), o de *Cryptomonas* sp. (Anselmi de Manavella, 1986). El predominio en el Paraná de especies estrategias-R como *Aulacoseira granulata* fue destacado por Zalocar de Domitrovic *et al.* (2007), debido a que están mejor adaptadas para vivir en ambientes sometidos a variaciones en intensidades de luz y turbulencia. Asimismo, estas investigadoras comentaron que la presencia de unos pocos especímenes abundantes con estrategias de vida semejantes es un rasgo común en los grandes ríos, ya que tales entornos ejercen fuertes presiones de selección para el crecimiento de los mismos. Es decir, las condiciones del cauce principal con alta turbidez y profundidad han conducido al desarrollo de algas no típicamente fluviales (eu- o meroplancónicas) y el mantenimiento de sus poblaciones dependería del suministro de organismos desarrollados en las zonas de retención de agua del propio cauce o provenientes de la llanura de inundación (García de Emiliani & Devercelli, 2003).

La falta de antecedentes ficológicos vinculados al Parque Nacional Pre-Delta nos llevó a realizar este estudio. El objetivo fue conocer la abundancia del fitoplancton en ambientes leníticos y lóticos de dicha área protegida, la cual está situada en la ciudad de Diamante (Entre Ríos). En la actualidad se cuenta con datos geomorfológicos, faunísticos y florísticos (Malvárez *et al.*, 1992; Aceñolaza *et al.*, 2004; Zamboni & Aceñolaza, 2004; Baigún *et al.*, 2005) y, a nivel de riqueza ficoflorística, lo aportado por Mirande *et al.* (en prensa).

Descripción del área de estudio

El Paraná Medio se extiende desde la confluencia con el río Paraguay hasta la ciudad de Diamante (provincia de Entre Ríos) y abarca una cuenca de 370.000 km². Presenta un cauce anastomosado-meandroso que corre por una falla tectónica dejando a su derecha una llanura aluvial de 19.200 km², cuyo ancho oscila entre 13 y 60 km (Paoli & Cacik, 2000). El régimen hidrológico es complejo, con un pico principal de inundación en primavera tardía y verano y otro secundario en otoño ante la influencia del río Paraguay y ocasionales aportes provenientes del Iguazú. La descarga media anual es de 17.000 m³ seg⁻¹, aunque en los últimos veinticinco años fluctuaron los regímenes de crecidas debido a cambios en las distribuciones pluviométricas, construcciones de represas y deforestaciones (Baigún *et al.*, 2005).

El Parque Nacional Pre-Delta se ubica a los 32°03'43''S y 60°38'39''W, sobre una llanura aluvial producida por la acumulación de materiales sueltos como arena, limo y otros acarreados por el Paraná Medio. La morfología de esta zona anegable está sujeta a regímenes de inundaciones que tienen un efecto de erosión sobre las partes altas y de sedimentación sobre las zonas bajas, por este motivo, el relieve cambia lenta y constantemente. El clima es templado-cálido húmedo y las precipitaciones promedios llegan a 1000 mm anuales, registrándose los mayores valores en verano, con picos en noviembre y marzo, y los mínimos en época invernal. No se observan grandes amplitudes térmicas y la temperatura media anual oscila entre 16,7-18 °C. La zona de estudio está totalmente delimitada por cursos de agua, el sector noroeste está definido por el riacho Vapor Viejo, que es un desvío del río Paraná en forma de hoz, cuyo extremo vuelve a unirse al curso principal. El arroyo La Azotea actúa en parte como límite noreste y, fuera del parque, une sus aguas al arroyo del Barro. El riacho Las Mangas, de cauce más o menos sinuoso, divide al parque en dos mitades y corre en sentido noroeste-sudeste al igual que los restantes cursos de agua del área protegida. Esta zona corresponde al sector superior del Delta del Paraná, el cual es un inmenso conjunto de islas que forman una red de pequeños canales, angostos y tortuosos, cubiertos por densa vegetación, que comienza a la altura de la ciudad de Diamante y se extiende hasta la confluencia del Paraná con el Uruguay, en la provincia de Buenos Aires. El delta está dividido en

tres sectores: superior, medio e inferior. El primero se extiende hasta Villa Constitución, el segundo desde esta localidad santafecina hasta cerca de la ciudad entrerriana de Ibicuy y el sector inferior llega hasta el partido bonaerense de Tigre. Los estratos geológicos que componen la región son areniscas y arcillas a una profundidad de 150-50 m, por encima de esta capa se localizan arenas que actúan como acuíferos y cuyo espesor oscila entre 10-15 m y, por arriba, arcillas con carbonato de calcio y conchas de moluscos marinos que en algunas zonas formaron bancos de conchillas. Todas estas capas presentan un alto contenido salino que se transfiere a las aguas subterráneas y, por último, existen depósitos recientes formados por arenas aluviales y depósitos palustres. El delta del Paraná no desemboca en el mar, sino en un gran río, por lo cual sus aguas son dulces y carece de vegetación costanera halófila, característica de estos tipos de ambientes. En épocas relativamente recientes antes de que la zona de estudio fuese un área protegida se utilizó para la ganadería extensiva al igual que para la caza y la extracción de leña sin ningún tipo de control (Rodríguez, 2003).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se efectuó un muestreo en época invernal (julio/2007), luego de producirse el descenso de las aguas, debido a que el área de estudio estuvo totalmente cubierta por el río Paraná hasta comienzo de otoño. Se estudiaron en total siete sitios correspondientes a tres lagunas, un arroyo y dos riachos (Tabla 1, Fig. 1).

Los ambientes lacustres Las Bogas (sitio 1) y del Baño (sitio 2) pueden considerarse ubicados en "zonas prístinas" no así Irupé (sitio 3), la cual es alimentada por una acequia que atraviesa tierras colindantes con el Parque Nacional Pre-Delta aprovechadas para la cría de ganado y cultivos. En riacho Vapor Viejo se localizaron dos puntos de muestreo, uno de ellos (sitio 4) situado aproximadamente 4 km aguas abajo del afectado directamente por las actividades del puerto y las descargas de efluentes domiciliarios (sitio 5). Los sitios 6 y 7 fueron zonas menos perturbadas ya que sólo presentaban puestos de guardaparques y, en el caso del arroyo La Azotea (sitio 7), una que otra casa.

Las muestras cuantitativas subsuperficiales se tomaron directamente en envases de 250 ml a 3-4

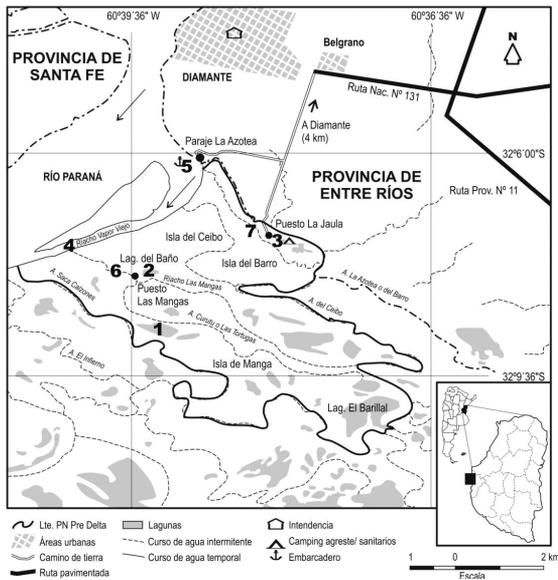


Fig. 1. Ubicación de los sitios de muestreo en el Parque Nacional Pre-Delta. 1. Laguna Las Bogas, 2. Laguna del Baño, 3. Laguna Irupé, 4. Riacho Vapor Viejo (confluencia arroyo Las Mangas), 5. Riacho Vapor Viejo (Puerto La Azotea), 6. Riacho Las Mangas, 7. Arroyo La Azotea.

metros de las orillas y fueron fijadas “in situ”. La cuantificación se realizó mediante el empleo de microscopio invertido y cámaras de sedimentación. Se consideró a las algas unicelulares, coloniales y filamentosas como unidad individuo.

La biomasa, expresada en peso seco (mg ml^{-1} de C), se calculó multiplicando los volúmenes promedio de las algas contadas por las abundancias respectivas. La estimación del biovolumen se efectuó mediante la aplicación de figuras geométricas (Rott, 1981).

La diversidad específica se determinó en base a Shannon-Weaver (1949), requiriéndose además conocer la diversidad máxima (\log_2 del número de especies contadas) de cada sitio para calcular la equitatividad.

El análisis de componentes principales (ACP) se utilizó para la ordenación de las muestras en relación con el fitoplancton. Se emplearon los valores normalizados y estandarizados de densidad absoluta por clases, biomasa total y diversidad específica y la matriz de correlación. Los datos fueron procesados mediante el paquete estadístico NTSyS.

Se empleó el coeficiente de correlación de Pearson para estudiar las relaciones significativas (\cdot : $0,05^*$ ó $0,01^{**}$) entre las variables bióticas

utilizadas en el ACP y los sitios de muestreo, a fin de establecer los diferentes grados y sentidos de las asociaciones. Para ello, se utilizó el programa estadístico SPSS (versión 9.0) para Windows.

RESULTADOS

Las especies algales registradas en este estudio correspondieron a Cyanophyceae (1), Chlorophyceae (8), Charophyceae (5), Bacillariophyceae (30), Chrysophyceae (1), Xanthophyceae (1) y Euglenophyceae (1), destacándose la dominancia de las diatomeas en todos los ambientes estudiados. Los máximos registros de abundancia absoluta, biomasa y diversidad se dieron en los cuerpos de agua estancada (Tabla 2, Fig. 2).

La densidad del fitoplancton varió entre 239-289 y 27-39 ind ml^{-1} en los sistemas leníticos y lóticos, siendo *Aulacoseira granulata*, *Nitzschia acicularis* y *Ulnaria ulna* las entidades taxonómicas más frecuentes, registradas en por lo menos seis de los siete ambientes muestreados. Si se consideran separadamente los sitios, las especies que aportaron un 25% o más de individuos dentro de las clases observadas fueron *Anabaena variabilis*, *Closterium gracile*, *C. parvulum*, *Cosmarium circulare* var. *minus*, *Dictyosphaerium ehrenbergianum*, *Eudorina* sp., *Monoraphidium arcuatum*, *Mougeotia* sp. 1, *Scenedesmus quadricauda*, *Spirogyra juergensii*, *Aulacoseira granulata*, *Amphora ovalis*, *Nitzschia acicularis*, *N. fruticosa*, *Dinobryon sertularia*, *Tribonema subtilissimum* y *Euglena proxima*.

La biomasa mostró mayores fluctuaciones en los cuerpos leníticos, de 2-27 mg ml^{-1} , observándose en la laguna “prístina” más pequeña conocida como del Baño el menor registro, en cambio, en los riachos y arroyo estudiados tuvo poca variación (0,6-1 mg ml^{-1}). Las colaboraciones efectuadas por la ficoflora a esta variable dependieron del tipo de ambiente. Las Chlorophyta aportaron el 71,6 y 95% en Las Bogas e Irupé por las contribuciones dadas especialmente por *Spirogyra juergensii* (biovolumen: $1.035.231 \mu\text{m}^3$), *Sphaerocystis Schroeteri* ($460.063 \mu\text{m}^3$) y *Eudorina* sp. ($376.085 \mu\text{m}^3$) y, entre las Heterokontophyta, las Bacillariophyceae contribuyeron con el 96,7-100% en las aguas fluyentes debido, en primer término, a *Aulacoseira granulata* ($64.890 \mu\text{m}^3$). En el ambiente lacustre del Baño, las proporciones de biomasa observadas fueron 66,5% de Heterokontophyta (54% Bacillariophyceae, 12,5% Xanthophyceae), 20,8%

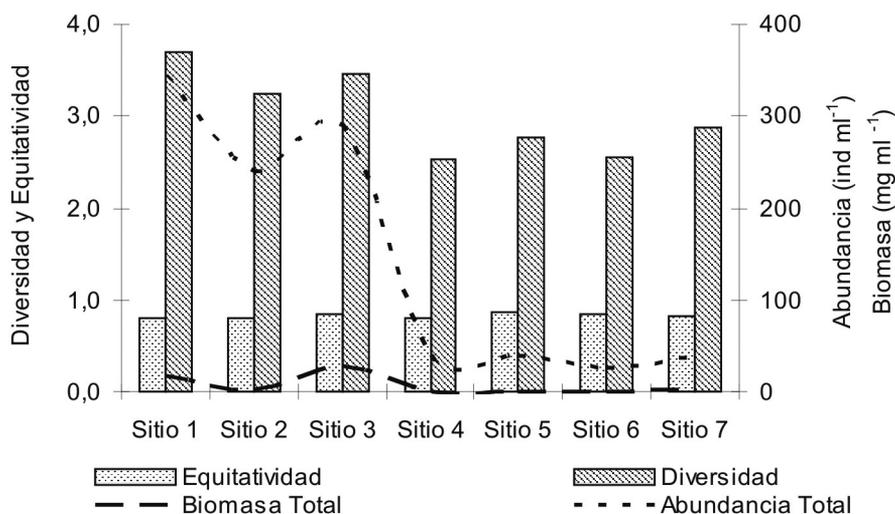


Fig. 2. Abundancia absoluta, biomasa total y diversidad del fitoplancton.

de Chlorophyta y 8,3% de Cyanophyta y sus principales participantes fueron en relación al grupo silíceo la misma especie que en los ambientes lóticos, la Xanthophyceae *Tribonema subtilissimum* ($86.515 \mu\text{m}^3$), la Chlorophyceae *Dictyosphaerium ehrenbergianum* ($86.515 \mu\text{m}^3$) y la Cyanophyceae *Anabaena variabilis*, cuyo biovolumen fue de $11.700 \mu\text{m}^3$ (Figs. 2 y 3).

La diversidad del fitoplancton estuvo entre 3,25-3,70 en las aguas estancadas y disminuyó a 2,54-2,88 en los restantes puntos de recolección. La equitatividad fue de 0,8 en los sitios de muestreo, excepto en 5 y 6 con 0,9, por lo cual podría decirse que no mostró variaciones entre los ambientes estudiados.

En la utilización del ACP para la ordenación de los sitios en base a la abundancia absoluta por clases, biomasa total y diversidad específica del fitoplancton, los tres factores principales explicaron el 97% de la variación total, correspondiendo 60, 25 y 12% a los ejes 1, 2 y 3 respectivamente. Los componentes uno y tres permitieron separar mejor los ambientes estudiados (Fig. 4). El factor uno ordenó las muestras lacustres hacia el lado positivo y las lóticas hacia el lado negativo. Las variables que aportaron a esta ordenación y que presentaron mayor peso (autovectores $> 0,60$) fueron la diversidad específica (0,96), las abundancias de Euglenophyceae (0,93) y Bacillariophyceae (0,92),

la biomasa total (0,91) y las abundancias de Charophyceae (0,85), Chlorophyceae (0,77) y Chrysophyceae (0,72). En el factor tres las variables que contribuyeron a la ubicación de las muestras que contribuyeron a la ubicación de las muestras (autovectores $> 0,60$) fueron las abundancias de Chrysophyceae (-0,61) y de Chlorophyceae (-0,60). Los tres ambientes lacustres coincidieron en los altos valores de diversidad y abundancia de Bacillariophyceae, sin embargo, las lagunas Las Bogas y del Baño fueron distanciadas entre sí por los valores de biomasa, Chrysophyceae y Chlorophyceae e Irupé de estas dos últimas por la ausencia especialmente de individuos pertenecientes a las Chlorophyceae. Respecto a los cuerpos de agua lóticos, la ubicación de los mismos se relacionó especialmente con sus bajos valores de diversidad, abundancia de Bacillariophyceae y biomasa.

La aplicación de Pearson posibilitó destacar una correlación significativa entre la abundancia absoluta total y las parciales correspondientes a Bacillariophyceae (0,97**), Charophyceae (0,81*) y Euglenophyceae (0,79*), al igual que entre las tres primeras variables nombradas con la biomasa (abundancia total 0,79**, abundancia Bacillariophyceae 0,91**, abundancia Charophyceae 0,97**). La diversidad específica presentó correlaciones significativas con las abundancias de Chlorophyceae (0,99**), Chrysophyceae (1,0**) y Euglenophyceae (0,92**).

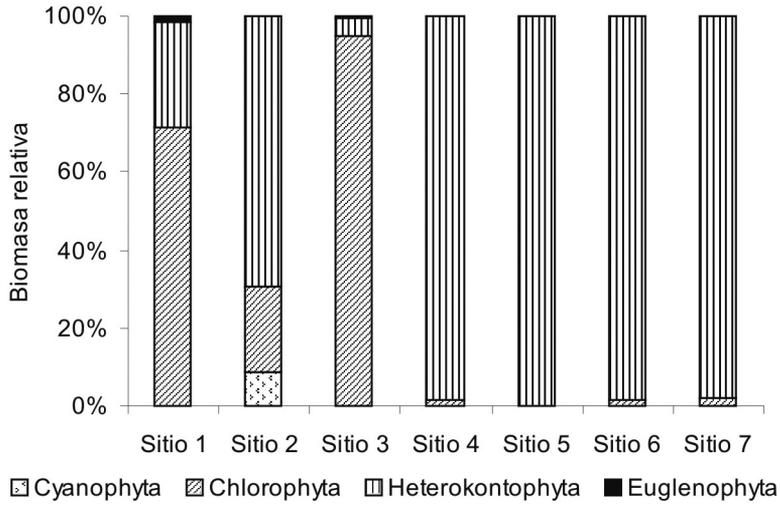


Fig. 3. Aportes de los grupos algales a la biomasa total.

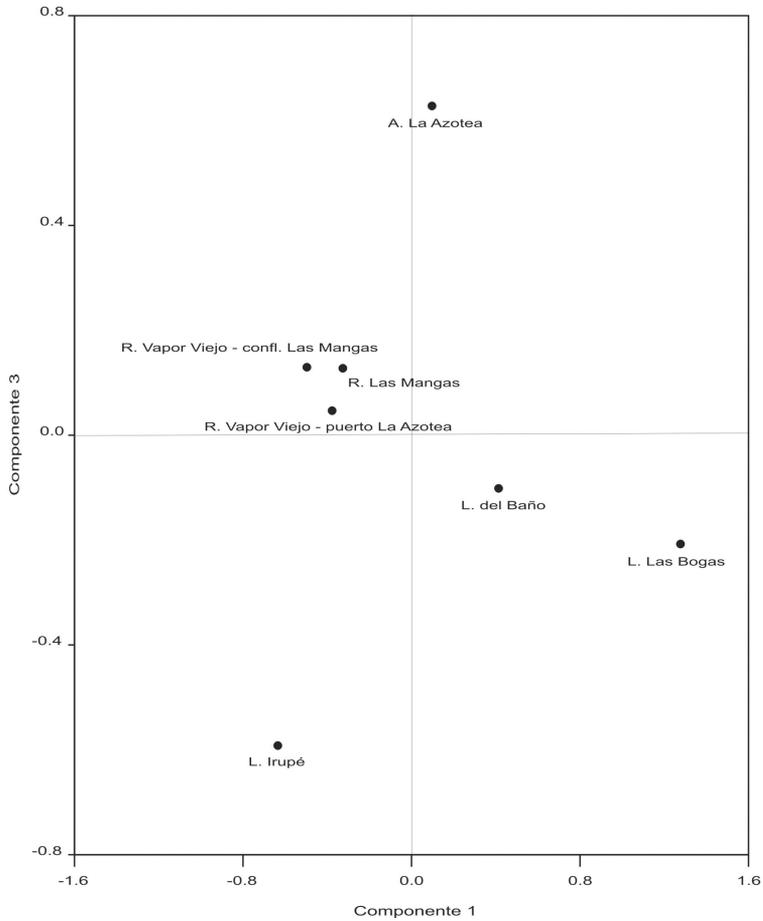


Fig. 4. Análisis de Componentes Principales de los sitios en relación con la densidad absoluta por clases, biomasa total y diversidad del fitoplancton.

DISCUSIÓN

La zona de estudio estuvo totalmente inundada hasta pocos meses antes del muestreo. Los sucesos de inundación son disturbios de origen alóctono que destruyen información contenida en la comunidad planctónica posibilitando la renovación de la misma (Margalef, 1961). En el Parque Nacional Pre-Delta fue posible detectar un intercambio de organismos por efecto de la creciente previa a la campaña de muestreo, lo cual fue coincidente con lo observado por Neiff (1996), quien argumentó que las fases de crecientes en los pulsos de inundación representan un mayor intercambio de organismos. Se encontró una semejanza en riqueza entre los ambientes de la planicie de inundación y los lóticos, como pudo observarse a nivel de las diatomeas, donde treinta y uno de los cincuenta taxa registrados fueron especies comunes, es decir, localizadas tanto en aguas fluyentes como estancadas (Mirande *et al.*, en prensa). Coincidente con lo obtenido en el estudio cualitativo recientemente comentado, las algas silíceas en este trabajo dominaron en todos los puntos de muestreo a través de las pennadas, salvo en el arroyo La Azotea donde se destacaron levemente más las céntricas, es decir, se asemejó en líneas generales a lo observado en ríos de bajo orden (Margalef, 1980; Oemke & Burton, 1986; Corigliano *et al.*, 1994; Tracanna *et al.*, 1994; Mirande & Tracanna, 1995, 2003; Tracanna & Martínez De Marco, 1997). Densidades algales afines con las nuestras fueron registradas, por ejemplo, en la cuenca del tramo inferior del río Uruguay, de 30-8543 ind ml⁻¹, coincidiendo este último valor con una floración de *Chlamydomonas* sp. (O'Farrell & Izaguirre, 1994) y, también, en el sector medio del río Paraná, con tenores entre 170-1400 ind ml⁻¹ (García de Emiliani, 1990), mientras que en otros casos fueron disímiles, como ser en el tramo Goya-Diamante, en el cual fueron mayores (400-3348 cél ml⁻¹) (García de Emiliani, 1981). Si se consideran los aportes de individuos dados por las especies, cabe destacar que desde este punto de vista, *Aulacoseira granulata* fue dominante en riacho Las Mangas y en arroyo La Azotea, mientras que en Vapor Viejo, ambiente más directamente conectado con el cauce principal del Paraná, los resultados fueron disímiles, dominando esta especie en la zona de confluencia con Las Mangas y no en la portuaria, en la cual se destacó *Nitzschia acicularis*. Es decir, a este nivel taxonómico hubo en

líneas generales semejanza con lo observado en los grandes ríos (Bonetto *et al.*, 1979; Anselmi de Manavella, 1986; García de Emiliani, 1985), mientras que en los ambientes lacustres los mayores aportes de individuos fueron dados por las pennadas, salvo en la laguna del Baño, en la cual sobresalió *Tribonema subtilissimum*. Las densidades de individuos en las lagunas circundadas por macrófitas superaron más de seis veces a la de los ambientes lóticos, lo cual podría atribuirse a que el fitoplancton lacustre fue enriquecido por organismos provenientes de otros reservorios de la planicie de inundación o que fueron resuspendidos de los sedimentos (Valentine & Wood, 1977; Moss & Balls, 1989; Reynolds, 1988, 1992; Reynolds & Glaister, 1989; Billen *et al.*, 1994; Izaguirre & Vinocur, 1994; Reynolds *et al.*, 1994; Stoyneva, 1994; Reynolds & Descy, 1996). Zalocar de Domitrovic (2005), en un estudio de los ríos Paraná-Paraguay, encontró que el número de taxones en las zonas vinculadas temporariamente al flujo del río duplicó al del curso fluvial debido a que las aguas de los tramos superiores del mismo que ingresaron por desborde a la planicie de inundación, hallaron condiciones ambientales (baja pendiente del terreno, escasa movilidad horizontal, mayor amplitud de temperatura, alto contenido de materia orgánica, deficiencia de oxígeno disuelto, pH menor) que favorecieron el desarrollo y una rápida reorganización del fitoplancton. La dependencia de esta taxocenosis al régimen hidrosedimentológico o pulsos de inundación fue citada por diversos autores (García de Emiliani, 1990; O'Farrell *et al.*, 1998; Zalocar, 1999; Devercelli, 2006).

Los resultados de biomasa obtenidos en los cuerpos de agua estudiados fueron menores a los comentados por García de Emiliani & Anselmi de Manavella (1983) para el fitoplancton del valle aluvial del río Paraná en su tramo Goya-Diamante, aunque sí coincidieron en que las céntricas fueron las que más aportaron dentro de las diatomeas y, también, porque obtuvieron una correlación altamente significativa entre la abundancia numérica de este grupo silíceo y la biomasa. Entre los factores que condujeron a esta diferencia estaría el hecho de que las densidades algales en el tramo Goya-Diamante fueron mayores (García de Emiliani, 1981).

En relación a la diversidad, esta variable tiene en cuenta dos componentes, por un lado, la riqueza específica, es decir, número de especies en una

muestra, comunidad o hábitat y, por el otro, la equitatividad o uniformidad con la que los individuos están distribuidos entre las especies (Cole, 1988). En los ambientes estudiados ambos componentes fueron altos debido a que pocas especies tuvieron un número moderado de individuos, no superior de 78 ind ml⁻¹, por lo cual ninguna se destacó de modo evidente, presentando la mayoría muy pocos organismos. Aún así, esta variable fue levemente mayor en las aguas estancadas que en las fluyentes por tratarse de entornos en los cuales el fitoplancton estuvo más protegido de la deriva de organismos y especies, entre otras posibles causas. La presencia de valores de diversidad semejantes a los de este trabajo y de registros menores en el cauce principal que en los secundarios fue reportado por García de Emiliani (1985).

El análisis de componentes principales posibilitó el ordenamiento de los sitios de muestreo en relación a la abundancia absoluta por clases, biomasa total y diversidad específica, apreciándose una efectiva separación de los cuerpos de agua leníticos y lóticos, en lo cual influyó especialmente el factor uno que expresó el 60% de la varianza total. Es importante destacar que las variables bióticas utilizadas, por más que no se emplearon informaciones abióticas ni bacteriológicas, posibilitaron la explicación del 97% de la variación total mediante los tres factores o ejes principales. Este tipo de datos generalmente enmascaran los verdaderos aportes algales al tema en estudio. Como se comentó en los resultados, para el ordenamiento de las muestras fueron importantes la diversidad específica y la biomasa en primeros términos y, luego, los aportes de individuos de ciertas clases algales. Asimismo, es interesante resaltar que se pudo disgregar la laguna Irupé de los otros sistemas lacustres, la cual exhibía mayores perturbaciones antrópicas de acuerdo a nuestras observaciones de campo y comentarios realizados por personal del Parque Nacional Pre-Delta (Guarda Parque Nacional -GPN- señor Pablo Giorgis, com. pers.). Entre las conclusiones realizadas por Montaña & Ezcurra (1991), estos autores destacaron que el empleo de este método multivariado les permitió una simplificación u ordenamiento eficiente de los datos y generación de hipótesis posibles de ser procesadas por procesamientos estadísticos convencionales.

CONCLUSIONES

Este estudio es el primer aporte basado en la abundancia del fitoplancton en el Parque Nacional Pre-Delta, abarcando diferentes tipos de ambientes. En base a un muestreo realizado en época invernal, se pudo llegar a las siguientes consideraciones puntuales.

En el fitoplancton se destacó la supremacía de las diatomeas pennadas en la mayoría de los ambientes estudiados, hecho que debería ser avalado con posteriores campañas debido a que, en la mayoría de los trabajos, se menciona al grupo de las céntricas como dominantes en los grandes ríos mundiales y del país.

Si se consideran a nivel de individuos aportados por las especies, *Aulacoseira granulata* fue dominante en líneas generales en los sistemas lóticos estudiados, es decir, habría semejanza con lo observado en los grandes ríos, no así en referencia a los sistemas lénticos encarados en este estudio.

Las condiciones naturales de las lagunas circundadas por macrófitas posibilitaron mayores microhábitats y una protección a los efectos de la deriva de especies y organismos algales que permitieron que en estos ambientes se dieran los mayores valores de densidad, biomasa y diversidad. Asimismo, fue en estos cuerpos de agua donde hubo una mayor diversificación de grupos algales, encontrándose sólo aquí una mejor oportunidad de proliferación de individuos pertenecientes a *Anabaena variabilis*, *Dinobryon sertularia*, *Tribonema subtilissimum*, *Euglena proxima* y a las verdes.

El empleo de variables específicamente vinculadas al fitoplancton como densidad absoluta, biomasa y diversidad nos posibilitó la separación de los sitios a través del ACP.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Entre Ríos por la financiación de este trabajo dentro del Proyecto de Investigación y Desarrollo Anual (PIDA), "Biodiversidad ficológica en ambientes acuáticos de Entre Ríos. I. Parque Nacional Pre-Delta" (resolución n° 782-06). También se desea agradecer a la Administración de Parques Nacionales y a su personal en el Parque Nacional Pre-Delta (ciudad de Diamante), especialmente a los GPN señores Reynaldo Zanello y Pablo Giorgis.

ANEXO

Tabla 1. Coordenadas geográficas de los sitios de muestreo

Muestras	Lugares de muestreo	Latitud	Longitud
Sitio 1	Laguna Las Bogas (isla de Las Mangas)	32° 0,8' 39,3" S	60° 39' 20,1" W
Sitio 2	Laguna del Baño (isla del Ceibo)	32° 0,7' 56,5" S	60° 39' 30,8" W
Sitio 3	Laguna Irupé (paraje La Jaula)	32° 0,7' 15,0" S	60° 37' 58,0" W
Sitio 4	Riacho Vapor Viejo (confluencia riacho Las Mangas)	32° 0,7' 33,3" S	60° 40' 25,9" W
Sitio 5	Riacho Vapor Viejo (puerto La Azotea)	32° 0,6' 6,20" S	60° 38' 51,1" W
Sitio 6	Riacho Las Mangas (puesto de guardaparques Las Mangas)	32° 0,7' 58,7" S	60° 39' 36,9" W
Sitio 7	Arroyo La Azotea (paraje La Jaula)	32° 0,7' 17,8" S	60° 38' 4,30" W

Tabla 2. Abundancia absoluta del fitoplancton

Especies / sitios de muestreo	s1	s2	s3	s4	s5	s6	s7
División Cyanophyta							
Clase Cyanophyceae							
<i>Anabaena variabilis</i> Kütz.	0	18	0	0	0	0	0
Total Cyanophyta ind ml⁻¹=	0	18	0	0	0	0	0
División Chlorophyta							
Clase Chlorophyceae							
<i>Chlamydomonas microspheera</i> Pasch. Et Jah.	2	0	0	0	0	0	0
<i>Chlamydomonas sinica</i> Skv.	5	0	0	0	0	0	0
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Näg.	2	2	0	0	0	0	0
<i>Eudorina</i> sp.	21	0	0	0	0	0	0
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Kor?.) Hind.	21	0	0	0	0	0	0
<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory	2	0	0	0	0	0	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Türp.) Bréb.	5	5	0	0	0	0	0
<i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chod.	9	0	0	0	0	0	0
Total Chlorophyceae ind ml⁻¹=	67	7	0	0	0	0	0
Clase Charophyceae							
<i>Closterium gracile</i> Bréb.	14	0	0	0	0	0	0
<i>Closterium parvulum</i> Näg.	0	2	0	2	0	0	5

Especies / sitios de muestreo	s1	s2	s3	s4	s5	s6	s7
<i>Cosmarium circulare</i> var. <i>minus</i> Hansg.	0	2	0	0	0	0	0
<i>Mougeotia</i> sp. 1	0	2	0	0	0	0	0
<i>Spirogyra juergensii</i> Kütz.	0	0	25	0	0	0	0
Total Charophyceae ind ml⁻¹=	14	6	25	2	0	0	5
Total Chlorophyta ind ml⁻¹=	81	13	25	2	0	0	5
División Heterokontophyta							
Clase Bacillariophyceae							
<i>Amphipleura lindheimerii</i> Grun.	2	2	0	0	0	2	0
<i>Amphora ovalis</i> (Kütz.) Kütz.	0	0	78	0	0	0	0
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Simonsen	57	7	0	7	14	11	16
<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>angustissima</i> (O. Muell.) Simonsen	5	0	0	2	2	0	2
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehr.) Simonsen	0	0	2	0	2	0	0
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cleve	0	0	7	0	2	0	0
<i>Craticula cuspidata</i> (Kütz.) D. G. Mann	2	0	7	2	2	2	0
<i>Craticula perrotettii</i> Grun.	0	0	11	0	0	0	0
<i>Cymbella helvetica</i> Kütz.	5	0	0	0	5	0	2
<i>Cymboplectra amphicephala</i> (Näg.) Krammer	0	0	18	0	0	0	0
<i>Diatoma vulgare</i> Bory	0	0	32	0	0	0	0
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehr.) Souza	0	9	0	0	0	0	0
<i>Eunotia formica</i> Ehr.)	0	0	0	0	5	0	2
<i>Eunotia pectinalis</i> var. <i>undulata</i> (Ralfs) Rabh.	5	16	2	0	0	0	0
<i>Eunotia pyramidata</i> Hust.	0	0	0	0	0	0	2
<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>mesolepta</i> (Rabh.) Lange-Bert.	0	0	0	0	0	2	0
<i>Gomphonema augur</i> var. <i>terris</i> (Ehr.) Lange-Bert.	0	5	2	0	0	0	0
<i>Gomphonema clavatum</i> Ehr.	11	0	0	0	0	0	0
<i>Gomphonema parvulum</i> Kütz.	0	9	32	2	2	0	0
<i>Gomphonema truncatum</i> Ehr.	0	0	2	0	0	0	0
<i>Gyrosigma scalpoides</i> (Rabh.) Cleve	2	0	0	0	0	0	0
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	9	9	0	0	0	2	0
<i>Melosira lineata</i> (Dillw.) Ag.	0	0	0	0	0	0	2
<i>Melosira varians</i> Ag.	9	7	0	2	0	0	0
<i>Navicula festiva</i> Krasske	0	0	0	0	0	0	2
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kütz.) W. Smith	78	44	7	2	5	2	2
<i>Nitzschia fruticosa</i> Hust.	0	0	9	14	0	0	2
<i>Nitzschia linearis</i> (Ag.) W. Smith	0	0	2	0	0	0	0
<i>Pinnularia viridis</i> (Nitzsch) Ehr.	0	2	0	0	0	0	0

Especies / sitios de muestreo	s1	s2	s3	s4	s5	s6	s7
<i>Ulnaria ulna</i> (Kütz.) Comp.	34	32	21	5	0	2	2
Diatomeas pennadas	0	7	25	0	0	2	0
Total Bacillariophyceae ind ml⁻¹=	219	149	257	36	39	25	34
Clase Chrysophyceae							
<i>Dinobryon sertularia</i> Ehr.	25	0	0	0	0	0	0
Total Chrysophyceae ind ml⁻¹=	25	0	0	0	0	0	0
Clase Xanthophyceae							
<i>Tribonema subtilissimum</i> Pasch.	0	57	0	0	0	2	0
Total Xanthophyceae ind ml⁻¹=	0	57	0	0	0	2	0
Total Heterokontophyta ind ml⁻¹=	244	206	257	36	39	27	34
División Euglenophyta							
Clase Euglenophyceae							
<i>Euglena proxima</i> Dang.	18	0	7	0	0	0	0
Total Euglenophyta ind ml⁻¹=	18	0	7	0	0	0	0
TOTAL INDIVIDUOS ml⁻¹=	343	239	289	38	39	27	39

BIBLIOGRAFÍA

- ACEÑOLAZA, P. G., H. E. PAVEDANO, A. S. MANZANO, J. DE DIOS MUÑOZ, J. I. ARETA & A. L. RONCHI VIRGOLINI. 2004. Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta. En: ACEÑOLAZA, F. G. (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino*. INSUGEO, Miscelánea 12: 169-184.
- ANSELMINI DE MANAVELLA, M. 1986. Estudios limnológicos de una sección transversal del tramo medio del río Paraná. XIV: fitoplancton. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 17: 183-201.
- BAIGÚN, C., N. OLDANI & J. NESTLER. 2005. Integridad ecológica en los ríos Paraná y Mississippi: ¿trayectorias paralelas o divergentes? En: ACEÑOLAZA, F. G. (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II*. INSUGEO, Miscelánea 14: 91-104.
- BILLEN, G., J. GARNIER & P. HANSET. 1994. Modelling phytoplankton development in whole drainage networks: the Riverstrahler Model applied to the Seine River System. *Hydrobiologia* 294: 119-137.
- BONETTO A. A. & I. R. WAIS. 1990. The Paraná River in the framework of modern paradigms of fluvial systems. *Acta Limnol. Brasil.* 3: 139-172.
- BONETTO, A. A., Y. ZALOCAR DE DOMITROVIC, P. CARO & E. R. VALLEJOS. 1979. Producción primaria del fitoplancton del río Paraná en el área de su confluencia con el río Paraguay. *Ecosur* 6: 207-227.
- COLE, G. A. 1988. *Manual de Limnología*. Primera edición. Ed. Hemisferio Sur S.A., Buenos Aires, Argentina.
- CORIGLIANO, M. DEL C., A. L. M. DE FABRICIUS, M. E. LUQUE & N. GARI. 1994. Patrones de distribución de variables fisicoquímicas y biológicas en el río Chocanchavara (Cuarto) (Córdoba, Argentina). *Rev. UNRC* 14: 177-194.
- DEVERCELLI, M. 2006. Phytoplankton of the Middle Paraná River during an anomalous hydrological period: a morphological and functional approach. *Hydrobiologia* 563: 465-478.
- GARCÍA DE EMILIANI, M. O. 1980. Fitoplancton de una laguna del valle aluvial del Paraná Medio ("Los Matadores", Santa Fe, Argentina). I. Estructura y distribución en relación a factores ambientales. *Ecología* 4: 127-140.
- GARCÍA DE EMILIANI, M. O. 1981. Fitoplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del río Paraná: tramo Goya-Diamante. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 12: 112-125.
- GARCÍA DE EMILIANI, M. O. 1985. Fitoplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del río Paraná: tramo Goya-Diamante, III. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 16: 95-112.
- GARCÍA DE EMILIANI, M. O. 1990. Phytoplankton ecology of the Middle Paraná River. *Acta Limnol. Brasil.* 3: 391-417.
- GARCÍA DE EMILIANI, M. O. 1993. Seasonal succession of phytoplankton in a lake of the Paraná River floodplain, Argentina. *Hydrobiologia* 264: 101-104.

- GARCÍA DE EMILIANI, M. O. 1997. Effects of water level fluctuations on phytoplankton in a river/floodplain lake system (Paraná River, Argentina). *Hydrobiologia* 357: 1-15.
- GARCÍA DE EMILIANI, M. O. & M. I. ANSELMINI DE MANAVELLA. 1983. Fitoplancton de los principales cauces y tributarios del valle aluvial del río Paraná: tramo Goya-Diamante, II. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 14: 217-237.
- GARCÍA DE EMILIANI, M. O. & M. DEVERCELLI. 2003. Influencia del fenómeno "El Niño" sobre el transporte y la estructura del fitoplancton en el cauce principal del río Paraná Medio, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 38: 29-38.
- IZAGUIRRE, I. & A. VINOCUR. 1994. Algal assemblages from lakes of the Salado River Basin (Argentina). *Hydrobiologia* 294: 57-64.
- JUNK, W., P. BAYLEY & R. SPARKS. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Fish and Aquatic Science* 106: 110-127.
- MALVÁREZ, A., P. KANDUS & J. A. MERLER. 1992. *Evaluación y diagnóstico del Parque Nacional «Predelta La Azotea»*. Inf. Ined. UBA-APN. 22 pp.
- MARGALEF, R. 1961. Communication of structure in planktonic populations. *Limnol. Oceanogr.* 6: 124-128.
- MARGALEF, R. 1980. Composición y fenología de la vegetación algal de un arroyo de Montseny (Barcelona). *Oecologia aquatica* 4: 111-112.
- MIRANDE, V. & B. TRACANNA. 1995. Estudio cualitativo del fitoplancton del embalse Río Hondo (Argentina): I. *Criptogamie, Algol.* 16: 211-232.
- MIRANDE, V. & B. C. TRACANNA. 2003. El fitoplancton del río Gastona (Tucumán, Argentina) y su relación con la calidad del agua. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 38: 51-64.
- MIRANDE, V., S. E. HALEBLIAN, G. A. BARRETO & B. C. TRACANNA. Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta (Entre Ríos, Argentina) I. Riqueza del fitoplancton. *Lilloa* (en prensa).
- MONTAÑA, C. & E. EZCURRA. 1991. El análisis de componentes principales de tablas florísticas de presencia-ausencia como herramienta para análisis de gradientes ambientales. Un estudio de caso en la Quebrada de Vaquerías (Valle Hermoso, Córdoba). *Ecol. Austral* 1: 56-69.
- MOSS, B. & H. BALLS. 1989. Phytoplankton distribution in a floodplain lake and river system. II. Seasonal changes in the phytoplankton communities and their control by hydrology and nutrient availability. *J. Plankton Res.* 11: 839-869.
- NEIFF, J. 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 167-180.
- OEMKE, M. D. & T. M. BURTON. 1986. Diatom colonization dynamics in a lotic system. *Hydrobiologia* 139: 153-166.
- O'FARRELL, I. 1994. Comparative analysis of the phytoplankton of fifteen lowland fluvial systems of the River Plate Basin (Argentina). *Hydrobiologia* 294: 109-117.
- O'FARRELL, I. & I. IZAGUIRRE. 1994. Phytoplankton ecology and limnology of the River Uruguay Lower Basin (Argentina). *Archiv. Hidrobiol.* 112: 155-179.
- O'FARRELL, I., A. VINOCUR & R. J. LOMBARDO. 1998. Crosschannel and vertical variation in diversity and abundance of phytoplankton in the Lower Paraná River, Argentina. *Archiv für Hydrobiologie/Supplement 115, Large Rivers* 11: 103-123.
- PAOLI, C. & P. CACIK. 2000. Régimen de crecidas y análisis de caudales máximos. En: PAOLI, C. & M. SCHREIDER (eds.), *El río Paraná en su tramo medio: contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura*. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe.
- REYNOLDS, C. S. 1988. Potamoplankton: paradigms, paradoxes and prognosis. In: ROUND, F. E (ed.), *Algae and Aquatic Environment*. Biopress, Bristol.
- REYNOLDS, C. S. 1992. 9: Algae. In: CALOW, P. & G. E. PETTS (eds.), *The Rivers Handbook, vol. 1. Hydrological and ecological principles*. Blackwell Scient. Publ., Oxford.
- REYNOLDS, C. S. & M. S. GLAISTER. 1989. Remote sensing of phytoplankton concentrations in a UK river. In: WHITE, S. J (ed.), *Proceedings of the NERC Workshop on Airborne Remote Sensing*. Natural Environment Research Council, Swindon.
- REYNOLDS, C. S. & J. -P. DESCY. 1996. The production, biomass and structure of phytoplankton in large rivers. *Archiv für Hydrobiologie/Supplement 113, Large Rivers* 10: 161-187.
- REYNOLDS, C. S., J. P. DESCY & J. PADISÁK. 1994. Are phytoplankton dynamics in rivers so different from those in shallow lakes?. *Hydrobiologia* 294: 1-7.
- RODRÍGUEZ, G. O. 2003. *Parque Nacional Pre-Delta. Historia N° 427* (edición especial). Parques Nacionales. Buenos Aires. Internet: www.patrimoniounatural.com
- ROJO, C., M. ÁLVAREZ COBELAS, & M. ARAUZO. 1994. An elementary, structural analysis of river phytoplankton. *Hydrobiologia* 294: 43-55.
- ROTT, E. 1981. Some results from phytoplankton counting intercalibrations. *Schwetz Z. Hydrol.* 43/1. Birkhauser Verlag Basel: 35-62.
- SHANNON, C. E. & W. WEAVER. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana, Chicago, III. Univ. Illinois Press, London.
- STOYNEVA, M. P. 1994. Shallows of the Lower Danube as additional sources of potamoplankton. *Hydrobiologia* 289: 171-178.
- TRACANNA, C. & S. N. MARTÍNEZ DE MARCO. 1997. Ficoflora del río Salí y sus tributarios en áreas del embalse Dr. C. Gelsi (Tucumán-Argentina). *Natura Neotropicalis* 28: 23-38.
- TRACANNA, B. C., V. MIRANDE & C. SEELIGMANN. 1994. Variaciones del fitoplancton superficial del embalse Río Hondo (Tucumán-Santiago del Estero, Argentina), en relación a la actividad azucarera. *Tankay* 1: 80-82.
- VALENTINE, E. M. & J. R. WOOD. 1977. Longitudinal dispersion with dead zones. *J. Hydraulics Division* 103: 80-975.
- ZALOCAR, Y. 1999. Estructura y dinámica del fitoplancton en la cuenca del eje potámico Paraguay-Paraná (Argentina). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina. 375 pp.

V. Mirande *et al.* - Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta

- ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y. 1990. Efecto de las fluctuaciones del nivel hidrométrico sobre el fitoplancton en tres lagunas isleñas en el área de confluencia de los ríos Paraná y Paraguay. *Ecosur* 16: 13-29.
- ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y. 1992. Fitoplancton de ambientes inundables del río Paraná (Argentina). Estudio comparativo entre áreas libres y vegetadas. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 25: 177-188.
- ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y. 1993. Fitoplancton de una laguna vegetada por *Eichhornia crassipes* en el valle de inundación del río Paraná (Argentina). *Amb. Subtrop.* 3: 39-67.
- ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y. 2005. Biodiversidad del fitoplancton en el eje fluvial Paraguay-Paraná. En: ACEÑOLAZA, F. G. (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II*. INSUGEO, Miscelánea 14: 229-242.
- ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y. & E. R. VALLEJOS. 1982. Fitoplancton del río Alto Paraná. Variación estacional y distribución en relación a factores ambientales. *Ecosur* 9: 1-28.
- ZALOCAR DE DOMITROVIC, Y., M. DEVERCELLI & M. O.GARCÍA DE EMILIANI. 2007. Phytoplankton. In: IRIONDO, M. H., J. C. PAGGI & M. J. PARMA (eds.), *The middle Paraná river: limnology of a subtropical wetland*. Berlin-Heidelberg, Springer-Verlag, Berlin.
- ZAMBONI, L. P. & P. ACEÑOLAZA. 2004. Aporte al conocimiento de ciclos de materia orgánica (MO) en formaciones boscosas de la llanura de inundación del río Paraná: Área PNP. En: ACEÑOLAZA, F. G. (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino*. INSUGEO, Miscelánea 12: 161-168.

Recibido el 25 de setiembre de 2008, aceptado el 22 de abril de 2009.