

Microorganismos consumidores en suelos de la llanura de inundación del arroyo El Pescado (Buenos Aires): Experiencia en microcosmos

Virginia S. ZAPLARA¹, L. C. SOLARI¹, Hernán H. BENÍTEZ & N. A. GABELLONE¹

¹Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet", CCT-Conicet La Plata, Boulevard 120 y 62, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina

Abstract: Development of microconsumers in waterlogged soil: experience in microcosms. The periodic flooding in large rivers basin favors that the organisms colonize the floodplain. Colonization events can occur in days or weeks and many species through their resistance structures can remain in the soil after a flood event. The objective of this work was to analyze the succession of microconsumers from soil samples taken from the floodplain of the El Pescado stream (Buenos Aires). Five treatments were performed with three replicates each exposed to different waterlogging times. Temperature, conductivity, dissolved oxygen, pH and turbidity were measured in each experimental unit. Likewise, the concentration of total phosphorus, total dissolved phosphorus, chlorophyll "a" were estimated and the quantitative analysis of the organisms was carried out. Thirty taxa were recorded and ciliates (9), testate amoebas (8) and rotifers (8) were better represented. The ciliates had their maximum density in the initial stage with *Urocentrum turbo* as dominant. The testate amoebas dominated in the final stage with *Arcella* and *Diffugia* species. The bdelloid rotifers were always present and the monogononta reached their maximum density (*Lecane lunaris* and *Plationus patulus*) towards the end of the experiment. The copepods were observed from the initial stage with larval stages and, in the final stage, with cyclopoid and harpacticoid adults (*Attheyella* sp. and *Cletocamptus* sp.). Bacterivores predominated in the initial stage, filter feeders and grazers intermediate, and detritivores to the end. The presence of the different groups in the treatments was related to their generational times and to the simulated hydroperiod.

Keywords: Pampean stream, floodplain, waterlogged soil, microorganisms, colonization, microcosms

Resumen: Las inundaciones periódicas de los grandes ríos favorecen el desarrollo de organismos que colonizan la llanura de inundación. Los eventos de colonización pueden ocurrir en días o semanas y muchas especies surgen de estructuras de resistencia que quedan en el suelo luego de un evento de inundación. El objetivo fue analizar la sucesión de organismos consumidores a partir de muestras de suelo de la planicie de inundación del A^o El Pescado (Buenos Aires). Se realizaron cinco tratamientos con tres réplicas, expuestos a diferentes tiempos de anegamiento. Se midieron temperatura, conductividad, oxígeno disuelto, pH y turbidez. Se estimó la concentración de fósforo total, fósforo total disuelto, clorofila "a" y se realizó el análisis cuantitativo de los organismos. Se registraron 30 taxones siendo ciliados (9), amebas testáceas (8) y rotíferos (8), los grupos con más representantes. Los ciliados tuvieron su densidad máxima en la etapa inicial con *Urocentrum turbo* como dominante. Las amebas testáceas dominaron en la etapa final con especies de *Arcella* y *Diffugia*. Los rotíferos bdelloideos estuvieron siempre presentes y los monogononta alcanzaron su máxima densidad (*Lecane lunaris* y *Plationus patulus*) hacia el final del experimento. Los copépodos se observaron desde la etapa inicial con estadios larvales y, en la etapa final con adultos de harpacticoides (*Attheyella* sp. y *Cletocamptus* sp.) y ciclopoideos. En la etapa inicial predominaron los bacterívoros, en las intermedias los filtradores y pastoreadores y hacia el final los detritívoros. La presencia de los grupos en los tratamientos se relacionó con sus tiempos generacionales y con el hidropériodo simulado.

Palabras clave: Arroyo pampeano, llanura de inundación, suelo inundado, microorganismos, colonización, microcosmos

INTRODUCCIÓN

Los ríos de llanura tienen como característica particular presentar una interrelación con su valle de inundación y con los ambientes lénticos

asociados a él (Amoros & Bornette, 2002; Vázquez et al., 2008). Durante las inundaciones grandes, cantidades de sedimento son desplazados por los ríos y en esos sedimentos existe una gran variedad de estadios de resistencia. Pequeñas inun-

daciones promueven intercambio de nutrientes entre el río y la llanura de inundación y estos disturbios pueden aumentar la diversidad de la comunidad (Bayley, 1995). Grandes inundaciones atraviesan diques y recorren nuevas cuencas formando hábitats para la reproducción de peces, así como nuevos hábitats para las comunidades planctónicas (Havel *et al.*, 2000). Las llanuras de inundación en un paisaje espacialmente complejo y temporalmente dinámico, proporcionan una diversidad de hábitats hidrogeomórficos para la biota que ocupa nichos ecológicos creados y mantenidos por el flujo de los ríos y por las inundaciones (Kobayashi *et al.*, 2015). Además, los grados de conectividad hidrológica entre sus componentes espaciales dependen de los cambios estacionales en el nivel del agua (Iriondo *et al.*, 2007). Las inundaciones periódicas de los grandes ríos favorecen el desarrollo de organismos acuáticos y terrestres que colonizan la llanura de inundación (Junk *et al.*, 1989). Los eventos de colonización de un nuevo ambiente por organismos consumidores pueden ocurrir en días o semanas y muchas especies surgen de estructuras de resistencia que quedan en el suelo luego de un evento de inundación o se originan de comunidades edáficas que se mantienen con la humedad del ambiente y las lluvias esporádicas (Cohen & Shurin, 2003; Quaini, 2011; Solari *et al.*, 2018). Los ciliados aparecen tempranamente en el agua de inundación porque algunos son habitantes típicos del suelo y junto con otros protozoos son esenciales en el reciclado del mismo (Foissner, 1999; Schwarz & Frenzel, 2003). Por otro lado, su permanencia durante la mayor parte de la inundación indica que son organismos capaces de crecer bajo condiciones de oxígeno disuelto, pH y potencial redox muy diferentes, lo que representa una estrategia adaptativa de los ciliados en estos ambientes (Foissner, 1997). Los rotíferos producen propágulos latentes asociados con períodos desfavorables que se dispersan a larga distancia (Bohonak & Jenkins, 2003; Schröder, 2005). La capacidad de muchos rotíferos bdelloideos para pasar de un estadio activo a uno de anhidrobiosis les permite vivir de manera efímera, incluso en condiciones de sequía como en musgos y líquenes terrestres. Así podrían considerarse organismos limno-terrestres más que limnéticos (Segers, 2008). En ambientes temporarios se pueden producir estados de dormancia previo al inicio de una fase de sequía. Una estrategia favorable de los rotíferos monogononta es la producción de estadios de resistencia que sobreviven a la sequía y eclosionan con una inundación. Los

copépodos también presentan adaptaciones para resistir condiciones desfavorables. Si bien la edad promedio de sus huevos es de 70 años, hay registros de una especie de copépodo que se desarrolló después de 400 años de desecación (Hairston *et al.*, 1995). Muchas especies de nematodos que viven en la película de agua que rodea las partículas del suelo y son acuáticos, tienen también la capacidad de sobrevivir a deshidrataciones periódicas en estado de criptobiosis (Ruppert & Barnes, 1995).

La presencia de organismos en suelos anegados está en relación con su capacidad para sobrevivir a períodos de sequía, por ejemplo, a través de estructuras de resistencia. Además, su aparición en los diferentes tiempos de inundación depende del ciclo de vida y de los recursos disponibles para las especies.

El objetivo del siguiente trabajo fue analizar la sucesión de organismos consumidores a partir de muestras de suelo extraídas de la planicie de inundación del arroyo El Pescado, que fueron expuestas a diferentes tiempos de inundación en microcosmos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio está situada en la llanura de inundación del Arroyo El Pescado (35° 01' 23" S, 57° 51' 20" O) en la localidad de Ignacio Correas a 19 km de la ciudad de La Plata (Fig. 1).

La cuenca del arroyo El Pescado pertenece a la región hidrológica "Noreste" de la Provincia de Buenos Aires en una zona de llanura con suaves ondulaciones y pendiente regional hacia el noreste con valores de 0,5 a 1%. En su nacimiento presenta un curso intermitente y sinuoso y sus afluentes son los arroyos Los Difuntos, del Sauce y del Pino y, además, recibe aguas del arroyo Cajaravillas (Besteiro & Delgado, 2011). En estudios previos realizados en aguas superficiales del arroyo El Pescado (Bazán *et al.*, 2011) se observó que el pH fue moderadamente alcalino (7,6 ~ 8,9), el oxígeno disuelto fue escaso (4,8 y 6,9 mg/l) y la conductividad osciló entre 344 ~ 4.300 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. Los suelos asociados a la planicie de inundación del Arroyo El Pescado varían a lo largo de su curso. En las nacientes y antes de la intersección con el A^o Cajaravillas presenta suelos Epiacuertes típicos y Albacualfes vérticos, mientras que aguas abajo de este punto pueden encontrarse suelos sódicos (Natracualfes y Natralboles vérticos) influenciados por materiales de origen mixto marino-estuarino (Imbellone

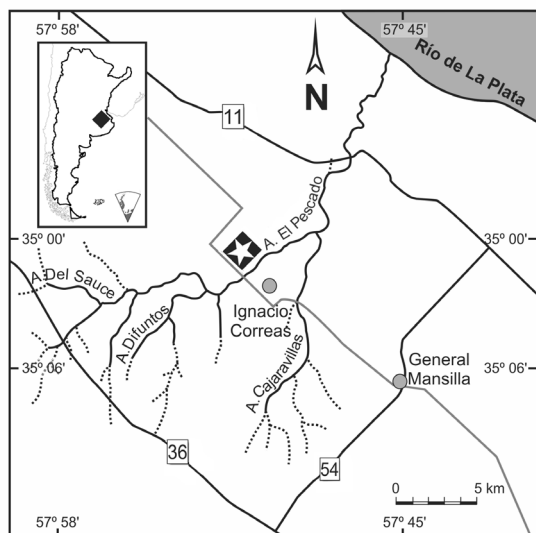


Fig. 1. Ubicación del sitio de muestreo en la cuenca del arroyo El Pescado.

et al., 2010). Estos tipos de suelo no son aptos para el uso agrícola por la sodicidad y por el elevado riesgo de inundación y anegamiento que presentan (Hurtado et al., 2006; Imbellone et al., 2010). La región posee un clima templado húmedo, con una precipitación media anual de 1.060 mm y una temperatura media de 16,5 °C (Bazán et al., 2011). El arroyo El Pescado fue declarado paisaje protegido en el año 2005 (Ley 12247) con el objeto de conservarlo como recurso hídrico, libre de contaminación y protección de la integridad del paisaje. Actualmente este ambiente ya no está en condiciones prístinas (García et al., 2017).

Extracción de las muestras y preparación de microcosmos

Se extrajo un bloque de suelo de 250 cm² de área y 15 cm de profundidad que se trasladó al laboratorio en una bolsa plástica cerrada herméticamente. Los microcosmos se prepararon a partir de submuestras de suelo, fraccionadas del bloque recolectado en el campo. Las fracciones, de 43 cm² de área, se colocaron en frascos de 3 litros de capacidad y se inundaron con agua de red previamente declarada por burbujeo. Las unidades experimentales se colocaron en las cercanías de una ventana de modo de estar expuestas al fotoperíodo ambiental y a una relativa variación de temperatura (Fig. 2). Esta disposición afectó de manera equitativa a todos los tratamientos. La experiencia en laboratorio comenzó el 10/9/2014 y finalizó el 19/12/2014. Se realizaron cinco tratamientos, con tres réplicas cada uno,

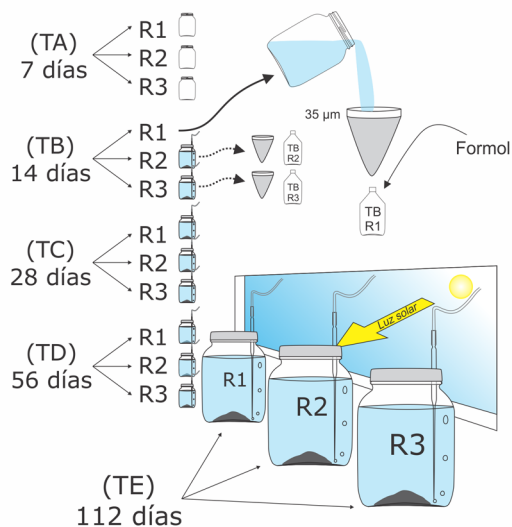


Fig. 2. Tratamientos, réplicas y disposición de los acuarios en el laboratorio. Situación ilustrativa del día 14: TA finalizado; TB en proceso de filtración; TC-TE en desarrollo.

de acuerdo al tiempo de inundación (progresión geométrica): Tratamiento A (TA), 7 días de inundación; Tratamiento B (TB), 14 días de inundación; Tratamiento C (TC), 28 días de inundación; Tratamiento D (TD), 56 días de inundación y Tratamiento E (TE), 112 días de inundación. Al cumplirse los tiempos de anegamiento, cada tratamiento finalizó con el filtrado de todo el volumen a través de una red de 35 µm de apertura de poro. La disposición de los acuarios se detalla en la Figura 2.

En cada unidad experimental se midieron los siguientes parámetros físicos y químicos en coincidencia con los tiempos de muestreo: conductividad, oxígeno disuelto (OD), porcentaje de saturación de oxígeno disuelto (% OD), pH, temperatura (T) y turbidez, con un sensor multiparámetro Horiba U-10. Estos parámetros se tomaron entre las 9 y las 10 hs de la mañana. Asimismo, al finalizar el tiempo de inundación, se midieron fósforo total (PT) y fósforo total disuelto (PTD) (APHA, 2012). La clorofila "a" se estimó mediante el método tricromático (APHA, 2012). Las muestras de organismos se fijaron con formol al 4% y el análisis cualitativo y cuantitativo de todos los grupos se realizó en cámaras de Sedgewick-Rafter de 1 ml bajo microscopio óptico. Para la identificación de los organismos se siguió a los siguientes autores: Bick, 1972; Foissner et al., 1999; Heyns, 1971; Koste & Shiel, 1987; Reid, 1985; Segers, 1995; Siemensma, 2017.

El resultado de los análisis cuantitativos se multiplicó por el volumen de cada muestra (organismos totales en cada tratamiento). Esto fue dividido por el área de suelo correspondiente para expresar la densidad de organismos en ind/cm². El índice de diversidad específica fue calculado de acuerdo a Shannon-Weaver (1949).

Análisis de los datos

Los datos fueron normalizados y transformados por la raíz cuadrada y se construyó una matriz de similitud de Bray-Curtis. Se realizó un análisis de varianza no paramétrica (ANOSIM). Este test puede medir si existen diferencias significativas entre tratamientos, opera a través del estadístico R que relaciona las similitudes promedio de los mismos. Los valores positivos indican similitud entre las muestras del mismo tratamiento. Para estimar la contribución de las especies a cada tratamiento se utilizó el método SIMPER. El método toma a cada tratamiento por separado y descompone las similitudes de todas las comparaciones dentro de los tratamientos en las contribuciones de cada especie. Estas especies también suelen ser buenas discriminadoras entre tratamientos. Se realizó un análisis Multidimensional no métrico ajustado (MDS) que representa muestras como puntos en un espacio de dos dimensiones. Las distancias relativas que separan a los puntos se encuentran en el mismo orden de rango que las disimilitudes relativas de las muestras (calculadas en base a los coeficientes de Bray-Curtis). La interpretación del MDS es sencilla: los puntos que se encuentran más cercanos representan muestras más similares en composición de especies, y los puntos que se encuentran más distantes representan muestras de asociaciones diferentes. Para la realización de estos análisis se utilizó el programa Primer V.5 (Clarke & Gorley, 2001).

Para ordenar la dominancia de los microorganismos presentes en los tratamientos durante la inundación se utilizó un test no paramétrico: método de Olmstead-Tukey (Sokal & Rolf, 1979).

RESULTADOS

Parámetros físicos y químicos

Para todas las unidades experimentales el pH fue ligeramente alcalino durante el desarrollo de la experiencia y aumentó levemente hacia el final (TE) (rango: 7,4-8,3; promedio: 7,74) (Tabla 1). La temperatura osciló entre 14 y 28 °C aumentando gradualmente hacia el final de la experiencia. La conductividad varió entre 820 y 1016 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$

alcanzando un pico en TB. La turbidez fue elevada al inicio del ensayo. En el TC se observaron diferencias entre las réplicas y el valor máximo se observó en TE (729 UNT). El porcentaje de saturación de oxígeno disuelto fue bajo en los dos primeros tratamientos (inferior a 6% de saturación en la mayoría de las réplicas) y aumentó de forma considerable en los últimos tratamientos (TC-TE). La concentración de clorofila "a" fue baja en los primeros tratamientos, aumentando en los intermedios (TC, TD) y con valores máximos en el TE. Las diferentes fracciones de fósforo en el agua mostraron valores elevados al inicio del ensayo disminuyendo en los tratamientos intermedios y con valores máximos en el final del experimento (TE) (Tabla 1).

Microorganismos consumidores: análisis cualitativo y cuantitativo

Se registraron 30 taxa distribuidos en 9 Ciliophora, 7 Amoebozoa, 1 Rhizaria, 8 Rotifera, 1 Nematoda, 1 Annelida Oligochaeta y 3 Arthropoda Crustacea (Tabla 2).

La menor riqueza específica total se registró en TA, mientras que la mayor en TD. Los tratamientos TB y TC presentaron 10 especies, aumentando marcadamente hacia TD y disminuyendo levemente en TE. La diversidad específica promedio fue de 1,51 registrándose la más alta en TC (2,1) y la mínima en TA (0,3). La densidad promedio fue de 179 ind/cm² de suelo. La máxima se registró en TA y la mínima en TC (Fig. 3).

Los ciliados presentaron la mayor riqueza específica en TB y TD. Las amebas testáceas, los rotíferos y los copépodos en TD. En conjunto los nematodos y los oligoquetos mantuvieron una riqueza de especies similar a lo largo del ensayo aumentando levemente hacia el final (Fig. 4).

Los protistas ciliados tuvieron un pico máximo (385 ind/cm²) en TA por el desarrollo de *Urocentrum turbo* (1.131 ind/cm² en R2). Durante el resto del experimento la densidad fue baja, destacándose una especie de *Colpidium* que estuvo siempre presente, con una densidad máxima en TA (13 ind/cm² R1). *Vorticella* sp., una especie de hábitat perifítico, se destacó en TB (14 ind/cm² en R3) (Fig. 5a, Fig.6).

Las amebas testáceas que presentaron mayor número de especies fueron *Arcella* y *Diffflugia* (tres cada una) (Tabla 2). La densidad máxima se observó en TD con dos especies de *Arcella* (*A. discoidea* y *A. vulgaris*) (en adición, 52 ind/cm² en R1) y dos de *Diffflugia* (*D. oblonga* 28 ind/cm² en R1 y *D. lanceolata* 22 ind/cm² en R2). *Centropyxis* sp. y *Euglypha* sp. estuvieron presentes durante

Tabla 1. Parámetros físicos y químicos en los diferentes tratamientos (media (\pm desvío estándar)).

Tratamientos (días)	TA (7)	TB (14)	TC (28)	TD (56)	TE (112)
pH	7,43 \pm 0,03	7,40 \pm 0,1	7,70 \pm 0,1	7,86 \pm 0,3	8,30 \pm 0,4
temperatura (°C)	13,8 \pm 0,0	16,4 \pm 0,5	20,5 \pm 0,2	21,2 \pm 0,1	28 \pm 0,6
OD (mg l ⁻¹)	1,50 \pm 1,0	0,63 \pm 0,3	2,45 \pm 0,4	5,8 \pm 3,7	5,26 \pm 0,3
OD (% saturación)	13,8 \pm 9,8	6,6 \pm 3,5	26,2 \pm 4,0	65 \pm 39,7	67,2 \pm 4,7
conductividad (μ S cm ⁻¹)	868 \pm 98,3	1.016 \pm 30	996 \pm 14	935 \pm 60,5	820 \pm 41,5
turbidez (UNT)	113 \pm 42	79 \pm 45,1	244 \pm 329	121 \pm 60,1	729 \pm 278
PTD (μ g l ⁻¹)	338,2 \pm 191,9	352,3 \pm 48,4	112,3 \pm 33,1	98,9 \pm 84,3	596,8 \pm 524,5
PT (μ g l ⁻¹)	611,3 \pm 258,1	629,6 \pm 189,3	352,5 \pm 43,2	461,6 \pm 265,1	875,0 \pm 428,0
clorofila "a" (mg.m ⁻³)	11,4 \pm 9,3	27,6 \pm 10,3	38,5 \pm 7,04	31,3 \pm 13,9	95,7 \pm 103

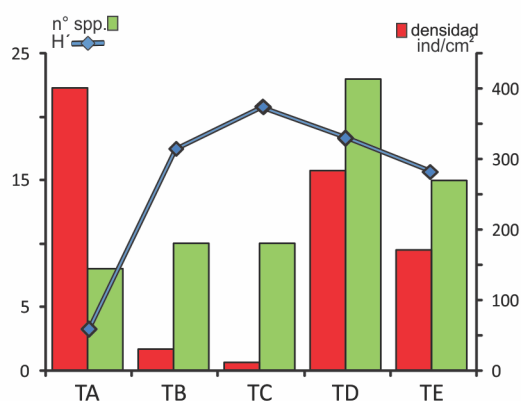


Fig. 3. Densidad (barra roja), riqueza específica (barra verde) y diversidad específica (línea azul) de los microorganismos en los cinco tratamientos. La diversidad específica se multiplicó por 10 para visualizarla mejor en el gráfico.

todo el experimento pero siempre con escasa densidad (Fig. 5b, Fig. 6).

Los rotíferos se registraron a partir de TB con escasos bdelloideos. La densidad máxima la alcanzaron en TD en coincidencia con el pico máximo de *Lecane lunaris* (425 ind/cm² en R1). Los bdelloideos presentaron su densidad máxima entre TD (44 ind/cm² en R2) y TE (42 ind/cm² en R3). *Plationus patulus* se registró por única vez en TE en coincidencia con la máxima densidad de *L. bulla* (Fig. 5c, Fig. 6). Los copépodos aparecieron inicialmente como larvas nauplii que estuvieron presentes en todos los tratamientos mientras que los adultos se desarrollaron hacia TD momento en que *Paracyclops fimbriatus*, entre los ciclopoideos, tuvo su máximo desarrollo (41 ind/cm² en R2). Por su parte, los harpacticoides, representados por especies de *Attheyella* y

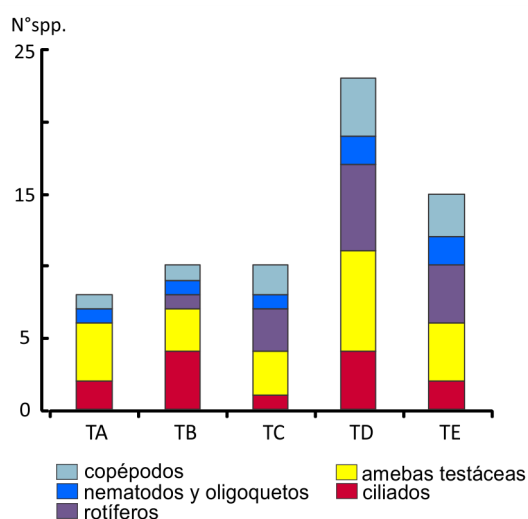


Fig. 4. Riqueza específica de los diferentes grupos de microorganismos en los cinco tratamientos.

Cletocamptus tuvieron su máximo desarrollo en TE (198 ind/cm² en R1) (Fig. 5e, Fig. 6). Los nematodos, representados por *Mesodorylaimus* sp., aparecieron en TB y estuvieron presentes hasta el final del experimento. Los oligoquetos se registraron a partir de TA y tuvieron su desarrollo máximo en TD (Fig. 5d, Fig. 6).

El análisis de Similaridad (ANOSIM) mostró un R global de 0,425 (nivel de significancia de 0,002) determinando que las diferencias entre los tratamientos, en cuanto a la composición de especies, son significativas. El análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) permitió discriminar las especies más relevantes dentro de cada tratamiento y su contribución a la similitud del mismo (Tabla 3).

De las 30 especies registradas, y teniendo en cuenta también las larvas nauplii, sólo 2 fueron

Tabla 2. Taxa de microorganismos presentes en el agua de inundación en los cinco tratamientos.

CILIOPHORA	ROTIFERA
<i>Blepharisma</i> sp.	<i>Anuraeopsis</i> sp.
<i>Bursaria</i> sp.	<i>Asplanchna</i> sp.
<i>Colpidium</i> sp.	<i>Cephalodella</i> sp.
<i>Halteria grandinella</i> Müller Dujardin	<i>Lecane bulla</i> Gosse
<i>Spathidium</i> sp.	<i>L. lunaris</i> Ehrenberg
<i>Urocentrum turbo</i> Müller	<i>Lecane</i> sp.
<i>Vorticella</i> sp.	<i>Plationus patulus</i> Müller
Hypotrichia	Bdelloidea spp.
Hymenostomatida	NEMATODA
AMOEBOZOA	<i>Mesodorylaimus</i> sp.
<i>Arcella dentata</i> Ehrenberg	ANNELIDA
<i>A. discoides</i> Ehrenberg	Oligochaeta
<i>A. vulgaris</i> Ehrenberg	Naididae
<i>Centropyxis</i> sp.	ARTHROPODA
<i>Diffflugia lanceolata</i> Penard	Crustacea
<i>D. oblonga</i> Ehrenberg	Copepoda
<i>D. pyriformis</i> Perty	<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)
RHIZARIA	<i>Attheyella</i> sp.
<i>Euglypha</i> sp.	<i>Cletocamptus</i> sp.

dominantes, 3 ocasionales, 7 comunes y 18 raras (Fig. 7). Los dominantes fueron los rotíferos bdelloideos y dentro de las testáceas, *Arcella discoides*. Entre las especies comunes o constantes se encontró otra ameba testácea, *Diffflugia oblonga*, que junto a las larvas nauplii fueron los taxa más frecuentes, pero con menor densidad que las dominantes. Entre las especies ocasionales, *Urocentrum turbo* fue muy abundante. Las otras especies ocasionales fueron *Lecane lunaris* y *Attheyella* sp. El 60% de las especies fueron raras y con representantes de microorganismos de la mayoría de los grupos presentes en el experimento con excepción de los nematodos y oligoquetos.

DISCUSIÓN

Parámetros físicos y químicos

El pH y la conductividad presentaron diferencias menores a lo largo del ensayo, pero siempre estuvieron dentro de rangos previamente registrados *in situ* mientras que el oxígeno disuelto en los primeros tratamientos fue algo más escaso

Tabla 3. Resultados de similitud para el Análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) entre los tratamientos.

Tratamiento	Similitud promedio	Especie	Abundancia media	Contrib. (%)	Contrib. acum. (%)
TA	32,74	<i>Colpidium</i> sp.	2,65	36,32	36,32
		<i>Arcella discoides</i>	1,96	30,16	66,48
TB	47,24	<i>Colpidium</i> sp.	2,21	34,38	34,38
		<i>Arcella discoides</i>	1,62	25,45	59,83
		Larva nauplii	2,64	17,59	77,43
TC	45,49	<i>Diffflugia oblonga</i>	1,26	32,61	32,61
		Bdelloidea sp.	1,00	26,63	59,24
		<i>Colpidium</i> sp.	1,31	12,95	72,18
TD	26,09	Larva nauplii	3,20	24,66	24,66
		<i>Lecane lunaris</i>	9,43	17,62	42,28
		<i>Arcella discoides</i>	3,15	14,18	56,46
		Oligochaeta	1,89	7,48	63,94
TE	36,75	Bdelloidea sp.	5,11	41,17	41,17
		<i>Attheyella</i> sp.	8,12	31,74	72,91

que lo registrado en observaciones previas (Bazán *et al.*, 2011). La temperatura varió de acuerdo a la estacionalidad. La turbidez presentó marcadas variaciones al inicio del experimento debido al disturbio ocasionado al incorporar el agua de inundación y su aumento hacia el final del experimento está en concordancia con el aumento de la clorofila "a" y del fósforo total en este momento. La alta concentración de fósforo al inicio del ensayo (TA), se atribuye al desplazamiento del oxígeno por el agua en suelos anegados creando condiciones reductoras que permiten que las fracciones de fósforo, unidas al Fe y al Mn, se liberen (Rubio *et al.*, 1997; Taboada, 2009). En los tratamientos intermedios, el fósforo total disuelto disminuyó considerablemente debido al crecimiento algal como ocurrió en los suelos inundados en la cuenca del río Salado en experiencias *in situ* (Quañi, 2011). Al finalizar el ensayo, la concentración de fósforo aumentó marcadamente debido, posiblemente, al reciclado de nutrientes y a los procesos de descomposición y mineralización por la actividad microbiana (Richardson & Simpson, 2011).

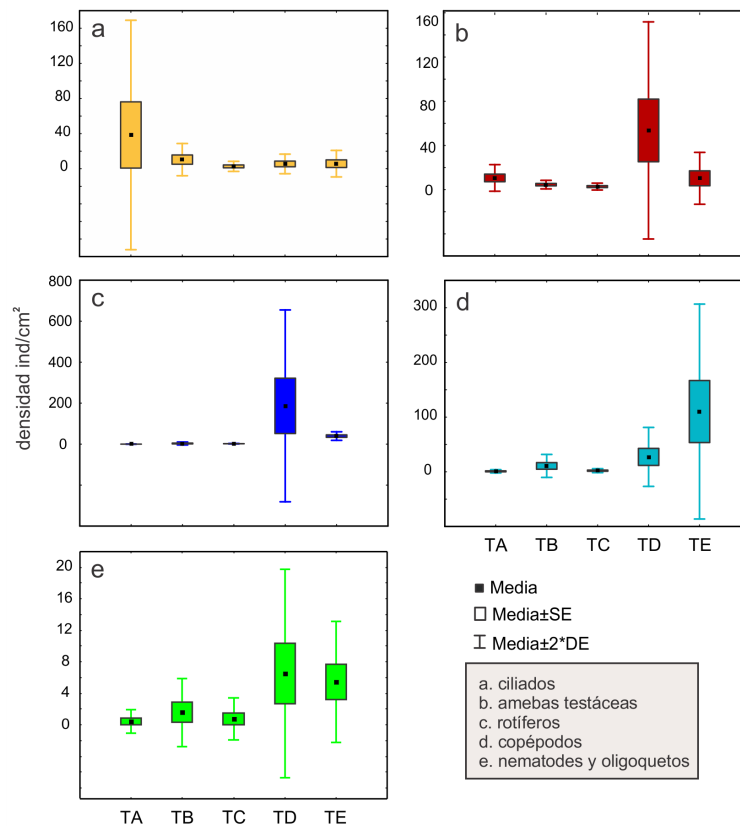


Fig. 5. Densidad de los grupos de microorganismos en los cinco tratamientos durante el experimento. En el esquema de los ciliados (a), la densidad de TA se dividió por 10 para poder representarla.

Sucesión de microorganismos consumidores durante el tiempo de inundación en los tratamientos

Se considera que la aparición de los organismos pudo estar relacionada con el banco de inóculos del suelo colocado en las unidades experimentales, así como su viabilidad y su posibilidad de eclosionar. Esta dinámica de eclosión depende, entre otras cosas, de las características de vida de las diferentes especies, la fenología de eclosión y de la tasa de pérdida por senescencia o por depredación (Battauz, 2015). La presencia de estos organismos depende también de sus características adaptativas, hábitos alimenticios, tolerancia a las perturbaciones y ciclos de vida. Dado que la mayoría de las especies encontradas a lo largo del ensayo son tolerantes a cambios ambientales, la presencia de las mismas se atribuyó a los tiempos de anegamiento en las unidades experimentales. De este modo, en los primeros tiempos predominaron organismos de ciclos de vida corto, como los protistas, mientras que aquéllos con ciclos de vida más largos aparecieron desde los trata-

mientos intermedios (rotíferos) o tardíos (adultos de copépodos). Asimismo, la subsistencia de los estados de dormancia de los diferentes organismos presentes en la llanura de inundación constituyen una reserva, así como un mecanismo eficiente de propagación (Battauz *et al.*, 2014; Catlin *et al.*, 2017). Entre los protistas, los ciliados y las amebas testáceas se observaron desde el inicio y a lo largo del experimento, con picos máximos en las primeras instancias (TA). Esto se debe a que presentan un ciclo de vida efímero y a la capacidad de desarrollarse en ambientes perturbados. Se consideran estrategias “r”, lo que les da una ventaja adaptativa adicional para explotar ambientes temporales (Foissner, 1999). Es muy probable que los cambios en su dinámica y estructura comunitaria influyan en la velocidad y el tipo de formación del suelo y su fertilidad. Los protozoos son muy buenos indicadores de cambios ambientales ya que pueden reaccionar más rápidamente que cualquier otro organismo eucariota y, por lo tanto, pueden ser útiles como indicio de la calidad del suelo (Foissner, 1999).

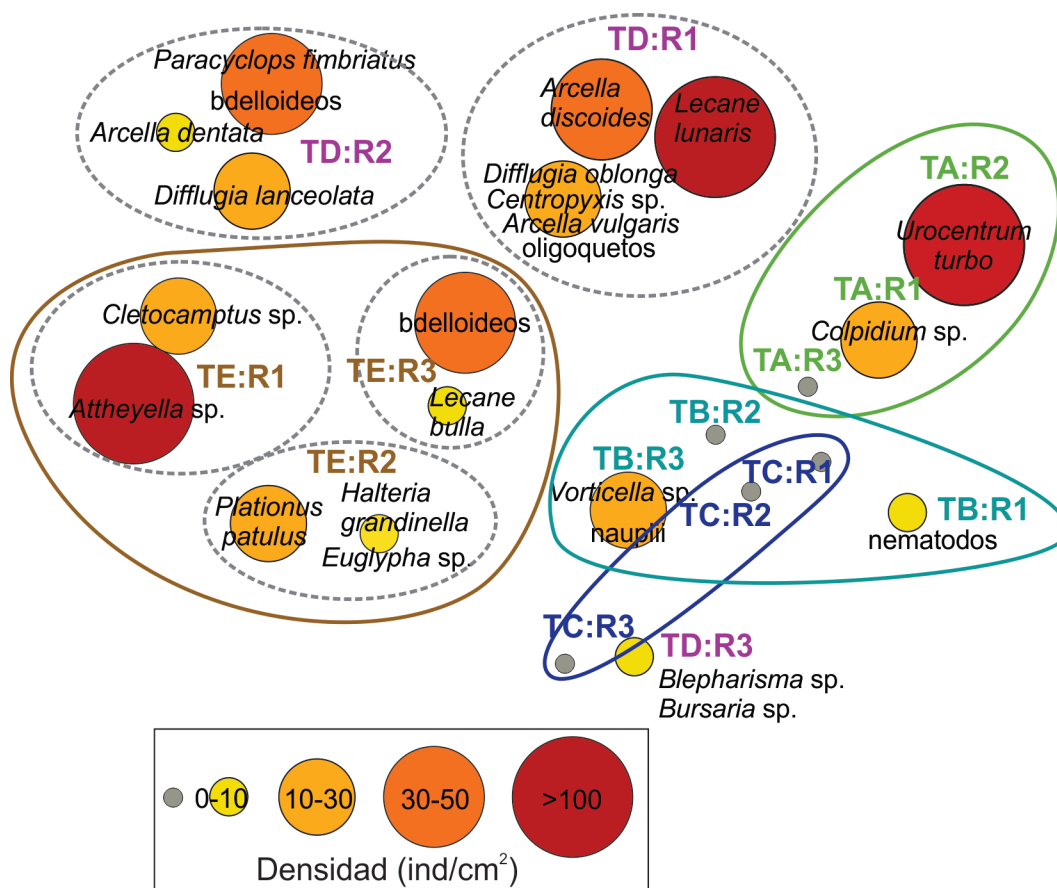


Fig. 6. Análisis multidimensional no métrico de las especies en todas las réplicas de acuerdo a los distintos tiempos de incubación e inundación. Los círculos grises que acompañan a algunos tratamientos, indican que en esos tiempos de inundación ningún microorganismo presentó su densidad máxima.

El ciliado *U. turbo* tuvo un auge a los 7 días de inundar el suelo y luego su población se extinguió. Esta tendencia de la densidad de la especie al aumento y posterior declinación también fue observada por Novich *et al.*, (2014) en condiciones experimentales que incluyeron tratamientos de temperatura como así también presencia y ausencia de depredadores.

Las poblaciones de *Blepharisma* sp., género descrito en muestras de suelos (Küppers *et al.*, 2009), pueden funcionar mejor cuando alternan su alimentación entre bacterias y ciliados bacterívoros que alimentándose sólo de bacterias (Lawler & Morin, 1993). Asimismo, se destacan tres ciliados que sólo aparecen en la etapa final, *Blepharisma* sp. que es omnívora, *Bursaria* sp. que se alimenta de grandes algas unicelulares y ciliados y *Halteria grandinella* que es bacterívora (Fenchel, 1980; Pestová *et al.*, 2008; Quaini, 2011; Lawler & Morin, 1993; Šimek *et al.*, 2000).

Las amebas testáceas son un componente importante en la red alimentaria microbiana del suelo. Junto con otros protozoos regulan las poblaciones bacterianas y juegan un papel destacado en la mineralización de nutrientes y el crecimiento de las plantas (Lamentowicz & Mitchell, 2005; Mitchell *et al.*, 2008). *Arcella discoidea* y *A. vulgaris*, con mayor densidad hacia el final del experimento, están asociadas a condiciones de humedad y pH bajo y se relacionan con la abundancia de bacterias y flagelados heterótrofos (Mieczan, 2007). Los protozoos son consumidores de bacterias y cumplen un rol importante en el reciclado de nutrientes en el suelo (Crotty *et al.*, 2012; Wanner & Xylander, 2005). Además, el suelo en condiciones de humedad recupera rápidamente la comunidad microbiana, siendo los protozoos los más abundantes como ocurrió al comienzo del experimento cuando se inundó el suelo (Stefan *et al.*, 2014).

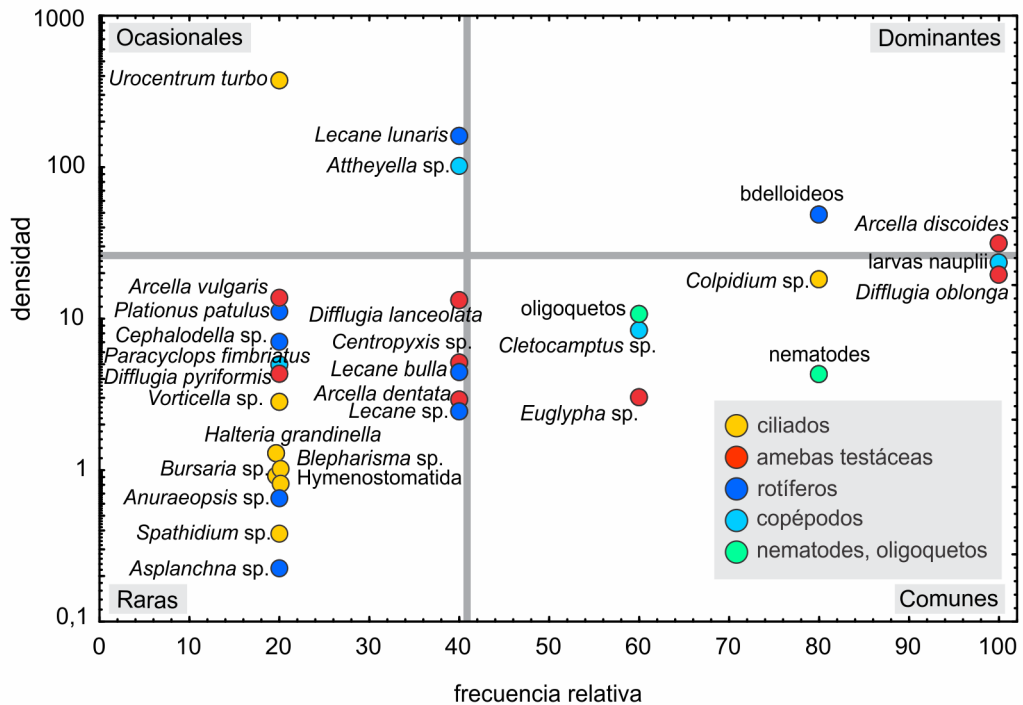


Fig. 7. Diagrama de Olmstead-Tukey que muestra la frecuencia (%; eje X) y la abundancia acumulada (escala logarítmica en el eje Y) de los microorganismos durante la inundación.

Los rotíferos se observaron a partir de los quince días de inundación del suelo, con los picos máximos en los últimos tratamientos (TD y TE). Los rotíferos bdelloideos fueron dominantes debido probablemente a su alta frecuencia de eclosión, a su tolerancia a la desecación y a su capacidad para persistir cuando las condiciones en el ambiente se modifican (Nogrady *et al.*, 1993; Schröder, 2005; Devetter & Scholl, 2014; Battauz, 2015).

Los crustáceos, representados por los copépodos, aparecieron desde TA con estados tempranos de su ciclo de vida como larvas nauplii y copépodos. Los adultos se observaron en TC con *Cletocamptus*, una especie de harpacticoeo. En los dos últimos tratamientos (TD y TE) se registraron adultos de ciclopoideos y harpacticoeos, debido a que el mayor tiempo de inundación les permitió alcanzar su estadio de madurez (Loftus & Reid, 2000).

Si bien los copépodos necesitan un mayor tiempo de residencia del agua para aumentar su biomasa, son más aptos para resistir las interacciones biológicas (Scholl & Kiss, 2008). La etapa de diapausa de varias especies de ciclopoideos les permite sobrevivir períodos de sequía en el suelo de los cuerpos de agua temporales y emerger

después de la incorporación del agua, aunque el patrón de emergencia puede variar entre las especies (Frisch, 2002). Algunas especies de copépodos harpacticoeos tienen preferencia por microalgas y otras por bacterias e incluso los tiempos generacionales son más cortos con algunos de estos dos alimentos. *Cletocamptus sp.* se alimenta de algas adnatas y, en este experimento, su máximo desarrollo coincide con el valor más elevado de clorofila "a" (Pace & Carman, 1996). Hicks & Coull (1983) señalan la falta de estudios *in situ* que demuestren que la temperatura, así como la disponibilidad de alimento podrían ser factores determinantes en la actividad reproductiva de los copépodos harpacticoeos (Asencio *et al.*, 1993).

Asimismo, pudieron observarse otros grupos característicos del suelo como los oligoquetos y los nematodos. Algunas especies de nematodos que viven en la película de agua que rodea las partículas del suelo, son capaces de sobrevivir a la desecación a través de su capacidad de producir criptobiosis (Pilato, 1979).

La presencia de estructuras de resistencia contribuye a la capacidad de recuperación del ecosistema en la inundación después de una sequía, ya que estas estructuras permiten que las

especies se desarrollen rápidamente una vez finalizado el período de latencia (Brock *et al.*, 2003). Teniendo en cuenta la recurrencia de las inundaciones en el área de estudio y al reconocer el papel ecológico de éstas en la evolución del ecosistema (Ameghino, 1884; Chaneton, 2006; Gabellone *et al.*, 2003), se espera que el suelo esté provisto de formas de resistencia que se desarrollarán cuando las condiciones de humedad sean adecuadas. Si bien las inundaciones influyen negativamente sobre los organismos, éstos han demostrado su capacidad para adaptarse a condiciones y ambientes dinámicos (Devetter & Schöll, 2014).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dra. Gabriela C. Küppers por la determinación de los ciliados. Este trabajo fue subvencionado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) y por la Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Los autores agradecen a los dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito que contribuyeron a mejorarlo. Este trabajo constituye una contribución científica N° 1150 del Instituto de Limnología Dr. Raúl A. Ringuelet (ILPLA, CCT La Plata CONICET, UNLP).

REFERENCIAS

- Amoros, C. & G. Bornette. 2002. Connectivity and bio-complexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology* 47: 761–776.
- APHA, A. W. W. A. WEF. 2012. *Standard Methods for the Examination of Waters and Wastewaters*. 22th ed. APHA/AWWA/WPCF. Washington DC.
- Ameghino, F. 1884. *Las secas y las inundaciones en la provincia de Buenos Aires. Obras de retención y no de desagüe*. Publicaciones del Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires, La Plata.
- Asencio, G., E. Clasing, C. Herrera, R. Stead & J. Navarro. 1993. Copépodos Harpacticoides de las comunidades de *Venus antiqua* y *Mulinia* sp. en la planicie mareal de Yaldad, Quellón, Chiloé, Chile. *Revista Chilena Historia Natural* 66: 455–465.
- Battauz, Y.S., S.B. José de Paggi & J.C. Paggi. 2014. Passive zooplankton community in dry littoral sediment: Reservoir of diversity and potential source of dispersal in a subtropical floodplain lake of the Middle Paraná River (Santa Fe, Argentina). *International Review of Hydrobiology* 4: 1–10.
- Battauz, Y.S. 2015. *Propágulos del zooplancton: importancia en el mantenimiento de la diversidad en los ambientes acuáticos y dispersión de las especies*. Santa Fe. Universidad Nacional del Litoral. Tesis en Ciencias Biológicas. 103 pp.
- Bayley, P.B. 1995. Understanding large river: floodplain ecosystems. *Bioscience* 45: 153–158.
- Bazán, J.M.; J.C. Alberino, N. Varriano, J. Cariello, E. Kruse, A. Rojo, M. Deluchi & P. Laurencena. 2011. Cuencas del arroyo El Pescado y del Gato en los partidos de La Plata, Berisso y Ensenada. *En III Reunión Anual PROIMCA y I Reunión Anual PRODECA (Mendoza, 2011)*.
- Besteiro, S.I. & M.I. Delgado. 2011. Evaluación de la agresividad de las precipitaciones en la cuenca del Arroyo El Pescado, provincia de Buenos Aires (Argentina). *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 110: 82–90.
- Bick, H. 1972. *Ciliated protozoa*. World Health Organization. Geneva.
- Bohonak, A.J. & D.G. Jenkins. 2003. Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters* 6: 783–796.
- Brock, M.A., D.L. Nielsen, J.S. Russell, J.D. Green & J.D. Langley. 2003. Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology*, 48: 1207–1218.
- Catlin, A.K., K.J. Collier & I.C. Duggan. 2017. Zooplankton generation following inundation of floodplain soils: effects of vegetation type and riverine connectivity. *Marine and Freshwater Research*, 68: 76–86.
- Chaneton, E.J. 2006. Las inundaciones en pastizales pampeanos. Impacto ecológico de las perturbaciones naturales. *Ciencia Hoy* 16 (92): 18–32.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2001. *Primer V.5 User Tutorial Manual* Primer E Limited.
- Cohen G.M. & J.B. Shurin. 2003. Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. *Oikos* 103: 603–617.
- Crotty, F.V., S. Adl, R. Blackshaw, R. & P. Murray. 2012. Protozoan pulses unveil their pivotal position within the soil food web. *Microbial Ecology* 63 (4): 905–918.
- Devetter, M. & K. Schöll. 2014. Hydrobiont animals in floodplain soil: Are they positively or negatively affected by flooding? *Soil Biology and Biochemistry* 69: 393–397.
- Fenchel, T. 1980. Suspension feeding in ciliated Protozoa: feeding rates and their ecological significance. *Microbial Ecology* 6: 13–25.
- Frisch, D. 2002. Dormancy, dispersal and the survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda) in a lowland floodplain. *Freshwater Biology* 47: 1269–1281.
- Foissner, W. 1997. Global soil ciliate (Protozoa, Ciliophora) diversity: a probability-based approach using large sample collections from Africa, Australia and Antarctica. *Biodiversity and Conservation* 6: 1627–1638.
- Foissner, W., H. Berger & J. Schaumburg. 1999. *Identification and Ecology of Limnetic Plankton Ciliates*. Bavarian State Office for Water Management: Munich. 793 pp.
- Foissner, W. 1999. Soil protozoa as bioindicators: pros and cons, methods, diversity, representative examples. *Agriculture Ecosystems and Environment*

- 74: 95–112.
- Gabellone, N.A., R. Sarandón & M.C. Claps. 2003. *Caracterización y zonificación ecológica de la Cuenca del Río Salado*. En: Inundaciones en la región pampeana. 87 pp, EDULP, La Plata.
- García, M.L., L.C. Solari & J.R. García de Souza. 2017. Feeding ecology of the siluriform *Pimelodella laticeps* Eigenmann, 1917 in a Pampean stream from Argentina. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales*, n.s. 19 (2): 211–223.
- Hairston, J.N., R.A. Van Brunt, C.M. Kearns & D.R. Engstrom. 1995. Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76 (6): 1706–1711.
- Havel, J.E., E. Matt Eisenbacher & A.A. Black. 2000. Diversity of crustacean zooplankton in riparian wetlands: colonization and egg banks. *Aquatic Ecology* 34: 63–76.
- Heyns, J. 1971. *A guide to the plant and soil nematodes of South Africa*. A. A. Balkema. Cape Town. 223 pp.
- Hicks, G.R.F.; B.C. Coull. 1983: The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanography and marine biology annual review* 21: 67–175.
- Hurtado, M.A., J.E. Giménez, M.G. Cabral. 2006. *Análisis ambiental del partido de La Plata. Aportes al ordenamiento territorial*. CISAUA, Ministerio Asuntos Agrarios. Universidad Nacional de La Plata Ed. 124 pp.
- Imbellone, P., J.E. Giménez & J.L. Panigatti. 2010. *Suelos de la región pampeana: proceso de formación*. INTA, Buenos Aires, 320 p.
- Iriondo, M., Paggi, J.C., Parma, J. (eds.). 2007. *The Middle Parana River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer, Berlin, pp. 229–245.
- Junk, W., P.B. Bayley & R.E. Sparks. 1989. *The flood pulse concept in river-floodplain systems*. Pages 110–127. In D.P. Dodge, ed. Proceedings of the International Large River Symposium (LARS). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 106.
- Kobayashi, T., T.J. Ralph, D.S. Ryder, S.J. Hunter, R.J. Shiel & H. Segers. 2015. Spatial dissimilarities in plankton structure and function during flood pulses in a semi-arid floodplain wetland system. *Hydrobiologia* 747: 19–31.
- Koste, W. & R.J. Shiel. 1987. *Rotifera from Australian inland waters. II. Epiphanidae and Brachionidae (Rotifera: Monogononta)*. Invertebrate Systematics 1:949–1021. <https://doi.org/10.1071/IT9870949>.
- Küppers, G.C., M.C. Claps & E.C. Lopretto. 2009. Ciliates (Protozoa) from dried sediments of a temporary pond from Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 581–592.
- Lamentowicz, M. & E.A.D. Mitchell. 2005. The ecology of Testate Amoebae (Protists) in Sphagnum in North-western Poland in relation to peatland ecology. *Microbial Ecology* 50: 48–63.
- Lawler, S. & P. Morin. 1993. Food web architecture and population dynamics in laboratory microcosms of protists. *American Naturalist* 141: 675–686.
- Loftus, W.F. & J.W. Reid. 2000. Copepod (Crustacea) Emergence from Soils from Everglades Marshes with Different Hydroperiods. *Journal of Freshwater Ecology* 15: 515–523.
- Mieczan, M. 2007. Seasonal patterns of testate amoebae and ciliates in three peatbogs: relationship to bacteria and flagellates (Poleski National Park, Eastern Poland). *Ecology & Hydrobiology* 7: 79–88.
- Mitchell, E.A.D., D.J. Charman & B.G. Warner. 2008. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodiversity and Conservation* 17: 2115–2137.
- Nogrady, T., R.L. Wallace & T.W. Snell. 1993. Rotifera. Vol. 1: *Biology, Ecology and Systematics. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World* Volume 4 SPB Acad. Publishing, The Hague, The Netherlands, 142 pp.
- Novich, R.A., E.K. Erickson, R.M. Kalinoski & J.P. Delong. 2014. The temperature independence of interaction strength in a sit-and-wait predator. *Ecosphere* 5 (10): 1–9.
- Pace, M.C. & K.R. Carman. 1996. Interspecific differences among meiobenthic copepods in the use of microalgal food resources. *Marine ecology progress series*.143: 77–86.
- Pestová, D., M. Maceka & M. Martínez Pérez. 2008. Ciliates and their picophytoplankton-feeding activity in a high-altitude warm-monomictic saline lake. *European Journal of Protistology* 44: 13–25.
- Pilato, G. 1979. Correlations between cryptobiosis and other biological characteristics in some soil animals. *Bolletino di zoologia* 46: 319–332.
- Quañi, K.P. 2011. *Estudio de la sucesión de microorganismos acuáticos en suelos con distintos usos en la cuenca del río Salado (provincia de Buenos Aires)*. Tesis Doctoral, UNLP 259 pp.
- Reid, J. 1985. Clave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoidea (Crustacea, Copepoda). *Boletim de zoologia Universidade Sao Paulo* 9: 17–143.
- Richardson, A.E. & R.J. Simpson. 2011. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant physiology*. 156 (3): 989–996.
- Rubio, G., M. Oesterheld, R.C. Alvarez & R.S. Lavado. 1997. Mechanism for the increase in phosphorus uptake of waterlogged plants: soil phosphorus availability, root morphology and uptake kinetics. *Oecologia* 112: 150–155.
- Ruppert, E.E. & R.D. Barnes. 1995. *Zoología de los invertebrados*. McGraw-Hill Interamericana (ed.) Sexta edición. México. 1114 pp.
- Scholl, K. & A. Kiss. 2008. Spatial and temporal distribution patterns of zooplankton assemblages (Rotifera, Cladocera, Copepoda) in the water bodies of the Gemenc Floodplain (Duna-Dráva National Park, Hungary). *Opuscula Zoologica Budapest* 39: 65–76.
- Schröder, T. 2005. Diapause in rotifers. *Hydrobiologia*

- 546: 291-306.
- Schwarz, M.V.J. & P Frenzel. 2003. Population dynamics and ecology of ciliates (Protozoa, Ciliophora) in an anoxic rice field soil. *Biology and Fertility of Soils* 38: 245-252.
- Segers, H. 1995. Rotifera: the Lecanidae (Monogononta). In: *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*, Vol. 6, Dumont H (Coord. Ed) SPB Academic Publishing: The Hague.
- Segers, H. 2008. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 49-59.
- Shannon, C.E. & W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Siemensma, F.J. 2017. Microworld, world of amoeboid organisms. World-wide electronic publication, Kortenhoeft, the Netherlands. <https://www.arcella.nl>.
- Šimek, K., K. Jürgens, J. Nedoma, M. Comerma & J. Armengol. 2000. Ecological role and bacterial grazing of *Halteria* spp.: small freshwater oligotrichs as dominant pelagic ciliate bacterivores. *Aquatic Microbial Ecology* 22: 43-56.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Madrid: Blume. 832 pp.
- Solari, L.C., K.P. Quañini & N.A. Gbellone. 2018. Succession of microconsumers in waterlogged pampean soils (Buenos Aires, Argentina) and its significance for nearby wetlands. *Aquatic Sciences* 80: 42 doi.org/10.1007/s00027-018-0593-0.
- Stefan, G., C. Cornelia, B.R. Jörg & B. Michael. 2014. Soil water availability strongly alters the community composition of soil protists. *Pedobiologia* 57: 205-213.
- Taboada, M.A. 2009. Alteraciones de la fertilidad causadas por el hidromorfismo edáfico. En *Alteraciones de la fertilidad de los suelos*. Taboada M.A. & R.S. Lavado (eds.). pp. 77-101.
- Vázquez, P., S. Masuelli, G. Platzcek & O. Boolsen. 2008. Recurrencia de anegamiento en la depresión del río Salado: subcuenca B4. *Revista de Teledetección* 30: 47-59.
- Wanner, M & W.E.R. Xylander. 2005. Biodiversity development of terrestrial testate amoebae: is there any succession at all? *Biology and fertility soils* 41: 428-438.

Doi: 10.22179/REVMACN.20.605

Recibido: 5-X-2018
Aceptado: 27-XI-2018