

**Universidad Nacional del Litoral**  
**Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas**



Tesis para la obtención del Grado Académico de  
Doctor en Ciencias Biológicas

**ENSAMBLES DE MACRÓFITAS EN AMBIENTES  
DE LA LLANURA ALUVIAL DEL RÍO PARANÁ  
MEDIO: FACTORES QUE INCIDEN A DISTINTAS  
ESCALAS**

Berenice Schneider

Director: Dr. Sidinei Magela Thomaz  
Co-directora: Dra. Mercedes Marchese

Instituto Nacional de Limnología

(INALI- CONICET- UNL)

-2016-

## **ÍNDICE**

|   |           |
|---|-----------|
| ÍNDICE DE ABREVIATURAS .....  | 1         |
| RESUMEN.....  | 3         |
| ABSTRACT .....  | 4         |
| AGRADECIMIENTOS .....   | 5         |
| <br>  |           |
| <b>CAPITULO 1 - Marco teórico introductorio .....</b>   | <b>6</b>  |
| 1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL.....   | 7         |
| 1.2 ÁREA DE ESTUDIO .....   | 12        |
| 1.3 PROCESAMIENTO METODOLÓGICO GENERAL .....  | 15        |
| <br>  |           |
| <b>CAPITULO 2 - Variables explicativas asociadas a la diversidad y composición de<br/>macrófitas .....</b>      | <b>19</b> |
| 2.1 INTRODUCCIÓN .....  | 20        |
| 2.2 MATERIALES Y MÉTODOS .....  | 22        |
| 2.2.1 Obtención de muestras .....   | 22        |
| 2.2.2 Análisis de datos .....   | 23        |
| 2.3 RESULTADOS .....  | 26        |
| 2.4 DISCUSIÓN .....   | 35        |
| 2.5 CONCLUSIÓN .....  | 40        |
| <br>  |           |
| <b>CAPITULO 3 - Respuestas de la biomasa de grupos funcionales de macrófitas a<br/>factores abióticos .....</b> | <b>42</b> |
| 3.1 INTRODUCCIÓN .....  | 43        |
| 3.2 MATERIALES Y MÉTODOS .....  | 45        |
| 3.2.1 Muestreo de campo .....   | 45        |

|  |    |
|--|----|
| 3.2.2 Clasificación de macrófitas en grupos funcionales..... | 46 |
| 3.2.3 Procesamiento de datos .....                           | 46 |
| 3.2.4 Análisis de datos .....                                | 48 |
| 3.3 RESULTADOS.....  | 49 |
| 3.4 DISCUSIÓN .....  | 51 |
| 3.5 CONCLUSIÓN .....   | 55 |

**CAPITULO 4 – Diversidad beta de los ensambles de macrófitas en llanura aluvial del río Paraná Medio .....**

|  |           |
|--|-----------|
| <b>aluvial del río Paraná Medio .....</b>          | <b>56</b> |
| 4.1 INTRODUCCIÓN .....                             | 57        |
| 4.2 MATERIALES Y MÉTODOS .....                     | 59        |
| 4.2.1 Muestreo de campo .....                      | 59        |
| 4.2.2 Procesamiento y clasificación de datos ..... | 60        |
| 4.2.3 Análisis de datos .....                      | 62        |
| 4.3 RESULTADOS.....                                | 65        |
| 4.4 DISCUSIÓN .....                                | 72        |
| 4.5 CONCLUSIÓN .....                               | 77        |

**CAPITULO 5 - Colonización de sustratos flotantes por invertebrados: efecto del área y distancia a la fuente de dispersión.....**

|  |           |
|--|-----------|
| <b>área y distancia a la fuente de dispersión.....</b> | <b>79</b> |
| 5.1 INTRODUCCIÓN .....                                 | 80        |
| 5.2 MATERIALES Y MÉTODOS .....                         | 81        |
| 5.2.1 Área de estudio.....                             | 81        |
| 5.2.2 Diseño experimental.....                         | 82        |
| 5.2.3 Análisis de datos .....                          | 85        |
| 5.3 RESULTADOS.....                                    | 86        |
| 5.4 DISCUSIÓN .....                                    | 92        |

|  |            |
|--|------------|
| 5.5 CONCLUSIÓN .....                             | 95         |
| <b>CAPITULO 6 – Discusión general.....</b>       | <b>96</b>  |
| 6.1 Discusión general .....                      | 97         |
| <b>CAPITULO 7 – Conclusiones generales .....</b> | <b>101</b> |
| 7.1 Conclusiones generales .....                 | 102        |
| <b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>                        | <b>106</b> |
| <b>ANEXO .....</b>                               | <b>122</b> |

## **ÍNDICE DE ABREVIATURAS:**

# C: Número de cuadrados.

A: Ambientes.

ALL: Altitud de lagunas.

AMO: Amonio.

AS: Área superficial.

C: Cuadrados.

CND: Conductividad.

COL: Lagunas conectadas.

CON: Grado de conexión de los ambientes.

DCP: Distancia al cauce principal.

DEL: Lagunas desconectadas.

DLC: Distancia a la línea de costa.

Em: Emergentes.

Ep: Epífitas.

FET: Fetch.

FF: Flotantes libres.

FS: Sumergidas libres.

HGM: Variables hidrogeomorfológicas.

HID: Período hidrológico.

IDLC: Índice de desarrollo de línea de costa.

$k_{est}$ : Estimativo del coeficiente de extinción de la luz.

MALLC: Máxima altitud entre lagunas y el cauce principal.

MOS: Contenido de materia orgánica del sedimento.

NH: Nivel hidrométrico.

NIT: Nitrato.

P: Perímetro.

PEN: Pendiente de la zona litoral.

pH: Potencial de hidrogeniones.

PHO: Fósforo.

PRF: Proporción de la radiación que llega al fondo.

PROF: Profundidad de la columna de agua.

RFL: Arraigadas con hojas flotantes.

RFS: Arraigadas con tallos flotantes.

RS: Sumergidas arraigadas.

SEC: Cauces secundarios.

T: Transectas.

## RESUMEN

Las macrófitas constituyen unos de los componentes más importantes de los sistemas de río-llanura aluvial debido a que intervienen en el ciclado de nutrientes, dinámica de sedimentos e incrementan la complejidad estructural de los hábitats elevando la biodiversidad. Una variedad de factores abióticos afectan los ensamblajes de macrófitas a diferentes escalas locales o regionales, y en consecuencia intervienen sobre la dinámica de los ecosistemas. En esta Tesis se analizó en veintiocho ambientes de la llanura aluvial del río Paraná Medio, si la riqueza taxonómica y la composición de macrófitas varían entre los ambientes con diferente grado de conectividad y cuáles son los factores determinantes de tales diferencias. Se determinó la influencia de las variables ambientales sobre la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas y la importancia de las variables abióticas locales, hidrogeomorfológicas y espaciales sobre la diversidad beta. Por otro lado, se evaluó el efecto del área de islas de macrófitas flotantes y de la distancia a una fuente de invertebrados sobre la abundancia y riqueza de invertebrados asociados. La riqueza taxonómica no presentó diferencias significativas en relación al grado de conectividad de los ambientes, mientras que en la composición se encontraron diferencias significativas entre las lagunas desconectadas y las conectadas, y entre las lagunas desconectadas y los cauces. La riqueza de especies fue explicada por una combinación de variables morfométricas, nutrientes y disponibilidad de luz; la composición de los ensamblajes fue determinada por la conectividad y la morfometría de los ambientes, mientras que la altura de la vegetación fue determinada por los nutrientes. El grado de conectividad fue el determinante más importante de la composición de la biomasa y de la biomasa de los grupos funcionales individuales de macrófitas y ninguna de las variables respuesta consideradas se asoció con el período hidrológico. Entre cuatro alternativas consideradas para explicar la estructura espacial, la distancia entre las lagunas por los cursos de agua fue la que mejor describió la organización espacial de la diversidad beta, indicando que los límites a la dispersión deben ser interpretados en relación a distancias por vías hídricas. La contribución del recambio espacial fue más fuerte que la del anidamiento probablemente asociado a la heterogeneidad ambiental de la llanura estudiada. Los resultados sugieren que las comunidades de macrófitas se organizan en base a la influencia tanto de procesos neutrales mediados por limitaciones a la dispersión como de procesos de selección de especies conducidos por variables hidrogeomorfológicas asociadas al disturbio ocasionado por el pulso. La abundancia y riqueza total de invertebrados así como la abundancia de Chironomidae se relacionaron positivamente con el área de las islas de macrófitas pero no con la distancia a la fuente, por lo que se infiere que el área es un determinante de la abundancia y riqueza de los ensamblajes de invertebrados acuáticos, pero no así la distancia. Por lo tanto, los parches de macrófitas flotantes representan un medio de dispersión de los invertebrados asociados pudiendo contribuir al mantenimiento de la diversidad de invertebrados en ambientes de llanuras subtropicales.

## ABSTRACT

Macrophytes are one of the most important components of river-floodplain systems because they are involved in nutrient cycling, sediment dynamics and structural complexity of habitats raising biodiversity. A variety of abiotic factors affect macrophyte assemblages at different local or regional scales, and consequently intervene in ecosystem dynamics. In this thesis was analyzed, in twenty-eight environments of the Middle Paraná river floodplain, if taxonomic richness and composition of macrophytes vary between environments with different degree of connectivity and determined the main determinants of such differences. The influence of environmental variables on the biomass of macrophyte functional groups and the importance of local, hydrogeomorphological and spatial abiotic variables on beta diversity was determined. On the other hand, the effect the area of floating macrophyte stands and the distance to an invertebrate source on the abundance and richness of associated invertebrates was evaluated. The taxonomic richness did not differ in relation to the degree of connectivity of the environments, whereas the composition significantly differed between disconnected lagoons and connected lagoons, and between disconnected lagoons and secondary channels. Species richness was explained by a combination of morphometric variables, nutrient and light availability; the composition of the assemblages was determined by the connectivity and morphometry of the environments, while the height of the vegetation was determined by the nutrients. The degree of connectivity was the most important determinant of the functional group biomass composition and the biomass of the individual functional groups but none of the response variables was associated with the hydrological period. Among four alternatives considered to explain the spatial structure, the distance between lakes by watercourses was the one that best described the spatial organization of beta diversity, indicating that the limits of dispersion of macrophytes must be interpreted in relation to distances by water paths. The contribution of spatial replacement was stronger than that of nestedness probably associated with the environmental heterogeneity of the floodplain studied. The results suggest that macrophyte communities are organized based on the influence of both neutral processes mediated by dispersion limitations and species selection processes driven by hydrogeomorphologic variables associated with the disturbance caused by the pulse. The abundance and richness of invertebrates as well as the abundance of Chironomidae were positively related to the area of the macrophyte islands but not to the distance to the source of propagules, so it is inferred that the area is a determinant of the abundance and richness of the assemblages of aquatic invertebrates, but not the distance. Therefore, patches of floating macrophytes represent a medium of dispersion of the associated invertebrates and thus may contribute to the maintenance of invertebrate diversity in subtropical floodplain environments.

## **AGRADECIMIENTOS**

Doy gracias principalmente a mi director Sidinei Magela Thomaz y a mi co-directora Mercedes Marchese, quienes con su invaluable disposición fueron mi guía en este proceso, corrigiendo los errores pero también reconociendo los logros y brindando autonomía. Les agradezco por su constante optimismo, por ayudarme a encontrar alternativas en los aparentes callejones sin salida, pero por sobre todo quiero agradecerles por sus buenos ejemplos y excelente calidad humana.

A mi querida familia, a Eduardo y a amigas por el apoyo constante. A Eduardo Cunha y Luis Espínola por su valiosa colaboración en los análisis estadísticos. A Estela Rodríguez por su gran ayuda en la identificación de las Cyperaceae. Por la cooperación y sugerencias a: Florencia Zilli, Graciela Paporello y Javier López. A Esteban Creus y Cristian de Bonis por asistencia en el trabajo de campo y a Alicia Loteste por los análisis químicos. A los revisores anónimos del artículo publicado, y a los jurados de esta tesis, cuyas sugerencias han enriquecido el manuscrito final de la misma.

A la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por la posibilidad de realizar este Doctorado. Al Instituto Nacional de Limnología (INALI – CONICET-UNL) por brindarme el lugar y material de trabajo. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y al Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica por los proyectos PIP N° 432 (CONICET) y PICT 2012 – 2095 (FONCYT).

# CAPITULO 1

## MARCO TEÓRICO INTRODUCTORIO



## 1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL

La naturaleza cambiante de los ecosistemas de llanura, caracterizados por la alternancia de fases de inundación y fases de sequía, o la dificultad de delimitar un ecosistema acuático de uno terrestre, hacen que sea difícil encontrar un término universal para referirse a las plantas que viven en ecosistemas acuáticos. Tal es así que los términos planta acuática o macrófita acuática han generado debate desde el inicio de los estudios de estos organismos y aun hoy no existe consenso al respecto (Rial, 2003).

En la actualidad su significado ha dejado de ser estricto, y generalmente se emplea en un sentido amplio, adecuado a la plasticidad genética y fenotípica de los vegetales a los cuales describe (Rial, 2003). Por ejemplo, algunos autores incluyen sólo plantas herbáceas estrictamente acuáticas dentro del término y otros incluyen hasta especies arbóreas. Sin embargo, las especies que ocurren en cuerpos de agua temporales (como en ríos de llanuras o lagunas transitorias) generalmente desafían cualquier definición.

Debido a que la limnología comenzó con el estudio de lagos templados poco aptos para el desarrollo de macrófitas, hasta la década del 60 los limnólogos sólo consideraban al fitoplancton, zooplancton y bentos como las comunidades clave en la dinámica de los ecosistemas, por lo que los estudios sobre macrófitas acuáticas eran escasos y tenían principalmente un enfoque taxonómico (Esteves, 1998). Por este motivo, los términos utilizados para caracterizar estos vegetales no eran los más adecuados desde el punto de vista ecológico (Thomaz y Esteves, 2011). Por ejemplo, Raunkiaer (1934) llamó hidrófitas a los vegetales hoy conocidos como macrófitas acuáticas sumergidas y de hojas flotantes, excluyendo totalmente a las emergentes. Con el término limnófitos se designó a los vegetales superiores de agua dulce, excluyendo aquellos de agua salobre y salada. Una de las primeras menciones del término macrófitas acuáticas fue propuesta por Weaver y Clements (1938), que las definieron de forma amplia como plantas herbáceas que crecen en agua, en suelos cubiertos por agua o en suelos saturados con agua (Sculthorpe, 1967).

Desde el punto de vista de la ecología, el enfoque central es el papel estructural y funcional de las macrófitas acuáticas en el ecosistema, independientemente de las discusiones taxonómicas de estos vegetales (Thomaz y Esteves, 2011). En la presente

tesis se consideran macrófitas acuáticas (o simplemente macrófitas) a aquellos vegetales lo suficientemente grandes como para ser observados a ojo desnudo, y cuyas partes vegetativas crecen, ya sea temporal o permanentemente, flotando, sumergidas o creciendo sobre la superficie del agua (según Chambers y col., 2008). Justamente por su enfoque ecológico y no taxonómico, el término macrófita acuática incluye vegetales de diferentes grupos, desde macroalgas (por ej. géneros *Chara* y *Nitella*), pasando por los briófitos (como el género *Ricciocarpus*), pteridófitas (por ej. géneros *Salvinia* y *Azolla*) hasta los vegetales superiores, en especial las angiospermas (como los géneros *Eichhornia* y *Limnobiium*) que contribuyen con la mayoría de las especies (Thomaz y Esteves, 2011).

Los sistemas de río-llanura aluvial se caracterizan por ser altamente complejos, fluctuantes y ambientalmente heterogéneos (Junk y col., 1989; Neiff, 1990). La principal fuerza responsable de la heterogeneidad ambiental es el régimen hidrológico. La recurrencia de las fases de aguas altas y aguas bajas, la migración de los cauces y la geomorfología particular del sistema crean un mosaico cambiante de hábitats a lo largo del paisaje de la llanura. Esa heterogeneidad espacio-temporal hace que los sistemas de río-llanura aluvial se encuentren entre los ecosistemas acuáticos continentales con mayor biodiversidad conocidos (Ward y col., 1999).

Las macrófitas constituyen uno de los componentes más importantes de los ecosistemas de agua dulce (Cronk y Fennessy, 2001; Wetzel, 2001). Las diferentes formas de vida que conforman las comunidades exploran de diversos modos los recursos disponibles en la columna de agua y sedimentos, afectando de diversas maneras los ecosistemas acuáticos (Karignan y Kalff, 1980; Esteves, 1998). Por ejemplo, las raíces de las macrófitas arraigadas absorben los nutrientes de las partes profundas del sedimento, donde no se encuentran disponibles para otras comunidades, y los liberan a la columna de agua por excreción o durante la descomposición de la biomasa, de modo que los nutrientes liberados pueden ser rápidamente utilizados por otros productores primarios (Esteves, 1998). De esta manera las macrófitas intervienen profundamente en el reciclado de nutrientes. Las plantas acuáticas influyen directamente sobre la dinámica de los sedimentos y las condiciones físicas y químicas del agua (Vermaat y col., 2000). Por ejemplo, debido a que en las zonas litorales las macrófitas reducen la turbulencia del agua (Madsen y col., 2001), en general se produce un efecto de filtro que consiste en la sedimentación de gran parte del material

de origen alóctono, contribuyendo a disminuir la turbidez de la columna de agua. Por otro lado, las macrófitas cumplen un importante papel en la estructuración física y aumento de la complejidad de los hábitats acuáticos, lo que tiene efectos directos sobre la biota acuática. Al aumentar la complejidad estructural, aumenta la oferta de alimento a pequeñas escalas y principalmente aumentan los sitios de refugio para invertebrados y peces pequeños. En conjunto, estos factores elevan la diversidad de la fauna de las zonas litorales (Thomaz y Cunha, 2010).

A su vez las macrófitas son influenciadas por una variedad de factores abióticos que afectan a las comunidades a diferentes escalas locales o regionales. Entre ellos, se puede mencionar la hidrología, morfometría de los ambientes, nutrientes del agua y sedimento y radiación subacuática. Sin embargo, estos factores afectan de forma diferente a cada tipo biológico de macrófita acuática. El fetch, que representa el grado de exposición al viento y las olas, en general afecta negativamente a las macrófitas flotantes libres y emergentes debido a daños físicos o a la dificultad de establecimiento en sitios con mayor exposición al viento (Azza y col., 2007). La radiación subacuática es otro factor importante que limita a las macrófitas sumergidas (Canfield y col., 1985; Zhang y col., 2012) e incide sobre la distribución de este tipo biológico (Canfield y col., 1985). Bajo condiciones de turbidez elevada, las comunidades de macrófitas son dominadas por especies con hojas flotantes o flotantes libres si el contenido de nutrientes permite el crecimiento de las plantas. Estas diferencias en la tolerancia de las especies conduce a la zonación de las formas de vida a lo largo del gradiente de profundidad de la zona litoral (Bornette y Puijalon, 2011). La conectividad entre los hábitats, variable directamente influenciada por la hidrología, es una determinante clave de los ensambles de macrófitas (Bornette y col., 1998; Santos y Thomaz, 2007). Hábitats directamente conectados a ríos en general presentan características hidrológicas y morfométricas diferentes de aquellos hábitats desconectados. Por ejemplo, las lagunas que permanecen desconectadas durante parte del ciclo hidrológico generalmente tienen pendientes más suaves y mayores tasas de sedimentación que las lagunas conectadas (Paira y Drago, 2007). La hidrología es considerada uno de los factores más importantes en la estructuración de las comunidades de macrófitas, y especialmente en sistemas de río-llanura aluvial (Junk y col., 1989; Neiff, 1990; Marchetti y Aceñolaza, 2011). Los efectos del régimen hidrológico no se limitan a las fluctuaciones del nivel del agua, sino que están

relacionados con variaciones espaciales y temporales de otras variables como la velocidad del agua, profundidad, transparencia, concentración de nutrientes y dinámica de sedimentos; todas influenciando la estructura y dinámica de las comunidades presentes (Cronk y Fennessy, 2001; Lacoul y Freedman, 2006a). Por ejemplo, dependiendo de la pendiente y características del sedimento, el agua de inundación puede quebrar o desenterrar a las macrófitas, mientras que largos períodos de aguas bajas puede afectarlas por exposición a condiciones aéreas o indirectamente al incrementar la descomposición de la materia orgánica y subsecuente anoxia de los sedimentos (Bornette y Puijalon, 2011).

En general la importancia relativa de factores ambientales particulares varía con las escalas espaciales y temporales (French y Chambers, 1996; Lacoul y Freedman, 2006a). Por ejemplo, a escala regional factores como el clima o la hidrología (que afectan todos los hábitats simultáneamente) pueden ser los responsables de la organización de las comunidades; mientras que a una escala local, lo serán otros factores, como la pendiente de la zona litoral o la transparencia del agua. De esta manera, la escala considerada es crucial para la descripción de los patrones de las comunidades así como para inferir las fuerzas que gobiernan los ensambles de plantas (Yuan y col., 2016).

Las especies de macrófitas acuáticas varían enormemente en su anatomía, fisiología, historias de vida y por lo tanto en la habilidad para reaccionar frente a diferentes condiciones ambientales. Algunas tienen amplios rangos de distribución, lo que indica que tienen una alta plasticidad fenotípica y eso les permite ajustarse a un amplio rango de condiciones. Otras tienen menor plasticidad y están limitadas a utilizar hábitats con condiciones particulares (Neiff, 1979; Sultan, 2003). En un contexto de cambio global, donde el potencial impacto del cambio climático puede ser parcialmente compensado por la adopción de medidas de conservación y restauración apropiadas, conocer la amplitud ecológica y las respuestas de las comunidades frente a las condiciones del ambiente es crucial para asegurar la efectividad de las decisiones tomadas (Bornette y Puijalon, 2011), principalmente en ecosistemas clave y relativamente inalterados como es la llanura aluvial del río Paraná Medio.

En la presente Tesis se abordan diferentes aspectos de la ecología de macrófitas acuáticas de un sector de la llanura aluvial del río Paraná Medio: factores

estructuradores de la diversidad taxonómica; determinantes de la biomasa de grupos funcionales; determinantes de la diversidad beta; y macrófitas como agentes de dispersión de invertebrados. Dichos enfoques se encuentran conectados por el abordaje de los patrones relacionados a la diversidad biológica.

En tal sentido, las hipótesis y objetivos que se plantean en esta Tesis son:

### **HIPÓTESIS:**

*La composición de los ensambles de macrófitas presenta diferencias según el grado de conectividad de los ambientes durante el periodo de aguas bajas, mientras que en aguas altas la composición no difiere debido al proceso de homogeneización ambiental durante la inundación.*

*A escala local los factores estructurantes de los ensambles de macrófitas son el viento, la profundidad y la concentración de nutrientes mientras que a escala regional lo es el régimen hidrológico y el grado de conectividad de los ambientes.*

*La biomasa de distintos grupos funcionales de macrófitas se relaciona de diferentes maneras con los factores limnológicos y morfométricos.*

*Islas de macrófitas más cercanas de las fuentes de propágulos (invertebrados asociados a macrófitas) y con mayor área presentan un ensamble de invertebrados con mayor diversidad que las más lejanas.*

### **OBJETIVO GENERAL:**

Determinar si los ensambles de macrófitas difieren según el tipo de ambiente de la llanura aluvial del río Paraná y temporalmente en relación al régimen hidrológico.

### **Objetivos específicos:**

1- Determinar los ensambles de macrófitas en diferentes ambientes de la llanura aluvial en relación a su ubicación y grado de conectividad con el cauce.

2- Evaluar las diferencias temporales en la composición de macrófitas según el régimen hidrológico.

3- Determinar los principales factores estructurantes a escala local y regional de los ensambles de macrófitas en ambientes de la llanura aluvial del río Paraná Medio.

4- Evaluar la correlación de las variables abióticas y morfométricas con los cambios en biomasa en tipos funcionales de macrófitas.

5- Evaluar la importancia de las macrófitas flotantes como agentes de dispersión de invertebrados dominantes asociados.

## 1.2 ÁREA DE ESTUDIO

El río Paraná Medio (Fig. 1.1) se extiende por 600 km desde su confluencia con el río Paraguay (27°29'S; 58°50'W) hasta la ciudad de Diamante (Argentina) (32°4'S; 60°32'3''W) (Iriondo y Paira, 2007). La llanura aluvial del Paraná es anualmente inundada ya sea parcial o completamente por el agua de desborde del cauce principal y la red de drenaje de la llanura. Las fases de inundación (>13,2 m s.n.m.) ocurren entre Enero y Junio, mientras que las fases de aislamiento (<10,5 m s.n.m.) son usualmente de Julio a Diciembre (Drago, 2007). El cauce principal del río Paraná corre junto a la margen izquierda de la llanura en casi todo el Paraná Medio. Durante las grandes crecientes (eventos ENSO), con todo el valle inundado, puede superar un caudal de 60.000 m<sup>3</sup>.seg<sup>-1</sup> (Amsler y col., 2007).

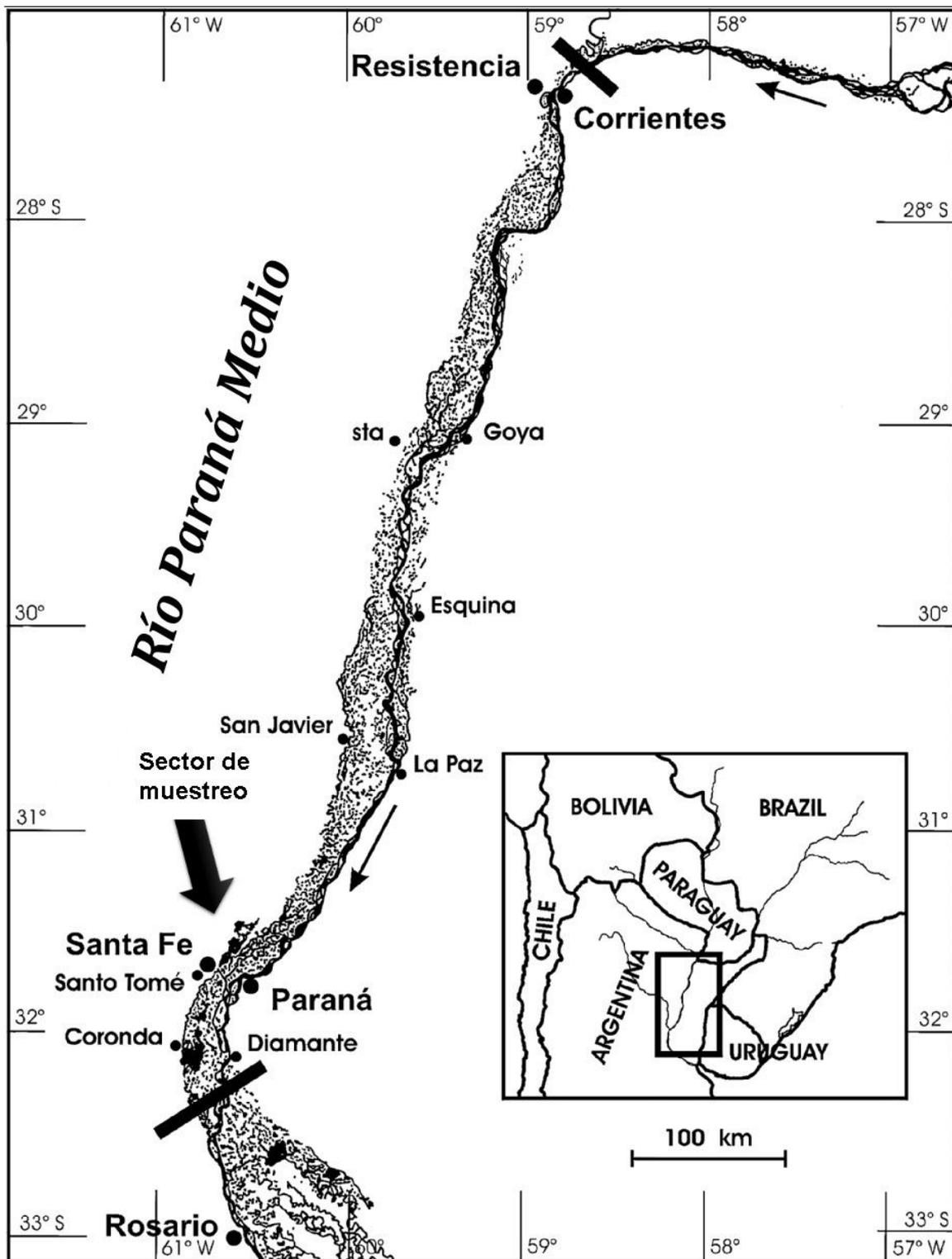
La llanura del río Paraná Medio contiene un mosaico heterogéneo de cuerpos de agua lénticos y lóticos. La densa red de cauces secundarios, algunos permanentes y otros activos sólo durante las inundaciones, constituyen la red de drenaje de la llanura (Paira y Drago, 2007). Los cauces secundarios permanentes (con un caudal por encima de 850 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>) mantienen un flujo constante a lo largo del año asegurando la conectividad lótica anual entre el cauce principal y la llanura. Por el contrario, durante las fases secas, los cauces intermitentes menores (con caudal medio anual menor a 100 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>) cesan su flujo, comenzando un proceso de lentificación, de largo o corto plazo, de acuerdo a la duración de la fase de aguas bajas (Drago y col., 2003).

Las lagunas de la llanura aluvial, con formas y áreas cambiantes, son ambientes temporarios o permanentes que pueden presentar sus superficies libres o cubiertas, parcial o totalmente por vegetación (Paira y Drago, 2007). La conectividad hidrológica entre lagunas y cauces puede ser de tres tipos principales (Drago, 1981). Pueden tener una *conexión directa* y permanente a través de una boca, zanja de erosión o un canal corto de menos de 1 km de longitud. Una *conexión indirecta* que ocurre en la fase

ascendente del nivel del agua hasta llenar completamente el cauce del río, pero sin que se haya producido aún el desborde del cauce. La conexión en este caso puede ser permanente o temporaria. Y por último, la *conexión por desborde* es aquella que ocurre durante las fases de desborde en lagunas que no presentan ningún tipo de conexión morfológica, y la entrada de agua del río ocurre solo durante los picos de inundación a través de la superficie de la llanura.

La respuesta hidrológica en lagunas con conexión indirecta es marcadamente más lenta que en las de conexión directa, aún entre lagunas adyacentes. Así, la entrada de agua de río es retardada por varias semanas en relación con las lagunas de conexión directa. Las lagunas completamente aisladas, solamente reciben agua del río durante las fases de inundación, y por lo tanto, su hidrología durante largos períodos de sequía es determinada por las precipitaciones y la evapotranspiración.

La alternancia anual de fases de inundación y sequía con diferente magnitud espacio-temporal y la compleja conectividad hidrológica entre ambientes lóticos y lénticos son las mayores variables que conducen los intercambios laterales y longitudinales de sedimentos, materia orgánica y organismos, contribuyendo asimismo a incrementar la diversidad biológica a escala de paisaje (Paira y Drago, 2007). Tal es así que los ambientes lóticos y lénticos de la llanura del río Paraná Medio, presentan una gran diversidad taxonómica y ecológica de plantas acuáticas (Burkart, 1957; Franceschi y col., 1985; Neiff, 1986) constituyendo una importante porción de la biomasa del sistema. Debido a la latitud donde se encuentra el río Paraná Medio, éste comparte especies vegetales con el Paraná Superior y con el Paraná Inferior, estableciendo un continuo o corredor biológico entre ellos. En este sentido, las unidades de dispersión de las plantas acuáticas juegan un rol importante en los ecosistemas de islas, permitiendo el establecimiento de nuevas poblaciones de plantas en los diferentes estadios de la sucesión riparia, donde la hidrocoria y fitohidrocoria predominan como mecanismos de dispersión (Sabattini y Lallana, 2007).



**Figura 1.1** Ubicación del área de estudio en la Llanura aluvial del río Paraná Medio, adaptado de Iriondo (2007).

### **1.3 PROCEDIMIENTO METODOLÓGICO GENERAL**

Veintiocho ambientes (12 lagunas desconectadas, 10 lagunas conectadas y 6 cauces secundarios) distribuidos a lo largo de un sector de la llanura aluvial del río Paraná Medio (Fig. 1.2 y Fig. A.1 (anexo)) fueron muestreados cuatro veces, de las cuales dos (de Marzo a Junio de 2012 y de Octubre 2012 a Enero 2013) correspondieron a períodos de aguas bajas y dos (Abril a Junio 2013 y Agosto a Septiembre 2013) a períodos de aguas altas (Fig. 1.3).

Para el muestreo de las macrófitas se utilizaron cuadrados (1m x 1m) (Fig. A.2 (anexo)) que fueron colocados a lo largo de transectas ubicadas perpendicularmente a la línea de costa. El número de transectas en cada ambiente varió entre 1 y 5, de acuerdo al área total del ambiente. Dentro de cada transecta, la distancia entre cuadrados sucesivos se mantuvo constante y el número de cuadrados por transecta varió entre 1 y 16 de acuerdo con la longitud del stand de macrófitas (la longitud de las transectas osciló entre 3 y 50 m desde la línea de costa hacia la zona limnética). Este procedimiento toma en cuenta el área del hábitat y el tamaño del stand de macrófitas, asegurando un inventario representativo de la flora acuática. Además, el procedimiento considera la zonación a lo largo de gradientes de profundidad y la variación de la distribución espacial en los márgenes, permitiendo la investigación de asociaciones entre los atributos de los ensambles de macrófitas y las variables ambientales.

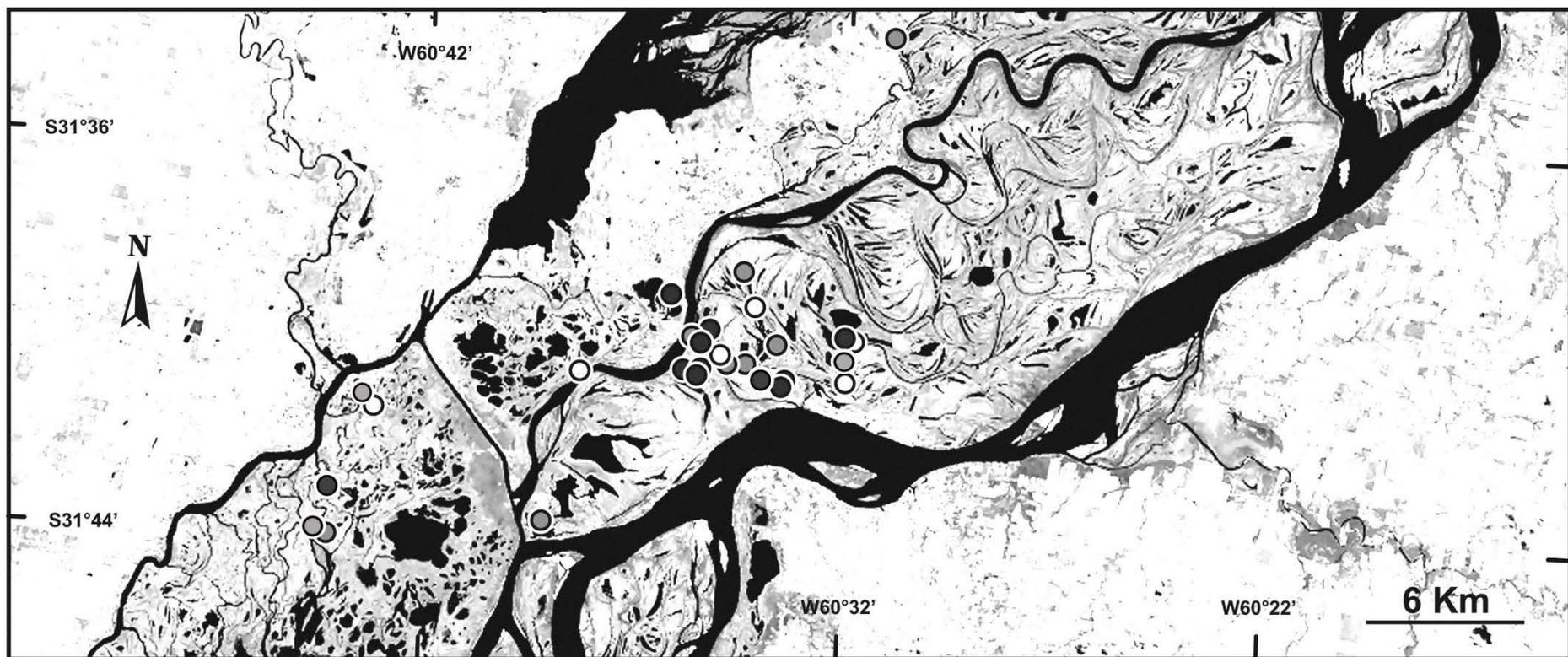
Dentro de cada cuadrado de 1m x 1m, el porcentaje de cobertura de las diferentes taxa de macrófitas fue visualmente registrado para obtener una estimación de la abundancia. Para muestrear las macrófitas sumergidas se usaron grampines. En cada cuadrado también se midió la altura de la vegetación (como estimativo de la biomasa). Dicha altura fue medida a partir de la superficie del agua.

Para registrar ejemplares de las especies que no se hubieran encontrando en las transectas; se recorrió la zona litoral y limnética de cada ambiente caminando o en bote a velocidad baja y constante. De esta manera el muestreo contempló el registro de taxa en una gran cantidad de hábitats dentro de cada cuerpo de agua. El material colectado fue transportado al Instituto Nacional de Limnología (INALI-UNL-CONICET) y las plantas fueron identificadas siguiendo las claves de Burkart (1957, 1969, 1974, 1979), Cabrera (1968) y Pott y Pott (2000). A pesar de que algunos

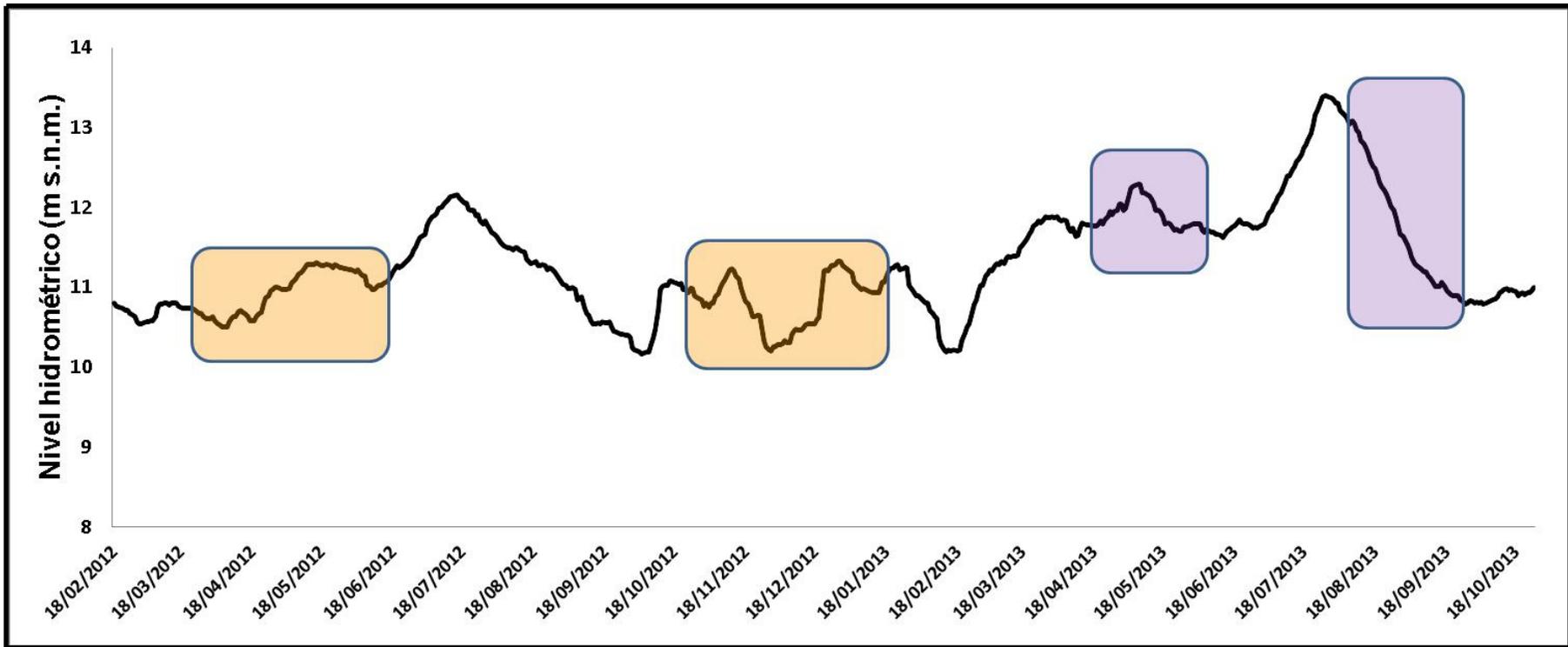
ejemplares no fueron identificados a nivel de especies, por simplicidad, se utiliza el término especies para representar unidades taxonómicas.

Adicionalmente, en el segundo muestreo de aguas bajas y en el segundo de aguas altas se muestreó la biomasa de las macrófitas. Para esto, se utilizó un cuadrado de 0,5 m x 0,5 m, el cual fue colocado a lo largo de transectas ubicadas perpendicularmente a la línea de costa (mismas transectas utilizadas también para la determinación de la cobertura). Dentro de cada cuadrado de 0,5 m x 0,5 m, las macrófitas fueron cortadas con tijera, removidas del fondo y colectadas en bolsas plásticas. Se usaron rastrillos cuando fue necesario y todas las partes de las plantas (excepto las raíces de las especies arraigadas) fueron consideradas. Las macrófitas fueron identificadas a la máxima resolución taxonómica posible de acuerdo con las claves ya mencionadas. En el laboratorio, las macrófitas se lavaron para eliminar el perifiton y detritus y se secaron en estufa a 60 °C hasta peso constante (PS).

Los parámetros ambientales se midieron a diferentes escalas incluyendo variables físicas, químicas y características morfométricas. En cada transecta se midió la conductividad y el pH del agua (usando un medidor portátil de agua Hanna®) y la profundidad del disco de Secchi. La distancia media a la línea de costa fue medida en cada cuadrado como un indicador de la longitud del stand de macrófitas. La pendiente litoral se calculó usando medidas de profundidad y de distancia entre cuadrados a lo largo de cada transecta. El fetch, un indicador de la exposición al viento, también fue calculado para cada transecta como la distancia máxima ocupada por aguas libres en línea recta desde el stand de macrófitas hacia la línea de costa o una isla. En cada ambiente, se determinó el fósforo total, nitrato y amonio (utilizando HACH, (Greenberg y col., 1985)). Para este propósito, se muestreó agua sub-superficialmente en un punto de la parte interior del stand de macrófitas, cerca de aguas abiertas o de la zona limnética. De igual modo, en el interior del stand pero en un área cercana a la línea de costa se colectó una muestra de sedimento de fondo y el contenido de materia orgánica fue determinado por ignición en una mufla a 500 °C por 3 horas.



**Figura 1.2** Área de estudio mostrando los sitios muestreados en esta tesis. Los círculos representan lagunas desconectadas (gris oscuro), lagunas conectadas a cauces (gris claro) y cauces secundarios (blanco). La imagen corresponde a un período de aguas bajas.



**Figura 1.3** Curvas del nivel hidrométrico en metros sobre el nivel del mar (m.s.n.m.) durante los dos muestreos de aguas bajas (recuadros color naranja) y durante los dos de aguas altas (recuadros violetas).



## 2.1 INTRODUCCIÓN

Las macrófitas acuáticas comprenden una gran variedad de especies pertenecientes a diferentes formas de vida que colonizan casi todos los tipos de cuerpos de agua someras (Sculthorpe, 1967). La riqueza y composición de los ensambles de macrófitas son afectados por una gran variedad de factores, los cuales incluyen características químicas y físicas del agua y morfometría de los ambientes (Azzella y col., 2014; Johnston y Brown, 2013; Kissoon y col., 2013; Murphy y col., 2003; Steffen y col., 2014). A menores escalas espaciales, las macrófitas probablemente son sensibles a las características físicas y químicas del agua y sedimento, generando patrones que son reflejados incluso a mayores escalas (Bornette y Puijalon, 2011; Neiff y col., 2014). Por ejemplo, mientras que las especies flotantes libres en general alcanzan un máximo desarrollo en aguas con altas concentraciones de nutrientes, las sumergidas están principalmente asociadas a la disponibilidad de luz en la columna de agua (Chambers y Kalff, 1985). A su vez, las características morfométricas afectan a las macrófitas, especialmente a mayores escalas espaciales. Por ejemplo, el disturbio ocasionado por las olas, estimado indirectamente a través del grado de exposición al viento (fetch), puede influenciar a las macrófitas por medio de la alteración de los procesos de sedimentación y resuspensión (Madsen y col., 2001; Zhang y col., 2014) o bien causando daño directo a los tejidos de las plantas (Doyle, 2001). La pendiente es otra variable morfométrica importante que puede favorecer o prevenir el establecimiento de las macrófitas arraigadas, determinar la biomasa de las plantas sumergidas (Duarte y Kalff, 1986) y afectar el patrón de disipación de la energía de las olas y la dinámica de los sedimentos (Azza y col., 2007).

Particularmente en sistemas de ríos de llanura, los patrones de riqueza y composición de especies de macrófitas también son afectados por el grado de conectividad entre las lagunas y el río (Neiff, 1979; Junk y col., 1989; Moncao y col., 2012; Rooney y col., 2013). En ambientes más conectados, las especies flotantes son en general arrastradas por el flujo del agua y las especies sumergidas limitadas por el incremento de la turbidez en la columna de agua, ambas situaciones causadas por eventos disruptivos asociados a las fuertes inundaciones (Madsen y col., 2001; Zhang y col., 2014). En contraste, los ensambles de macrófitas que colonizan lagunas desconectadas, las cuales son más estables, pueden ser estructurados por interacciones

bióticas como la competencia interespecífica (Grime, 1974; Thomaz y col., 2007). Dado que el grado de conectividad con el río regula la magnitud de los disturbios ocasionados por las crecidas (Moncao y col., 2012; Rooney y col., 2013), la hipótesis del disturbio intermedio (Grime, 1974; Ward y Tockner, 2001) probablemente sea sustentada por los ensambles de macrófitas que colonizan estos ecosistemas. Un disturbio es asociado con la destrucción parcial o total de la biomasa vegetal como consecuencia de fenómenos tales como viento, olas, desecación y fuego (Grime, 1974), o en el caso de llanuras aluviales, la frecuencia y amplitud de las inundaciones.

Numerosos estudios han sido realizados en lagos y ríos de regiones templadas usando variables morfométricas y limnológicas para explicar la riqueza y composición de plantas acuáticas (ej., Rooney y col., 2013). En grandes sistemas subtropicales de río-llanura, diferentes estudios han explorado los efectos del pulso hidrológico sobre las macrófitas (Thomaz y col., 2007; Neiff y col., 2011), mientras que otros han analizado la correlación entre los atributos de los ensambles de macrófitas y el grado de conectividad con el río, morfología de lagos y factores físicos y químicos (Murphy y col., 2003; Neiff y Poi de Neiff, 2003). Sin embargo, las variables morfométricas y abióticas usualmente no han sido estudiadas en combinación. Por lo tanto, es necesario determinar la importancia combinada del grado de conectividad y morfología de los ambientes y las características físico-químicas del agua para los atributos de los ensambles de macrófitas en grandes sistemas de río-llanura, especialmente en la región Neotropical donde estos ambientes son altamente representativos y aún se encuentran en buen estado de conservación en comparación con sistemas de climas templados, donde los impactos antrópicos son más acentuados.

A lo largo del sistema del río Paraná, el tramo medio es el más rico en diversidad de especies (Neiff y col., 2014). Este tramo ha sido estudiado desde diferentes perspectivas, e investigaciones relacionadas con la composición, estructura y dinámica sucesional han sido realizadas en esta área (ejs., Neiff y Orellana, 1972; Neiff, 1975, 1979, 1986, 2001; Franceshi y Lewis, 1979; Lewis y Franceshi, 1979; Sabattini y col., 1983; Franceschi y col., 2010; Sabattini y Lallana, 2007 (y referencias); Marchetti y Aceñolaza, 2011, 2012). Sin embargo, a pesar de tener una gran diversidad de macrófitas, la asociación de los factores morfométricos y abióticos con la riqueza y composición de macrófitas se ha analizado fundamentalmente a escala local en este tramo del Paraná, así como en otros grandes ríos subtropicales. Se esperan fuertes

influencias de los factores físicos y químicos sobre los ensamblajes de macrófitas, especialmente durante los periodos de aguas bajas, cuando las lagunas y los cauces difieren más unos de otros en relación a la morfometría y otras características físicas y químicas (Thomaz y col., 2007). De esta manera, la gran heterogeneidad ambiental (en términos de factores abióticos) proveniente del aislamiento de las lagunas durante los niveles de aguas bajas debe ser un factor clave para el mantenimiento de la gran diversidad de macrófitas en sistemas de ríos de llanura.

En el presente capítulo, teniendo en cuenta los supuestos de la hipótesis del disturbio intermedio (Connell, 1978), en primer lugar se predice que en un gradiente de conectividad creciente, desde las lagunas desconectadas (con bajo disturbio), a las lagunas conectadas (con disturbio intermedio) y a los cauces secundarios (con alto nivel de disturbio), la mayor riqueza se presenta en las lagunas conectadas. En segundo lugar, se propone evaluar si la composición de macrófitas difiere entre los diferentes grados de conectividad. Finalmente, usando datos abióticos y morfométricos seleccionados se propone explorar los posibles determinantes de la riqueza y composición de macrófitas y de la altura de la vegetación. Para alcanzar estos objetivos, se estudió una gran variedad de hábitats dentro de una amplia escala espacial (aproximadamente 184 km<sup>2</sup>) en la llanura aluvial.

## **2.2 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.2.1 Obtención de muestras**

En este capítulo se usaron los dos muestreos de aguas bajas (Fig. 1.3, Capítulo 1) de veintitrés ambientes (9 lagunas desconectadas, 8 lagunas conectadas y 6 cauces secundarios). Para este capítulo se utilizaron los muestreos de aguas bajas porque en general, los hábitats individuales (ver Thomaz y col., 2007) y los ensamblajes de macrófitas (Padial y col., 2009a; Neiff y col., 2014) dentro de llanura difieren más durante esta fase, en la cual los distintos ambientes están mejor delimitados. Así, un gradiente de hábitats con diferentes grados de conectividad puede ser usado para evaluar la asociación entre las variables ambientales y los atributos de los ensamblajes de macrófitas.

Para el muestreo de la cobertura de macrófitas así como de las variables abióticas se siguió el procedimiento descrito en el Capítulo 1, y se hicieron las siguientes transformaciones: con la profundidad del disco de Secchi determinada en cada transecta se estimó el coeficiente de extinción de la luz ( $k_{est}$ ) de acuerdo con Padial y Thomaz (2008). El  $k_{est}$  y la profundidad de la columna de agua se utilizaron para calcular el porcentaje medio de luz que llega al fondo (adaptado de Esteves y Barbieri (2011), el cual representa la cantidad de luz disponible en el sedimento para el crecimiento de las plantas.

### **2.2.2 Análisis de Datos**

Para comparar la riqueza de taxa entre lagunas desconectadas, lagunas conectadas y cauces secundarios, se utilizaron curvas de acumulación de taxa y procedimientos de rarefacción para estandarizar el esfuerzo de muestreo entre los tipos de ecosistemas. Se usó la presencia y ausencia de las especies de macrófitas de cada cuadrado para generar curvas para cada tipo de ecosistema. Las comparaciones entre las curvas se realizaron sobre la base de un esfuerzo de muestreo estandarizado, y se usaron intervalos de confianza del 95% para evaluar las diferencias en la riqueza de especies. Se usaron los mismos datos de macrófitas para estimar la riqueza de especies esperada a través de estimadores no paramétricos (Chao 2, ICE, Jackknife 1 y Jackknife 2). De los estimadores, se obtuvieron las curvas de riqueza acumulada de especies luego de 999 permutaciones sin reemplazo, y la performance de los estimadores de riqueza fue evaluada luego de analizar la precisión de la estimación (intervalos de confianza del 95%) y estabilización de las curvas (Magurran, 2005). Las curvas de rarefacción y los estimadores de riqueza de especies fueron calculados usando EstimateS 9.10 (Colwell, 2013) y SPADE (Chao y Shen, 2009).

Para investigar los posibles efectos de las variables ambientales sobre la riqueza de especies y la composición, los datos de los cuadrados obtenidos en cada ambiente (ver capítulo 1) fueron promediados para obtener una escala a nivel de ambientes. Las variables explicativas (profundidad, distancia a la costa, pendiente, pH, oxígeno, conductividad, proporción de radiación que llega al fondo, fetch, nutrientes, materia orgánica de sedimentos) se promediaron cuando se había registrado más de una medida en cada ambiente para ajustar a la misma escala de las variables respuesta. Este método se utilizó para evitar una potencial pseudo-replicación (ej., dependencia

de los cuadrados dentro de las transectas) mientras que se mantienen relaciones válidas entre las variables respuesta (composición, riqueza y altura) y explicativas.

Para identificar las variables explicativas más importantes correlacionadas con la riqueza de especies y la altura, se usó el Multimodelo de Inferencia del Criterio de Información de Akaike ( $AIC_c$ ; corregido para un número pequeño de muestras) basado en el enfoque de todos los subsets (Burnham y Anderson, 2002). Este enfoque consiste en construir todos los modelos lineares posibles usando diferentes combinaciones de variables explicativas. Para cada modelo se obtuvo el  $AIC_c$  y luego se calcularon las ponderaciones Akaike, que indican la probabilidad de cada modelo de ser el mejor modelo del set (Burnham y Anderson, 2002; Johnson y Omland, 2004). Las inferencias fueron realizadas usando el Multimodelo de Inferencia (Burnham y Anderson, 2002) analizando la importancia relativa de las variables y los coeficientes de regresión estandarizados del modelo medio ponderado, los que fueron obtenidos del set total de modelos usando las ponderaciones o pesos Akaike. Los intervalos de confianza del 95% se usaron para evaluar los efectos de las variables. Las variables explicativas físicas y químicas consideradas en este análisis fueron: conductividad, nitrato, amonio, fósforo total, materia orgánica del sedimento, proporción de la radiación que llega al fondo y pH; y como variables morfométricas: profundidad, distancia a la línea de costa, fetch, pendiente y el grado de conectividad con el río. El grado de conectividad con el río fue expresado como 0, 1 o 2, indicando cauces secundarios, lagunas conectadas y lagunas desconectadas, respectivamente. La proporción de la radiación que llega al fondo no fue incluida en el modelo de la altura de la vegetación porque solo las plantas por encima de la superficie del agua fueron usadas para obtener esta variable respuesta. Algunas variables (distancia a la línea de costa, fetch máximo, fósforo total, nitrato, pendiente y profundidad y el grado de conectividad) fueron transformadas al  $\log(x+1)$  para alcanzar el supuesto de normalidad y linealidad antes del análisis. Diferencias en el esfuerzo de muestreo fueron controladas incluyendo en cada modelo el número de cuadrados agrupados cuando las unidades muestrales fueron re-escaladas, lo que permitiría estimar los efectos de las variables explicativas (ej., Mitchell y col., 2010). Las inferencias Multimodelo de  $AIC_c$  se realizaron usando Spatial Analysis in Macroecology (SAM v4.0; (Rangel y col., 2010)).

Para evaluar si la composición de especies difería entre cauces, lagunas conectadas y lagunas desconectadas, se empleó un Análisis Multivariante Permutacional

(PERMANOVA) usando el índice de similitud de Jaccard basado en los datos de presencia- ausencia de las especies de macrófitas. Las sumas de cuadrados Tipo III fueron usadas para considerar el diseño estadístico desbalanceado (Quinn y Keough, 2002) y se usaron un total de 9999 permutaciones para evaluar la significancia del pseudo-estadístico F derivado del PERMANOVA. Las diferencias significativas entre grupos particulares fueron analizadas utilizando comparaciones pareadas *a posteriori* usando el pseudo-estadístico *t* también derivado del PERMANOVA (Anderson, 2001). Los efectos del esfuerzo de muestreo fueron removidos de estos análisis incluyendo el número de cuadrados agrupados como una covariable cuando se corrieron los tests. Los PERMANOVAs se calcularon en PRIMER 6.1.13, PERMANOVA+ 1.0.3 (Clarke y Gorley, 2001; Anderson y col., 2008; Oksanen y col., 2013).

Para identificar el subset de variables que mejor se correlacionó con la composición de especies de macrófitas, se usó la rutina *BioEnv* (Clarke y Ainsworth, 1993). Esta rutina correlaciona la matriz de similitudes de la composición de especies (similitud de Jaccard con datos de presencia-ausencia) con cada posible matriz de disimilaridad combinando diferentes variables ambientales (basadas en distancias Euclidianas). El subset de variables ambientales que mejor explicó la composición de taxa de macrófitas fue el de mayor correlación (dado por el estadístico estandarizado Mantel ( $r_M$ )). Para la interpretación de los resultados obtenidos por la rutina *BioEnv*, se analizaron las correlaciones entre la matriz de disimilaridad de especies y las matrices de disimilaridad basadas en una única variable ambiental. Para el mismo propósito, también se analizaron las correlaciones acumuladas considerando las variables indicadas por la rutina *BioEnv*. Para estos análisis, el efecto del esfuerzo de muestreo fue removido parcializando una matriz de disimilaridad Euclidiana del número de cuadrados agrupados. La significancia del estadístico Mantel fue evaluada usando 9999 permutaciones. Las mismas variables ambientales fueron usadas (excepto el número total de cuadrados muestreados) y transformados al log (x+1) como aquellas usadas en la inferencia Multimodelo del AIC<sub>C</sub>. Para la aplicación de *BioEnv* y los tests de Mantel se utilizó el software R usando el paquete *Vegan* (Oksanen y col., 2013).

Finalmente, para analizar visualmente los patrones multivariados de la composición de especies, se aplicó un Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP; Anderson y Willis, 2003). Este análisis fue restringido a aquellas variables ambientales contenidas en el mejor subset indicado por *BioEnv* y sitios de muestreo se

ordenaron usando similitudes de Jaccard. El Análisis Canónico de Coordenadas Principales fue ejecutado en R usando el paquete Vegan (Oksanen y col., 2013).

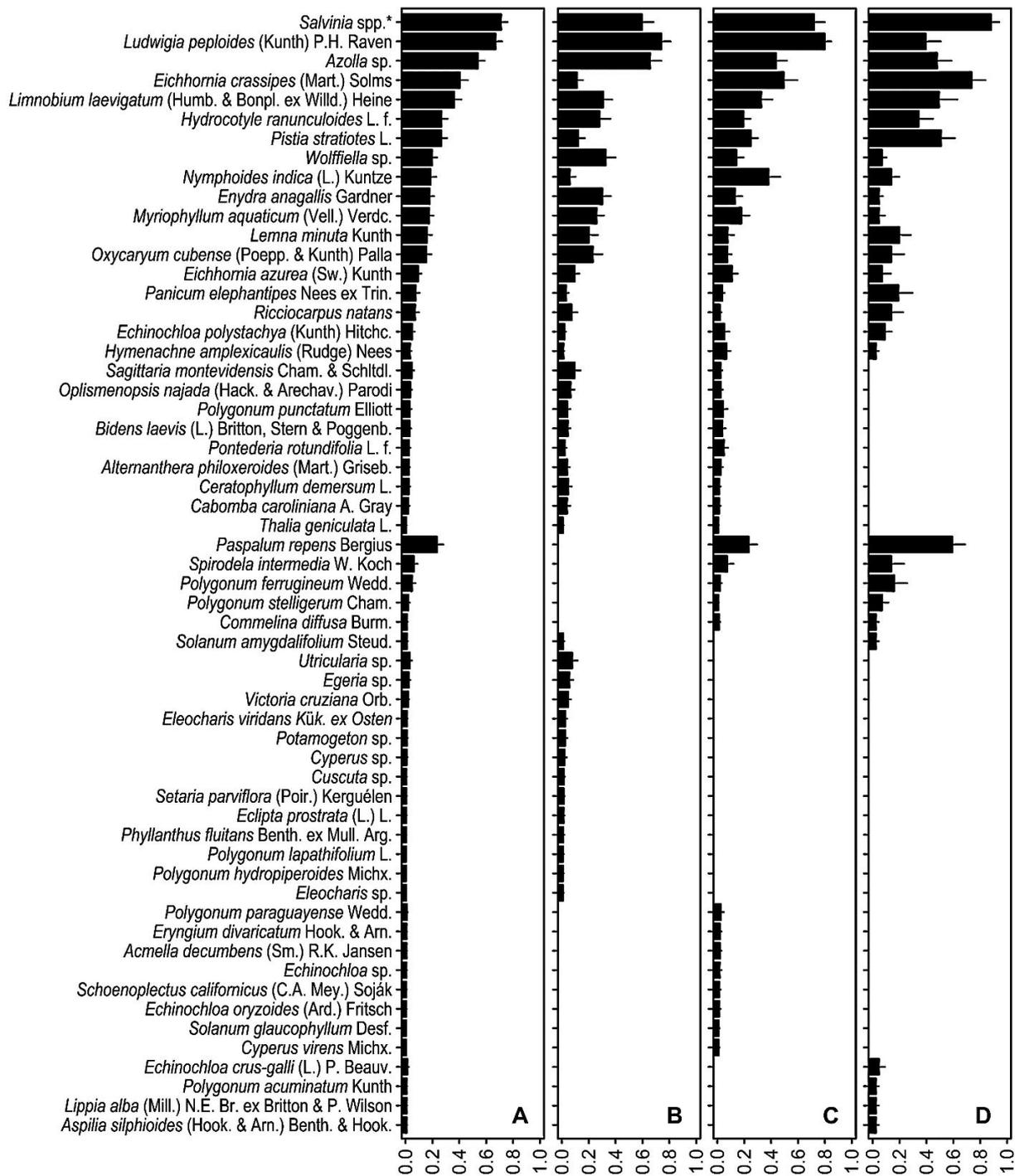
## 2.3 RESULTADOS

La riqueza de especies en cada ambiente varió entre 4 en un cauce secundario y en una laguna desconectada y 23 en otra laguna desconectada. De acuerdo a la frecuencia de ocurrencia relativa, los taxa más frecuentes fueron *Salvinia* spp. ( $0,710 \pm 0,050$ ; media  $\pm$  error estándar) y *Ludwigia peploides* (Kunth) P. H. Raven ( $0,668 \pm 0,050$ ), mientras que entre las más raras se encontraron *Polygonum hydropiperoides* Michx., *Polygonum lapathifolium* L. y *Solanum glaucophyllum* Desf. ( $0,003 \pm 0,003$  cada especie) (Fig. 2.1). Los resultados obtenidos teniendo en cuenta las variables utilizadas para explicar la variación en los ensambles de macrófitas, indicaron un amplio gradiente de características morfométricas, físicas y químicas entre lagunas desconectadas, lagunas conectadas y cauces secundarios (Fig. 2.2).

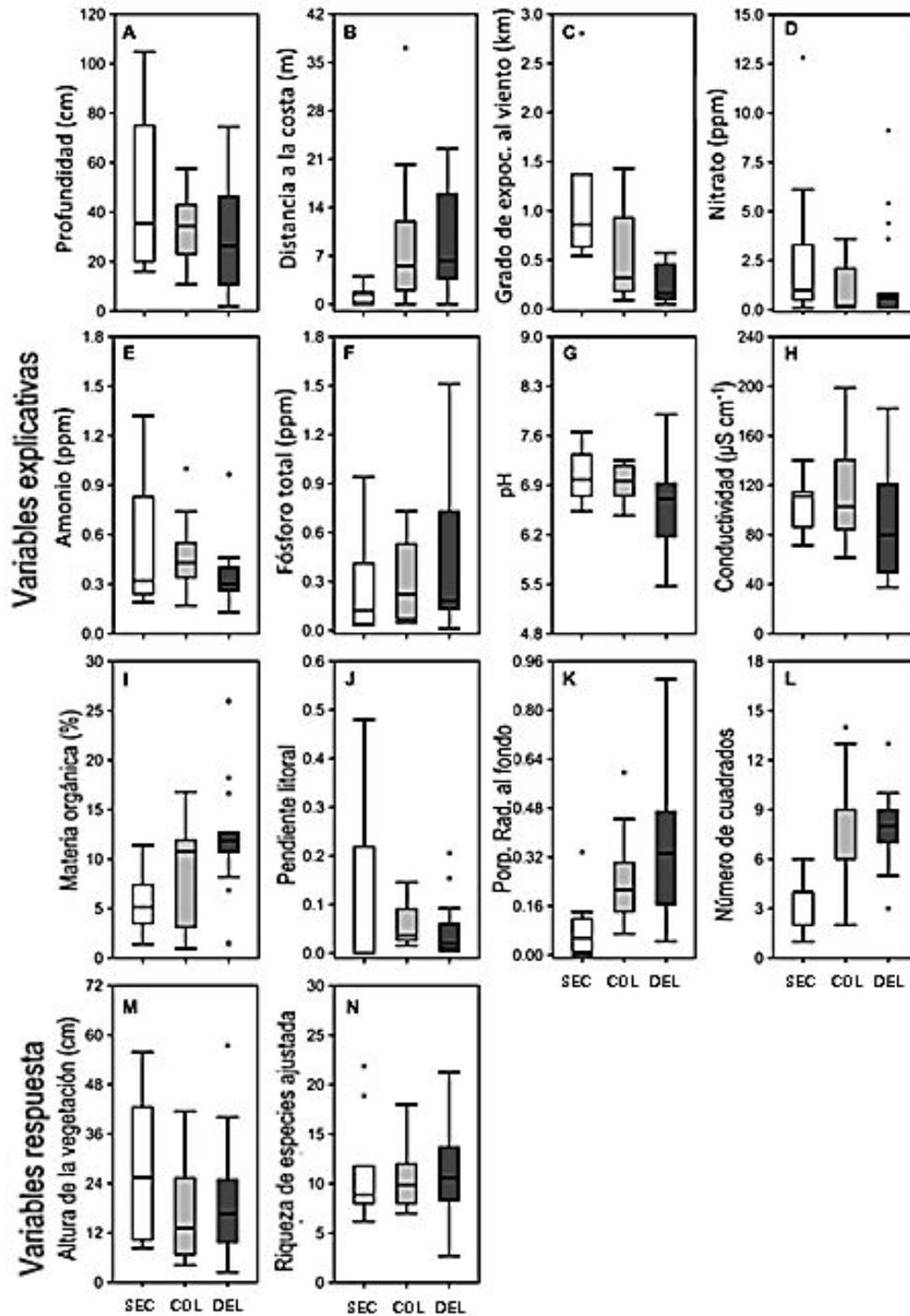
Las curvas de acumulación de taxa tendieron a alcanzar la asíntota para el total de muestras y lagunas desconectadas y conectadas, indicando que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para registrar la mayoría de las especies en la región (Fig. 2.3). En general se obtuvieron buenos resultados con los estimadores de riqueza (excepto Chao 2 para cauces secundarios, que no se estabilizó) registrándose valores muy similares con los diferentes índices por lo que se infiere que las estimaciones del número de especies fueron consistentes (Tabla 2.1). De acuerdo con las curvas de acumulación obtenidas, todos los estimadores dieron valores similares a la riqueza de especies observada (Tabla 2.1). La riqueza de especies obtenida por rarefacción fue menor en los cauces secundarios y mayor en las lagunas conectadas, al igual que lo obtenido con los otros estimadores (Tabla 2.1). A pesar de esta tendencia, no se encontraron diferencias significativas cuando la riqueza fue comparada entre las curvas de acumulación de especies usando rarefacción o entre la mayoría de los estimadores de riqueza, como fue evidenciado por la superposición de los intervalos de confianza (excepto para Jackknife 1; Tabla 2.1). Así, estos resultados indican que la riqueza de especies no difirió significativamente entre los diferentes grados de conectividad (Fig. 2.3; Tabla 2.1).

Se generaron un total de 4095 posibles modelos para describir la riqueza de especies de macrófitas al considerar las variables explicativas analizadas para explorar los posibles determinantes de la riqueza de especies. El Multimodelo de Inferencia de  $AIC_C$  demostró que el modelo medio ponderado explicó el 28% de la varianza total ( $R^2_{adj} = 0,28$ ). Las variables más importantes fueron la profundidad, conductividad, nitrato y el porcentaje de radiación que llega al fondo. Dichas variables (excepto el nitrato) tuvieron asociaciones positivas con la riqueza de acuerdo con el modelo medio ponderado (profundidad:  $\beta = 0,604$  (95% CI = 0,026–1,182); conductividad:  $\beta = 0,266$  (0,091–0,441); nitrato:  $\beta = -0,237$  (-0,382 a -0,092); proporción de la radiación que llega al fondo:  $\beta = 0,528$  (0,097–0,960); Fig. 2.4 A y B). La pendiente, el fósforo y el fetch también se asociaron con la riqueza de especies; sin embargo esas variables no fueron consideradas debido a sus bajas contribuciones de acuerdo con el modelo medio ponderado (valores absolutos de  $\beta \leq 0,147$ ).

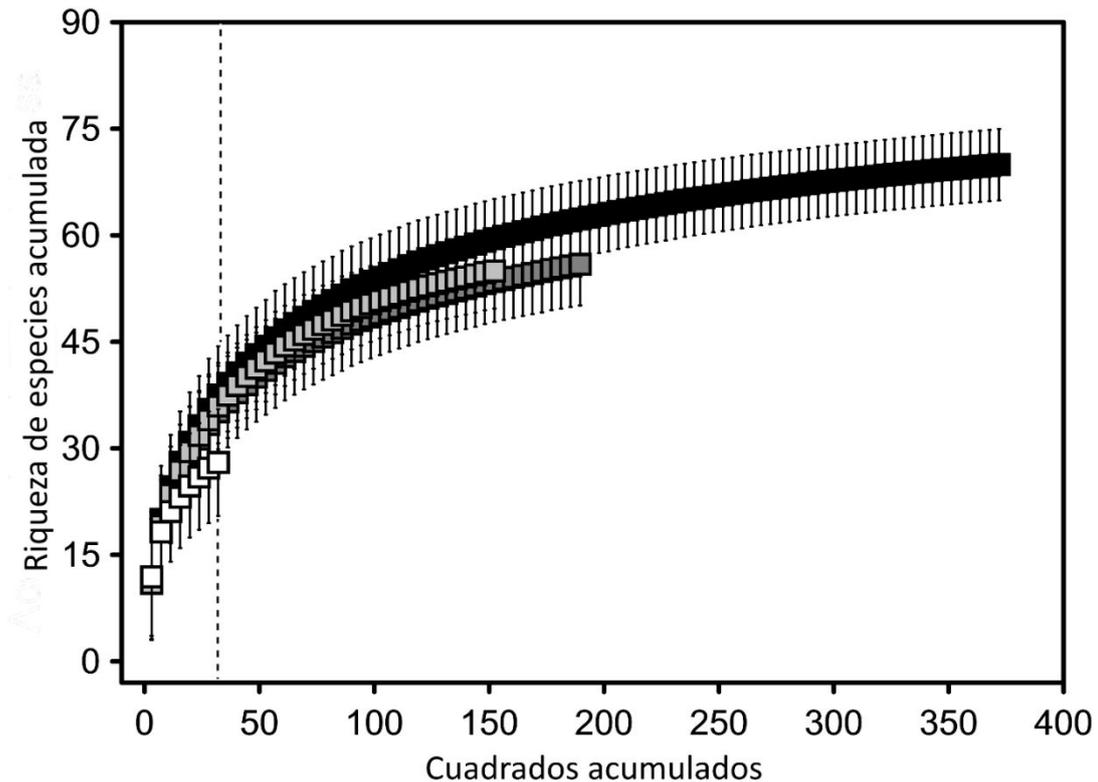
Un total de 2047 modelos fueron generados con respecto a todas las combinaciones posibles de las variables usadas para explorar los determinantes de la altura de la vegetación. El modelo obtenido de la Inferencia Multimodelo de  $AIC_C$  explicó solo el 5% de la varianza total. A pesar del débil poder explicativo del modelo, las variables más importantes fueron el amonio y la materia orgánica del sedimento; el primero tuvo una asociación positiva con la altura de la vegetación ( $\beta = 0,391$ (0,121 a -0,660)), mientras que la última tuvo una asociación negativa con la altura ( $\beta = -0,473$  (0,121 a -0,660)); (Fig. 2.5 A y B). El fetch, distancia a la línea de costa, fósforo y conductividad también se asociaron con la altura; sin embargo, estas variables no fueron consideradas para la interpretación debido a sus bajas contribuciones de acuerdo con el modelo (valores absolutos de  $\beta \leq 0,163$ ).



**Figura 2.1.** Frecuencia de ocurrencia de las especies en diferentes ambientes del ro Paran Medio. La frecuencia de ocurrencia para una especie dada se obtuvo dividiendo el nmero de ocurrencias por el nmero de cuadrados muestreados en cada ambiente. Los valores fueron promediados (barras) para todos los ambientes (A) y para las lagunas desconectadas (B), lagunas conectadas (C) y cauces secundarios (D). Las barras muestran los errores estandar.



**Figura 2.2** Gráficos de caja de las variables explicativas (A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K y L) y variables respuesta (M, N) utilizadas. Los colores indican variables de cauces secundarios (blanco), lagunas conectadas (gris claro) y desconectadas (gris oscuro). Los asteriscos y puntos indican outliers (coeficiente = 1,5) y valores extremos. La riqueza de especies ajustada está dada por los residuos de las relaciones entre el número de especies y el número de cuadrados muestreados estandarizados a valores positivos.

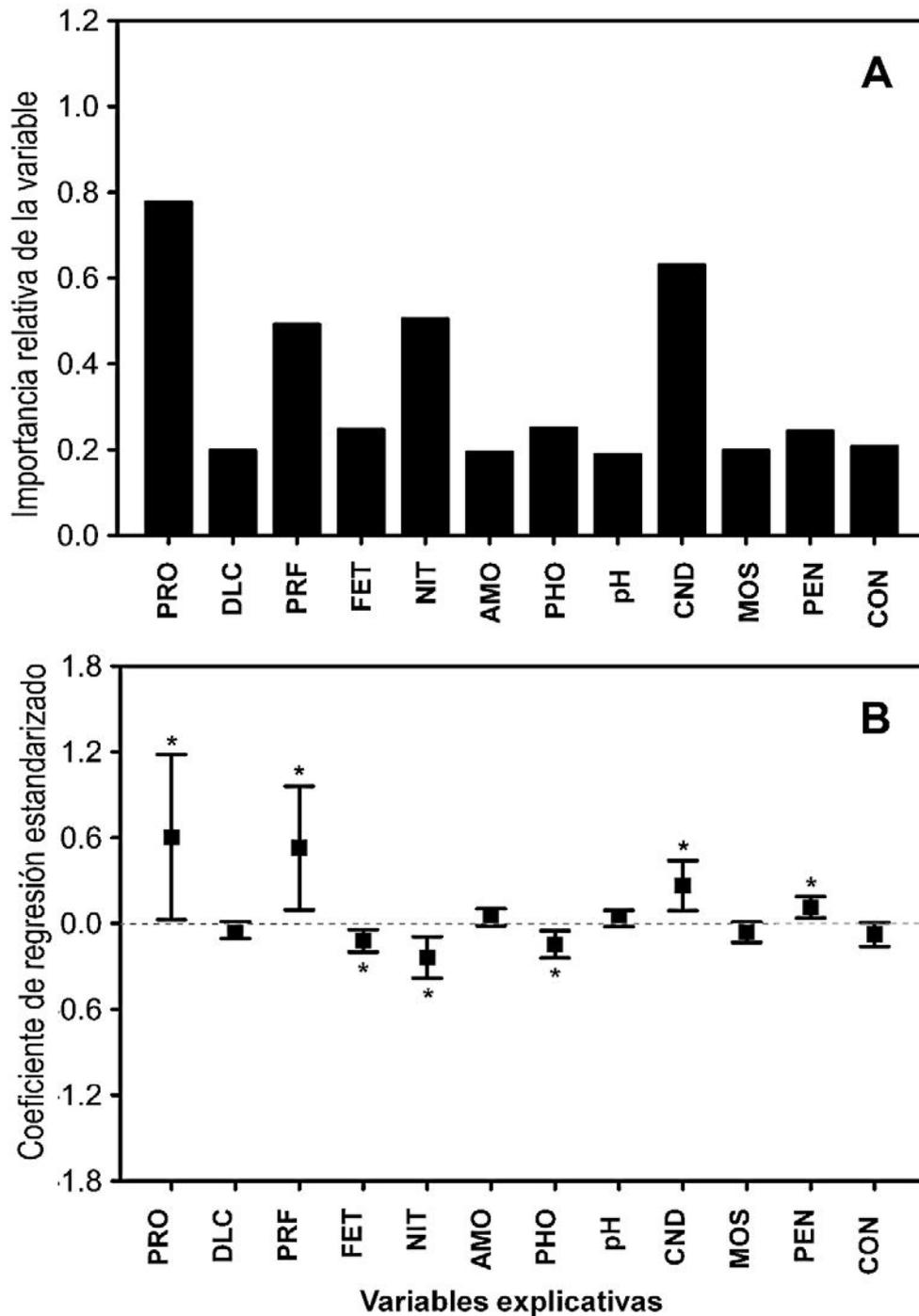


**Figura 2.3** Curva de acumulación de especies de macrófitas con intervalos de confianza del 95 % del total de ambientes (negro), lagunas desconectadas (gris oscuro), lagunas conectadas (gris claro) y cauces secundarios (blanco).

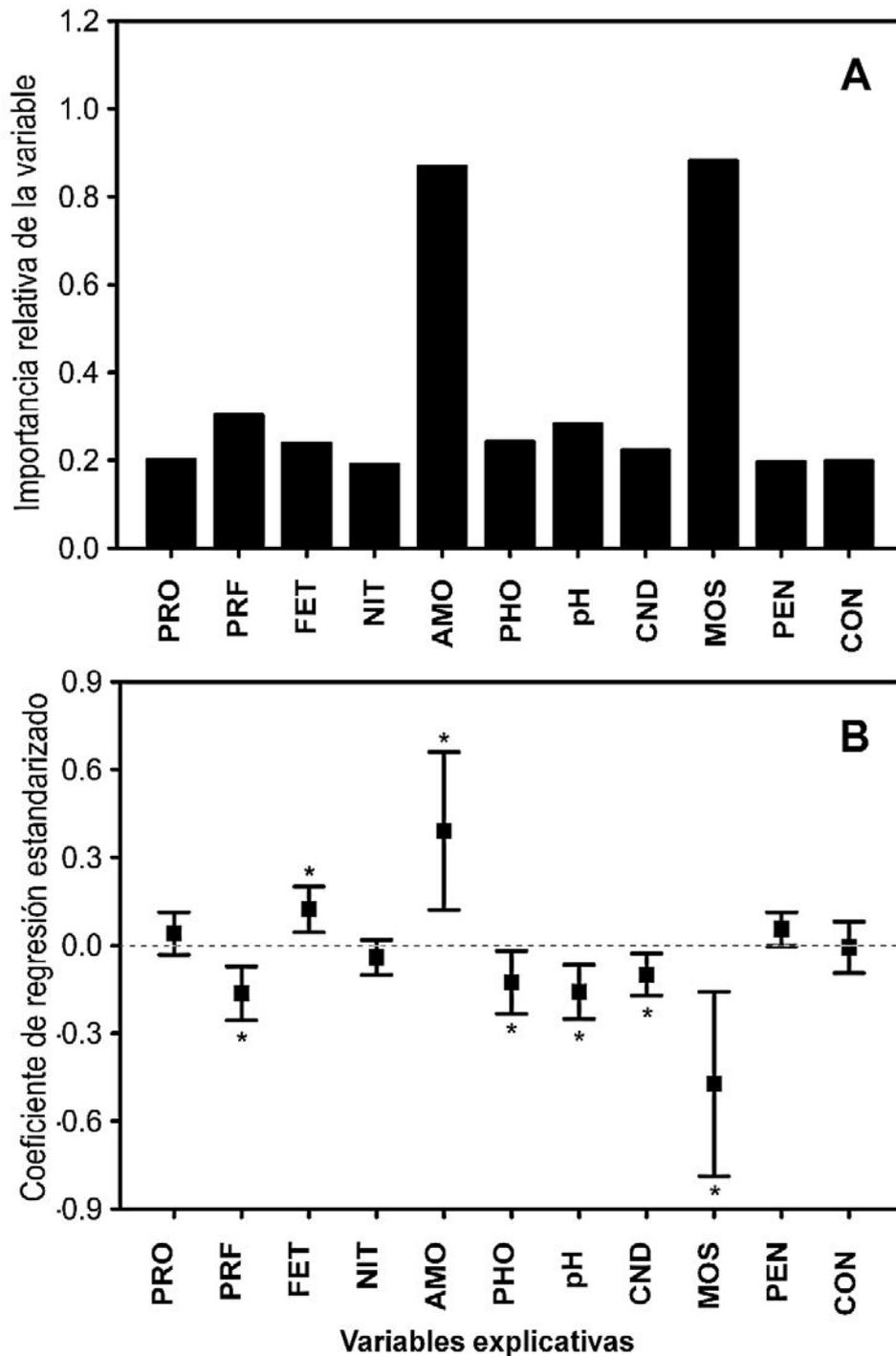
Se encontraron diferencias significativas en el análisis PERMANOVA (pseudo-F = 2,45;  $p < 0,001$ ), indicando que la composición de las especies de macrófitas difirió entre los grados de conectividad de los ambientes. Las comparaciones pareadas indicaron que las lagunas desconectadas fueron significativamente diferentes de las lagunas conectadas (pseudo-t = 1,86;  $p < 0,001$ ) y de los cauces secundarios (pseudo-t = 1,42;  $p = 0,010$ ). Sin embargo, la composición de macrófitas no difirió entre los cauces secundarios y las lagunas conectadas (pseudo-t = 0,97;  $p = 0,520$ ). En análisis exploratorios se demostró que las especies raras (más frecuentes en lagunas desconectadas) fueron primariamente las responsables de las diferencias entre los grados de conectividad.

**Tabla 2.1** Número de cuadrados, riqueza de especies y riqueza de especies rarefaccionada de las macrófitas muestreadas en el total de ambientes y específicamente en lagunas desconectadas, conectadas y cauces secundarios. Los límites superior e inferior de los intervalos de confianza del 95 % se dan entre paréntesis.

| Tipos de ambientes    | N° de cuadrados | Riqueza de especies            |                                    | Estimadores de riqueza |                   |                  |                   |
|-----------------------|-----------------|--------------------------------|------------------------------------|------------------------|-------------------|------------------|-------------------|
|                       |                 | Número de especies registradas | Riqueza de especies rarefaccionada | ICE                    | Chao 2            | Jackknife 1      | Jackknife 2       |
| Total                 | 400             | 67,0 (62,2–71,9)               | 36,1 (30,1–42,1)                   | 72,1 (68,5–84,4)       | 72,1 (68,1–90,4)  | 76,0 (70,7–88,6) | 79,0 (71,0–103,1) |
| Lagunas desconectadas | 208             | 54,0 (49,5–58,5)               | 34,8 (29,4–40,2)                   | 60,1 (55,8–74,6)       | 58,5 (55,0–74,6)  | 63,0 (57,7–75,6) | 65,0 (57,3–89,9)  |
| Lagunas conectadas    | 156             | 54,0 (48,8–59,3)               | 36,6 (31,1–42,1)                   | 60,7 (56,0–75,8)       | 60,4 (55,5–81,1)  | 63,9 (58,3–77,0) | 67,9 (59,1–92,2)  |
| Cauces secundarios    | 36              | 28,0 (20,5–35,5)               | 28,0 (20,5–35,5)                   | 35,9 (30,1–56,8)       | 59,1 (32,7–233,8) | 35,8 (31,1–47,7) | 42,4 (34,1–62,2)  |



**Figura 2.4** Multimodelo de inferencia del Criterio de Información de Akaike (AICc) usado para explicar la riqueza de especies, mostrando la importancia relativa de las variables (A) y el modelo de los pesos promediados (B). Las variables explicativas consideradas fueron la profundidad (PRO); distancia a línea de costa (DLC); proporción de radiación llegando al fondo (PRF); fetch (FET); nitrato (NIT); amonio (AMO); fosforo total (PHO); conductividad (CND); contenido de materia orgánica del sedimento (MOS); pendiente (PEN); grado de conectividad de los ambientes (CON). Los asteriscos indican efectos positivos o negativos con intervalos de confianza del 95% no incluyendo el cero.

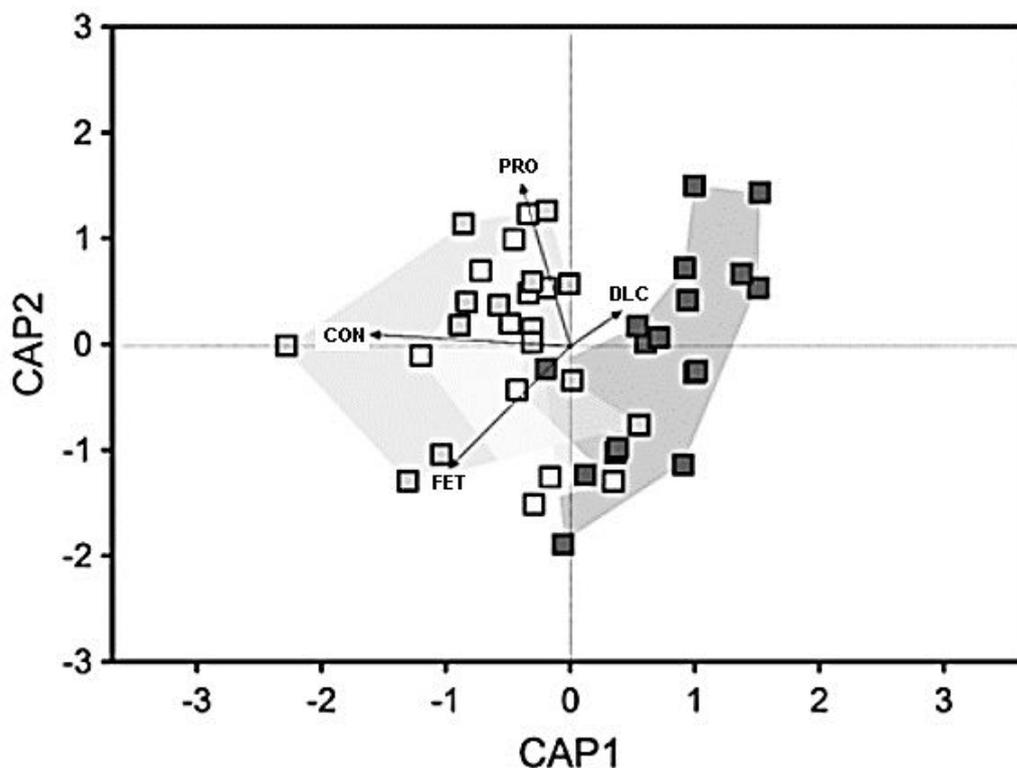


**Figura 2.5** Multimodelo de inferencia del Criterio de Información de Akaike (AICc) usado para explicar la altura de las macrófitas, mostrando la importancia relativa de las variables (A) y el modelo de los pesos promediados (B). Profundidad (PRO); distancia a línea de costa (DLC); fetch (FET); nitrato (NIT); amonio (AMO); fosforo total (PHO); conductividad (CND); materia orgánica del sedimento (MOS); pendiente (PEN); grado de conectividad (CON). Los asteriscos indican efectos positivos o negativos con intervalos de confianza del 95% no incluyendo el cero.

**Tabla 2.2** Estadísticos Mantel estandarizados ( $r_M$ ) de la correlación entre la matriz de disimilaridad de la composición de especies y matrices de disimilaridad basadas en variables ambientales individuales. También se muestran los  $r_M$  acumulados de las variables formando el mejor subconjunto de variables ambientales indicadas por *BioEnv*. El esfuerzo de muestreo fue controlado parcializando las matrices de disimilaridad basadas en el número de cuadrados agrupados. Los números entre paréntesis indican el orden en el que las variables fueron acumuladas. Las abreviaciones se refieren a profundidad (PRO); distancia a línea de costa (DLC); proporción de radiación llegando al fondo (PRF); fetch (FET); nitrato (NIT); amonio (AMO); fósforo total (PHO); conductividad (CND); contenido de materia orgánica del sedimento (MOS); pendiente (PEN); grado de conectividad de los ambientes (CON).

| Variable explicativa | Estadísticos estandarizados Mantel para variables individuales |                  | Estadísticos estandarizados Mantel acumulados para las variables indicadas por <i>BioEnv</i> |                  |
|----------------------|--|------------------|--|------------------|
|                      | $r_M$  | p                | $r_M$  | p                |
| PROF                 | 0.09   | 0.189            | <b>(4) 0.31</b>  | <b>&lt;0.001</b> |
| DLC                  | 0.10   | 0.157            | <b>(3) 0.31</b>  | <b>&lt;0.001</b> |
| PRF                  | 0.02   | 0.404            |  |                  |
| <b>FET</b>           | <b>0.23</b>  | <b>0.007</b>     | <b>(2) 0.30</b>  | <b>&lt;0.001</b> |
| NIT                  | -0.02  | 0.556            |  |                  |
| AMO                  | 0.04   | 0.309            |  |                  |
| PHO                  | 0.07   | 0.228            |  |                  |
| pH                   | 0.08   | 0.208            |  |                  |
| CND                  | 0.03   | 0.346            |  |                  |
| MOS                  | 0.00   | 0.467            |  |                  |
| PEN                  | -0.10  | 0.813            |  |                  |
| <b>CON</b>           | <b>0.23</b>  | <b>&lt;0.001</b> | <b>(1) 0.23</b>  | <b>&lt;0.001</b> |

De la aplicación de *BioEnv*, el subconjunto de variables que explicaron la composición de las especies de macrofitas fue el que incluye al grado de conectividad, fetch, distancia a la línea de costa y profundidad presentando la mayor correlación ( $r_M = 0,31$ ). En este subconjunto, el grado de conectividad fue la variable con la correlación individual más fuerte, seguida del fetch, distancia a la línea de costa y profundidad (Tabla 2.2). Patrones de composición de especies restringidos a esas variables también fueron evidenciados por el biplot obtenido del Análisis Canónico de Coordenadas Principales (Fig. 2.6). Estos resultados indican que el grado de conexión, en conjunto con el grado de exposición al viento y la diversidad de micro-hábitats (en términos de distancia a la línea de costa y profundidad), son los determinantes primarios de la composición de los ensamblajes de macrofitas.



**Figura 2.6.** Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAPSCALE) de los ensamblajes de macrófitas muestreados en lagunas desconectadas (gris oscuro), conectadas (gris claro) y cauces secundarios (blanco). CAP1 y CAP2 dieron cuenta del 50,09% y 23,31% de la varianza restringida, respectivamente. Las flechas indican la dirección y la importancia relativa de las variables ambientales. Las abreviaciones se refieren a grados de conectividad (CON), profundidad (PRO), fetch (FET) y distancia a la línea de costa (DLC).

## 2.4 DISCUSIÓN

En estudios previos donde se evaluaron las relaciones entre las macrófitas acuáticas y diferentes variables ambientales (Murphy y col., 2003; Kissoon y col., 2013; Rooney y col., 2013; Neiff y col., 2014; Steffen y col., 2014), se demostró que la riqueza y la composición de los ensamblajes de macrófitas están relacionadas con características morfométricas, físicas y químicas de los cuerpos de agua y con el grado de conectividad de los ambientes con el río. Este estudio difiere de tales trabajos en dos aspectos principales. En primer lugar, a pesar de que el tramo medio del río Paraná es considerado el más rico en cuanto a la diversidad de especies (Neiff y col., 2014), la relación de los atributos de los ensamblajes de macrófitas con el grado de conectividad con el río, morfometría y factores abióticos combinados no había sido analizado en

ambientes de este tramo del Paraná a escala de paisaje. Aquí se demuestra que distintas combinaciones de variables son necesarias para explicar diferentes atributos de los ensambles. La morfometría y las variables abióticas explicaron la riqueza de especies de macrófitas; la morfometría y el grado de conectividad explicaron la composición de macrófitas; pero los nutrientes por sí solos explicaron la altura de las plantas. En segundo lugar, en este capítulo se demuestra la importancia del grado de exposición al viento, el cual en general fue sobreestimado en cuerpos de agua pequeños pero ha sido considerado en pocos trabajos en grandes ecosistemas tropicales (Barbosa y col., 2014). Dichas conclusiones fueron el resultado de este estudio que incluyó una gran variedad de sistemas acuáticos distribuidos en una amplia escala espacial. En relación a la riqueza de especies, en base a los resultados obtenidos se demuestra que no hay diferencias entre los grados de conectividad, a pesar de la tendencia de los cauces secundarios a tener un menor número de especies. Asimismo, el número de especies registrado puede considerarse una representación razonable de la riqueza real tanto de la llanura (diversidad gamma) como de la riqueza local de los ambientes (diversidad alfa), lo cual es sugerido por la superposición de los intervalos de confianza de la riqueza de especies observada y de la estimada. No obstante, los límites superiores de los intervalos de confianza sugieren que con muestreos adicionales se podrían registrar nuevas especies.

A diferencia de los resultados reportados para otros humedales en los cuales el número de especies fue afectado por el grado de conectividad (Santos y Thomaz, 2007; Moncao y col., 2012), los resultados de este trabajo indican que no hubo diferencia en la riqueza de especies con respecto al grado de conectividad. Por lo tanto, estos resultados no soportan la hipótesis relacionada con el disturbio intermedio. Sin embargo, en cauces secundarios, el número de especies mostró una tendencia a ser menor que en las lagunas, lo cual ha sido previamente asociado con una mayor velocidad del agua (Sabattini y Lallana, 2007). En cauces, la corriente representa un factor de estrés que impide el establecimiento de las macrófitas y permite el desarrollo sólo de aquellas plantas adaptadas a vivir en hábitats con mayor flujo de agua. De hecho, factores mecánicos, tales como la velocidad de la corriente, son factores dominantes de la estructuración de los ensambles de macrófitas (Steffen y col., 2014). Así, las plantas que son altamente flexibles y con tejidos resistentes generalmente se registran en ambientes correntosos (Junk y Piedade, 1997; Moncao y col., 2012). Por

lo tanto, la elevada riqueza de especies en lagunas podría deberse al potencial de colonización y establecimiento para las plantas y a la posibilidad de desarrollo de parches de macrófitas debido a la ausencia de flujo en esos sistemas.

En relación a las potenciales variables que afectan la riqueza de especies, se encontraron las mayores correlaciones para la profundidad, porcentaje de radiación que llega al fondo, conductividad y nitrato. Por lo tanto, la morfometría y algunos factores físicos y químicos, son variables explicativas importantes que pueden determinar patrones de riqueza de especies en relación al tipo de hábitats de llanura. La profundidad es importante para explicar la riqueza dado que comúnmente las macrófitas están distribuidas a lo largo de gradientes de profundidad en la zona litoral de los ambientes (Sculthorpe, 1967; Santos y Thomaz, 2007). En general, las áreas más someras son dominadas por especies emergentes arraigadas al sustrato; y a medida que la profundidad de la zona litoral aumenta, especies de otras bioformas, tales como flotantes, epífitas o sumergidas aparecen entre las plantas emergentes. Debido a la pendiente característica de las zonas litorales, un aumento de la profundidad aumentaría la coexistencia de una gran variedad de formas de vida, ya que las especies son reemplazadas a lo largo del gradiente de profundidad (Sculthorpe, 1967; Santos y Thomaz, 2007), resultando en una mayor riqueza de especies. De hecho, la profundidad ha sido considerada una variable importante para explicar la estructura de los ensambles de macrófitas en otros hábitats de la llanura aluvial del río Paraná Medio (Sabattini y Lallana, 2007) y de otros ecosistemas de agua dulce (Azzella y col., 2014).

El porcentaje de luz que llega al fondo también influye en la estructura de las comunidades de macrófitas, en especial por su efecto sobre las especies sumergidas. La falta de luz en el fondo puede restringir la riqueza de macrófitas porque limita la germinación de semillas en el sedimento (Kettenring y col., 2006) e impide el establecimiento de propágulos a través de la reducción de la actividad fotosintética. No obstante, diferentes especies de macrófitas pueden tener requerimientos específicos en cuanto a la disponibilidad de luz (ej., Schwarz y col., 2002) y la relación positiva entre el porcentaje de luz que llega al fondo y la riqueza de taxa puede ser resultado de aumentar la probabilidad de establecimiento y coexistencia de diferentes especies. El efecto positivo de la disponibilidad de luz en la superficie del sedimento de fondo

sobre la riqueza de especies también ha sido registrada en el tramo Superior del río Paraná (Sousa y col., 2011).

Entre los factores químicos, la conductividad fue una variable considerada importante por Murphy y col., (2003) para la riqueza de las plantas acuáticas. Por otro lado, de acuerdo con otros estudios (ej., (Lacoul y Freedman, 2006b), la influencia de la conductividad en la riqueza de especies puede estar relacionada en forma indirecta con la disponibilidad de nutrientes y alcalinidad, y no como una influencia directa sobre la riqueza. Sin embargo, con especial atención en otros nutrientes, el nitrato comúnmente afecta el crecimiento de las macrófitas (ej., Wersal y Madsen, 2011), lo cual sugiere al menos dos mecanismos emergentes para explicar la asociación negativa con la riqueza de especies. El primero, considera que ciertas especies pueden ser más eficientes que otras en la producción de biomasa. Esas macrófitas de crecimiento rápido podrían desarrollarse densamente, aumentando la absorción de nitrato, y a su vez, competir y excluir a otras especies coexistentes (James y col., 2005; Weisner y Thiere, 2010) disminuyendo la riqueza. El segundo considera un incremento en la absorción de nitrato con la riqueza de especies, sugiriendo un mejor funcionamiento del sistema al aumentar la biodiversidad, como lo predice la teoría de complementariedad de nicho. De hecho, a medida que la diversidad de plantas aumenta, también se espera un aumento de la productividad debido a las interacciones complementarias entre especies y a la complementariedad en el uso de recursos (Tilman y col., 2001).

La altura de la vegetación utilizada como un indicador de la biomasa de macrófitas, se asoció principalmente con factores químicos (amonio y contenido de materia orgánica del sedimento) que representan la disponibilidad de nutrientes. Por ejemplo, el amonio fue la variable más importante en explicar la altura de la vegetación, y su relación positiva indica que el nitrógeno es el nutriente limitante para el crecimiento de las macrófitas. De hecho, en experimentos realizados en ambientes lénticos del bajo y medio Paraná se demostró que el nitrógeno es más limitante que el fósforo para el crecimiento de las plantas (Carignan y Neiff, 1992; Bonetto y col., 1994). Así, hábitats con mayores concentraciones de nitrógeno deberían promover el crecimiento y tener plantas más altas. En contraste con el amonio, el contenido de materia orgánica del sedimento se relacionó negativamente con la altura de la vegetación. Se ha demostrado que la materia orgánica del sedimento tiene un efecto positivo en el crecimiento de las plantas, probablemente debido a la liberación de nitrógeno y/o

fósforo durante la mineralización (Sandjensen y Sondergaard, 1979). Sin embargo, la adición en exceso de materia orgánica al sedimento conduce al consumo de grandes concentraciones de oxígeno y liberación de fitotoxinas, lo cual tiene efectos negativos sobre el crecimiento de macrófitas, tanto emergentes como sumergidas (Barko y Smart, 1983; Wu y col., 2009). Por lo tanto, este proceso podría explicar nuestros resultados.

La composición de especies de los ensambles de macrófitas en los ambientes muestreados en este trabajo es, en general, similar a aquellos registrados en otros ambientes del río Paraná Medio (Sabattini y Lallana, 2007). Particularmente con relación a las diferencias en el grado de conectividad con el río, se encontró que la ocurrencia de algunas especies raras fue suficiente para distinguir lagunas desconectadas de conectadas y cauces secundarios. En general, las lagunas desconectadas tienden a diferir de otros cuerpos de agua con mayores grados de conectividad porque están menos expuestas al disturbio y efectos de homogeneización de las inundaciones (Thomaz y col., 2007). En consecuencia, es posible que este tipo de ambientes estén sujetos a fuerzas estructuradoras locales que actúan con diferentes intensidades, creando hábitats estables con distintas características (Thomaz y col., 2007). Dado que algunas especies necesitan hábitats específicos para lograr un desarrollo y crecimiento exitoso y que muchas especies raras son especialistas en relación a sus requerimientos de recursos (Spitale, 2012), las lagunas desconectadas podrían contribuir favorablemente en el establecimiento de dichas especies. Esta idea coincide con lo reportado aquí acerca de que las especies raras se encontraron más en lagunas desconectadas (ej., *Eleocharis sp.*, *Polygonum hydropiperoides* Micht. var. *hydropiperoides*, *Phyllanthus fluitans* Benth. ex. Mull. Arg.) y podría explicar la importante influencia del grado de conectividad sobre la composición de especies de macrófitas.

Además del grado de conectividad con el río, las variables abióticas más importantes asociadas con la composición de ensambles de macrófitas fueron la distancia a la línea de costa, profundidad y el grado de exposición al viento. La distancia a la línea de costa es un indicador de la longitud de los stands, lo que representa el grado de desarrollo de los parches de macrófitas. Por lo tanto, cuanto mayor sea la distancia a la línea de costa, tanto más probable es que el stand de macrófitas se encuentre en un estado sucesional avanzado y, en consecuencia, que presente una composición de especies diferente en relación a stands con menor

longitud (Santos y Thomaz, 2008). En relación a la profundidad, los cambios en la composición de especies se pueden explicar por los mismos procesos que afectan a la riqueza. Por lo tanto, las influencias de la distancia a la línea de costa y la profundidad sobre las comunidades de macrófitas pueden resultar en el reemplazo de especies debido a procesos sucesionales y a la zonación a lo largo de gradientes de profundidad.

Finalmente, la importancia de la exposición al viento para las comunidades de plantas ha sido demostrada en grandes embalses donde el fetch afecta negativamente a las macrófitas (Barbosa y col., 2014). Sin embargo, los resultados de este capítulo destacan que aun en lagunas pequeñas, esta variable morfométrica puede ser una determinante importante de la composición de los ensambles de macrófitas. En los hábitats donde el fetch es mayor deberían favorecerse aquellas especies de macrófitas más robustas frente a daños mecánicos y más fuertemente arraigadas, en lugar de las flotantes libres y las débilmente arraigadas que pueden ser dañadas o arrastradas por las olas. Por lo tanto, a medida que los disturbios por el viento aumentan, las especies arraigadas emergentes y las arraigadas con hojas flotantes deberían dominar. De hecho, se encontró que las arraigadas, como *Paspalum repens* Bergius y *Nymphoides indica* (L.) Kuntze dominaban en hábitats con mayores grados de exposición al viento.

## **2.5 CONCLUSIÓN**

Los resultados presentados en este capítulo demuestran que un simple set de variables no es suficiente para explicar los ensambles de macrófitas en una gran llanura aluvial subtropical. De hecho, una combinación de factores incluyendo variables morfométricas, químicas y físicas, y el grado de conectividad de las lagunas con el río, son importantes variables predictoras de la riqueza y composición de los ensambles de macrófitas. También se evidencia que la importancia de cada set de variables varía de acuerdo a la variable respuesta: una combinación de morfometría, nutrientes y luz explicó la riqueza de especies; la morfometría y el grado de conectividad explicó la composición de macrófitas; y la altura de las macrófitas fue explicada principalmente por los nutrientes. También se encontró que la riqueza de especies no varía entre los ambientes con diferentes grados de conectividad, y así la

predicción basada en la hipótesis del disturbio intermedio no pudo ser aceptada. Sin embargo, la principal diferencia en la composición de macrófitas entre ambientes se debió a la presencia de especies raras principalmente en lagunas desconectadas. La posibilidad que dichas especies dependan exclusivamente de ciertas condiciones de esos ambientes (ej., pendientes suaves, menor disturbio del viento o mayor desarrollo de la zona litoral) sugiere que los ambientes desconectados en la llanura aluvial del río Paraná Medio deberían ser considerados en futuros planes para la conservación de la biodiversidad.

# CAPITULO 3

## RESPUESTAS DE LA BIOMASA DE GRUPOS FUNCIONALES DE MACRÓFITAS A FACTORES ABIÓTICOS



### 3.1 INTRODUCCIÓN

El enfoque funcional en ecología de comunidades ha ganado una considerable atención en las últimas décadas (Tilman y col., 1997; Diaz y Cabido, 2001). La razón de esa creciente popularidad se relaciona con el interés de comprender el funcionamiento ecológico en paralelo con los patrones de la diversidad de especies (Naeem y col., 1995), y especialmente porque se ha demostrado que el enfoque funcional está mucho más fuertemente relacionado con los procesos ecosistémicos que el enfoque taxonómico (Tilman y col., 1997). A pesar del creciente conocimiento sobre diferentes aspectos de la diversidad funcional, generalmente falta una comprensión sobre las condiciones limitantes de los diferentes grupos funcionales. Por ejemplo, a pesar de que se ha sugerido que la complementariedad entre grupos funcionales aumenta la producción primaria (Diaz y Cabido, 2001; Montes y col., 2008; Prieto y col., 2015), no se comprende muy bien cómo la biomasa de plantas de diferentes grupos funcionales se relaciona con factores ambientales (ver Lampert y Sommer 1997; Stromberg y Merritt 2015). Debido a que muchas plantas son organismos sésiles, dichos aspectos subyacen las inquietudes sobre el hecho de que los procesos ecosistémicos, tales como la productividad derivada por complementariedad, son primariamente regulados por las condiciones ambientales (O'Neill y col., 1989).

La importancia de la regulación ambiental sobre los grupos funcionales de plantas debe ser aún más fuerte en ecosistemas acuáticos, donde las condiciones ambientales generalmente son mencionadas como las mayores fuerzas estructuradoras de las comunidades de macrófitas (Padial y col., 2009a; Bornette y Puijalón, 2011; Silva y col., 2013; Powell y col., 2014). En tales ecosistemas, las diferentes formas de vida de macrófitas (ej., especies emergentes, sumergidas arraigadas, flotantes libres) utilizan los recursos (por ejemplo la luz y los nutrientes) de un modo específico y así, podrían ser investigadas como diferentes grupos funcionales. Diferencias en el uso de los recursos y en la ocupación del hábitat también hace que los factores que afectan las diferentes formas de crecimiento varíen. Por ejemplo, la luz subacuática es considerada un determinante importante para el éxito de las especies sumergidas (Chambers y Kalff, 1985), pero este factor no afecta a las especies emergentes. De manera análoga, los nutrientes y el flujo del agua influyen sobre la biomasa de las especies flotantes libres (Henry-Silva y col., 2008; Giblin y col., 2014), pero las emergentes probablemente no sean tan fuertemente influenciadas por dichos factores

ambientales, ya que usan los nutrientes del sedimento. En un modo similar, se supone que los factores ambientales también afectan de diferente manera a los grupos funcionales a una amplia escala. En sistemas de ríos de llanura, por ejemplo, es probable que las fluctuaciones del nivel del agua afecten mucho más a las sumergidas que a las especies emergentes. Además, la sustitución de especies en respuesta a los pulsos de inundación parecen ser consistentes en términos de sus formas de vida y pueden conducir a cambios en la composición de las formas de vida en el paisaje (Neiff, 1979; Bini, 1996; Junk y Piedade, 1997).

En general, los grupos funcionales de macrófitas coexisten a pequeñas escalas espaciales (Spence 1982; van der Valk 2012) y diferentes parches de dichos grupos se observan en la naturaleza como consecuencia de las diferentes respuestas de los grupos funcionales a las condiciones ambientales (Fu y col., 2014). En situaciones más extremas, un solo grupo funcional puede dominar la totalidad del ecosistema y aún puede mantener estados estables alternativos completamente diferentes (ej., estados alternativos de plantas sumergidas *versus* plantas flotantes libres (Scheffer y col., 2003)). Dado que las macrófitas son componentes importantes de los ecosistemas acuáticos en términos de producción de biomasa y estructuración de hábitats, y dado que presentan particularidades respecto de las respuestas de los grupos funcionales frente a los factores ambientales, comprender las relaciones entre los grupos funcionales y los factores ambientales puede mejorar el conocimiento acerca de los procesos ecosistémicos.

Los patrones generales de las variables ambientales que afectan los grupos funcionales particulares han sido estudiados, pero las investigaciones acerca de la importancia de los factores abióticos sobre la biomasa de macrófitas comúnmente se utilizan solo en enfoques taxonómicos. Muchas de las investigaciones en ecosistemas de río-llanura aluvial evalúan el efecto de la morfometría y variables físicas y químicas sobre la biomasa de especies de macrófitas (Piedade y col., 1991; Neiff y col., 2008; Pan y col., 2012) o sobre la riqueza y composición de los ensambles (Neiff y col., 2014; Schneider y col., 2015; Morandeira y Kandus 2015). Sin embargo, dado que cada grupo funcional responde de modo diferente a los factores abióticos, la evaluación de la importancia relativa de las variables abióticas sobre la biomasa de grupos funcionales particulares y sobre su composición en los ensambles es clave para la comprensión de la estructura y dinámica de los ecosistemas.

Aquí se investigan los roles potenciales de las variables ambientales sobre la biomasa de grupos funcionales de macrófitas y cómo la variación de dichos grupos en forma individual puede conducir los patrones de composición en términos de grupos funcionales. Se pone a prueba la hipótesis de que los grupos funcionales son influidos de diferente manera por factores limnológicos y morfométricos. Más aun, considerando que la conectividad y el período hidrológico reflejan el flujo, la incidencia de luz de la columna de agua, la profundidad y el intercambio de nutrientes entre ambientes, se presentan las siguientes predicciones: 1) la conectividad es una variable predictiva importante de los cambios en la biomasa de los grupos funcionales individuales; y 2) el período hidrológico es uno de los principales determinantes de la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas.

## **3.2 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **3.2.1 Muestreo de campo**

Para este capítulo se utilizaron los datos de 23 cuerpos de agua incluyendo 8 lagunas conectadas, 11 lagunas aisladas y 4 cauces secundarios de la llanura de inundación del río Paraná Medio durante correspondientes a un período de aguas bajas (Octubre 2012 – Enero 2013) y a un período de aguas altas (Agosto-Septiembre 2013) debido a que en dichos muestreos se colectó la biomasa vegetal. El nivel medio del agua difirió en 1 m entre los períodos de aguas altas y bajas (Figura 1.4, Capítulo 1), pero un marcado pulso al comienzo de las aguas altas ocasionó diferencias ambientales durante los períodos.

En cada ambiente, la biomasa de las macrófitas fue muestreada usando un cuadrado que (0,5 m x 0,5 m) fue colocado a lo largo de transectas según procedimiento mencionado en el Capítulo 1. Dentro de cada cuadrado las macrófitas fueron cortadas con tijera, removidas del fondo y colectadas en bolsas plásticas. Se usaron rastrillos y todas las partes de las plantas (excepto las raíces de las especies arraigadas) fueron colectadas. En el laboratorio, las macrófitas se lavaron para eliminar el perifiton y detritos y se secaron en estufa a 60 °C hasta peso constante (PS).

Los parámetros ambientales fueron medidos a diferentes escalas (Tabla 3.1) incluyendo variables físicas y químicas y características morfométricas (profundidad,

pendiente litoral y fetch). La profundidad de la columna de agua, profundidad del disco de Secchi, pendiente de la zona litoral, fetch, fósforo total, nitrato y amonio del agua y el contenido de materia orgánica del sedimento fueron muestreados según procedimiento descrito en el Capítulo 1. La profundidad del disco de Secchi fue usada para obtener un estimativo del coeficiente de atenuación de la luz (adaptación de Padial y Thomaz 2008).

### **3.2.2 Clasificación de macrófitas en grupos funcionales**

Las macrófitas se clasificaron en siete tipos funcionales diferentes a fin de describir las diferentes formas de utilización de recursos, lo cual podría indicar diferentes funciones en los ecosistemas acuáticos: (i) especies *emergentes*, arraigadas en el sedimento, con tallos aéreos y hojas que crecen por encima de la superficie del agua; (ii) *arraigadas con tallos flotantes*, con raíces en el sedimento, extienden tallos sobre la superficie del agua con las hojas emergiendo de la columna de agua; (iii) *arraigadas con hojas flotantes*, arraigadas en el sedimento y tienen pecíolos que alcanzan la superficie del agua y las láminas de las hojas son flotantes; (iv) especies *flotantes libres*, tienen hojas sobre la superficie del agua y raíces acuáticas; (v) *sumergidas libres*, permanecen libres por debajo de la superficie del agua; (vi) especies *sumergidas arraigadas*, con todas sus estructuras debajo del agua (excepto flores, en algunas especies) y están arraigadas en el sedimento; (vii) especies *epífitas* que crecen sobre especies flotantes en contacto con el agua superficial y tienen tallos y hojas aéreas. Estos grupos se aproximan al grupo clásico de formas de vida propuesto por Sculthorpe (1967).

### **3.2.3 Procesamiento de datos**

Dado que los datos fueron tomados a distintas escalas (cuadrados, transectas y ambientes), diferentes operaciones fueron realizadas para llevar todos los datos a escala de ambiente (Tabla 3.1). Para las variables respuesta, en aquellos ambientes en que se muestreó solo una transecta, la unidad de muestreo fue la biomasa total obtenida de sumar de toda la biomasa de cada cuadrado en la transecta, mientras que la biomasa de los grupos funcionales individuales fue considerada en forma separada.

**Tabla 3.1** Resumen de las variables respuesta y explicativas muestreadas. Las letras C, T y A en “Escala de muestreo” se refieren a cuadrado, transecta y ambiente, respectivamente. En “Re-escalamiento de análisis” la palabra “Modificado” indica que los datos fueron llevados a escala de ambiente, y “Ninguna” indica que no se realizó ninguna transformación de los datos, ya que fueron tomados a escala de ambiente.

| Variable   | Unidad                           | Escala de muestreo | Re-escalamiento para análisis | Min. | Q1   | Med.  | Q3    | Max    |
|--|----------------------------------|--------------------|-------------------------------|------|------|-------|-------|--------|
| <i>Biomasa de grupos funcionales de macrófitas</i> |                                  |                    |                               |      |      |       |       |        |
| Emergente  | g                                | C                  | Modificado                    | 0,0  | 57,1 | 226,3 | 677,5 | 3325,5 |
| Flotante libre                                     | g                                | C                  | Modificado                    | 0,0  | 9,5  | 159,1 | 264,4 | 1391,8 |
| Epifita  | g                                | C                  | Modificado                    | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 0,5   | 56,2   |
| Sumergida arraigada                                | g                                | C                  | Modificado                    | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 0,8   | 136,7  |
| Sumergida libre                                    | g                                | C                  | Modificado                    | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 4,0   | 414,0  |
| Arraigada de hojas flotantes                       | g                                | C                  | Modificado                    | 0,0  | 0,0  | 0,4   | 9,4   | 459,7  |
| Arraigada de tallos flotantes                      | g                                | C                  | Modificado                    | 0,0  | 0,0  | 12,0  | 75,2  | 682,5  |
| <i>Descriptores ambientales</i>                    |                                  |                    |                               |      |      |       |       |        |
| Período hidrológico                                |                                  | A                  | Ninguna                       | 0,0  | 0,0  | 0,0   | 1,0   | 1,0    |
| Grado de conexión                                  |                                  | A                  | Ninguna                       | 0,0  | 0,0  | 1,0   | 1,0   | 2,0    |
| Fetch  | km                               | T                  | Modificado                    | 0,1  | 0,3  | 0,5   | 0,7   | 2,8    |
| Profundidad de columna de agua                     | cm                               | C                  | Modificado                    | 2,9  | 31,3 | 51,2  | 77,6  | 210,0  |
| Pendiente de la zona litoral                       |                                  | T                  | Modificado                    | 0,0  | 0,0  | 0,1   | 0,1   | 0,3    |
| Estimativo del coef. de atenuación de la luz       |                                  | T                  | Modificado                    | 0,0  | 0,1  | 0,1   | 0,2   | 0,4    |
| pH   |                                  | T                  | Modificado                    | 5,7  | 6,7  | 7,0   | 7,8   | 8,8    |
| Conductividad                                      | $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ | T                  | Modificado                    | 37,7 | 85,3 | 105,8 | 125,3 | 230,0  |
| Nitrato  | ppm                              | A                  | Ninguna                       | 0,1  | 0,2  | 0,7   | 1,6   | 6,3    |
| Amonio   | ppm                              | A                  | Ninguna                       | 0,1  | 0,2  | 0,3   | 0,4   | 0,7    |
| Fósforo  | ppm                              | A                  | Ninguna                       | 0,0  | 0,1  | 0,2   | 0,6   | 1,5    |
| % materia orgánica                                 | %                                | A                  | Ninguna                       | 0,9  | 4,8  | 8,4   | 12,3  | 26,1   |
| # cuadrados muestreados                            | #                                | T                  | Modificado                    | 1,0  | 6,0  | 8,0   | 9,0   | 13,0   |

Cuando se muestreó más de una transecta por ambiente, los datos de biomasa fueron sumados dentro de cada transecta y promediados entre transectas con el objeto de obtener una muestra representativa de los stands presentes en el ambiente y de escalar los datos de las macrófitas a escala de ambiente. Así, los ambientes individuales representaron las unidades de muestreo.

Las variables ambientales también se llevaron a escala de ambiente. Las variables que se tomaron en los cuadrados, fueron promediados dentro de cada transecta y luego entre las transectas de cada ambiente. Las variables que se tomaron a escala de transecta, fueron promediados entre transectas de cada ambiente. Este enfoque permite dar cuenta de una potencial pseudoreplicación (ej., dependencia de los cuadrados dentro de las transectas) al tiempo que preserva las relaciones válidas entre las biomásas de las macrófitas y las variables explicativas.

### **3.2.4 Análisis de datos**

Con el objeto de evaluar la importancia de las variables ambientales en la variación de la composición de la biomasa de los grupos funcionales se empleó un Análisis de Redundancia (RDA). Se usó la transformación de Hellinger para dar cuenta de respuestas unimodales de los grupos funcionales de macrófitas a los gradientes ambientales y reducir la influencia de grupos funcionales abundantes en la ordenación (Legendre y Gallagher, 2001; Legendre y Legendre, 2003).

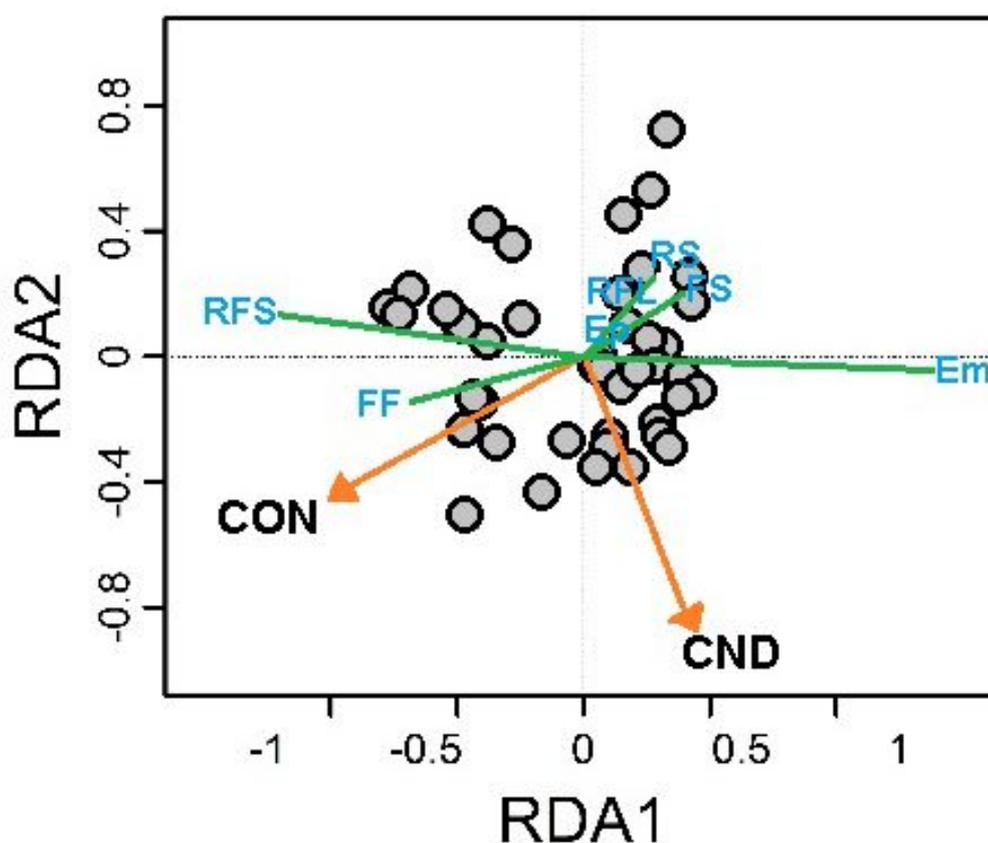
Los datos del fetch, profundidad, pendiente, amonio,  $k_{est}$  y nitrato fueron transformados a la raíz cuarta para linearizar las relaciones y mejorar el ajuste de los datos a distribuciones normales. Las variables ambientales que influenciaron significativamente la composición de los tipos funcionales fueron seleccionadas a través del método de selección por pasos hacia adelante (*forward stepwise procedure*) (según Blanchet y col., 2008) y el ajuste del modelo se midió por medio del coeficiente de determinación ajustado ( $R^2_{adj}$ ; Peres-Neto y col., 2006).

Adicionalmente se analizó el papel de las variables ambientales sobre la biomasa de los grupos funcionales individuales con el fin de proveer un análisis más detallado acerca de la variación de la biomasa de las macrófitas. Para alcanzar este objetivo, se usaron regresiones lineales, paralelas al RDA para enfoques univariados (Borcard y col., 2011). Por simplicidad y coherencia con los protocolos usados para el RDA, se utilizaron transformaciones similares y se realizó el mismo procedimiento para

seleccionar aquellas variables que influenciaron significativamente sobre la biomasa de los grupos funcionales individuales. El RDA, el procedimiento de ordenación y las regresiones lineares fueron realizadas en R usando los paquetes Vegan, Stats y Packfor (R CoreTeam 2014; Oksanen y *col.*, 2015).

### 3.3 RESULTADOS

Para la composición de la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas, las variables ambientales explicaron el 31 % de la variación total ( $R^2_{adj} = 0,31$ ;  $F = 10,02$ ;  $p < 0,001$ ) con contribuciones significativas del grado de conectividad y conductividad (Tabla 3.2; Fig. 3.1).



**Figura 3.1** Triplot del Análisis de Redundancia mostrando la composición de la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas en relación a las variables ambientales. RDA1 y RDA2 dan cuenta del 73% de la varianza explicada. Las flechas indican la dirección y la importancia relativa de las variables ambientales. Las abreviaciones se refieren al grado de conectividad de los ambientes (CON), conductividad (CND) y a los grupos funcionales de las macrófitas, emergentes (Em), arraigadas de tallos flotantes (RFS), arraigadas con hojas flotantes (RF), flotantes libres (FF), sumergidas libres (FS), sumergidas arraigadas (RS) y epífitas (Ep).

El grado de conectividad se asoció más con los cambios en la composición de la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas resumidos en el eje 1, mientras que la conductividad se asoció más con cambios en el eje 2.

Para el enfoque de los grupos funcionales individuales, el poder explicativo de las variables ambientales varió entre 0 y 52 % ( $R^2_{adj}$ ), sugiriendo una variación en la contribución de las variables ambientales entre los grupos funcionales (Tabla 3.3).

**Tabla 3.2** Resultados del Análisis de Redundancia (RDA) obtenido para evaluar las relaciones de la composición de los grupos funcionales de macrófitas y las variables ambientales. Las variables ambientales son el grado de conectividad (CON) y conductividad (CND).

| Ejes RDA | Proporción explicada | Coeficiente de regresión estandarizado |        |
|----------|----------------------|--|--------|
|          |                      | CON                                    | CND    |
| 1        | 0,95                 | -0,148                                 | -0,059 |
| 2        | 0,05                 | 0,078                                  | -0,139 |

En general, las variables ambientales que explicaron la variación en la biomasa de las macrófitas difirieron entre los grupos funcionales, excepto el grado de conectividad el cual explicó parcialmente la variación en la mayoría de los casos (Tabla 3.3). A excepción de las macrófitas epífitas, el grupo de las especies arraigadas con hojas flotantes fue el único que no se asoció con la conectividad. Para este grupo funcional, los cambios en la biomasa se relacionaron negativamente con  $k_{est}$  y con el nitrato. Los grupos emergentes y arraigadas con tallos flotantes se relacionaron con la conectividad y la conductividad, pero cada una de estas variables explicó la biomasa en sentido opuesto. Mientras que el grupo emergente se relacionó negativamente con la conectividad y positivamente con la conductividad, el grupo de las arraigadas con tallos flotantes se relacionó positivamente y negativamente con esas variables, respectivamente. Los cambios en la biomasa de los grupos de sumergidas se correlacionaron negativamente con el grado de conectividad, pero solo las sumergidas

libres se relacionaron negativamente con  $k_{est}$ . Finalmente, las macrófitas flotantes libres se relacionaron positivamente sólo con la conectividad.

**Tabla 3.3** Resultados de los análisis de regresión realizados para explicar la biomasa de diferentes grupos funcionales de macrófitas. Las variables ambientales son conectividad (CON), conductividad (CND), nitrato, (NIT), estimativo del coeficiente de atenuación de la luz ( $k_{est}$ ).

| Grupo funcional de macrófitas       | $R^2_{adj}$ | Coeficiente de regresión estandarizado |        |        |           |
|-------------------------------------|-------------|--|--------|--------|-----------|
|                                     |             | CON                                    | CND    | NIT    | $k_{est}$ |
| Emergente (Em)                      | 0,52        | -0,205                                 | 0,118  | -      | -         |
| Flotante libre (FF)                 | 0,13        | 0,110                                  | -      | -      | -         |
| Epífita (Ep)                        | -           | -                                      | -      | -      | -         |
| Arraigada de hojas flotantes (RFL)  | 0,17        | -                                      | -      | -0,062 | -0,053    |
| Arraigada de tallos flotantes (RFS) | 0,46        | 0,169                                  | -0,118 | -      | -         |
| Sumergida libre (FS)                | 0,28        | -0,056                                 | -      | -      | -0,040    |
| Sumergida arraigada (RS)            | 0,12        | -0,055                                 | -      | -      | -         |

### 3.4 DISCUSIÓN

Los estudios en ecología de comunidades basados en el enfoque funcional comúnmente han investigado las relaciones de las interacciones de especies, pero la comprensión básica acerca de los efectos de las variables ambientales sobre los grupos funcionales ha sido generalmente subestimada (Prieto y col., 2015). Los grupos funcionales de macrófitas se correlacionaron de forma diferente con los factores limnológicos y morfométricos. Sin embargo, solo 2 (conectividad y conductividad) de las 13 variables explicaron significativamente la composición del ensamble de grupos funcionales y esas dos variables también fueron las más importantes en explicar la biomasa de los grupos funcionales particulares. Además, contrario a nuestra predicción, el nivel del agua no fue un determinante de la composición funcional del ensamble ni de la biomasa de los grupos funcionales individuales. En conjunto, estos resultados indican que la productividad de los diferentes grupos funcionales de macrófitas (indicada por su biomasa) es regulada de diferente manera por las condiciones ambientales, lo cual puede tener implicancias ecológicas.

En este estudio se infiere que los principales factores ambientales que inciden en la composición de los grupos funcionales de macrófitas estuvieron relacionados con la conectividad y disponibilidad de nutrientes en los ecosistemas acuáticos. El grado de conectividad (una variable morfométrica) resultó un factor importante que explicó inclusive la biomasa de la mayoría de los grupos funcionales individuales y también fue la variable que más fuertemente se relacionó con los cambios en la composición de la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas. Esta variable morfométrica se relacionó negativamente con los grupos Em, RS y FS y positivamente con los grupos FF y RFS. RS y FS que contienen nula o escasa lignina en sus tejidos (Sculthorpe, 1967), son altamente sensibles a los disturbios (como flujo, olas o turbidez) causados por la conectividad de las lagunas al río. Los disturbios mecánicos fuertes pueden disminuir drásticamente la biomasa en las comunidades de macrófitas sumergidas (Zhang y col., 2015). De hecho, la biomasa de varias especies de macrófitas sumergidas está negativamente relacionada con la velocidad de corriente (Chambers y col., 1991). Las Em, del mismo modo, en general están mejor adaptadas a cuerpos de agua menos conectados ya que no toleran largos períodos de aguas corrientes porque su sistema radicular poco profundo las hace vulnerables al daño; de manera que prefieren ambientes con bajas o nulas corrientes, en donde este grupo funcional puede arraigarse de forma más segura (Neiff, 1986). De manera similar a lo encontrado en este estudio, la importancia de la conectividad en los patrones de co-ocurrencia y composición taxonómica de las macrófitas acuáticas ha sido demostrado en ambientes tropicales (Boschilia y col., 2008; Thomaz y col., 2009).

La relación positiva entre el grado de conectividad y las macrófitas RFS puede ser explicado por su alta flexibilidad y resistencia de sus tejidos, lo que las hace competitivamente superiores en los hábitats más conectados respecto a otros grupos funcionales (Monção y col., 2012). En otros tramos del río Paraná, por ejemplo, este grupo generalmente se encuentra a lo largo de las márgenes de los ríos asociados con corrientes moderadas (Neiff, 1986). En cuanto a las macrófitas flotantes libres, éstas pueden ser beneficiadas en los cauces por dos mecanismos. En primer lugar, las RFS ofrecen protección a las FF por medio de la creación de microhábitats más favorables debido a que reducen la velocidad del agua y los disturbios provocados por las olas. De hecho, algunos estudios sugieren un mecanismo de facilitación física de los grupos RFS sobre las macrófitas (Boschilia y col., 2008; Marquez Silva y Thomaz, 2009). En

segundo lugar, ambos grupos funcionales FF y RFS pueden ser beneficiados por una disminución de la capa limitante (boundary layer) alrededor de las plantas en los cauces, incrementando de este modo el intercambio de nutrientes entre el agua y sus raíces (Crossley y col., 2002). De hecho, se ha reportado que dentro de ciertos límites, la velocidad de la corriente aumenta la productividad primaria en plantas acuáticas (Barko y Smart, 1978). Finalmente, estos resultados demuestran que el grado de conectividad representa un potente determinante de la composición de las comunidades de macrófitas en términos de biomasa de grupos funcionales, como se demuestra en el análisis RDA. Además, diferentes grupos funcionales relacionados de un modo similar con una variable particular pueden ser vistos como casos de complementariedad en el uso de recursos (Diaz y Cabido, 2001) indicando que al determinar la productividad primaria de los grupos funcionales, la conectividad debe afectar fuertemente el funcionamiento del ecosistema.

El factor físico  $k_{est}$ , el cual es un estimador del coeficiente de radiación, se correlacionó negativamente con el grupo funcional RFL. Considerando que cuanto más turbia es el agua, más difícil es romper la dormancia de las semillas, una posible explicación puede estar relacionada con la inhibición de la germinación de las semillas en los hábitats más turbios, donde las probabilidades de sobrevivir de dichas plantas son escasas o nulas. De manera similar, el grupo FS se relacionó negativamente con  $k_{est}$ , confirmando que este grupo es fuertemente influenciado por la transparencia del agua (Chambers y Kalff, 1985; Bini y col., 1999), visto que esas plantas dependen exclusivamente de la radiación subacuática para su fotosíntesis.

La conductividad se relacionó positivamente con las macrófitas Em. Muchos iones como los del calcio, potasio y el hierro están involucrados en procesos vitales como la división celular o la fotosíntesis. Ya sea porque intervienen directamente en los procesos o bien como constituyentes de las organelas involucradas en ellos, una mayor cantidad de iones en el agua puede promover el crecimiento de las macrófitas. Por ejemplo, para que la actividad fisiológica de las células meristemáticas involucradas en el crecimiento ocurra sin interrupción, la mayoría o todos los elementos minerales esenciales deben estar disponibles ya sea como sales inorgánicas o integrantes de compuestos más complejos (Strasburger y col., 1965). Así, aquellos ambientes con conductividad más alta y por consiguiente mayor concentración de iones, deberían tener mayor biomasa de macrófitas.

Por el contrario, algunas correlaciones sugirieron efectos de las macrófitas sobre el ecosistema. Por ejemplo, la biomasa de los grupos RFL y RFS se relacionó negativamente con el nitrato y la conductividad, respectivamente. Muchos nutrientes inorgánicos solubles son removidos por las macrófitas de la columna de agua por absorción directa y son asimilados. Así son convertidos en materia orgánica (biomasa) permaneciendo retenidos en la biomasa hasta la muerte y descomposición de los tejidos vegetales (Greenway, 2007). Muchas especies que son eficientes en la acumulación de biomasa pueden, a través de la absorción de los nutrientes (James y col., 2005; Weisner y Thiere, 2010) reducir su disponibilidad en los cuerpos de agua. Por ejemplo, en una laguna de planicie de inundación tropical se encontró que el 71% del nitrógeno se encontraba retenido en la biomasa de *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth. y *Oxycaryum cubense* (Poepp. & Kunth) Palla f. *cubense*, mientras que apenas el 29% se encontraba en la columna de agua (Nogueira y Esteves, 1993). Una elevada acumulación de nitrógeno también se encontró en la biomasa de *Nymphoides indica* (L.) Kuntze y *Pontederia cordata* L., que juntas contenían 12 veces más nitrógeno que el agua de la región litoral (Barbieri y col., 1984). Este proceso probablemente explica la correlación negativa entre el nitrato con las RFL, y la conductividad con las RFS, y estaría indicando una importante absorción de nutrientes por esas macrófitas.

Los resultados sobre las correlaciones entre la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas y los nutrientes sugieren efectos variados de los nutrientes sobre los diferentes grupos funcionales. Al respecto, es bien reconocida la importancia de los nutrientes en la composición de los ensambles de macrófitas (Bornette y col., 1998; Lacoul y Freedman, 2006a; Wang y col., 2016) y en la biomasa de las plantas como fue demostrado en la llanura aluvial del río Paraná Medio donde la altura de las macrófitas, usada como un indicador de la biomasa, fue afectada principalmente por los nutrientes (Schneider y col., 2015).

En este estudio se identificaron determinantes clave causando respuestas contrastantes en la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas en un enfoque de amplia escala espacial (aproximadamente 184 km<sup>2</sup>) y los resultados obtenidos también señalan cuáles grupos funcionales son indiferentes frente a determinadas variables abióticas. Por ejemplo, la biomasa de las macrófitas FS, FF y RS se relacionó significativamente sólo con la conectividad. A pesar que especies individuales de esos grupos funcionales pueden ser afectadas por factores abióticos particulares (Chambers

y Kalff, 1985; Bini y col., 1999), ellas no responden a las variables físicas y químicas como un grupo. Estas premisas son importantes para entender la dinámica de las comunidades porque aquellos grupos funcionales capaces de tolerar una variedad de condiciones, probablemente sean más resistentes frente a disturbios. Dado que el funcionamiento de los ecosistemas depende de las características funcionales de las comunidades locales, la relación entre las variables ambientales y la biomasa de los grupos funcionales como los aquí considerados, pueden resultar una información clave para predecir los efectos de los cambios ambientales en la composición de la comunidad y para inferir cambios en otras comunidades y ecosistemas relacionados frente a posibles escenarios futuros.

### **3.5 CONCLUSIÓN**

Los resultados generales confirman la hipótesis sobre respuestas particulares de los grupos funcionales frente a diferentes variables abióticas. Más importante aún, nuestros resultados indican que es más fácil encontrar predictores para grupos funcionales que para la composición taxonómica, lo cual demanda la interpretación de varios factores físicos, químicos y morfométricos. Sin embargo, la conectividad fue una variable muy fuerte en explicar la biomasa de las macrófitas, mientras que el nivel del agua no se relacionó con ningún grupo funcional. Estos resultados contrastan con análisis tradicionales que estudiaron la composición y diversidad taxonómica y por esa razón el enfoque aquí utilizado merece ser más profundamente investigado. De este modo, nuestra primera predicción de que la conectividad sería una importante variable predictora de los cambios en la biomasa de los grupos funcionales se acepta, mientras que la segunda predicción acerca de la importancia del período hidrológico como determinante de la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas no pudo ser aceptada. Por lo tanto se puede concluir que en el tramo de la llanura aluvial del río Paraná Medio considerado en este estudio, el grado de conectividad es el principal determinante de la biomasa de los grupos funcionales de las macrófitas.

# CAPITULO 4

## REEMPLAZO Y ANIDAMIENTO DE ESPECIES EN COMUNIDADES DE MACRÓFITAS ACUÁTICAS: IMPORTANCIA DE LAS VARIABLES AMBIENTALES LOCALES, HIDROGEOMORFOLÓGICAS Y ESPACIALES



## 4.1 INTRODUCCIÓN

El estudio de la diversidad beta ( $\beta$ ) es crucial para identificar los factores que determinan los patrones de biodiversidad regional (Ricklefs, 2004), entender el funcionamiento de los ecosistemas, hacer predicciones acerca de ellos (Legendre y col., 2005) y subsidiar medidas de conservación de la biodiversidad. El término, inicialmente introducido por Whittaker (1960) como el cambio en la composición de especies entre sitios, provee una conexión directa entre la diversidad a escala local (diversidad  $\alpha$ ) y el pool de especies regional (diversidad  $\gamma$ ) (Whittaker, 1972).

Durante la última década el aumento de las investigaciones sobre la diversidad  $\beta$  (Crist y col., 2003; Baselga, 2010; Melo y col., 2011; Legendre, 2014; Heino y col., 2015a), contribuyó a una mejor comprensión de los mecanismos subyacentes relacionados con la variación de la composición de los ensamblajes entre sitios. Actualmente las hipótesis sobre los patrones de diversidad  $\beta$  se basan principalmente en la perspectiva de nicho o control ambiental (las comunidades son ensambladas por las variables ambientales) y en la perspectiva neutral (la estructuración de las comunidades es resultado de limitaciones a la dispersión), que dan cuenta de los roles relativos de los procesos ambientales y espaciales (o una combinación de ambos) en la estructuración de las comunidades.

La diversidad  $\beta$  puede descomponerse en dos componentes diferentes: anidamiento (nestedness) y recambio o reemplazo de especies (turnover) (Harrison y col., 1992; Baselga y col., 2007). El anidamiento es un patrón donde las especies de un sitio son estrictamente un subconjunto de las especies de otro sitio con mayor riqueza (Wright y Reeves, 1992; Ulrich y Gotelli, 2007; Baselga, 2012), ocasionado por ejemplo, por anidamiento de hábitats o diferencias en las capacidades de dispersión de los organismos (Wright y col., 1998). Por el contrario, el reemplazo o recambio de especies implica la sustitución de algunas especies por otras como consecuencia de filtros ambientales o limitaciones espaciales o históricas (Qian y col., 2005), incluyendo el aislamiento geográfico debido a la presencia de barreras a la dispersión (Gaston y col., 2007). Disociar la contribución de esos dos componentes de los patrones de diversidad  $\beta$  es fundamental para entender cómo las comunidades reaccionan a cambios ambientales y espaciales.

En la cuenca del río Paraná, el pulso hidrosedimentológico es conocido como el macro-factor que condiciona el funcionamiento de la extensa planicie aluvial (Junk y col., 1989; Neiff, 1990) y determina un gradiente de condiciones ambientales que va desde el cauce principal hacia el interior de la llanura (Maine y col., 2004; Mayora y col., 2016). Las crecientes y bajantes ejercen una fuerte influencia sobre la estabilidad de los ecosistemas (Neiff, 1990, 1996, 1999). Durante el período de inundación o potamofase ocurren flujos horizontales de agua, sedimentos y organismos (información) desde el curso del río a la planicie y viceversa (Neiff, 1990). El período seco o limnofase se corresponde con la situación de aislamiento de la planicie, los ambientes quedan aislados unos de otros, la influencia del agua de inundación disminuye y las interacciones bióticas y condiciones ambientales locales cobran importancia como fuerzas estructuradoras de las comunidades (Thomaz y col., 2007; Bornette y Puijalon, 2011). A su vez, la influencia de las diferentes fases del régimen hidrológico depende de otros factores que regulan los efectos del pulso sobre los ambientes (por ej., variables hidrogeomorfológicas (en adelante HGM) como la posición topográfica, el grado de conexión de los ambientes o la distancia que los separa del cauce principal), por lo que los efectos de una misma creciente o bajante serán diferentes en cada ambiente de la planicie (Neiff, 1996).

En sistemas de ríos de llanura, caracterizados por una alta fluctuación espacio temporal, muchas plantas tienen comportamientos sincronizados con el pulso hidrológico (Brinson, 1993). Algunas están adaptadas a las condiciones de inundación, otras a las de sequía, mientras que otras están adaptadas a persistir en ambas fases (Casco, 2003; Neiff, 1996). Estas diferencias entre las especies determinan los cambios en la composición de las comunidades. Sin embargo, el grado con la cual las comunidades son estructuradas por el pulso o por otros factores secundarios, aún es una pregunta abierta.

La diversidad  $\beta$  ha sido ampliamente estudiada a través de la perspectiva de la teoría de nicho asumiendo que la distribución de las especies es fuertemente controlada por las variables ambientales locales (por ej., disponibilidad de nutrientes, profundidad, transparencia del agua) (Bini y col., 2001; Thomaz y col., 2009). En los últimos años, además de las variables ambientales locales, se comenzó a incluir la dimensión espacial en los estudios de diversidad  $\beta$  (ver Cottenie, 2005) debido a la convicción de que detectar patrones espaciales es clave para entender los procesos

ecológicos que estructuran la dispersión de los organismos (Jombart y col., 2009). En planicies de inundación, por ejemplo, la variación de las comunidades entre ambientes (diversidad beta) puede ser hipotéticamente asociada con los factores locales (características de las lagunas) que difieren sustancialmente durante las aguas bajas (Thomaz y col., 2007). Adicionalmente, en teoría la diversidad beta debería ser mayor en sistemas de ríos-planicie aluviales que contengan un mayor número de ambientes aislados. Sin embargo, a menudo se ha mencionado que las bajas proporciones de varianza explicada en análisis de diversidad  $\beta$ , se debe a que se utilizan variables ambientales que describen la heterogeneidad ambiental solamente a escala local, y se omiten otras variables ambientales que describen patrones a mayores escalas espaciales (Landeiro y col., 2012).

El objetivo de este estudio es evaluar los patrones de diversidad  $\beta$  (o variación en la composición de especies entre los sitios) en comunidades de macrófitas de lagunas de la llanura aluvial del río Paraná en su tramo medio. En este sentido, y considerando la heterogeneidad del área estudiada y la fuerza de algunas variables HGM (por ej., conectividad, período hidrológico, altitud de los ambientes o distancia al cauce principal) sobre la organización del sistema biótico en ríos de llanura (Neiff, 1990), se ponen a prueba las siguientes hipótesis: (i) en aguas bajas la composición de los ensambles difiere entre los grados de conectividad de las lagunas y, (ii) en agua altas la composición de los ensambles no presenta diferencias entre lagunas conectadas y desconectadas debido al proceso de homogeneización causado por la inundación. Además se predice que: 1) la contribución del recambio de especies de macrófitas es mayor que la del anidamiento y, 2) el recambio espacial de especies es explicado por las variables ambientales locales.

## **4.2 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **4.2.1 Muestreo de campo**

Para este capítulo se consideraron los datos de 21 lagunas, (de las cuales 11 estuvieron conectadas al menos en uno de los muestreos y 12 lagunas estuvieron desconectadas al menos en uno de los muestreos) distribuidas en la llanura aluvial del río Paraná Medio correspondientes a los dos períodos de aguas bajas (Marzo a Junio

2012 y Octubre 2012 a Enero 2013) y los dos períodos de aguas altas (Abril a Junio 2013 y Agosto a Septiembre 2013) (Fig. 1.3, Capítulo 1). De esta manera, un conjunto de ambientes con diferentes grados de conectividad, distribuidos dentro de una heterogénea llanura aluvial y muestreados en diferentes condiciones hidrológicas constituyen un set adecuado para evaluar la asociación entre variables ambientales, espaciales e hidrogeomorfológicas y la diversidad  $\beta$  en comunidades de macrófitas acuáticas.

Las macrófitas fueron muestreadas según la metodología descrita en el Capítulo 1.

#### **4.2.2 Procesamiento y clasificación de datos**

Para investigar los posibles efectos de las variables ambientales sobre la diversidad  $\beta$ , los datos de las variables ambientales locales obtenidos a escala de cuadrados y transectas (ver Capítulo 1) fueron re-escalados a nivel de ambiente (Tabla 4.1). Las variables que se tomaron a escala de cuadrados, fueron promediados dentro de cada transecta y luego entre las transectas de cada ambiente. Las variables que se tomaron a escala de transecta, fueron promediados entre las transectas de cada ambiente. Las variables que fueron tomadas a mayores escalas no fueron transformadas.

##### **•Variables ambientales locales:**

Siguiendo el procedimiento descrito en el Capítulo 1 se analizaron las siguientes variables ambientales locales: concentración en agua de nitrato, amonio y fósforo; pH y conductividad de la columna de agua, profundidad del disco de Secchi y porcentaje de materia orgánica del sedimento. La profundidad del disco de Secchi se utilizó para calcular el estimativo del coeficiente de extinción de la luz ( $k_{est}$ ) de acuerdo a Padial y Thomaz (2008).

##### **•Variables hidrogeomorfológicas:**

La profundidad de la columna de agua, el fetch y la pendiente de la zona litoral fueron tomados según el procedimiento descrito en el Capítulo 1. El nivel del agua se obtuvo de calcular el nivel hidrométrico promedio (m s.n.m) de cada muestreo, medido en el hidrómetro del Puerto de la ciudad de Santa Fe. El grado de conexión de los ambientes (conectado-desconectado) fue registrado al momento del muestreo. En el centro de cada ambiente se tomó la altitud (m). La altitud a la que se encuentra una

laguna dentro de la llanura determina el tiempo en que una laguna permanece conectada con el río. Por ejemplo, una laguna con mayor altitud debería permanecer menos tiempo conectada con el río que otra laguna ubicada a la misma distancia del cauce, pero con menor altitud. Las distancias de las lagunas al cauce principal del río Paraná se calcularon como la menor distancia en línea recta (m) desde cada ambiente hasta el margen más próximo del río Paraná. Dadas por ejemplo, dos lagunas desconectadas, frente a un incremento del nivel del agua, la laguna más cercana al río debería recibir el agua de inundación más rápidamente que una más lejana. Si bien estas medidas no representan exactamente el grado de conectividad, pueden usarse como un indicador de éste. El área superficial (AS) y perímetro (P) fueron calculados en los ambientes y los datos se utilizaron para obtener el Índice de Desarrollo de línea de costa (IDLC) según la fórmula  $IDLC = P / (2\sqrt{\pi \cdot AS})$  (Wetzel, 2001). Este índice refleja la heterogeneidad de la zona litoral y por lo tanto la posibilidad de desarrollo de las comunidades de macrófitas litorales respecto del área de la laguna. La altitud de las lagunas, la distancia al cauce principal, el área superficial y el perímetro se calcularon utilizando las herramientas regla y polígono e imágenes satelitales de Google Earth Pro.

#### •Variables espaciales

Debido a que la estructura espacial que afecta a los organismos en los ecosistemas acuáticos suele ser más compleja que en los ecosistemas terrestres (Landeiro y col., 2011) aquí se consideraron cuatro alternativas para describir la estructura espacial. La primera considera que las diferencias entre las comunidades locales aumentan con el aumento de las distancias lineales entre los sitios. Este modelo asume que las especies se dispersan tanto por tierra (por ej., dispersión de semillas por el viento o por aves acuáticas) como por agua (por ej., deriva de propágulos). Para resumir esta información en variables explicativas se usaron Coordenadas Principales de Matrices Vecinas (PCNM; (Borcard y Legendre, 2002) sobre una matriz de distancia Euclidiana de las coordenadas geográficas de los sitios. El umbral de truncamiento se estableció a la distancia más corta para mantener todos los sitios unidos, lo que permite una red completa entre todos los sitios. La segunda alternativa considera que las diferencias entre las comunidades locales aumentan particularmente con las distancias por el curso de agua (por ej., (Landeiro y col., 2011)), y este modelo asume que la dispersión de las especies ocurre principalmente por esa vía (por ej., deriva de propágulos que son

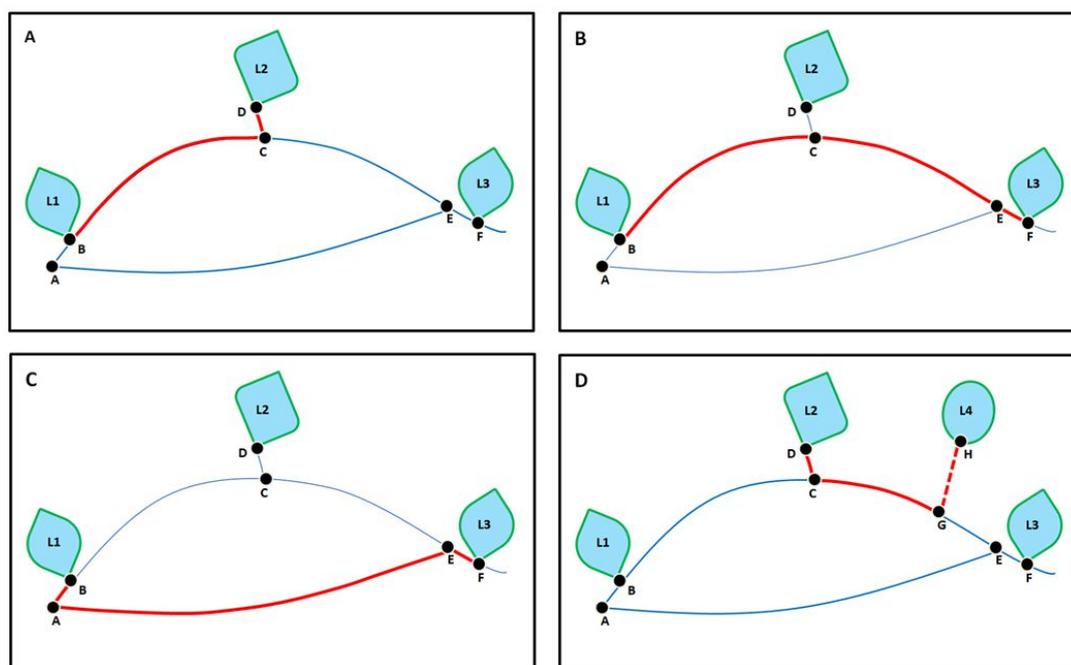
dispersados por el flujo de agua) (Fig. 4.1 A, B y C). Para obtener las variables explicativas se usaron PCNM sobre una matriz de las distancias mínimas por cursos de agua (m) entre los sitios, las cuales se midieron en imágenes de Google Earth Pro. Las distancias mínimas por cursos de agua entre lagunas conectadas se obtuvieron desde el punto donde el borde de la laguna se une con el canal de conexión con el río. Las distancias entre las lagunas desconectadas con el resto de los ambientes se obtuvieron de multiplicar por 30 la mayor distancia entre los ambientes conectados. De esta manera se garantiza que, en los análisis, las lagunas desconectadas se unan con el resto de los ambientes por una distancia próxima a infinito. El umbral de truncamiento de los PCNM se estableció como la distancia más corta para mantener solamente a las lagunas conectadas unidas. La tercer alternativa también consideró las distancias mínimas por cursos de agua, pero considerando las lagunas desconectadas como conectadas por medio de la unión de ellas con los cursos de agua a través de la menor distancia por tierra (Fig. 4.1 D). El umbral de truncamiento fue establecido como la menor distancia para mantener todos los sitios conectados, de esta manera el modelo asume que la dispersión es mayormente asociada con eventos de inundación, cuando es probable que la mayoría de los sitios estén conectados. Finalmente, la cuarta alternativa considera las barreras geográficas, consideradas como la mayor altitud en tierra a lo largo de una línea recta entre las lagunas. Es decir que cuanto mayor es la barrera geográfica es más difícil que la dispersión ocurra. El umbral de truncamiento fue establecido como la menor distancia para mantener todos los sitios unidos, asumiendo que durante una inundación extremadamente alta todos los sitios pueden estar conectados.

#### **4.2.3 Análisis de Datos**

Para evaluar si la composición de especies difería entre lagunas conectadas y desconectadas durante el período de aguas bajas y de aguas altas, se empleó un PERMANOVA (9999 permutaciones) utilizando el índice de similitud de Jaccard basado en datos de presencia-ausencia de las especies de macrófitas. Este análisis se calculó con el software PAST (Hammer y col., 2001).

La diversidad  $\beta$  de las macrófitas fue cuantificada usando índices de la familia de Podani derivados de coeficientes Jaccard (Podani y col., 2013; Legendre, 2014). La suma de los índices del reemplazo y anidamiento correspondientes a todas las

comparaciones pareadas de un área de estudio constituye una descomposición apropiada de la diversidad  $\beta$  total de dicha área. Esto permite calcular la proporción de la diversidad  $\beta$  total que es explicada por las fracciones del reemplazo y del anidamiento. En este sentido, diferentes aspectos de la diversidad  $\beta$  fueron evaluados incluyendo la diversidad  $\beta$  total, y los componentes reemplazo y anidamiento. Los índices fueron calculados en base a datos de presencia-ausencia según Legendre (2014).



**Figura 4.1** Representación esquemática simplificada de una porción de llanura aluvial donde se ejemplifica cómo se calcularon las distancias por los cursos de agua entre ambientes. Las líneas representan cauces secundarios. L1, L2 y L3 representan lagunas conectadas a cauces, y L4 una laguna desconectada. Los pares de puntos representan los tramos en los que se subdividieron los cauces para calcular distancias. Así, las líneas rojas en A, representan la distancia por agua desde L1 a L2, dada por la suma de los tramos (B-C) + (C-D). En algunos casos dos lagunas pueden conectarse por cauces diferentes como se muestra en B) y en C), por lo que este procedimiento nos permite comparar ambos recorridos y escoger el más corto. Por último, D) muestra el modo de calcular la distancia por agua entre lagunas desconectadas y el resto de los ambientes, dónde además de las distancias por agua se consideró la menor distancia por tierra (línea roja punteada) que une la laguna desconectada (L4) a un curso de agua. En este caso la distancia de L2 a L4 está dada por la suma de los tramos por agua (D-C) + (C-G), más el tramo por tierra (G-H).

**Tabla 4.1** Resumen de las variables explicativas consideradas. Las iniciales C, T y A en “Escala de muestreo” se refieren a cuadrado, transecta y ambiente, respectivamente. En “Re-escalamiento de análisis” la palabra “Modificado” indica que los datos fueron llevados a escala de ambiente, y “Ninguna” indica que no se realizó ninguna transformación de los datos, ya que fueron tomados a escala de ambiente.

| Variable   | Unidad                | Escala de muestreo | Re-escalamiento para análisis | Min. | Q1     | Med.   | Q3     | Max    |
|--|-----------------------|--------------------|-------------------------------|------|--------|--------|--------|--------|
| <b>Variables hidrogeomorfológicas</b>  |                       |                    |                               |      |        |        |        |        |
| Nivel del agua   | ms.n.m.               | A                  | Ninguna                       | 3,7  | 3,7    | 4      | 4      | 4      |
| Grado de conexión  |                       | A                  | Ninguna                       | 0    | 0      | 0      | 1      | 1      |
| Distancia al curso principal del río   | m                     |                    | Ninguna                       | 3,2  | 6,3    | 7,2    | 7,7    | 9,4    |
| Altitud de lagunas   | m                     | A                  | Ninguna                       | -4   | -2     | -1     | -1     | 0      |
| Max. altitud entre la laguna y el canal principal del río  | m                     |                    | Ninguna                       | 0    | 1      | 2      | 3      | 5      |
| Índice de desarrollo de línea de costa   |                       | A                  | Ninguna                       | 1    | 1,1    | 1,1    | 1,2    | 1,2    |
| Profundidad de la columna de agua  | m                     | C                  | Modificado                    | 0,4  | 0,7    | 0,8    | 1      | 1,4    |
| Fetch  | km                    | T                  | Modificado                    | 0,5  | 0,6    | 0,8    | 0,9    | 1,1    |
| Pendiente de la zona litoral   |                       | T                  | Modificado                    | 0    | 0,4    | 0,4    | 0,5    | 0,8    |
| <b>Variables ambientales locales</b>   |                       |                    |                               |      |        |        |        |        |
| Nitrato  | ppm                   | A                  | Ninguna                       | 0,6  | 0,7    | 1      | 1,2    | 1,7    |
| Amonio   | ppm                   | A                  | Ninguna                       | 0    | 0,2    | 0,4    | 0,5    | 1      |
| Fósforo  | ppm                   | A                  | Ninguna                       | 0    | 0,2    | 0,3    | 0,6    | 2,3    |
| Estimativo del coef. de atenuación de la luz   |                       | T                  | Modificado                    | 2,1  | 4,6    | 6,3    | 7,1    | 11     |
| pH   |                       | T                  | Modificado                    | 5,5  | 6,7    | 7      | 7,5    | 8,8    |
| Conductividad  | $\mu\text{S.cm}^{-1}$ | T                  | Modificado                    | 2,7  | 3      | 3,2    | 3,3    | 3,9    |
| % de materia orgánica  | %                     | A                  | Ninguna                       | 1,1  | 3      | 12,3   | 14,8   | 26,1   |
| <b>Variables espaciales</b>  |                       |                    |                               |      |        |        |        |        |
| Distancia euclidiana   | m                     | A                  | Ninguna                       | 0    | 0      | 0      | 0,1    | 0,2    |
| Menor distancia por el curso de agua   | m                     | A                  | Ninguna                       | 0    | 999999 | 999999 | 999999 | 999999 |
| Menor distancia por el curso de agua considerando la menor distancia por tierra para lagunas desconectadas | m                     | A                  | Ninguna                       | 0    | 2847,7 | 5359,4 | 13895  | 36481  |
| Máxima altitud entre la lagunas  | m                     | A                  | Ninguna                       | 0    | 15     | 16     | 18     | 23     |

Para investigar las relaciones de la variación en la diversidad  $\beta$  total, reemplazo y anidamiento con las variables explicativas se utilizó el Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP; Anderson y Willis, 2003). Las variables fueron seleccionadas por separado usando el procedimiento de selección por pasos hacia adelante ( $\alpha = 0.05$ ) dentro de cada uno de los subsets que incluían la estructura espacial, la hidrogeomorfología y las características físicas y químicas de la columna de agua y sedimento. La performance de las estructuras espaciales alternativas se compararon en términos de  $R^2$ , y solamente la mejor estructura espacial fue utilizada en los análisis posteriores. Finalmente se usó la partición de la varianza para evaluar los roles relativos de cada subset de variables relacionadas con el ambiente, la estructura espacial y la conectividad. Todos los análisis (excepto el PERMANOVA) fueron realizados utilizando los paquetes Vegan y Packfor del software R (R Core Team, 2013).

Antes de realizar los análisis, los datos del nitrato, conductividad, distancia al río, profundidad, fetch y pendiente fueron transformados a la raíz cuarta para mejorar el ajuste de los datos a distribuciones normales.

### 4.3 RESULTADOS

Se registraron un total de 100 taxa durante los cuatro muestreos. Los taxa más frecuentes fueron *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H. Raven subsp. *peploides*, *Azolla* sp., *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc., *Salvinia biloba* Raddi y *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine y los menos frecuentes fueron *Panicum* sp., *Phyllanthus fluitans* Benth. ex Mill. Arg., *Ambrosia elatior* L., *Borreria spinosa* (L.) Cham. & Schltl. y *Echinodorus grandiflorus* (Cham. & Schltl.) Micheli (Fig. 4.2). La riqueza de especies varió entre 11 y 38 ( $23 \pm 6$ ) especies en lagunas conectadas y entre 10 y 43 ( $25 \pm 8$ ) en lagunas desconectadas.

El análisis de PERMANOVA mostró que la composición de especies entre las lagunas conectadas y las lagunas desconectadas fue significativamente diferente tanto en aguas bajas como en aguas altas. Por otro lado, también se encontraron diferencias significativas en la composición entre las lagunas conectadas en aguas bajas y las

lagunas conectadas en aguas altas; así como entre las lagunas desconectadas en aguas bajas y las lagunas desconectadas en aguas altas (F: 2,712; P: 0,0001) (Tabla 4.2).

**Tabla 4.2** Valores P derivados del PERMANOVA mostrando las diferencias en la composición de los ensambles de macrófitas entre los tipos de conectividad y períodos hidrológicos (COL: lagunas conectadas; DEL: lagunas desconectadas; AA: período de aguas altas; AB: período de aguas bajas).

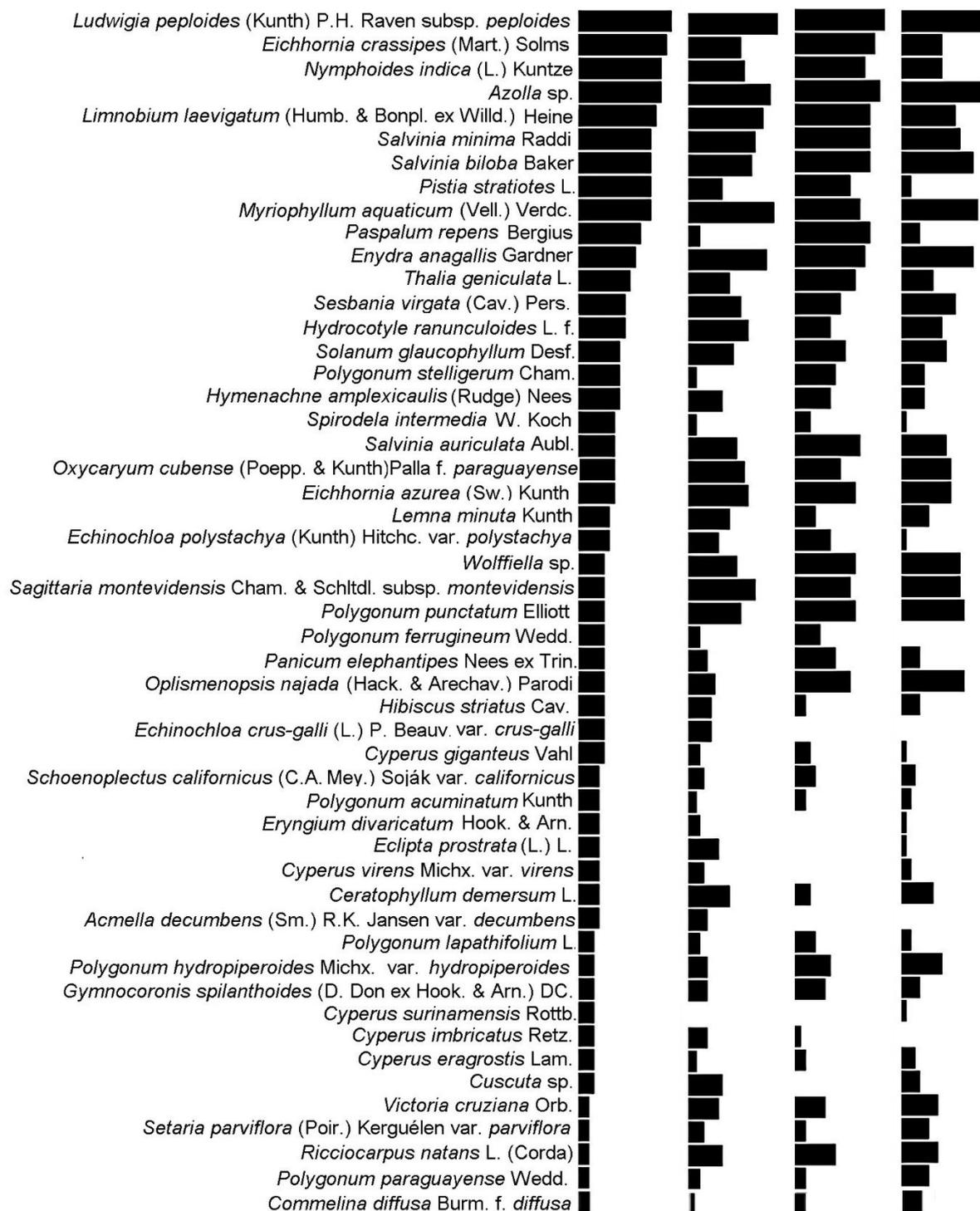
|          | Valores p     |               |               |
|----------|---------------|---------------|---------------|
|          | DEL (AA)      | COL (AB)      | DEL (AB)      |
| COL (AA) | <b>0,0013</b> | <b>0,0004</b> | <b>0,0001</b> |
| DEL (AA) |               | <b>0,0001</b> | <b>0,0056</b> |
| COL (AB) |               |               | <b>0,0001</b> |

**Tabla 4.3** R<sup>2</sup> mostrando las relaciones entre los diferentes modelos considerados para describir la estructura espacial y los componentes de la diversidad beta: beta total, reemplazo de especies y anidamiento. Los modelos corresponden a: Modelo 1: distancias lineales entre los sitios; Modelo 2: distancias por el curso de agua; Modelo 3: distancias por el curso de agua, pero las lagunas desconectadas se consideran como conectadas por la menor distancia por tierra; Modelo 4: barreras geográficas como la máxima altitud a lo largo de una línea recta entre las lagunas.

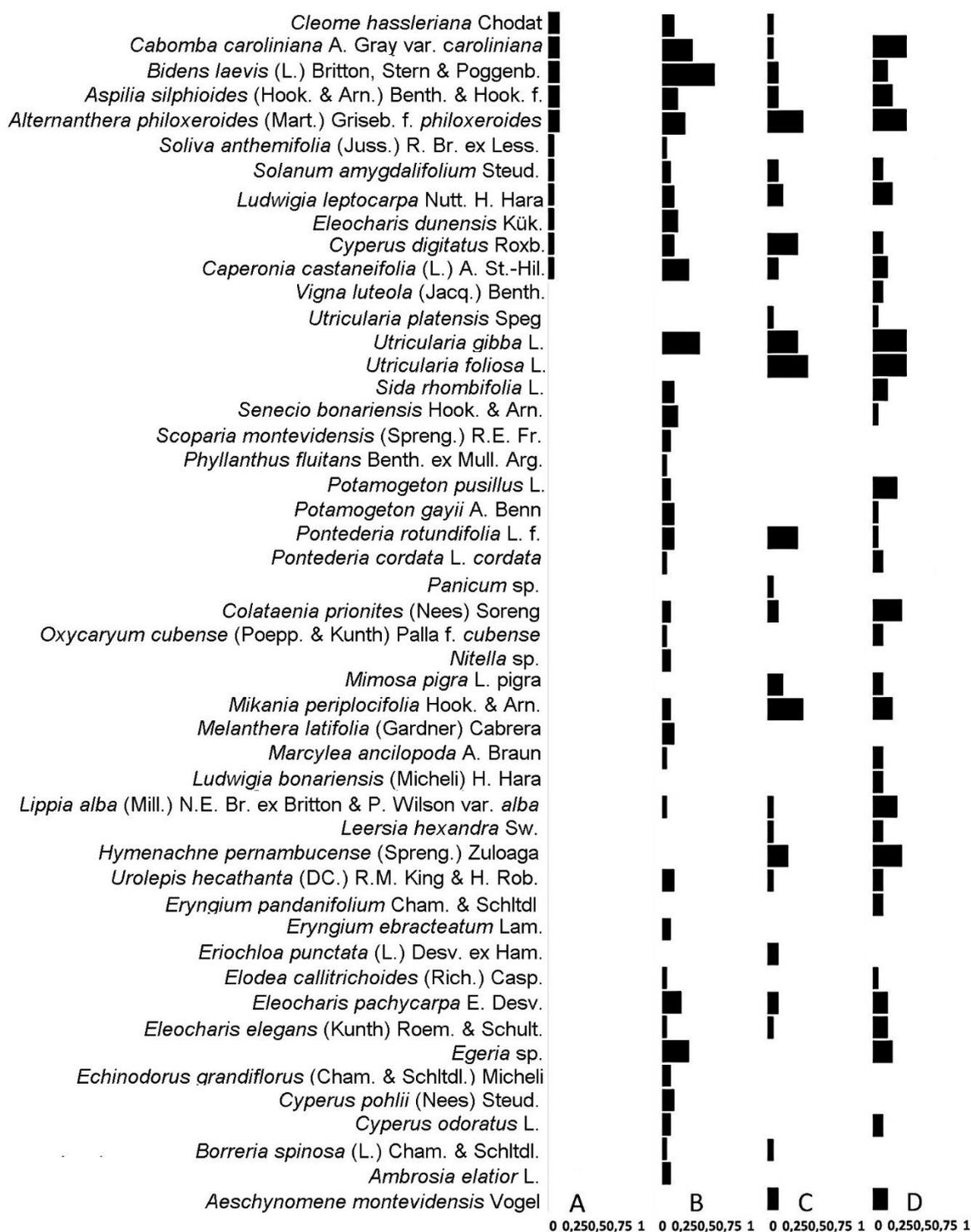
| Componentes de la<br>Diversidad Beta | R <sup>2</sup> de los modelos considerados |          |          |          |
|--------------------------------------|--|----------|----------|----------|
|                                      | Modelo 1                                   | Modelo 2 | Modelo 3 | Modelo 4 |
| <b>Beta Total</b>                    | 0.08                                       | 0.27     | 0.12     | 0.20     |
| <b>Reemplazo de especies</b>         | 0.02                                       | 0.03     | 0.02     | 0.01     |
| <b>Anidamiento</b>                   | -  | 0.04     | 0.02     | 0.02     |

De las cuatro alternativas utilizadas para describir la estructura espacial, la “distancia por el curso de agua” fue la que mejor describió la organización espacial de la diversidad  $\beta$ , independientemente de la fracción considerada ( $\beta$  total, recambio espacial o anidamiento) (Tabla 4.3), indicando que al menos para las macrófitas aquí consideradas, los límites a la dispersión deben ser interpretados principalmente en relación a distancias por vías hídricas. Los porcentajes de la varianza explicada por las variables ambientales, espaciales e HGM variaron entre las tres fracciones consideradas, pero la contribución del reemplazo de especies fue más fuerte que la del

anidamiento (Fig. 4.3), probablemente asociado a la heterogeneidad ambiental de la llanura aluvial.



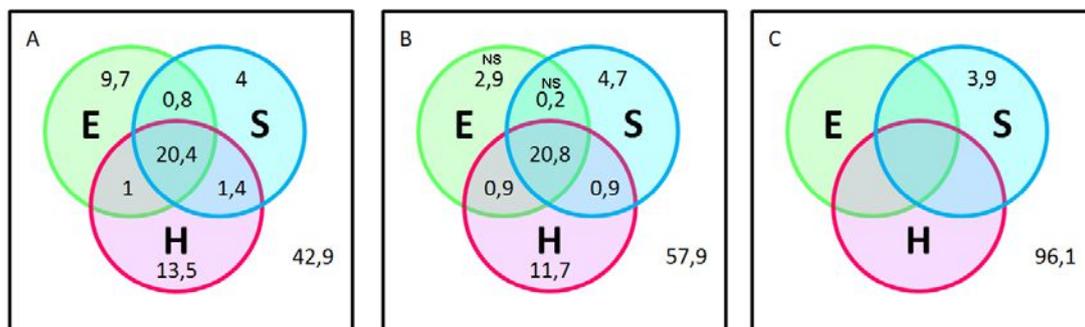
**Figura 4.2** Frecuencia de ocurrencia de las especies en aguas bajas (A Y B) y en aguas altas (C y D) de lagunas conectadas (A y C) y desconectadas (B y D).



**Figura 4.2 (Cont.)** Frecuencia de ocurrencia de las especies en aguas bajas (A Y B) y en aguas altas (C y D) de lagunas conectadas (A y C) y desconectadas (B y D).

### Variación en la diversidad $\beta$ total

En cuanto a la diversidad  $\beta$  total, el modelo espacial explicó el 4% de la variación ( $R^2$ : 0,04; F: 1,536; p: 0,002) y once PCNMs fueron seleccionados por el procedimiento de selección paso a paso (forward stepwise procedure) (PCNM2, PCNM1, PCNM9, PCNM6, PCNM11, PCNM7, PCNM19, PCNM4, PCNM8, PCNM14, PCNM5, (Fig. 4.4 A)) como descriptores espaciales. La hidrogeomorfología explicó el 13,5% ( $R^2$ : 0,135; F: 2,063; p: 0,001) de la variación de la diversidad  $\beta$  total, y por el procedimiento de selección paso a paso se seleccionaron 5 variables HGM: conectividad, distancia al río, altitud de lagunas, nivel del agua y desarrollo de la línea de costa (Fig. 4.4 B). Los efectos independientes del ambiente contribuyeron con el 9,7 % ( $R^2$ : 0,097; F: 1,472; p: 0,001) de la varianza, siendo el pH, materia orgánica del sedimento, conductividad, nitrato y amonio las variables ambientales que conformaron el mejor modelo (Fig. 4.4 C). Por otro lado, el mayor porcentaje de la varianza fue explicado por el conjunto de las variables ambientales, HGM y espaciales (20,4 %) mientras que el efecto conjunto del ambiente y el espacio fue muy bajo (1%), sugiriendo que la influencia de la variación ambiental espacialmente estructurada sobre la diversidad  $\beta$  total es muy baja.



**Figura 4.3** Diagramas de Venn mostrando la partición de la varianza (%) en la diversidad  $\beta$  total (A); recambio espacial (B) y anidamiento (C) entre los subsets de variables predictivas ambientales (E), espaciales (S) e hidrogeomorfológicas (H). Los valores por fuera de los círculos indican los porcentajes de la varianza no explicada. NS: no significativo.

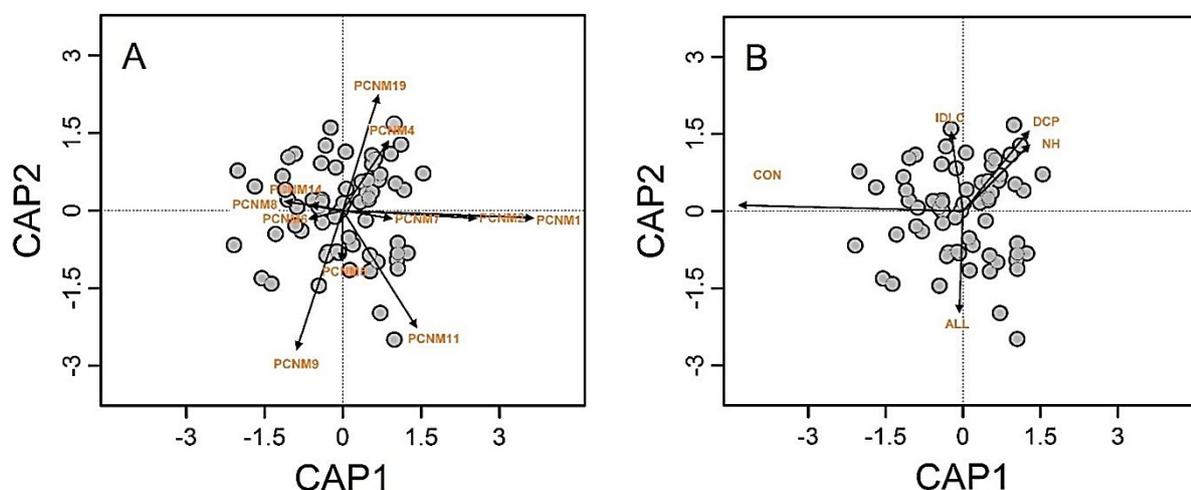
### Variación en el reemplazo de especies

En cuanto al reemplazo, los efectos aislados del espacio explicaron el 4,7 % de la varianza ( $R^2$ : 0,047; F: 1,705; p: 0,001), siendo los PCNM2 y PCNM9 seleccionados en el modelo (Fig. 4.4 D). La HGM explicó el mayor porcentaje (11,7 %) de la

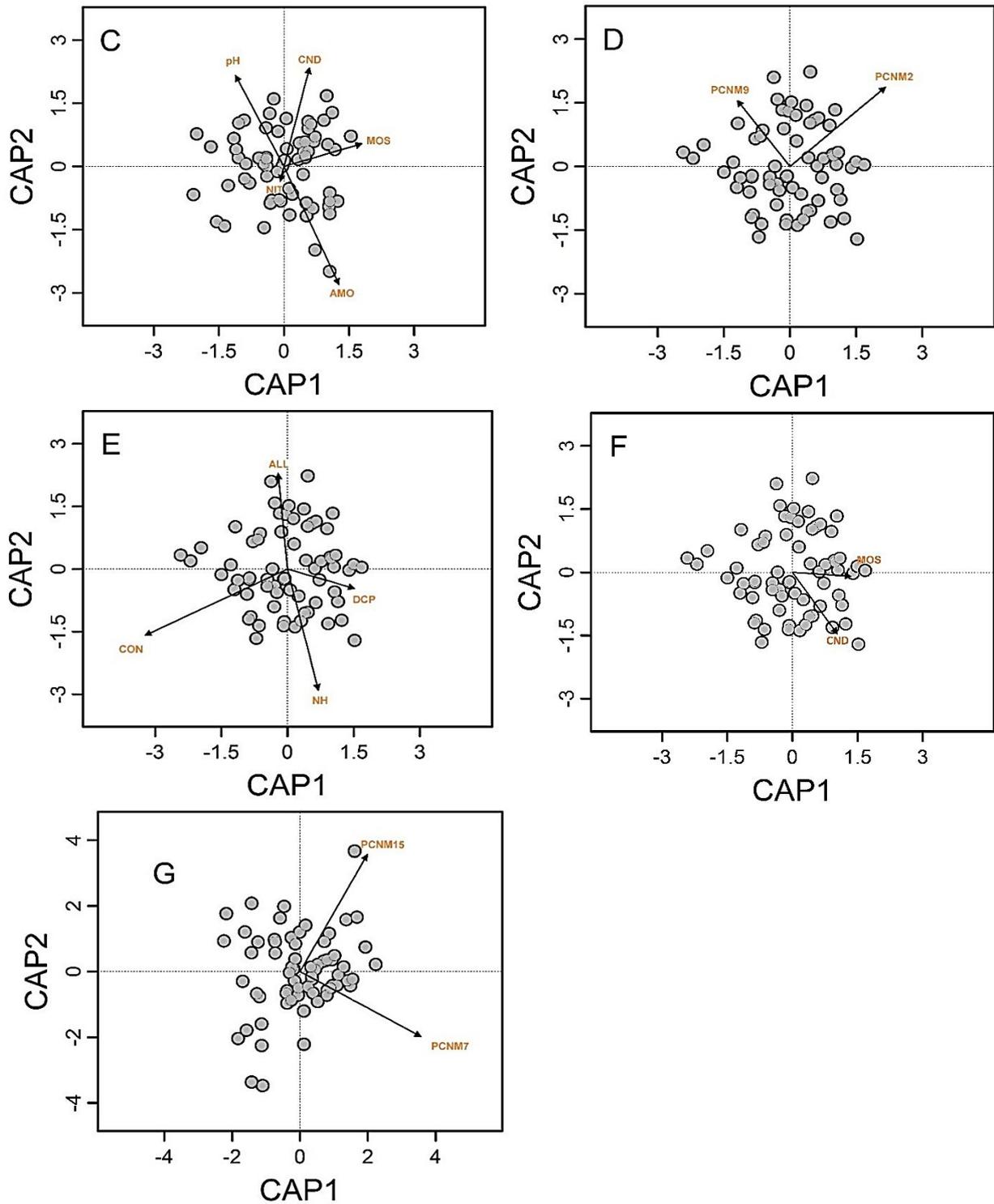
variación ( $R^2$ : 0,117; F: 2,136; p: 0,001). Las variables seleccionadas por el procedimiento de selección por pasos hacia adelante fueron la conectividad, distancia al río, altitud de lagunas y el nivel del agua (Fig. 4.4 E). El ambiente por sí solo explicó un bajo porcentaje (2,9%) de la varianza del reemplazo, siendo la conductividad y materia orgánica del sedimento las variables seleccionadas (Fig. 4.4 F), pero este modelo no fue significativo ( $R^2$ : 0,029; F: 1,062; p: 0,325). Estos resultados indican que las condiciones ambientales a escala local no son determinantes importantes de la organización de los ensambles de macrófitas en lagunas de la llanura aluvial del río Paraná Medio.

### Variación en el anidamiento

El anidamiento fue explicado exclusivamente por el modelo espacial, el cual contribuyó con el 3,9 % de la varianza explicada ( $R^2$ : 0,039; F: 1,282; p: 0,03). Los PCNMs seleccionados en el modelo fueron PCNM7 y PCNM15 (Fig. 4.4 G). Esto sugiere que procesos neutrales asociados a limitaciones en la dispersión de las plantas a lo largo de los cursos de agua determinan la estructura anidada de los ensambles.



**Figura 4.4** Gráficos de Análisis Canónicos de Coordenadas Principales (CAPSCALE) mostrando la diversidad  $\beta$  total (A, B, C) el reemplazo (D, E, F) y el anidamiento (G) en relación a las variables espaciales (A, D, G), hidrogeomorfológicas (B, E) y ambientales locales (C y F), respectivamente. Las flechas indican la dirección y la importancia relativa de las variables predictivas. Las abreviaciones se refieren al grado de conectividad (CON), conductividad (CND), índice de desarrollo de línea de costa (IDLC), distancia al cauce principal (DCP), nivel del agua (NH), altitud de lagunas (ALL), amonio (AMM) y contenido de materia orgánica del sedimento (MOS).



**Figura 4.4 (Cont.)** Gráficos de Análisis Canónicos de Coordenadas Principales (CAPSCALE) mostrando la diversidad  $\beta$  total (A, B, C) el reemplazo (D, E, F) y el anidamiento (G) en relación a las variables espaciales (A, D, G), hidrogeomorfológicas (B, E) y ambientales locales (C y F), respectivamente. Las flechas indican la dirección y la importancia relativa de las variables predictivas. Las abreviaciones se refieren al grado de conectividad (CON), conductividad (CND), índice de desarrollo de línea de costa (IDLC), distancia al cauce principal (DCP), nivel del agua (NH), altitud de lagunas (ALL), amonio (AMM) y contenido de materia orgánica del sedimento (MOS).

## 4.4 DISCUSIÓN

Los estudios sobre la diversidad  $\beta$  generalmente se han enfocado en entender cómo las comunidades se estructuran en el espacio o en el tiempo en relación a las condiciones ambientales locales o espaciales (Cottenie, 2005; Kisson y col., 2013), pero aún falta comprender cómo las variables hidrogeomorfológicas, estrechamente relacionadas al disturbio ocasionado por el pulso hidrológico, influyen sobre la variación espacial de la composición de las comunidades de macrófitas en amplias escalas espaciales.

Los resultados de este trabajo demuestran que la composición de los ensambles de macrófitas difiere tanto entre lagunas con diferentes grados de conectividad dentro de un mismo período hidrológico (tanto en aguas bajas como en aguas altas), como entre lagunas con igual grado de conectividad pero en diferentes períodos hidrológicos, con lo que se acepta la primera hipótesis (en aguas bajas la composición de los ensambles difiere entre los grados de conectividad), pero se rechaza la segunda hipótesis (en aguas altas la composición de los ensambles no difiere entre los grados de conectividad debido a la homogeneización ocasionada por la inundación). Adicionalmente los resultados demuestran una predominancia de los mecanismos de reemplazo de especies por sobre los de anidamiento en la organización de las comunidades con lo cual se cumple la predicción sobre la mayor contribución del recambio de especies que del anidamiento en la diversidad beta de las macrófitas. Sin embargo, a diferencia de los resultados obtenidos en investigaciones más tradicionales, en este trabajo se demuestra que a escala de paisaje, las variables ambientales locales no intervienen sobre los patrones de reemplazo especies en las comunidades de macrófitas, sino que estos son generados por otro conjunto de variables directamente relacionadas con el comportamiento hidrológico fluctuante propio de llanuras aluviales. En este sentido, la predicción acerca del recambio espacial siendo conducido por variables ambientales locales no puede ser aceptada. Por otro lado, las tres fracciones de la diversidad beta (beta total, reemplazo y anidamiento) fueron explicadas por los efectos del espacio, lo cual en términos de limitaciones a la dispersión, demuestra que en ríos con llanura aluvial los procesos neutrales no actúan como en los ecosistemas terrestres considerando distancias lineales (Landeiro y col., 2011), sino que actúan a lo largo de distancias por cursos de agua.

Los procesos espaciales comprenden un elemento importante en la mayoría de las comunidades ecológicas (Cottenie 2005; Soininen 2016). Si bien las proporciones de la variación explicadas por el espacio fueron relativamente bajas, las tres fracciones de la diversidad  $\beta$  consideradas ( $\beta$  total, reemplazo y anidamiento) fueron explicadas por el componente espacial. Bajos porcentajes de explicación es una característica común en estudios ecológicos que utilizan análisis de partición de la varianza (Landeiro y col., 2011; Melo y col., 2011; Soininen, 2014; Devercelli y col., 2016). Esto puede deberse a la imposibilidad de medir todas las variables ambientales existentes o al uso de matrices espaciales inadecuadas que no representen la dispersión de los organismos dentro del paisaje considerado (Melo y col., 2011). Sin embargo en este estudio, se evaluó la capacidad explicativa de cuatro estructuras espaciales alternativas previa al análisis de la partición de la varianza, reduciendo la probabilidad de que la variable espacial seleccionada (en este caso la distancia por el curso de agua) no represente la dispersión de las macrófitas dentro del sistema. De hecho, la hidrocoria es el principal mecanismo de dispersión de las plantas acuáticas (Sculthorpe, 1967). La variación puramente espacial en general es asociada a procesos estocásticos de dispersión al azar (Legendre y col., 2005), lo que sugiere primero, que procesos neutrales mediados por la dispersión desordenada entre las lagunas son un factor importante en la organización de las comunidades de macrófitas. Segundo, los resultados aquí obtenidos indican que en ríos de llanura aluvial los procesos neutrales actúan principalmente a lo largo de distancias por los cursos de agua. Y tercero, que al menos en el sector de la llanura aluvial aquí estudiada, los ensambles son estructurados por limitaciones a la dispersión que impiden a las macrófitas alcanzar ambientes con condiciones apropiadas. Esto se contrapone a la idea generalizada de que las macrófitas son poco limitadas por la dispersión (Sculthorpe, 1967; Santamaria, 2002; Chambers y col., 2008). De hecho, la mayoría de los trabajos que intentan explicar la distribución y composición de los ensambles de macrófitas en planicies de inundación utilizan los presupuestos de nichos (ej., Bini y col., 2001; Boschilia y col., 2008).

El componente espacial fue el único que explicó el anidamiento (3,9 %) de especies en las comunidades de macrófitas. La distancia puede generar patrones anidados debido a limitaciones en la dispersión de los organismos (Teoría neutral, (Hubbell, 2001)). Las especies que son buenas dispersoras se encontrarán en todos los ambientes, aun en los más alejados, mientras que las menos dispersivas se encontrarán

solo en los sitios más cercanos (Wright y col., 1998). Por ejemplo, las especies flotantes libres (por ej., *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) se dispersan más eficientemente y a mayores distancias por los cauces que muchas especies sumergidas (por ej., *Ceratophyllum demersum* L.) cuyas semillas en general no tienen un gran poder de flotación y se hunden rápidamente (Sculthorpe, 1967). De este modo, las comunidades de los sitios más alejados constituirán subsets de especies de las comunidades de los sitios más cercanos. De hecho, estudios sobre caracteres o rasgos funcionales asociados a la capacidad dispersiva de macrófitas hallaron que la ubicación geográfica de los ambientes en los que se encontraban las plantas estaba directamente relacionado con las diferentes habilidades dispersivas de las macrófitas (Capers y col., 2010).

La porción del reemplazo de especies explicada por el componente espacial fue del 4,7 %. En general el componente espacial de los ensamblajes aumenta con el incremento de la heterogeneidad física en el área estudiada ya que los paisajes más fragmentados y complejos tienen una mayor variabilidad en la biota debido a mayores limitaciones a la dispersión (Nekola y White, 1999). Las lagunas de llanuras aluviales están insertas en una matriz terrestre donde la conectividad de los sitios locales tiene una alta variabilidad tanto espacial como temporal (en comparación con los ambientes terrestres o marinos). En este sentido, es razonable esperar cierta influencia del componente espacial sobre el reemplazo. De hecho, varias macrófitas presentaron baja frecuencia de ocurrencia a lo largo del estudio (por ej., *Utricularia platensis* Speg., *Nitella* sp.), aunque otras tuvieron una amplia distribución (por ej., *L. peploides* se registró en el 100% de los sitios muestreados).

De la variación explicada en la diversidad  $\beta$  total (57,1 %), el 13,5 % correspondió al aspecto hidrogeomorfológico y el 9,7% al ambiental local, destacando la importancia de procesos de nicho o selección de especies en la estructuración de los ensamblajes de macrófitas. No obstante, las variables ambientales locales no se relacionaron ni con el reemplazo ni con el anidamiento, lo que sugiere que los procesos de selección de especies son conducidos por variables HGM, y no por variables ambientales a escala local. El modelo de selección de especies (species sorting) asume la existencia de mecanismos de compensación (trade offs) en las habilidades de las especies para desempeñarse bajo diferentes condiciones del ambiente (Leibold y col., 2004). Si bien la variación de las condiciones ambientales

locales entre los hábitats representa un mecanismo de selección adaptativa, la distribución de los rasgos biológicos entre las especies en el pool regional es determinada por procesos evolutivos que actúan en amplias escalas temporales (Leibold y col., 2004) como es la recurrencia de los disturbios asociados al ciclo hidrológico a lo largo de miles de años. Tal es así que numerosas especies de plantas que han evolucionado en sistemas de ríos-llanuras aluviales presentan adaptaciones que les permiten adecuarse a una amplia gama de condiciones del régimen pulsátil en ambas fases del ciclo hidrológico (Junk y Piedade, 1997; Neiff, 1999).

La variación HGM del reemplazo (11,7 %) estuvo representada por la relación de los ensambles con la conectividad de los ambientes, distancia al cauce principal del río, altitud de las lagunas y nivel del agua, variables estrechamente ligadas al disturbio físico ocasionado por el pulso. La influencia de las variables HGM sobre la distribución y estructuración de las comunidades de macrófitas es bien documentada (Azzella y col., 2014; Santos y Thomaz, 2007; Neiff y col., 2011). En cuanto a la conectividad, ésta puede incidir en el reemplazo de especies por medio de diversos efectos. Por ejemplo, en lagunas conectadas las especies sumergidas pueden verse afectadas por el aumento de la turbidez en la columna de agua o junto con las flotantes libres, ser perjudicadas por remoción mecánica debido al flujo (Zhang y col., 2015). Respecto de la altitud, las diferencias en la posición topográfica de las lagunas en distintos puntos de una planicie determinan diferente frecuencia, intensidad y duración de las fases de inundación y de sequía y, en consecuencia, afectan los organismos de forma distinta (Neiff, 1990). Las lagunas ubicadas a mayor altitud reciben menor influencia del agua de inundación y quedan sujetas a fuerzas estructuradoras locales que crean hábitats con características particulares (Thomaz y col., 2007). Algunas plantas, como ciertas especies sumergidas, que tienen una amplitud ecológica limitada y están confinadas a determinados tipos de hábitats pueden ser favorecidas en estos ambientes. En cambio, las lagunas que se encuentran a menor altitud están más sujetas a disturbios asociados a una mayor influencia de las oscilaciones periódicas del nivel del río. En estos sitios pueden verse favorecidas especies de nicho amplio como *L. peploides* que se adapta a los procesos de desecación, pero también soporta incrementos bruscos del nivel del agua (Neiff, 1975, 1979) y los disturbios asociados. Por otro lado, las diferentes distancias de las lagunas con respecto al río Paraná pueden implicar diferencias en la frecuencia o intensidad de

los disturbios físicos, los cuales pueden disminuir a medida que aumenta la distancia al río. Estas diferencias en los disturbios físicos puede generar una sustitución de especies con características fisiológicas diferentes (Tuomisto y col., 2003; Soininen y col., 2007) y contribuir al recambio de especies entre ambientes. Por ejemplo, algunas plantas arraigadas de hojas flotantes como *N. indica*, necesitan profundidades menores a los 3,5 m (Neiff y Poi de Neiff, 2003), por lo que solo se encontrarán en ambientes con esas características particulares, generalmente encontradas en lagunas interiores o más distantes del cauce principal (Drago, 2007). Por otro lado, la mayor cercanía al río puede promover en las lagunas la adquisición de algunas características lóxicas, como velocidades de corriente de cerca de  $1\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Drago, 2007). Esto puede afectar negativamente a las especies menos resistentes al flujo como algunas emergentes. Respecto al nivel del agua, tanto los períodos prolongados de inundación como las fases secas de los pulsos hidrológicos constituyen un poderoso factor de selección que condiciona la distribución de las plantas (Neiff, 1986, 1999). La entrada de agua de inundación y la magnitud de la fase hidrológica determina la concentración de sedimentos suspendidos, y por lo tanto la turbidez en lagunas, lo que puede desfavorecer a las macrófitas sumergidas que dependen de la luz subacuática para la fotosíntesis. En otros casos, las plantas presentan ecofenos propios para las fases de aguas bajas y de inundación que les permiten mantenerse durante todo el ciclo. Por ejemplo, *Hymenachne amplexicaulis* puede estar postrada cuando el nivel del agua es bajo o erguirse hasta dos metros sobre el agua durante el período de inundación, al igual que ocurre con otras plantas en grandes planicies aluviales (Neiff, 1979). Por lo tanto, a través de la regulación del disturbio (en el sentido que influyen sobre el momento en el que el agua de inundación ingresa en los ambientes particulares, o sobre el tiempo de residencia del agua en los distintos ambientes), las variables HGM pueden incidir en el proceso de ordenamiento o selección de especies entre ambientes.

A pesar de la complejidad de los ríos con llanura aluvial, donde la multiplicidad de factores, las interacciones entre las variables y la dinámica del pulso dificultan la interpretación de los sistemas ecológicos, los resultados de este trabajo indican que algunas características de la llanura aluvial del río Paraná Medio contribuyen a la prevalencia del reemplazo de las especies por sobre el anidamiento, con lo cual se cumple la primera predicción. Sin embargo, el reemplazo fue mejor explicado por la hidrogeomorfología, y las variables ambientales locales no se relacionaron con este

componente de la diversidad  $\beta$ , por lo que la segunda predicción no es aceptada. Las variables HGM regulan el disturbio físico ocasionado por el pulso hidrológico y por lo tanto los patrones de distribución de las especies entre los sitios. De esta manera, dependiendo de cuales sean los límites de tolerancia de las especies, las variables HGM, indirectamente pueden conducir los procesos de ensamblaje de las comunidades de macrófitas.

Los resultados de este trabajo contribuyen a la comprensión de los patrones de diversidad  $\beta$  en comunidades de macrófitas en sistemas de llanura aluvial. Por un lado, la separación de la diversidad  $\beta$  en los componentes reemplazo y anidamiento permitió una mejor comprensión de los mecanismos involucrados, ya que cada uno de ellos puede dar cuenta de procesos ecológicos diferentes que contribuyen a la diversidad  $\beta$  total. Por otro lado, los resultados obtenidos indicaron que la selección de especies es aparentemente influenciada por variables HGM y contrastan con lo obtenido con enfoques más tradicionales donde se consideran principalmente las influencias de las variables ambientales locales y las espaciales. Si bien la idea de selección de especies conducida por variables HGM requiere de mayores estudios, investigaciones recientes utilizando nuevos modelos estadísticos han demostrado que lo considerado anteriormente como comunidades estructuradas por las condiciones ambientales prevalentes, actualmente son apenas predecidas por las variables ambientales locales (Landeiro y col., 2012; Heino y col., 2015b). Esto demuestra la necesidad de profundizar el estudio de los mecanismos que generan la diversidad  $\beta$  en comunidades de macrófitas. La inclusión de variables adicionales en este tipo de estudios puede contribuir a mejorar la comprensión acerca de las distribuciones de las especies e incrementar el porcentaje de la variación explicada (Landeiro y col., 2012), más aun en sistemas altamente complejos como son los ríos con llanura aluvial.

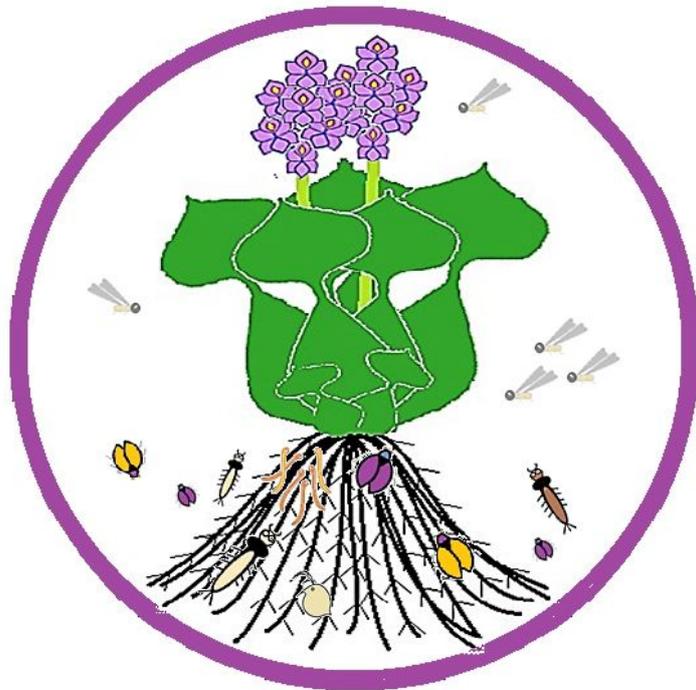
## **4.5 CONCLUSIÓN**

La composición de los ensambles de macrófitas varió entre los grados de conectividad de las lagunas, tanto en aguas bajas como en aguas altas, indicando que al menos en los ensambles aquí estudiados, la inundación no ocasiona una homogeneización en las comunidades. Por otro lado, la organización de las

comunidades de macrófitas en lagunas de la llanura aluvial del río Paraná Medio es atribuible a las influencias combinadas de procesos neutrales mediados por limitaciones a la dispersión, y procesos de ordenamiento o selección de especies. El reemplazo de especies fue el componente de la diversidad beta predominante con lo que se acepta la primera predicción (mayor contribución del recambio de especies que del anidamiento); y éste fue conducido por limitaciones a la dispersión y principalmente por disturbios físicos asociados al pulso hidrológico característico del área estudiada. De las variables que representan el ambiente, las hidromorfológicas directamente asociadas al disturbio del pulso hidrológico, fueron las más fuertes en la determinación del reemplazo de especies de los ensambles, mientras que las variables ambientales locales no se relacionaron con este componente. Estos resultados indican que, en términos de selección de especies, la distribución de las macrófitas en los ambientes de la llanura es controlada principalmente por filtros HGM asociados al pulso, y en menor proporción, por limitaciones a la dispersión, la cual tiene lugar principalmente por los cauces. Esto último está en oposición a la generalización de que las macrófitas son poco limitadas por la dispersión.

# CAPITULO 5

## COLONIZACIÓN DE SUSTRATOS FLOTANTES POR INVERTEBRADOS: EFECTO DEL ÁREA Y DISTANCIA A LA FUENTE DE DISPERSIÓN



## 5.1 INTRODUCCIÓN

La pérdida global de diversidad biológica ha inspirado la investigación de las relaciones entre la biodiversidad y su impacto en los ecosistemas. Actualmente existe consenso sobre la importancia de la biodiversidad para mantener la estabilidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Naeem y col., 1994; Tilman y Downing, 1994; Loreau y col., 2001). La diversidad es afectada por una variedad de factores como las interacciones bióticas (Nolby y col., 2015), la complejidad estructural del hábitat (Mormul y col., 2011), la distancia a la fuente de propágulos y el área disponible para la colonización (MacArthur y Wilson, 1967; Simberloff, 1974).

Se ha demostrado que la influencia de los factores que afectan la diversidad es diferente según la escalas consideradas (Crawley y Harral, 2001). Según la Teoría de Biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967), islas con áreas más grandes pueden contener más especies porque en general las poblaciones son también mayores y, así, están menos sujetas a extinciones. Por el contrario, islas distantes de la fuente de dispersión, tendrán menor riqueza debido a una reducción de la tasa de inmigración de los individuos colonizadores. Los patrones descritos por el concepto de Biogeografía de islas planteado por Mac Arthur y Wilson, inicialmente propuesto para islas oceánicas, fue extendido para varios ecosistemas acuáticos (ej., lagos), terrestres (ej., fragmentos forestales), así como para otros tipos de hábitats con diferentes tamaños y configuraciones (ej., parches de vegetación y parches de hábitats físicos).

Por otro lado, puede ocurrir que las variables que determinan la diversidad interaccionen entre ellas, afectando el equilibrio entre la inmigración y la extinción de las especies en las islas (Mormul y col., 2011). Es decir, que a distancias más cercanas a la fuente de dispersión, incluso los hábitats de menor área pueden soportar una riqueza elevada debido a una mayor tasa de inmigración; mientras que los hábitats más alejados de la fuente de dispersión, pero de mayor área, pueden soportar una mayor riqueza debido a una menor tasa de extinción y mayor disponibilidad de hábitats y recursos.

Las macrófitas acuáticas han sido consideradas componentes clave del hábitat en ambientes acuáticos, debido a su importancia como fuente de alimento (Poi de Neiff y Casco, 2003) y a su capacidad de aumentar la estructura de los hábitats acuáticos (Taniguchi y col., 2003; Taniguchi y Tokeshi, 2004). Tal es así que incrementos de la

riqueza y densidad de peces (Pelicice y col., 2005) e invertebrados (Rennie y Jackson, 2005) se han registrado dentro de stands de macrófitas. En particular, las raíces de macrófitas flotantes con sus detritos y perifiton asociados (Newman, 1991) constituyen un recurso y hábitat importante para invertebrados acuáticos. De hecho, elevadas diversidades y densidades de invertebrados son encontradas en raíces de plantas flotantes libres, como por ejemplo en *Eichhornia crassipes* (Poi de Neiff y Carignan, 1997; Marçal y Callil, 2008), a la cual intentamos simular en este estudio.

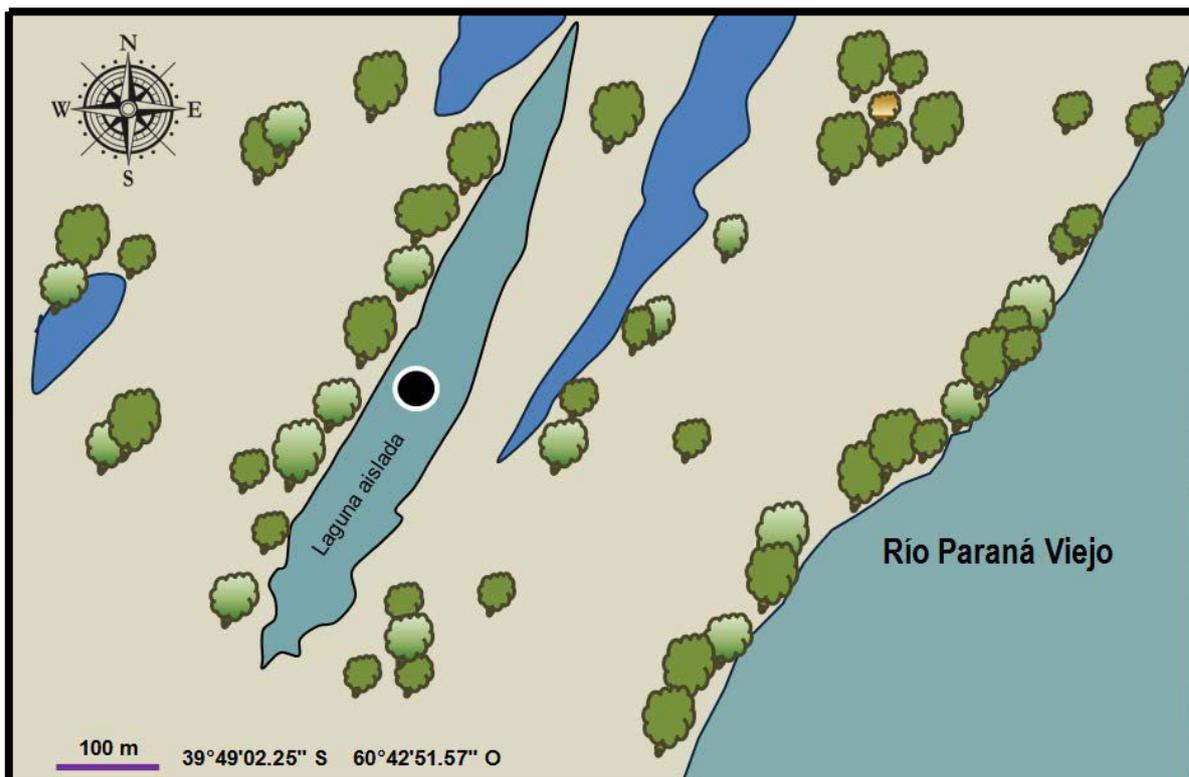
Algunos estudios realizados a diferentes escalas espaciales han abordado la influencia del área de hábitats sumergidos sobre la diversidad de organismos que colonizan tales hábitats (Roberts y Poore, 2006; Thomaz y col., 2008). También se ha estudiado la influencia de la distancia de hábitats sumergidos a fuentes proveedoras de propágulos, sobre la diversidad de organismos que colonizan dichos hábitats (Arrington y col., 2005). Sin embargo, los estudios que abordan la interacción entre esos dos factores son escasos (ej., Mormul y col., 2011).

Siguiendo el concepto de la teoría de Biogeografía de islas, el objetivo de este capítulo es evaluar la importancia de las macrófitas flotantes como agentes de dispersión de invertebrados dominantes asociados. Se contrasta la hipótesis de que la abundancia y riqueza de invertebrados son afectadas positivamente por el área y negativamente por la distancia a la fuente de propágulos y se presentan dos predicciones, (i) la riqueza de especies y la abundancia de los organismos aumentan con el área de los parches de macrófitas y (ii) la riqueza de especies y la abundancia de los organismos disminuyen con la distancia de los parches a la fuente de propágulos (considerando como fuente de invertebrados al stand de macrófitas de la zona litoral). Para esto se realizó un experimento de mesocosmos en una laguna aislada de la llanura aluvial del río Paraná Medio, en la cual sustratos artificiales simulando raíces de plantas flotantes fueron colocados en aros flotantes de 3 áreas distintas, y fijados a 3 distancias diferentes de la fuente de propágulos (*stand* de macrófitas de la zona litoral).

## **5.2 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **5.2.1 Área de estudio**

El estudio se realizó en una laguna aislada ( $31^{\circ}49'4.17''\text{S}$ ;  $60^{\circ}42'29.46''\text{O}$ ) de la llanura aluvial del río Paraná Medio (Fig. 5.1). El área superficial de la laguna es de aproximadamente 2,5 has., el perímetro de 943 m y la profundidad media de 1,25 m. Las márgenes de la laguna presentan una vegetación riparia dominada por arbustos y una zona litoral poco desarrollada dominada por *Eichhornia crassipes* y otras flotantes libres como *Salvinia* spp., *Azolla* sp., y emergentes como *Ludwigia peploides*, *Hydrocotyle ranunculoides* L. f. y *Myriophyllum aquaticum*.



**Figura 5.1** Esquema del área de estudio donde se observa la laguna aislada ( $31^{\circ}49'4.17''\text{S}$ ;  $60^{\circ}42'29.46''\text{O}$ ) en la que se realizó la experiencia (círculo oscuro).

### 5.2.2 Diseño experimental

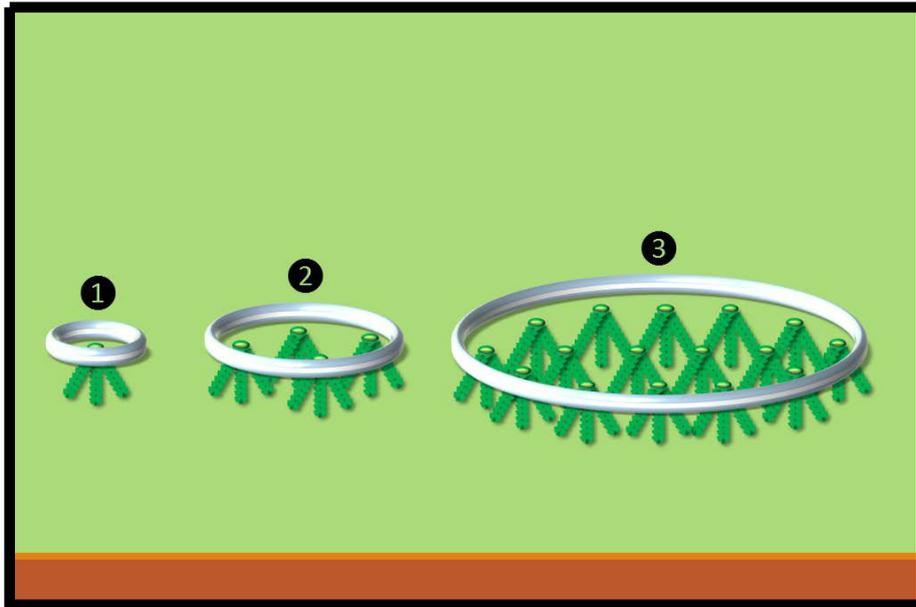
Se utilizaron sustratos artificiales para reducir los efectos de factores que son difíciles de controlar cuando se usan macrófitas naturales. Por ejemplo, el uso de sustratos artificiales permite controlar el área, textura, palatabilidad y composición química, los cuales son determinantes importantes de la colonización de invertebrados (Taniguchi y col., 2003; Elger y col., 2006) y representan potenciales interferencias de los factores que se pretenden medir en este trabajo (área y distancia a la fuente de

propágulos). Si bien en general se necesita más tiempo para colonizar exitosamente sustratos artificiales que sustratos naturales (Waters y col., 2005), se han encontrado patrones similares de riqueza, abundancia, diversidad y composición de especies entre sustratos naturales y artificiales (Piscart y col., 2006), lo que permite el uso de sustratos artificiales para verificar los atributos de la comunidad.

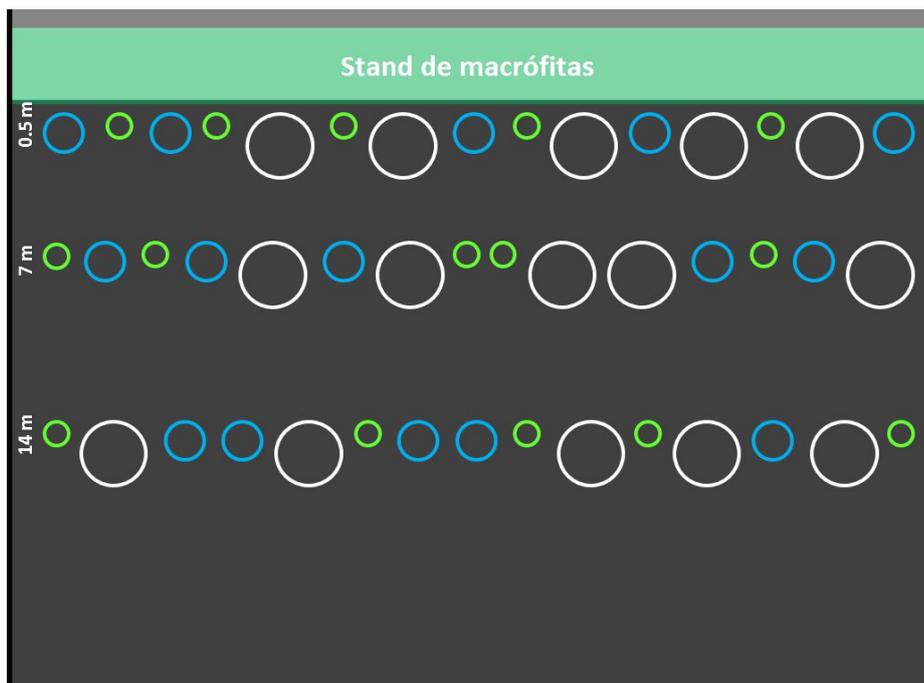
Como sustrato para simular las raíces de macrófitas se utilizaron guirnaldas plásticas de color verde. Cada raíz artificial estaba formada por tres fragmentos de guirnalda de 15 cm de largo unidos en uno de sus extremos. Las raíces artificiales fueron fijadas con hilo de tanza transparente en aros flotantes para asegurar que permanezcan sumergidas inmediatamente por debajo de la superficie del agua simulando raíces de *E. crassipes*. Los aros flotantes de área de 0,05 m<sup>2</sup>, 0,2 m<sup>2</sup>, 0,8 m<sup>2</sup>, contenían 1 raíz, 4 raíces y 16 raíces artificiales respectivamente (Figura 5.2). De esta forma, la manipulación del número de raíces y su disposición en aros de diferentes perímetros permitió controlar el área de los parches de macrófitas artificiales. Quince aros (5 réplicas de cada tamaño) fueron colocados a cada una de las 3 distancias a la fuente de propágulos (0,5m; 7m y 14m). Es decir que en cada una de las 3 distancias se fijaron en orden aleatorio, 5 aros pequeños, 5 aros medianos y 5 aros grandes, sumando 45 aros en total (15 por cada distancia) (Figuras 5.3 y 5.4).

El stand de macrófitas de la zona litoral, considerado aquí como la fuente de invertebrados, estaba colonizado principalmente por *Eichhornia crassipes* acompañada de otras especies como *Azolla* sp., *Salvinia* spp., *Hydrocotyle ranunculoides* y *Enydra anagalis* Gardner. *Eichhornia crassipes* es una macrófita flotante libre, dominante en muchos ambientes de la llanura de inundación del río Paraná Medio. Su raíz es densamente colonizada por invertebrados (Poi de Neiff y col., 2006; Rodríguez y col., 2010; Higuti y Martens, 2016) razón que nos permite considerar a las macrófitas de la zona litoral como fuente de invertebrados.

Las macrófitas litorales fueron contenidas con una red plástica con el fin de evitar la deriva de plantas desde el stand litoral hacia el interior de la laguna, pero con abertura de malla (2 x 5cm) que permitiera la dispersión de invertebrados. De este modo se aseguró que la dispersión de los invertebrados no ocurra como consecuencia del movimiento de las plantas dentro de la laguna.



**Figura 5.2** Esquema de la disposición de las raíces artificiales en los aros. Los números indican el área de los aros: 1)  $0,05 \text{ m}^2$ , 2)  $0,2 \text{ m}^2$  y 3)  $0,8 \text{ m}^2$ .



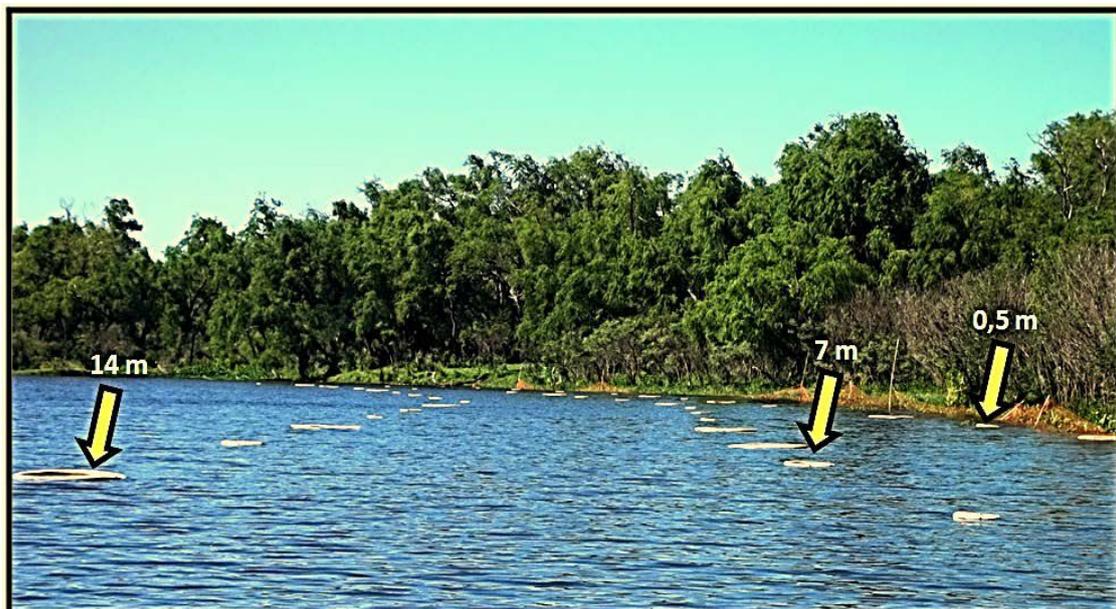
**Figura 5.3** Esquema de la disposición de los aros en cada una de las tres distancias a la fuente de propágulos (stand de macrófitas). Los círculos verdes, azules y blancos representan aros de  $0,05 \text{ m}^2$ ,  $0,2 \text{ m}^2$  y  $0,8 \text{ m}^2$  de área respectivamente.

Los siguientes factores abióticos se midieron al inicio, mitad y fin de la experiencia, en 3 puntos dentro de cada distancia: oxígeno disuelto, temperatura, conductividad y

pH (usando multiparámetro portátil Hanna®), profundidad y transparencia (con disco de Secchi); y al inicio y fin de la experiencia se colectó agua para nutrientes (siguiendo el procedimiento mencionado en el Capítulo 1).

Las raíces artificiales permanecieron *in situ* por 35 días, lo cual es tiempo suficiente para la colonización por invertebrados (Mormul y col., 2006, 2011).

Finalizada la experiencia, las raíces artificiales se colectaron con un tamiz de 250  $\mu\text{m}$  de abertura de malla, se almacenaron en bolsas plásticas y se fijaron en formol al 10%. En laboratorio se extrajeron los invertebrados, los cuales se preservaron en formol y se identificaron taxonómicamente con literatura especializada.



**Figura 5.4** Laguna en la que se condujo la experiencia de mesocosmos, donde se observan los aros flotantes dispuestos a 0,5m, 7m y 14 m de distancia del stand de macrófitas de la zona litoral.

### 5.2.3 Análisis de datos

Para evaluar si existía interacción entre el área y la distancia, se realizaron análisis de covarianza (ANCOVA) tomando a la distancia como co-variable. Este análisis se hizo individualmente para las siguientes variables respuesta: la abundancia total de invertebrados (número de organismos por parche de sustrato), la riqueza total de invertebrados (número de taxa por parche) y la abundancia de los grupos dominantes

(Chironomidae y Oligochaeta) que además presentan mecanismos de dispersión diferente (acuático y aéreo, y acuático respectivamente).

Para medir el efecto del área y la distancia sobre la abundancia y riqueza total de invertebrados, y sobre la abundancia de Chironomidae y Oligochaeta, se usaron regresiones lineales. También, se efectuaron regresiones lineales en cada una de las distancias individuales, para medir el efecto del área sobre la abundancia y riqueza del total de invertebrados, así como sobre la abundancia de Oligochaeta y Chironomidae.

Los datos de las variables explicativas y variables respuesta fueron transformados al  $\text{Log}_{10}(x+1)$ , y todos los análisis se efectuaron en el software XLSTAT versión 2008.6.07 (XLSTAT, 2008).

### **5.3 RESULTADOS**

Las variables abióticas fueron similares al inicio, tiempo medio y final de la experiencia (Tabla 5.1). Los valores de temperatura fueron compatibles con los meses de verano (23,6 – 28,4 °C), los valores de oxígeno medio estuvieron encima de 6 ppm. La conductividad media osciló entre 97 y 102  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , mientras que el pH se mantuvo alrededor de los 7,5.

Se registraron un total de 77316 invertebrados correspondientes a 44 taxa. La mayoría de los grupos tuvo una pequeña contribución, siendo los grupos más abundantes Chironomidae (67804 individuos, 87,7 %) y Oligochaeta (5496 individuos, 7,1 %) (Figura 5.5). Por esta razón, esos grupos también fueron analizados individualmente. En cuanto a las principales formas de dispersión, la abundancia de los grupos con dispersión aérea fue superior que la de grupos con dispersión acuática (Figura 5.6).

Los resultados obtenidos de la aplicación de ANCOVAs revelaron la ausencia de interacción entre el área y la distancia, para todas las variables respuesta consideradas individualmente (abundancia total F: 0,322 p: 0,726; riqueza F: 0,920 p: 0,407; abundancia de Chironomidae F: 0,452 p: 0,639 y abundancia de Oligochaeta F: 0,059 p: 0,943).

Las regresiones lineales indicaron que la abundancia y la riqueza total de invertebrados (Figura 5.7 A y B) así como la abundancia de Chironomidae analizados separadamente, fueron relacionadas positiva y significativamente con el área pero no con la distancia. La abundancia de Oligochaeta también fue relacionada significativamente con el área, pero el poder explicativo de esta variable fue muy bajo (Tabla 5.2).

En análisis parciales para cada distancia, la abundancia total de invertebrados así como la abundancia de Chironomidae se correlacionó positiva y significativamente con el área en las tres distancias. Para estos grupos, la relación positiva entre el área y la abundancia fue más débil a la distancia de 14m. La abundancia de Oligochaeta no se relacionó con el área en ninguna distancia, mientras que la riqueza total de invertebrados se relacionó positiva y significativamente con el área solo a la distancia de 7 m (Tabla 5.3).

**Tabla 5.1** Media y desviación estándar de las variables abióticas tomadas al inicio, tiempo medio y fin de la experiencia.

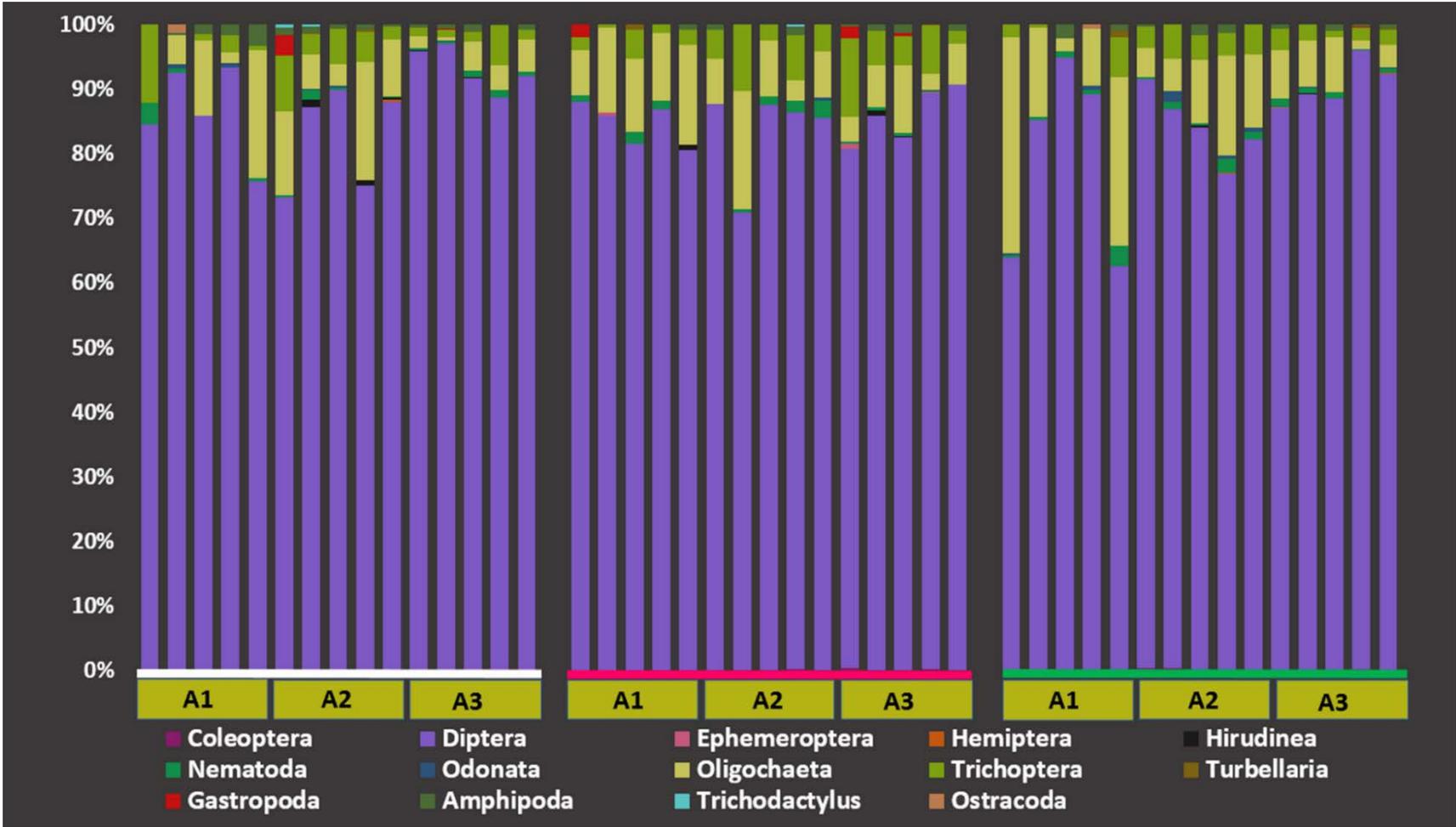
| Variables abióticas   | Inicio |     | Medio |     | Final |     |
|-----------------------|--------|-----|-------|-----|-------|-----|
|                       | Media  | ±SD | Media | ±SD | Media | ±SD |
| Temperatura (°C)      | 28,4   | 0,3 | 23,6  | 0,4 | 25,5  | 0,2 |
| Transparencia (cm)    | 37,3   | 3,0 | 33,7  | 4,5 | 32,0  | 0,9 |
| Oxígeno (ppm)         | 4,3    | 3,2 | 7,7   | 0,7 | 6,3   | 0,5 |
| Conductividad (µS/cm) | 102,6  | 0,3 | 101,2 | 0,3 | 97,3  | 0,3 |
| pH                    | 7,7    | 0,1 | 7,8   | 0,4 | 7,4   | 0,2 |

**Tabla 5.2** Coeficientes de determinación y significancia de las Regresiones Lineales para los efectos del área sobre la abundancia y riqueza del total de invertebrados y abundancia de Oligochaeta y Chironomidae analizados separadamente.

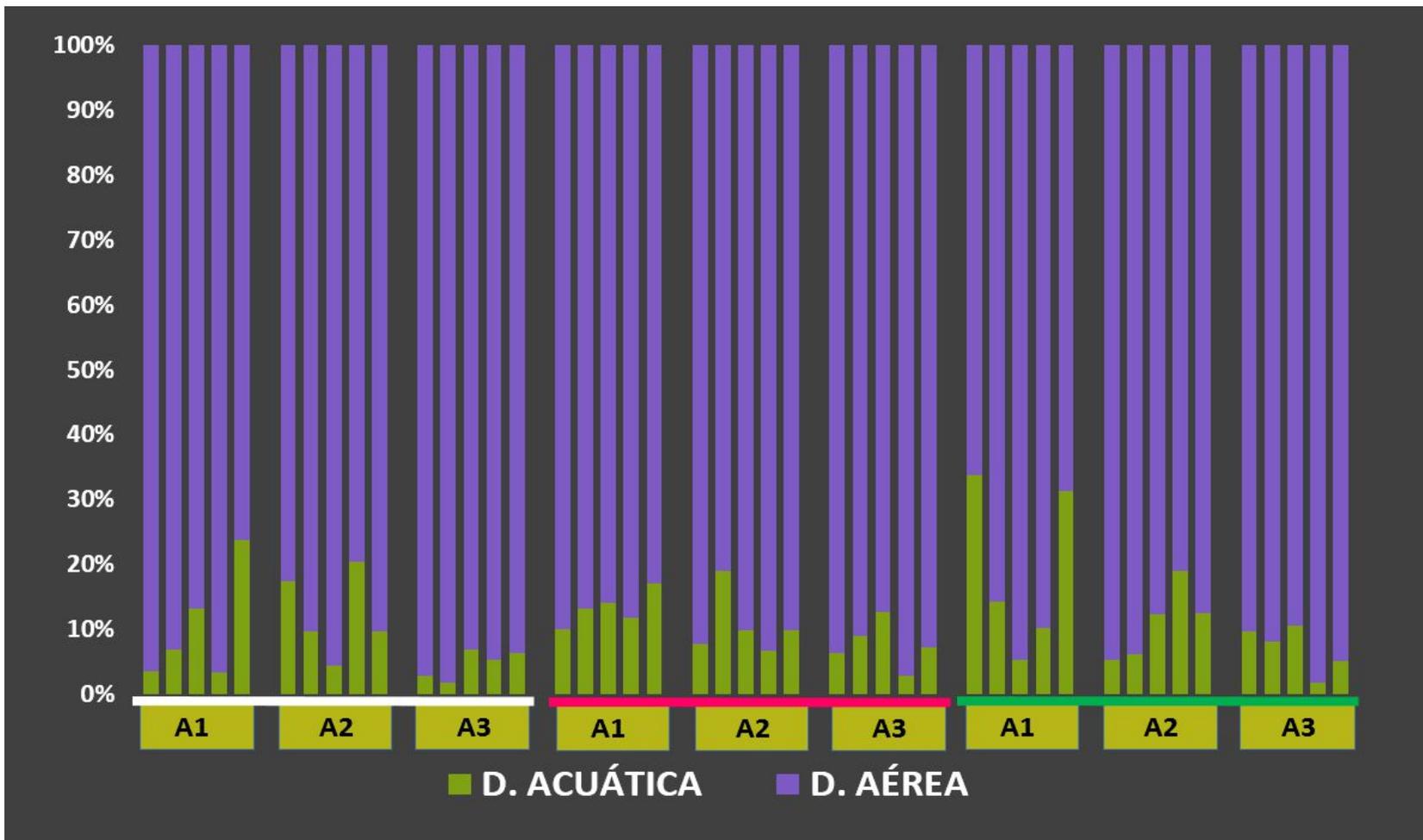
|                  | Total invertebrados |        |                |       | Oligochaeta    |       | Chironomidae   |        |
|------------------|---------------------|--------|----------------|-------|----------------|-------|----------------|--------|
|                  | Abundancia          |        | Riqueza        |       | Abundancia     |       | Abundancia     |        |
|                  | r <sup>2</sup>      | p      | r <sup>2</sup> | p     | r <sup>2</sup> | p     | r <sup>2</sup> | p      |
| <b>Área</b>      | 0,68                | <0,001 | 0,225          | 0,001 | 0,088          | 0,048 | 0,699          | <0,001 |
| <b>Distancia</b> | 0,012               | 0,46   | 0,033          | 0,232 | 0,03           | 0,258 | 0,016          | 0,412  |

**Tabla 5.3** Coeficientes de determinación y significancia de las Regresiones Lineales de cada distancia individual (0,5m, 7m y 14m), para evaluar los efectos del área sobre la abundancia y riqueza del total de invertebrados, y la abundancia de Oligochaeta y Chironomidae analizados separadamente.

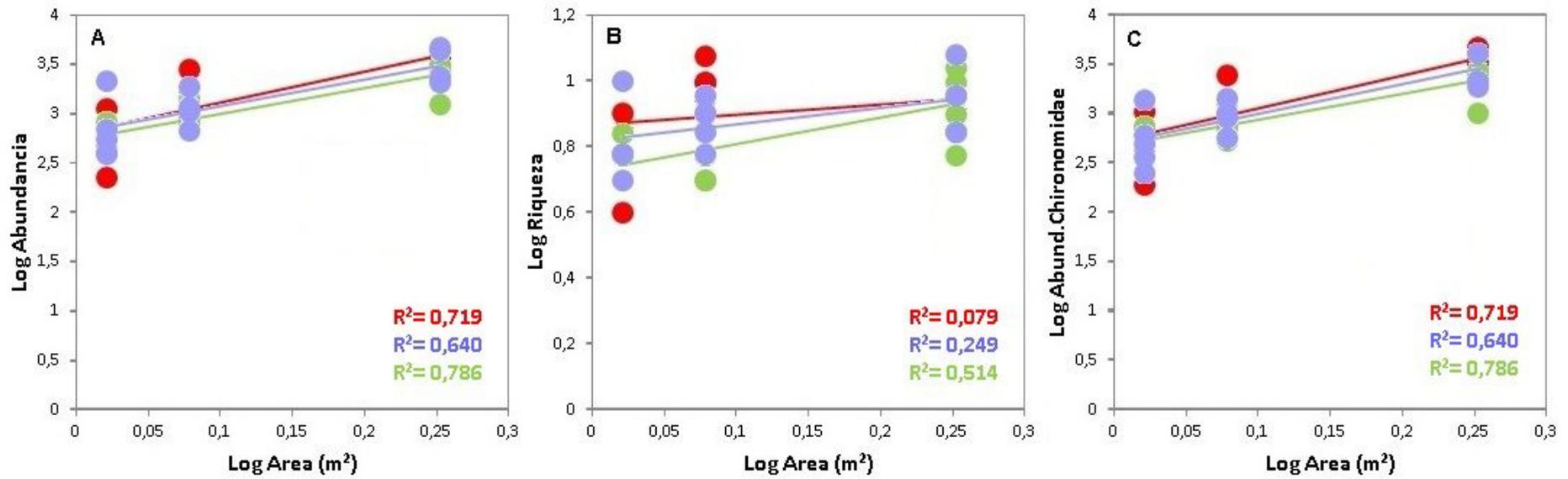
|              | Total invertebrados |         |                |        | Oligochaeta    |       | Chironomidae   |         |
|--------------|---------------------|---------|----------------|--------|----------------|-------|----------------|---------|
|              | Abundancia          |         | Riqueza        |        | Abundancia     |       | Abundancia     |         |
|              | r <sup>2</sup>      | p       | r <sup>2</sup> | p      | r <sup>2</sup> | p     | r <sup>2</sup> | p       |
| <b>0,5 m</b> | 0,719               | <0,0001 | 0,079          | 0,310  | 0,098          | 0,257 | 0,717          | <0,0001 |
| <b>7m</b>    | 0,787               | <0,0001 | 0,515          | 0,0003 | 0,225          | 0,074 | 0,763          | <0,0001 |
| <b>14m</b>   | 0,640               | 0,0003  | 0,250          | 0,058  | 0,047          | 0,438 | 0,708          | <0,0001 |



**Figura 5.5** Abundancias relativas de los principales grupos de invertebrados. Las líneas horizontales indican las distancias de 0,5m (blanco), 7 m (rosado) y 14 m (verde). Los recuadrados verdes indican el área de los aros (de menor a mayor: A1, A2, A3).



**Figura 5.6** Abundancia de invertebrados de dispersión acuática y aérea. Las líneas horizontales indican las distancias de 0,5m (blanco), 7 m (rosado) y 14 m (verde). Los recuadros verdes indican el área de los aros (de menor a mayor: A1, A2, A3).



**Figura 5.7** Relaciones entre el área y la abundancia total (A); entre el área y la riqueza de invertebrados (B) y entre el área y la abundancia de Chironomidae (C) a 0,5 m (rojo) 7 m (verde) y 14 m (lila).

## 5.4 DISCUSIÓN

En general, la abundancia y riqueza de invertebrados aumenta con el incremento del área, pero disminuye con el aumento de la distancia a la fuente de propágulos. Los resultados demostraron que islas de macrófitas de mayor área, presentaron mayor abundancia y riqueza de invertebrados como es previsto por la Teoría de Biogeografía de islas. También se demostró que los efectos del área y la distancia no siguen el mismo patrón para grupos diferentes de organismos, ya que la abundancia de los Oligochaeta no se relacionó con el área a ninguna distancia, mientras que las abundancias de los Chironomidae se relacionaron con el área en todas las distancias consideradas. Sin embargo, la distancia no afectó estos atributos y así solo se acepta la predicción sobre el efecto positivo del área sobre la abundancia y riqueza de invertebrados, pero se rechaza la predicción sobre que la abundancia y la riqueza de los organismos disminuyen con la distancia a la fuente de propágulos. Así, los resultados indican que las tasas de inmigración no siempre son un factor determinante de los ensambles de invertebrados en parches de macrófitas.

El área incidió en la abundancia total de invertebrados y específicamente de Chironomidae en las tres distancias consideradas, pero la abundancia de Oligochaeta en los análisis parciales no se relacionó con el área a ninguna distancia. Por otro lado, el área influyó sobre la riqueza de invertebrados sólo en el tratamiento a 7m.

La relación entre el aumento de la riqueza de especies con el incremento del área de una isla ha sido ampliamente estudiado en ecología (MacArthur y Wilson, 1963;1967; Simberloff, 1974; Krauss y col., 2004; Kalmar y Currie, 2006; Benassi y col., 2008). Por ejemplo, las islas más grandes exhiben menores tasas de extinción y representan una mayor disponibilidad de hábitats y recursos que las islas más pequeñas, lo que generalmente resulta en una mayor diversidad de especies en islas más grandes (MacArthur y Wilson, 1967). El área puede afectar la riqueza y abundancia de invertebrados por medio de varios mecanismos. Por ejemplo, en general la diversidad de hábitats aumenta en relación directa con el área (Kohn y Walsh, 1994; Kallimanis y col., 2008) de modo que si las islas más grandes pueden soportar una mayor diversidad de hábitats, más taxa con requerimientos diferentes podrán colonizar el hábitat, de modo que debería aumentar la riqueza y abundancia de invertebrados. En general,

también se ha encontrado una fuerte relación entre el área y la complejidad del hábitat a varias escalas espaciales (ej., McAbendroth y col., 2005; Ricklefs y Lovette, 1999; Thomaz y col., 2008). En este sentido, un aumento del área, acompañado de un aumento en la complejidad, puede incrementar las posibilidades de encontrar sitios de refugio al tiempo que disminuye el contacto visual entre los depredadores y sus presas (Dibble y col., 1997). De hecho, estudios manipulando la densidad de raíces de *E. crassipes* demostraron una reducción significativa de las tasas de depredación de dos especies de invertebrados por peces (Padial y col., 2009b). Finalmente, el aumento de la riqueza y abundancia de invertebrados con el área puede haber sido mediado por una mayor disponibilidad de alimento en islas más grandes. Es posible que hábitats más grandes contengan más microorganismos (algas, bacterias, microinvertebrados) que representan una fuente de alimento para otros invertebrados, lo que explica la mayor riqueza y abundancia encontrada en islas de mayor tamaño.

Sin embargo, el área no influyó por igual a todos los grupos analizados. En los análisis realizados en cada una de las distancias individuales, la abundancia total y la abundancia de Chironomidae se relacionaron positivamente con el área en las tres distancias, mientras que no se obtuvo ninguna relación entre la abundancia de Oligochaeta y el área en ninguna de las tres distancias consideradas. Una posible explicación puede relacionarse con la influencia de interacciones bióticas. Al respecto, se ha encontrado que la diversidad de invertebrados en lagunas es débilmente explicada por el tamaño del hábitat, pero en cambio es fuertemente determinada por las interacciones bióticas (Nolby y col., 2015). Más aun, se ha señalado como una deficiencia de la Teoría de Biogeografía de Islas el hecho de ignorar las interacciones bióticas que pueden influir en la biodiversidad, reduciendo potencialmente la capacidad de la teoría para predecir la diversidad basándose sólo en el tamaño del hábitat y la distancia a la fuente (Lomolino, 2000; Scheffer y col., 2006). En este sentido, es posible hipotetizar que la abundancia de los Oligochaeta haya sido controlada por la competencia y depredación debido a una mayor abundancia de depredadores o grupos competitivamente superiores en áreas mayores, diluyendo el efecto del área sobre la abundancia de este grupo. De hecho, hay fuertes evidencias de que los peces son menores en regiones tropicales, lo que hace que se concentren en regiones litorales resultando en una mayor presión de predación sobre los invertebrados (Teixeira de Mello y col., 2009; Iglesias y col., 2011).

En teoría, la tasa de migración desde la fuente de colonizadores a las islas disminuye al aumentar la distancia, por lo que se esperaría que la riqueza y abundancia de invertebrados sea menor en islas más alejadas. Sin embargo, ese patrón no fue encontrado en este estudio. Por el contrario, tanto la riqueza como la abundancia de invertebrados en cada isla varió independientemente de la distancia a la fuente. Así algunas islas, incluso las más cercanas, presentaron una riqueza y abundancia menor que islas de igual área pero más alejadas de la fuente de invertebrados. Estos resultados contrastan con los observados en otras lagunas de planicies, donde la distancia de la fuente de propágulos fue un importante determinante de la riqueza y abundancia de invertebrados (Mormul y col., 2011). La falta de efecto de la distancia en nuestro estudio puede haber ocurrido debido a la influencia de islas vecinas que también podrían funcionar como fuentes de colonizadores para otras islas. De hecho, se ha encontrado que el aislamiento insular depende no solo de la distancia al continente (en este caso al banco de macrófitas de la zona litoral) sino también de la presencia o ausencia de islas vecinas, y que su importancia aumenta con la distancia de la isla al continente (Kalmar y Currie, 2006). Las raíces de macrófitas flotantes con los detritos y perifiton asociados constituyen un recurso y hábitat importante para invertebrados acuáticos, pero al mismo tiempo representan una fuente de dispersión de invertebrados que colonizan otros hábitats dentro de un mismo ambiente (Lansac-Tôha y col., 2003). En consecuencia, dado que las islas experimentales estuvieron circundadas por otras islas, muchas de ellas posiblemente pueden haber actuado como vías para la colonización de las más alejadas, anulando el efecto de la distancia.

La falta de efecto de la distancia también puede ser parcialmente explicada por la dispersión aérea de la fase adulta de muchos de los taxa encontrados. Si bien la distancia utilizada en esta experiencia (0,5 a 14 m) representa una limitación para la dispersión de algunos invertebrados acuáticos, no lo es para la dispersión aérea de la fase adulta de muchos organismos cuyos estadios acuáticos fueron considerados aquí. Por ejemplo, la mayoría de las larvas acuáticas de Chironomidae presentan una baja eficiencia hidrodinámica para la natación (Trivinho-Strixino, 2014), pero algunos adultos tienen gran capacidad de dispersión (más de 1 km) como también ocurre en Ephemeroptera, Odonata, y Coleoptera (Bilton y col., 2001; Petersen y col., 2004; Macneale y col., 2005). Los adultos probablemente colocan sus huevos en sitios al azar, independientemente de la distancia a la que se encuentren y esto puede haber

contribuido a eliminar el efecto de la distancia sobre la abundancia y riqueza de invertebrados. Otros factores que posiblemente explican la ausencia de relación con la distancia son el efecto del viento y las olas, que son capaces de dispersar invertebrados en los ecosistemas acuáticos (Vanschoenwinkel y col., 2008; James y col., 2009). De hecho, durante el tiempo que duró la experiencia, hubo días particularmente ventosos lo que puede haber contribuido a dispersar los invertebrados entre los diferentes tratamientos de distancia.

## **5.5 CONCLUSIÓN**

Los resultados de este capítulo sugieren que mientras que la relación abundancia-área y riqueza-área responde a la predicción de la Teoría de Biogeografía de Islas, la ausencia de relación de dichos atributos con la distancia a las fuentes de propágulos indica que ésta no es un determinante importante en la dispersión de invertebrados asociados a sustratos artificiales que simulan raíces de plantas flotantes. Varios mecanismos posibles pueden explicar esto, uno de ellos sugiere que las habilidades de dispersión que son taxa-específicas juegan un rol importante en la colonización de las islas. Los resultados de este capítulo nos permiten concluir que el área de los parches de macrófitas es más importante que la distancia de éstos a las fuentes de dispersión de los invertebrados. Durante períodos de inundación, cuando el flujo del agua y la conectividad entre los ambientes aumenta, las plantas flotantes son transportadas por el agua hacia diferentes ambientes, actuando como agentes dispersores de invertebrados dentro de la llanura de inundación. Por lo tanto, independientemente de la distancia a la fuente, los parches de plantas acuáticas flotantes representan un medio de dispersión de los invertebrados acuáticos asociados y de esta manera pueden contribuir con el mantenimiento de la diversidad de invertebrados en ambientes de llanuras subtropicales. Estudios futuros deberían ser direccionados para testear si el patrón aquí encontrado ocurre solamente en lagunas de dimensiones reducidas, como la que se utilizó para este experimento, o si ese patrón se repite en todos los tipos de planicies aluviales.

# CAPITULO 6

## DISCUSIÓN GENERAL



## 6.1 DISCUSIÓN GENERAL

En el sector estudiado de la llanura aluvial del río Paraná Medio, a escala regional, el grado de conectividad de los ambientes y el período hidrológico son macro-factores clave que determinan la organización de los ensambles de macrófitas a través de diferentes atributos: riqueza, composición, diversidad beta y biomasa de grupos funcionales. La importancia del grado de conectividad sobre los patrones de riqueza y composición taxonómica de las macrófitas ha sido demostrado anteriormente en sistemas de ríos de llanura teniendo en cuenta en general una limitada escala espacial e incluyendo solo unos pocos ambientes (Neiff, 1979; Junk y col., 1989; Moncao y col., 2012; Rooney y col., 2013). En esta tesis por el contrario se realiza el estudio a una amplia escala regional incluyendo 28 ambientes de diferente tipo, analizados simultáneamente en cada nivel hidrológico. En coincidencia con lo descrito por Thomaz y col., (2007), generalmente las lagunas desconectadas están sujetas a fuerzas estructuradoras locales y menos expuestas al disturbio ocasionado por las inundaciones, por lo que tienden a ser diferentes (en relación a la morfometría, hidrología y otras variables limnológicas) entre sí y de otros cuerpos de agua con mayor grado de conectividad. Por lo tanto, los ensambles de macrófitas difieren entre los ambientes según el grado de conectividad, principalmente en aguas bajas tal como se encontró en este estudio. Así, el grado de conectividad es un fuerte estructurador de distintos atributos de la comunidad, tales como la composición taxonómica, la composición de grupos funcionales y los patrones de diversidad beta.

Durante aguas altas en cambio, se producen flujos horizontales desde el río a la llanura, aumentando el intercambio de agua, sedimentos y organismos entre los hábitats de la llanura (Neiff, 1990). En estudios realizados en otros sistemas de río-llanura aluvial (compilados en Thomaz y col., 2007; Bozelli y col., 2015), se ha determinado que las inundaciones incrementan la similitud de las características físicas, químicas y bióticas entre hábitats, conduciendo a la homogeneización de los ambientes y las comunidades dentro de la llanura. Sin embargo, en esta Tesis los resultados sobre la homogeneización de las comunidades difieren de lo encontrado en dichos estudios. De hecho, la fuerza del grado de conectividad sobre la composición de los ensambles (tanto en términos de unidades taxonómicas como en términos de biomasa de grupos funcionales) fue tal que la composición de los ensambles de

macrófitas difirió tanto entre aguas bajas y aguas altas, como entre ambientes con diferentes grados de conectividad durante la inundación, por lo que se desecha la hipótesis de homogeneización de la vegetación acuática durante aguas altas.

Diferencias en las variables hidrogeomorfológicas entre los ambientes pueden explicar las diferencias en la composición de macrófitas. Por ejemplo, lagunas con distintas altitudes sufrirán diferentes disturbios durante una misma inundación ocasionando diferentes cambios a nivel de las comunidades (Neiff, 1990). De hecho, durante el período de aguas altas, las macrófitas de algunos ambientes habían sido completamente eliminadas por el agua de inundación, mientras que en el mismo momento, en otros ambientes el agua de inundación aún no había llegado. Resultados similares fueron reportados por Mayora y col., (2013), quienes encontraron que la heterogeneidad de hábitats puede ser mayor durante el periodo de aguas altas sugiriendo que el efecto homogeneizador frecuentemente observado durante la inundación no debe ser generalizado para todas las comunidades y variables, al menos en este sector del río Paraná.

Además de la conectividad y el régimen hidrológico y las variables hidrogeomorfológicas, las macrófitas acuáticas son afectadas por una variedad de factores que actúan a escala local como los nutrientes del agua y sedimento, la luz subacuática, la pendiente y la profundidad (Bini y col., 1999; Wetzel 2001; Murphy y col., 2003; Kisson y col., 2013; Azzella y col., 2014). En estudios previos donde se evaluaron las relaciones entre las macrófitas acuáticas y diferentes variables ambientales (Murphy y col., 2003; Rooney y col., 2013; Neiff y col., 2014; Steffen y col., 2014) se demostró que la riqueza y la composición de los ensambles de macrófitas están relacionadas con características morfométricas, físicas y químicas de los cuerpos de agua y con el grado de conectividad de los ambientes con el río. Este estudio difiere de tales trabajos en dos aspectos principales. En primer lugar, a pesar de que el tramo medio del río Paraná es considerado el más rico en cuanto a la diversidad de especies (Neiff y col., 2014), la relación de los atributos de los ensambles de macrófitas con el grado de conectividad con el río, morfometría y factores abióticos combinados no había sido analizado en ambientes de este tramo del Paraná a escala de paisaje. Aquí se demuestra que distintas combinaciones de variables son necesarias para explicar diferentes atributos de los ensambles. La morfometría y las variables abióticas explicaron la riqueza de especies de macrófitas;

la morfometría y el grado de conectividad explicaron la composición de macrófitas; pero los nutrientes por sí solos explicaron la altura de las plantas. En segundo lugar, en esta tesis se demuestra la importancia del grado de exposición al viento, destacando que aun en lagunas pequeñas, esta variable morfométrica puede ser una determinante importante de la composición de los ensambles de plantas acuáticas.

La diversidad  $\beta$  ha sido ampliamente estudiada a través de la perspectiva de la teoría de nicho asumiendo que la distribución de las especies es fuertemente controlada por las variables ambientales locales (por ej., disponibilidad de nutrientes, profundidad, transparencia del agua) (Bini y col., 2001; Thomaz y col., 2009, Neiff y col., 2011). En los últimos años, además de las variables ambientales locales, se comenzó a incluir la dimensión espacial en los estudios de diversidad  $\beta$  (Cottenie, 2005) debido a la convicción de que detectar patrones espaciales es clave para entender los procesos ecológicos que estructuran la dispersión de los organismos (Jombart y col., 2009). Sin embargo, en general se han utilizado variables que describen la heterogeneidad ambiental principalmente a escala local, y se omiten otras variables ambientales que describen patrones a mayores escalas espaciales (Landeiro y col., 2012). En tal sentido, la innovación de este trabajo respecto de estudios anteriores radica en que aquí se combinaron variables ambientales locales, espaciales y variables hidrogeomorfológicas reguladoras del disturbio ocasionado por el pulso hidrológico, y se demuestra que a escala de paisaje, las variables hidrogeomorfológicas explican los patrones de diversidad beta con mayor fuerza que las variables ambientales locales, tradicionalmente usadas para explicar el ordenamiento de especies desde la perspectiva de nicho.

Las macrófitas acuáticas han sido consideradas componentes clave del hábitat en ambientes acuáticos debido a su importancia como fuente de alimento (Poi de Neiff y Casco, 2003) y a su capacidad de aumentar la estructura de los hábitats acuáticos (Taniguchi y col., 2003; Taniguchi y Tokeshi, 2004), y en consecuencia la biodiversidad de los sistemas acuáticos. De hecho, dentro de stands de macrófitas se han registrado incrementos de la riqueza y densidad de peces (Pelicice y col., 2005) e invertebrados (Rennie y Jackson, 2005). En esta tesis los resultados demostraron que islas de macrófitas de mayor área presentan mayor abundancia y riqueza de invertebrados como es previsto por la Teoría de Biogeografía de islas. Sin embargo, la distancia no afectó estos atributos indicando que las diferencias de tamaño de las

praderas acuáticas son más importantes que su distancia a los centros de dispersión de los invertebrados. Estos resultados contrastan con lo observado en otras lagunas de planicies, donde la distancia a la fuente de propágulos es un importante determinante de la riqueza y abundancia de invertebrados asociados a macrófitas sumergidas (Mormul y col., 2011).

# CAPITULO 7

## CONCLUSIONES GENERALES



## **7.1 CONCLUSIONES GENERALES**

El objetivo general de esta tesis fue determinar si los ensambles de macrófitas difieren según el tipo de ambiente de la llanura aluvial del río Paraná y temporalmente en relación al régimen hidrológico. Los resultados obtenidos en este trabajo nos permiten concluir que el grado de conectividad de los ambientes y el régimen hidrológico representan los macro-factores estructuradores más importantes que determinan las diferencias de los ensambles de macrófitas acuáticas en el sector estudiado de la llanura aluvial del río Paraná Medio.

El primer objetivo específico fue determinar los ensambles de macrófitas en relación al grado de conectividad de los ambientes. Diferentes resultados a lo largo de la tesis demuestran la importancia de la conectividad de los ambientes sobre los ensambles de macrófitas. Primero, en el Capítulo 2 se demuestra que durante el período de aguas bajas, la composición de las comunidades difiere entre los distintos grados de conectividad de los ambientes. Si bien la riqueza taxonómica no fue afectada por esta variable, se encontró una tendencia de la riqueza a ser menor en los cauces secundarios que en las lagunas, lo que sugiere alguna influencia de la conectividad sobre la riqueza. Segundo, en el capítulo 3, la composición de la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas fue fuertemente determinada por la conectividad de los ambientes. Y tercero, esta variable también fue responsable del patrón de la diversidad beta de las comunidades de macrófitas, como es señalado en el Capítulo 4. Estos resultados nos permiten concluir que en el sector de la llanura aluvial del río Paraná estudiada, la conectividad de los ambientes, es un macro-factor que estructura los ensambles de macrófitas a través de diferentes aspectos: composición, diversidad y biomasa de grupos funcionales.

El segundo objetivo específico fue evaluar las diferencias temporales en la composición de macrófitas según el régimen hidrológico. En el Capítulo 4 se demostró que la composición de las comunidades de macrófitas difiere a lo largo del período hidrológico tanto entre lagunas conectadas vs desconectadas, como entre lagunas con la misma conectividad. Además, también en el Capítulo 4, los análisis de la diversidad beta mostraron que el reemplazo de especies entre los ambientes de la llanura aluvial estuvo asociado, no solo al nivel del agua, sino también a otras variables directamente relacionadas al disturbio ocasionado por el régimen hidrológico (por ej., altitud y

distancia al cauce principal). Estos resultados nos llevan a la conclusión de que, el régimen hidrológico es otro macro-factor que conduce las diferencias en la composición de los ensambles de macrófitas, a través de los efectos de variables secundarias que determinan diferentes condiciones hidrológicas y físicas en el espacio y en el tiempo, posiblemente asociado a la complejidad espacio temporal que caracteriza la llanura estudiada. No obstante esta conclusión se limita a la composición en términos de especies individuales. En el Capítulo 3 se demostró que la composición de la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas no se relacionó con el hidoperíodo, lo que en parte puede sugerir que las macrófitas responden individualmente frente a los cambios ambientales, independientemente del grupo funcional que las incluya. La hipótesis planteada en relación a los objetivos 1 y 2 fue que en aguas bajas la composición de los ensambles de macrófitas presenta diferencias según el grado de conectividad, mientras que durante aguas altas la composición no difiere debido al proceso de homogeneización ambiental causado por la inundación. Los resultados mencionados permitieron aceptar la primer parte de la hipótesis (en aguas bajas la composición entre los grados de conectividad es diferente), pero no se puede aceptar la segunda parte de la hipótesis, debido a que incluso en aguas altas, los ensambles de macrófitas presentaron diferencias.

El tercer objetivo específico fue determinar los principales factores estructurantes a escala local y regional de los ensambles de macrófitas. La hipótesis que se planteó en relación a este objetivo fue que a escala local los factores estructurantes de los ensambles de macrófitas son el viento, la profundidad y la concentración de nutrientes, mientras que a escala regional lo es el régimen hidrológico y el grado de conectividad de los ambientes. En el capítulo 2, las principales variables a escala local que explicaron los atributos de los ensambles fueron variables físico-químicas y variables morfométricas. La riqueza de especies fue explicada por una combinación de factores: conductividad, nitrato, proporción de la radiación que llega al fondo y profundidad; mientras que la composición fue explicada por el fetch, profundidad y la distancia a la línea de costa. En el capítulo 3, las variables locales que influyeron en la biomasa de los grupos funcionales fueron la conductividad, la proporción de la radiación que llega al fondo y el nitrato. En el capítulo 4, el análisis de la diversidad beta total reveló que las variables ambientales locales que estructuraron las comunidades fueron el pH y aquellas relacionadas con la disponibilidad de nutrientes: materia orgánica del

sedimento, conductividad, nitrato y amonio. No obstante, ninguna de las variables locales explicó el reemplazo de especies ni el anidamiento. A escala regional, la conectividad fue un determinante importante de la composición de los ensambles (Capítulo 2), de la composición de la biomasa de los grupos funcionales (Capítulo 3) y de la diversidad beta de las macrófitas (Capítulo 4). Adicionalmente, otras variables hidrogeomorfológicas como nivel del agua, altitud, distancia al cauce principal y la distancia entre ambientes por el curso de agua, explicaron con fuerza la diversidad beta (Capítulo 4). En base a los resultados mencionados se puede decir que la hipótesis de que “a escala local los factores estructurantes de los ensambles de macrófitas son el viento, la profundidad y la concentración de nutrientes, mientras que a escala regional lo es el régimen hidrológico y el grado de conectividad de los ambientes” se acepta, pero las variables estructurantes de los ensambles de macrófitas van más allá de los mencionados en la hipótesis.

Si bien los factores que estructuran las comunidades varían con las variables respuesta consideradas, los resultados alcanzados en la presente Tesis nos permiten concluir que las variables locales más importantes son aquellas que representan la disponibilidad de nutrientes (conductividad, nitrato y amonio), y variables morfométricas que representan la diversidad de micro hábitats (profundidad, distancia a la línea de costa). A escala regional, puede decirse que las variables más importantes son aquellas que regulan el disturbio ocasionado por el pulso: conectividad, nivel hidrométrico, altitud, distancia al cauce principal y distancia entre ambientes por el curso de agua. Así, cualquier macrofactor que altere los patrones de conectividad y de hidrografía, como por ejemplo las alteraciones en la precipitación pluviométrica causada por cambios globales o cambios en el flujo del agua por la construcción de represas, ciertamente ocasionará impactos sobre varios atributos de la diversidad y de la composición de los ensambles de macrófitas.

En términos generales se puede concluir que los ensambles de las macrófitas son determinados por diversos factores operando a diversas escalas, posiblemente relacionado a la alta heterogeneidad ambiental y complejidad de la llanura aluvial del río Paraná Medio.

El cuarto objetivo específico fue evaluar la influencia de las variables abióticas y morfométricas sobre los cambios en la biomasa en tipos funcionales de macrófitas.

Los resultados presentados en el Capítulo 3 fueron contundentes: la conectividad fue la variable más importante en explicar la biomasa de las macrófitas. Otras variables (conductividad,  $k_{est}$  y nitrato) en conjunto con la conectividad se relacionaron de diferente manera con los distintos grupos funcionales, con que se aceptó la hipótesis acerca de que la biomasa de los grupos funcionales de macrófitas son influidos de diferente manera por los factores limnológicos y morfométricos. La ausencia de relación de la biomasa de grupos funcionales con muchas variables predictoras puede deberse a que la elevada plasticidad a nivel de especies dentro de un mismo grupo funcional, atenúa la influencia de las variables explicativas sobre los grupos como un todo.

El quinto y último objetivo específico fue evaluar la importancia de las macrófitas flotantes como agentes de dispersión de invertebrados dominantes asociados. Los resultados presentados en el Capítulo 5 demostraron que los parches de las macrófitas flotantes libres son importantes agentes dispersivos de los invertebrados acuáticos, y que la riqueza y la abundancia de los invertebrados asociados están relacionadas al área de los parches, pero no a la distancia a la fuente de propágulos. Las posibles causas de la ausencia de relación entre la distancia y la abundancia y riqueza de invertebrados pueden ser la presencia de invertebrados alados, la migración de invertebrados entre los parches experimentales y el movimiento del agua ocasionado por el viento, asociado a las reducidas dimensiones de la laguna. Así, la hipótesis de que las islas de macrófitas más cercanas a la fuente de propágulos y con mayor área presentan un ensamble de invertebrados con mayor diversidad que las más lejanas se aceptó solo parcialmente. Los resultados sugieren que independientemente de la localización en las lagunas, los parches de macrófitas representan un medio de dispersión de invertebrados dentro de los ambientes y de esta manera pueden contribuir con el mantenimiento de la diversidad en sistemas de ríos-llanuras aluviales.

## BIBLIOGRAFÍA

- Amsler, M.L.; Drago, E.C. y Paira, A.R. (2007). *Fluvial sediments: Main channel and floodplain interrelationships*. En: *Middle Parana River: Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer, Berlin, Alemania, p. 123-142.
- Anderson, M.J. (2001). *A new method for non-parametric multivariate analysis of variance*. *Austral Ecol.* 26: 32–46.
- Anderson, M.J. y Willis, T.J. (2003). *Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology*. *Ecology* 84: 511–525.
- Anderson, M.J.; Gorley, R. N. y Clarke, K.R. (2008). *Permanova+ for PRIMER*.
- Arrington, D.A.; Winemiller, K.O. y Layman, C.A. (2005). *Community assembly at the patch scale in a species rich tropical river*. *Oecologia* 144: 157–167.
- Azza, N.; van de Koppel, J.; Denny, P. y Kansime, F. (2007). *Shoreline vegetation distribution in relation to wave exposure and bay characteristics in a tropical great lake, Lake Victoria*. *J. Trop. Ecol.* 23: 353–360.
- Azzella, M.M.; Bolpagni, R. y Oggioni, A. (2014). *A preliminary evaluation of lake morphometric traits influence on the maximum colonization depth of aquatic plants*. *J. Limnol.* 73: 400–406.
- Barbieri, R.; Esteves, F.A. y Reid, J.W. (1984). *Contribution of two macrophytes to the nutrient budget of Lobo Reservoir, São Paulo, Brazil*. *Verhandlungen des Int. Verein Limnol.* 22: 1631–1635.
- Barbosa, M.V.M.; Kobayashi, J.T. y Pelicice, F.M. (2014). *Morphometric and biotic variables as potential predictors of *Ludwigia sedoides* (Humb. & Bonpl.) Hara in a large Amazonian reservoir*. *Ann. Limnol. J. Limnol.* 50: 163–171.
- Barko, J.W. y Smart, R.M. (1978). *The growth and biomass distribution of two emergent freshwater plants, *Cyperus esculentus* and *Scirpus validus*, on different sediments*. *Aquat. Bot.* 5: 109–117.
- Barko, J.W. y Smart, R.M. (1983). *Effects of organic-matter additions to sediment on the growth of aquatic plants*. *J. Ecol.* 71: 161–175.
- Baselga, A. (2010). *Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity*. *Global Ecol. Biogeogr.* 19: 134–143.
- Baselga, A. (2012). *The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness*. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21: 1223–1232.
- Baselga, A.; Jiménez-Valverde, A. y Niccolini, G. (2007). *A multiple-site similarity measure independent of richness*. *Biol. Lett.* 3: 642–645.
- Benassi, G.; Battisti, C. y Luiselli, L. (2008). *KCommunity Ecol.* 8: 229–237.
- Bilton, D.T.; Freeland, J.R. y Okamura, B. (2001). *Dispersal in freshwater invertebrates*. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32: 159–181.

- Bini, L.M. (1996). *Influência do pulso de inundação nos valores de fitomassa de três espécies de macrófitas aquáticas na planície de inundação do alto rio Paraná*. *Arq. Biol. e Tecnol.* 39: 715–721.
- Bini, L.M.; Thomaz, S.M. y Souza, D.C. (2001). *Species richness and beta-diversity of aquatic macrophytes in the Upper Parana River floodplain*. *Arch. Fur Hydrobiol.* 151: 511–525.
- Bini, L.M.; Thomaz, S.M., Murphy, K.J. y Camargo, A.F.M. (1999). *Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil*. *Hydrobiologia* 415: 147–154.
- Blanchet, F.G.; Legendre, P. y Borcard, D. (2008). *Forward selection of explanatory variables*. *Ecology* 89: 2623–2632.
- Bonetto, C.; Decabo, L.; Gabellone, N.; Vinocur, A.; Donadelli, J. y Unrein, F. (1994). *Nutrient dynamics in the deltaic floodplain of the lower Paraná river*. *Arch. Fur Hydrobiol.* 131: 277–295.
- Borcard, D. y Legendre, P. (2002). *All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices*. *Ecol. Modell.* 153: 51–68.
- Borcard, D.; Gillet, F. y Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. *Numer. Ecol. with R*. (Eds.: Gentleman, R.; Hornik, K. y Parmigiani, G.G.) Springer, New York.
- Bornette, G. y Puijalon, S. (2011). *Response of aquatic plants to abiotic factors: a review*. *Aquat. Sci.* 73: 1–14.
- Bornette, G.; Amoros, C. y Lamouroux, N. (1998). *Aquatic plants diversity in riverine wetlands: the role of connectivity*. *Freshw. Biol.* 39: 267–283.
- Boschilia, S.M.; Oliveira, E.F. y Thomaz, S.M. (2008). *Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain*. *Oecologia* 156: 203–214.
- Bozelli, R.L.; Thomaz, S.M.; Padial, A.A.; Lopes, P.M. y Bini, L.M. (2015). *Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system*. *Hydrobiologia* 753: 233–241.
- Brinson, M.M. (1993). *A hydrogeomorphic classification for wetlands*. Technical Report, Wetlands Research Program WRP-DE-4, Washington, U.S.
- Burkart, A. (1957). *Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del río Paraná*. *Darwiniana* 11: 457–561.
- Burkart, A. (1969). *Flora Ilustrada de Entre Ríos (Argentina)*. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Burkart, A. (1974). *Flora Ilustrada de Entre Ríos (Argentina)*. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Burkart, A. (1979). *Flora Ilustrada de Entre Ríos (Argentina)*. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference:*

*A Practical information - Theoretic Approach*. Springer, New York.

Cabrera, A.L. (1968). *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. INTA, Buenos Aires, Argentina.

Canfield, D.E.; Langeland, K.A.; Linda, S.B. y Haller, W.T. (1985). *Relations between water transparency and maximum depth of macrophyte colonization in lakes*. *J. Aquat. Plant Manag.* 23: 25–28.

Capers, R.S.; Selsky, R. y Bugbee, G.J. (2010). *The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities*. *Freshw. Biol.* 55: 952–966.

Carignan, R. y Neiff, J.J. (1992). *Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná river (Argentina) dominated by the water hyacinth *Eichhornia crassipes**. *Biogeochemistry* 17: 85–121.

Casco, S.L. (2003). *Distribución de la vegetación fluvial y su relación con el régimen de pulsos en el bajo Paraná*. En: *Temas de la Biodiversidad del Litoral* (Ed. Aceñolaza, F.) Magna, Tucumán, Argentina, p. 5–12.

Chambers, P.A. y Kalff, J. (1985). *Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to secchi depth*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 701–709.

Chambers, P.A.; Prepas, E.E.; Hamilton, H.R. y Bothwell, M.L. (1991). *Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters*. *Ecol. Appl.*, 1:249–257.

Chambers, P.A.; Lacoul, P., Murphy, K.J. y Thomaz, S.M. (2008). *Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater*. *Hydrobiologia* 595: 9–26.

Chao, A. y Shen, T.J. (2009). *SPADE (Species Prediction and Diversity Estimation)*. Programa y Guía de usuario disponible en <<http://chao.stat.nthu.edu.tw>>.

Clarke, K.R. y Ainsworth, M. (1993). *A method of linking multivariate community structure to environmental variables*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92: 205–219.

Clarke, K.R. y Gorley, R.N. (2001). *PRIMER v6 PRIMER-E*. Plymouth; UK.

Colwell, R.K. (2013). *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9. Programa y Guía de usuario disponible en <<http://purl.oclc.org/estimates>>

Connell, J.H. (1978). *Diversity in tropical rain forests and coral reefs*. *Science*. 199: 1302–1310.

Cottenie, K. (2005). *Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics*. *Ecol. Lett.* 8: 1175–1182.

Crawley, M.J. y Harral, J.E. (2001). *Scale dependence in plant biodiversity*. *Science*. 291: 864–868.

Crist, T.; Veech, J.A.; Gering, J.C. y Summerville, G.S. (2003). *Partitioning Species Diversity across Landscapes and Regions: A Hierarchical Analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$ , and  $\gamma$*

*Diversity. Am. Nat.* 162: 734–743.

Cronk, J.K. y Fennessy, M.S. (2001). *Wetland Plants: Biology and Ecology*. Lewis Publishers, New York.

Crossley, M.N.; Williams, R.R. y Wearing, A.H. (2002). *The interaction of water flow and nutrients on aquatic plant growth. Hydrobiologia* 489: 63–70.

Devercelli, M.; Scarabotti, P.; Mayora, G.; Schneider, B. y Giri, F. (2016). *Unravelling the role of determinism and stochasticity in structuring the phytoplanktonic metacommunity of the Paraná River floodplain. Hydrobiologia* 764: 139–156.

Diaz, S. y Cabido, M. (2001). *Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends Ecol. Evol.* 16: 646–655.

Dibble, E.D.; Dick, G.O. y Killgore, K.J. (1997). *Measurements of plant architecture in seven aquatic plants. J. Freshw. Ecol.* 12: 311–318.

Doyle, R.D. (2001). *Effects of waves on the early growth of Vallisneria americana. Freshw. Biol.* 46: 389–397.

Drago, E.C. (1981). *Grados de conexión y fases hidrológicas en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná (Argentina). Ecología* 6: 27–33.

Drago, E.C. (2007). *The physical dynamics of the river-lake floodplain system*. En: *The Middle Parana River: Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.). Springer, Berlin, Alemania, p. 83–122.

Drago, E.C.; de Drago, I.E.; Oliveros, O.B. y Paira, A.R. (2003). *Aquatic habitats, fish and invertebrate assemblages of the Middle Parana River. Amaz. Oecologia Reg. Syst. Fluminis Amaz.* 17: 291–341.

Duarte, C.M. y Kalff, J. (1986). *Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities. Limnol. Oceanogr.* 31: 1072–1080.

Elger, A.; Barrat-Segretain, M.H. y Willby, N.J. (2006). *Seasonal variability in the palatability of freshwater macrophytes: a case study. Hydrobiologia* 570: 89–93.

Esteves, F.A. (1998). *Fundamentos de Limnologia*. (Ed.: Esteves, F.A.) Interciência, Río de Janeiro, Brasil.

Esteves, R.A., y Barbieri, R. (2011). *A Radiação Solar e seus Efeitos em Ecossistemas Aquáticos Continentais*. En: *Fundamentos de Limnologia*, (Ed.: Esteves, F.A.) Interciência, Río de Janeiro, Brasil, p. 137–166.

Franceschi, E.A. y Lewis, J.P. (1979). *Notas sobre la vegetación del valle santafesino del Río Paraná (República Argentina). Ecosur* 6: 55–82.

Franceschi, E.A.; Prado, D.E. y Lewis, J.P. (1985). *Comunidades vegetales y mapa de vegetación de la reserva “El Rico” e islas aledañas (Provincia de Santa Fe, República Argentina). Univ. Nac. Rosario. Rosario, Santa Fe.*

Franceschi, E.A.; Torres, P.S., y Lewis, J.P. (2010). *Diversidad de la vegetación durante su recuperación tras una creciente extraordinaria del Río Paraná Medio*

- (Argentina). *Rev. Biol. Trop.* 58: 707–716.
- French, T.D. y Chambers, P.A. (1996). Habitat partitioning in riverine macrophyte communities. *Freshw. Biol.* 36: 509–520.
- Fu, H.; Zhong, J.Y.; Yuan, G.X.; Ni, L.Y.; Xie, P. y Cao, T. (2014). *Functional traits composition predict macrophytes community productivity along a water depth gradient in a freshwater lake.* *Ecol. Evol.* 4: 1516–1523.
- Gaston, K.J. Davies, R.G.; Orme, C.D.; Olson, V.A., Thomas; G.H., Ding, T.S.; Rasmussen, P.C.; Lennon, J.J.; Bennett, P.N.; Owens, I.P.F. y Blackburn, T.M. (2007). *Spatial turnover in the global avifauna.* *Proceeding R. Soc.* 274: 1567–1574.
- Giblin, S.M.; Houser, J.N.; Sullivan, J.F.; Langrehr, H.A.; Rogala, J.T. y Campbell, B.D. (2014). *Thresholds in the Response of Free-Floating Plant Abundance to Variation in Hydraulic Connectivity, Nutrients, and Macrophyte Abundance in a Large Floodplain River.* *Wetlands* 34: 413–425.
- Greenberg, A.E.; Trussell, R.R. y Clesceri, L.S. (1985). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater.* American Public Health Association, Washington.
- Greenway, M. (2007). *The Role of Macrophytes in Nutrient Removal using Constructed Wetlands.* En: *Environmental Bioremediation Technologies*, (Eds.: Singh, S.N. y Tripathi, R.D.). Springer, Berlin, p. 331–351.
- Grime, J.P. (1974). *Vegetation classification by reference to strategies.* *Nature* 250: 26–31.
- Hammer, O.; Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis.
- Harrison, S.; Ross, S.J. y Lawton, J.H. (1992). *Beta-diversity on geographic gradients in Britain.* *Ecology* 61: 151–158.
- Heino, J., Melo, A.S. y Bini, L.M. (2015a). Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshw. Biol.* 60: 223–235.
- Heino, J.; Melo, A. S.; Siqueira, T.; Soininen, J.; Valanko, S. y Bini, L.M. (2015b). *Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects.* *Freshw. Biol.* 60: 845–869.
- Henry-Silva, G.G.; Camargo, A.F.M. y Pezzato, M.M. (2008). *Growth of free-floating aquatic macrophytes in different concentrations of nutrients.* *Hydrobiologia* 610: 153–160.
- Higuti, J. y Martens, K. (2016). *Invasive South American floating plants are a successful substrate for native Central African pleuston.* *Biol. invasions* 18: 1191–1201.
- Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey, p. 392.

- Iglesias, C.; Mazzeo, N.; Meerhoff, M.; Lacerot, G.; Clemente, J. M.; Scasso, F.; Kruk, C.; Goyenola, G.; García-Alonso, J.; Amsinck, S.L.; Paggi, J.C.; José de Paggi, S. y Jeppesen, E. (2011). *High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish exclosures and surface sediments*. *Hydrobiologia* 667: 133–147.
- Iriondo, M.H. (2007). *Geomorphology*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, J.) Springer, Berlin, Alemania, p. 33–52.
- Iriondo, M.H. y Paira, A.R. (2007). *Physical geography of the basin*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, J.) Springer, Berlin, Alemania, p. 7–31.
- James, A.B.W.; Dewson, Z.S. y Death, R.G. (2009). *The influence of flow reduction on macroinvertebrate drift density and distance in three New Zealand streams*. *J. North Am. Benthol. Soc.* 28: 220–232.
- James, C.; Fisher, J.; Russell, V.; Collings, S. y Moss, B. (2005). *Nitrate availability and hydrophyte species richness in shallow lakes*. *Freshw. Biol.* 50: 1049–1063.
- Johnson, J.B. y Omland, K.S. (2004). *Model selection in ecology and evolution*. *Trends Ecol. Evol.* 19: 101–108.
- Johnston, C.A. y Brown, T.N. (2013). *Water chemistry distinguishes wetland plant communities of the Great Lakes coast*. *Aquat. Bot.* 104: 111–120.
- Jombart, T.; Dray, S. y Dufour, A.B. (2009). *Finding essential scales of spatial variation in ecological data: a multivariate approach*. *Ecography*. 32: 161–168.
- Junk, W. y Piedade, M.T. (1997). *Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants*. En: *The central Amazon Floodplain: Ecology of a pulsing system* (Ed.: W. Junk) Springer, Berlin, Alemania, p. 148–185.
- Junk, W.J.; Bayley, P.B. y Sparks, R.E. (1989). *The Flood Pulse Concept in river-floodplain systems*. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 110–127.
- Kallimanis, A.S.; Mazaris, A.D.; Tzanopoulos, J.; Halley, J.M.; Pantis, J.D. y Sgardelis, S.P. (2008). *How does habitat diversity affect the species-area relationship?* *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17: 532–538.
- Kalmar, A. y Currie, D.J. (2006). *A global model of island biogeography*. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15: 72–81.
- Karignan, R. y Kalff, J. (1980). *Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments?* *Science*. 207: 987–989.
- Kettenring, K.M.; Gardner, G. y Galatowitsch, S.M. (2006). *Effect of light on seed germination of eight wetland Carex species*. *Ann. Bot.* 98: 869–874.
- Kissoon, L.T.T.; Jacob, D.L.; Hanson, M.A.; Herwig, B.R.; Bowe, S.E. y Otte, M.L. (2013). *Macrophytes in shallow lakes: Relationships with water, sediment and watershed characteristics*. *Aquat. Bot.* 109: 39–48.

- Kohn, D.D. y Walsh, D.M. (1994). *Plant species richness-the effect of island size and habitat diversity*. *J. Ecol.* 82: 367–377.
- Krauss, J.; Klein, A.M.; Steffan-Dewenter, I. y Tschardtke, T. (2004). *Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands*. *Biodivers. Conserv.* 13: 1427–1439.
- Lacoul, P. y Freedman, B. (2006a). *Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems*. *Environ. Rev.* 14: 89–136.
- Lacoul, P. y Freedman, B. (2006b). *Relationships between aquatic plants and environmental factors along a steep Himalayan altitudinal gradient*. *Aquat. Bot.* 84: 3–16.
- Lampert, W. y Sommer, U. (1997). *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, New York.
- Landeiro, V.L.; Magnusson, W.; Melo, A.S.; Espírito-Santo, M.V. y Bini, L.M. (2011). *Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results?* *Freshw. Biol.* 56: 1184–1192.
- Landeiro, V.M.; Bini, L.M.; Melo, A.S.; Oliveira Pes, A.M. y Magnusson, E.M. (2012). *The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages*. *Freshw. Biol.* 57: 1535–1759.
- Lansac-tôha, F.A.; Velho, L.F.M. y Bonecker, C. (2003). *Influência de macrófitas aquáticas sobre a estrutura da comunidade zooplancctônica*. En: *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas* (Eds.: Thomaz, S.M. y Bini, L.M.) Maringá, Brazil, p. 231–260.
- Legendre, P. (2014). *Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity*. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23: 1324–1334.
- Legendre, P. y Gallagher, E.D. (2001). *Ecologically meaningful transformations for ordination of species data*. *Oecologia* 129: 271–280.
- Legendre, P. y Legendre, L. (2003). *Numerical ecology*. Elsevier. Amsterdam, The Netherlands.
- Legendre, P.; Borcard, D. y Peres-Neto, P.R. (2005). *Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data*. *Ecol. Monogr.* 75: 435–450.
- Leibold, M.A.; Holyoak, M.; Mouquet, N.; Amarasekare, P.; Chase, J.M.; Hoopes, M.F.; Holt, R.D.; Shurin, J.B.; Law, R.; Tilman, D.; Loreau, M. y Gonzalez, A. (2004). *The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology*. *Ecol. Lett.* 7: 601–613.
- Lewis, J.P. y Franceschi, E.A. (1979). *Notas sobre la dinámica de la vegetación en el valle del río Paraná*. *Ecosur* 6: 55–82.
- Lomolino, M.V. (2000). *A call for a new paradigm of island biogeography*. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 9: 1–6.
- Loreau, M.; Naeem, S.; Inchausti, P.; Bengtsson, J.; Grime, J.P.; Hector, A.; Hooper,

- D.U.; Huston, M.A.; Raffaelli, D.; Schmid, B.; Tilman, D. y Wardle, D.A. (2001). *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges*. *Sci. New Ser.* 294: 804–808.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. (1963). *An equilibrium theory of insular zoogeography*. *Evolution*. 17: 373–387.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Macneale, K.H.; Peckarsky, B.L. y Likens, G.E. (2005). *Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors*. *Freshw. Biol.* 50: 1117–1130.
- Madsen, J.D.; Chambers, P.A.; James, W.F.; Koch, E.W. y Westlake, D.F. (2001). *The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes*. *Hydrobiologia* 444: 71–84.
- Magurran, A.E. (2005). *Species abundance distributions: pattern or process?* *Funct. Ecol.* 19: 177–181.
- Maine, M.A.; Suñe, N.L. y Bonetto, C. (2004). *Nutrient concentrations in the Middle Paraná River: effect of the floodplain lakes*. *Arch. für Hydrobiol.* 160: 85–103.
- Marçal, S.F. y Callil, C.T. (2008). *Structure of invertebrates community associated with *Eichhornia crassipes* Mart. (Solms-Laubach) after the introduction of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (*Bivalvia*, *Mytilidae*) in the Upper Paraguay River, MT, Brazil*. *Biol. Limnol.* 20: 359–371.
- Marchetti, Z.Y. y Aceñolaza, P.G. (2011). *Vegetation communities and their relationship with the pulse regime on islands of the Middle Paraná River, Argentina*. *IHERINGIA, Série Botânica* 66: 209–226.
- Marchetti, Z.Y. y Aceñolaza, P.G. (2012). *Pulse regime and vegetation communities in fluvial systems: The case of the Parana River floodplain, Argentina*. *Flora* 207: 795–804.
- Marquez Silva, G.G. y Thomaz, S.M. (2009). *Biological interactions in the co-occurrence of *Eichhornia azurea* and free-floating macrophytes*. *Acta Sci. Biol. Sci.* 31: 355–361.
- Mayora, G.; Devercelli, M. y Frau, D. (2016). *Spatial variability of chromophoric dissolved organic matter in a large floodplain river: control factors and relations with phytoplankton during a low water period*. *Ecohydrology* 9: 487–497.
- McAbendroth, L.; Ramsay, P. M.; Foggo, A.; Rundle, S.D. y Bilton, D.T. (2005). *Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions?* *Oikos* 111: 279–290.
- Melo, A.S.; Schneck, F.; Hepp, L.U.; Simões, N.R.; Siqueira, T. y Bini, L.M. (2011). *Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems*. *Acta Limnol. Bras.* 23: 318–331.
- Mitchell, C.E.; Blumenthal, D.; Jarosik, V.; Puckett, E.E. y Pysek, P. (2010). *Controls*

on pathogen species richness in plants' introduced and native ranges: roles of residence time, range size and host traits. *Ecol. Lett.* 13: 1525–1535.

Moncao, F.S.; Santos, A.M. y Bini, L.M. (2012). *Aquatic macrophyte traits and habitat utilization in the Upper Parana River floodplain, Brazil. Aquat. Bot.* 102: 50–55.

Montes, N.; Maestre, F.T.; Ballini, C.; Baldy, V.; Gauquelin, T.; Planquette, M.; Greff, S.; Dupouyet, S. y Perret, J.B. (2008). *On the relative importance of the effects of selection and complementarity as drivers of diversity-productivity relationships in Mediterranean shrublands. Oikos* 117: 1345–1350.

Morandeira, N.S. y Kandus, P. (2015). *Multi-scale analysis of environmental constraints on macrophyte distribution, floristic groups and plant diversity in the Lower Parana River floodplain. Aquat. Bot.* 123: 13–25.

Mormul, R.P.; Thomaz, S.M.; Takeda, A.M. y Behrend, R.D. (2011). *Structural Complexity and Distance from Source Habitat Determine Invertebrate Abundance and Diversity. Biotropica* 43: 738–745.

Mormul, R.P.; Vieira, L.A.; Júnior, S. P.; Monkolski, A. y Dos Santos, A.M. (2006). *Sucessão de invertebrados durante o processo de decomposição de duas plantas aquáticas (Eichhornia azurea e Polygonum ferrugineum). Acta Sci. Biol. Sci.* 8: 109–115.

Murphy, K.J.; Dickinson, G.; Thomaz, S.M.; Bini, L.M.; Dick, K.; Greaves, K.; Kennedy, M.P.; Livingstone, S.; Ferran, H.Mc.; Milne, J.N.; Oldroyd, J. y Wingfield, R.A. (2003). *Aquatic plant communities and predictors of diversity in a sub-tropical river floodplain: the upper Rio Parana, Brazil. Aquat. Bot.* 77: 257–276.

Naeem, S.; Thompson, L.J.; Lawer, S.P.; Lawton, J.H. y Woodfin, R.M. (1994). *Declining diversity can alter the performance of ecosystems. Nature* 368: 734–737.

Naeem, S.; Thompson, L.J.; Lawler, S.P.; Lawton, J.H. y Woodfin, R.M. (1995). *Empirical-evidence that declining species-diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B-Biological Sci.* 347: 249–262.

Neiff, J.J. (1975). *Fluctuaciones anuales en la composición fitocenótica y biomasa de la hidrofítia en lagunas isleñas del río Paraná Medio. Ecosur* 2: 153–183.

Neiff, J.J. (1979). *Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná medio. Physis* 38: 43–53.

Neiff, J.J. (1986). *Aquatic plants of the Paraná River System. En: The Ecology River System. (Eds.: Davies, B.R. y Walker, K.F.). Dr. Junk Publishers, The Netherlands, p.* 557–571.

Neiff, J.J. (1990). *Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. Interciencia* 15: 424–441.

Neiff, J.J. (1996). *Large rivers of South America: toward the new approach. Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 167–181.

- Neiff, J.J. (1999). *El regimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica*. En: *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos*. (Eds.: Malvarez, A. y Kandus, P.), UNESCO, Montevideo, Uruguay, p. 97–146.
- Neiff, J.J. (2001). *The effects of prolonged floods on Eichhornia crassipes growth in Paraná River floodplain lakes*. *Acta Limnol. Bras.* 13: 51–60.
- Neiff, J.J. y Orellana, J. (1972). *Diferenciación de ambientes en cuenca isleña del Paraná Medio, sobre la base de unidades de vegetación y suelos asociados*. *Rev. la Asoc. Ciencias Nat. del Litoral.* 3: 3–17.
- Neiff, J.J., y Poi de Neiff, A. (2003). *Connectivity processes as a basis for the management of aquatic plants*. En: *Ecología e Manejo de Macrófitas Acuáticas*. (Eds. Thomaz, S.M. y Bini, L.M.) Eduem, Maringá, Brazil, p. 39–58.
- Neiff, J.J.; Casco, S.L. y de Neiff, A.P. (2008). *Response of Eichhornia crassipes (Pontederiaceae) to water level fluctuations in two lakes with different connectivity in the Parana River floodplain*. *Rev. Biol. Trop.* 56: 613–623.
- Neiff, J.J.; Casco, S.L.; Cozar, A.; de Neiff, A.P. y Ubeda, B. (2011). *Vegetation diversity in a large Neotropical wetland during two different climatic scenarios*. *Biodivers. Conserv.* 20: 2007–2025.
- Neiff, J.J.; Casco, S.L.; Mari, E. K. A.; Di Rienzo, J.A. y Poi, A.S. (2014). *Do aquatic plant assemblages in the Parana River change along the river's length?* *Aquat. Bot.* 114: 50–57.
- Nekola, J.C. y White, P.S. (1999). *The distance decay of similarity in biogeography and ecology*. *J. Biogeogr.* 26: 867–878.
- Newman, R.M. (1991). *Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review*. *J. North Am. Benthol. Soc.* 10: 89–114.
- Nogueira, F. y Esteves, F. (1993). *Changes in nutritional value of Scirpus cubensis during growth and decomposition*. *Int. J. Ecol. Environ. Sci.* 19: 205–212.
- Nolby, L.E.; Zimmer, K.D.; Hanson, M.A. y Herwig, B.R. (2015). *Is the island biogeography model a poor predictor of biodiversity patterns in shallow lakes?* *Freshw. Biol.* 60: 870–880.
- O'Neill, R.V.; Johnson, A.R. y King, A.W. (1989). *A hierarchical framework for the analysis of scale*. *Landsc. Ecol.* 3: 193–205.
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H. y Wagner, H. (2013). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10.
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R.; O'Hara, R.B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H. y Wagner, H. (2015). *Vegan: community ecology package*. R package version 2.3-2.
- Padial, A.A. y Thomaz, S.M. (2008). *Prediction of the light attenuation coefficient through the Secchi disk depth: empirical modeling in two large Neotropical ecosystems*. *Limnology* 9: 143–151.

- Padial, A.A.; Thomaz, S.M. y Agostinho, A.A. (2009b). *Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte Eichhornia azurea on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia* 624: 161–170.
- Padial, A.A.; Carvalho, P.; Thomaz, S.M.; Boschilia, S.M.; Rodrigues, R.B. y Kobayashi, J.T. (2009a). *The role of an extreme flood disturbance on macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain*. *Aquat. Sci.* 71: 389–398.
- Paira, A.R. y Drago, E.C. (2007). *Origin, evolution and types of floodplain waterbodies*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo, M.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer, Berlin, Alemania, p. 51–81.
- Pan, Y.; Xie, Y.H.; Chen, X.S. y Li, F. (2012). *Effects of flooding and sedimentation on the growth and physiology of two emergent macrophytes from Dongting Lake wetlands*. *Aquat. Bot.* 100: 35–40.
- Pelicice, F.M.; Agostinho, A.A. y Thomaz, S.M. (2005). *Fish assemblages associated with Egeria in a tropical reservoir: Investigating the effects of plant biomass and diel period*. *Acta Oecologica* 27: 9–16.
- Peres-Neto, P.R.; Legendre, P.; Dray, S. y Borcard, D. (2006). *Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions*. *Ecology* 87: 2614–2625.
- Petersen, I.; Masters, Z.; Hildrew, A.G. y Ormerod, S.J. (2004). *Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use*. *J. Appl. Ecol.* 41: 934–950.
- Piedade, M.T.F.; Junk, W.J. y Long, S.P. (1991). *The productivity of the c4 grass Echinochloa-polystachya on the Amazon floodplain*. *Ecology* 72: 1456–1463.
- Piscart, C.; Moreteau, J.C. y Beisel, J.N. (2006). *Monitoring changes in freshwater macroinvertebrate communities along a salinity gradient using artificial substrates*. *Environ. Monit. Assess.* 116: 529–542.
- Podani, J.; Ricotta, C. y Schmera, D. (2013). *A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data*. *Ecol. Complex.* 15: 52–61.
- Poi de Neiff, A.S. y Carignan, R. (1997). *Macroinvertebrates on Eichhornia crassipes roots in two lakes of the Parana River floodplain*. *Hydrobiologia* 345: 185–196.
- Poi de Neiff, A.S. y Casco, S.L. (2003). *Biological agents that accelerate winter decay of Eichhornia crassipes Mart. Solms. in northeastern Argentina*. En: *Ecología e Manejo de Macrófitas Acuáticas*. (Eds. Thomaz, S.M. y Bini, L.M.) Eduem, Maringá, Brazil, p.127-145.
- Poi de Neiff, A.S.; Neiff, J.J. y Casco, S.L. (2006). *Leaf litter decomposition in three wetland types of the Paraná river floodplain*. *Wetlands* 26: 558–566.
- Pott, V.J. y Pott, A. (2000). *Plantas aquáticas do Pantanal*. (Eds. Souza, T.W.; Paranhos, M.M.P.; Rego Barros, Z.; Pott, A.; Pott, V.J.; Souza, P.R.) Embrapa. Brazil.
- Powell, S.J.; Jakeman, A. y Croke, B. (2014). *Can NDVI response indicate the*

*effective flood extent in macrophyte dominated floodplain wetlands? Ecol. Indic.* 45: 486–493.

Prieto, I.; Violle, C.; Barre, P.; Durand, J.L.; Ghesquiere, M. y Litrico, I. (2015). *Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. Nat. Plants* 1: 1–5.

Qian, H.; Ricklefs, R.E. y White, P.S. (2005). *Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. Ecol. Lett.* 8: 15–22.

Quinn, G.P. y Keough, M.J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, New York.

R Core Team (2013). *R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria.* <<http://www.R-project.org>>

Rangel, T.F.; Diniz, J.A.F. y Bini, L.M. (2010). *SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. Ecography* 33: 46–50.

Raunkiaer, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press. Oxford UK.

Rennie, M.D. y Jackson, L.J. (2005). *The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions: patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 2088–2099.

Rial, A. (2003). *El concepto de planta acuática en un humedal de los Llanos de Venezuela. Mem. la Fund. La Salle Ciencias Nat.* 155: 119–132.

Ricklefs, R.E. (2004). *A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. Ecol. Lett.* 7: 1–15.

Ricklefs, R.E. y Lovette, I.J. (1999). *The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. J. Anim. Ecol.* 68: 1142–1160.

Roberts, D.A. y Poore, A.G.B. (2006). *Habitat configuration affects colonisation of epifauna in a marine algal bed. Biol. Conserv.* 127: 18–26.

Rodríguez, J.A.Q., Ramírez, P.R.D. y Correal, J.B. (2010). *Macroinvertebrados asociados a las raíces de Eichhornia crassipes (mart). solms, en dos sectores del complejo cenagoso del Bajo Sinú, departamento de Córdoba, Colombia. Rev. la Asoc. Colomb. Ciencias Biológicas* 22: 147–157.

Rooney, R.C., Carli, C. y Bayley, S.E. (2013). *River Connectivity Affects Submerged and Floating Aquatic Vegetation in Floodplain Wetlands. Wetlands* 33: 1165–1177.

Sabattini, R.A. y Lallana, V.H. (2007). *Aquatic macrophytes*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo, M.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer, Berlin, Alemania, p. 205–226.

Sabattini, R.A.; Lallana, V.H. y Marta, M.C. (1983). *Rev. la Asoc. Ciencias Nat. del Litoral* 14: 179–191.

Sandjensen, K. y Sondergaard, M. (1979). *Distribution and quantitative development*

*of aquatic macrophytes in relation to sediment characteristics in oligotrophic lake Kalgaard, Denmark. Freshw. Biol.* 9: 1–11.

Santamaria, L. (2002). *Why Are Most Aquatic Plants Widely Distributed? Dispersal, Clonal Growth and Small-Scale Heterogeneity in a Stressful Environment. Acta Oecologica* 23: 137–154.

Santos, A.M. y Thomaz, S.M. (2007). *Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: The role of connectivity and water level. Austral Ecol.* 32: 177–190.

Santos, A.M. y Thomaz, S.M. (2008). *Short term fluctuations and succession trends in tropical floodplain vegetation measured by correspondence analysis. Brazilian Arch. Biol. Technol.* 51: 581–591.

Scheffer, M.; Szabo, S.; Gragnani, A.; van Nes, E.H.; Rinaldi, S.; Kautsky, N.; Norberg, J.; Roijackers, R.M.M. y Franken, R.J.M. (2003). *Floating plant dominance as a stable state. Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 4040–4045.

Scheffer, M.; van Geest, G.J., Zimmer, K.; Jeppesen, E.; Sondergaard, M.; Butler, M.G.; Hanson, M.A.; Declerck, S. y De Meester, L. (2006). *Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. Oikos* 112: 227–231.

Schneider, B.; Cunha, E.R.; Marchese, M. y Thomaz, S.M. (2015). *Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. Aquat. Bot.* 121: 67–75.

Schwarz, A.M.; de Winton, M.K. y Hawes, I. (2002). *Species-specific depth zonation in New Zealand charophytes as a function of light availability. Aquat. Bot.* 72: 209–217.

Sculthorpe, C.D. (1967). *The biology of aquatic vascular plants.* (Ed. Sculthorpe, C.D.) Edward Arnold Publishers. Germany.

Silva, T.S.F.; Melack, J.M., y Novo, E. (2013). *Responses of aquatic macrophyte cover and productivity to flooding variability on the Amazon floodplain. Glob. Chang. Biol.* 19: 3379–3389.

Simberloff, D.S. (1974). *Equilibrium theory of island biogeography and ecology. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 5: 161–182.

Soininen, J. (2014). *A quantitative analysis of species sorting across organisms and ecosystems. Ecology* 95: 3284–3292.

Soininen, J. (2016). *Spatial structure in ecological communities – a quantitative analysis. Oikos* 125: 160–166.

Soininen, J.; McDonald, R. y Helmut, H. (2007). *The distance decay of similarity in ecological communities. Ecography* 30: 3–12.

Sousa, W.T.Z.; Thomaz, S.M. y Murphy, K.J. (2011). *Drivers of aquatic macrophyte community structure in a Neotropical riverine lake. Acta Oecologica-International J. Ecol.* 37: 462–475.

- Spence, D.H.N. (1982). *The zonation of plants in freshwater lakes*. *Adv. Ecol. Res.* 12: 37–125.
- Spitale, D. (2012). *A comparative study of common and rare species in spring habitats*. *Ecoscience* 19: 80–88.
- Steffen, K.; Leuschner, C.; Muller, U.; Wiegand, G. y Becker, T. (2014). *Relationships between macrophyte vegetation and physical and chemical conditions in northwest German running waters*. *Aquat. Bot.* 113: 46–55.
- Strasburger, E.; Schenck, N.H. y Schimper, A.F.W. (1965). *Tratado de Botánica*. (Eds.: Denffer, D.; Schumacher, W.; Magdefrau, K. y Ehrendorfer, F.). Marin S.A., Barcelona, España.
- Stromberg, J.C. y Merritt, D.M. (2015). *Riparian plant guilds of ephemeral, intermittent and perennial rivers*. *Freshw. Biol.* 61: 1–17.
- Sultan, S.E. (2003). *Phenotypic plasticity in plants: a case of study in ecological development*. *Evol. Dev.* 5: 25–33.
- Taniguchi, H. y Tokeshi, M. (2004). *Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment*. *Freshw. Biol.* 49: 1164–1178.
- Taniguchi, H., Nakano, S. y Tokeshi, M. (2003). *Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants*. *Freshw. Biol.* 48: 718–728.
- Teixeira de Mello, F.; Meerhoff, M.; Pekcan-Hekim, Z. y Jeppesen, E. (2009). *Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes*. *Freshw. Biol.* 54: 1202–1215.
- Thomaz, S.M. y Cunha, E.R. (2010). *The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity*. *Acta Limnol. Bras.* 22: 218–236.
- Thomaz, S.M. y Esteves, R.A. (2011). *Comunidade de Macrófitas Aquáticas*. En: *Fundamentos de Limnologia* (Ed.: Estevez, R.A) Interciencia, Rio de Janeiro, p. 461-521.
- Thomaz, S.M.; Bini, L.M. y Bozelli, R.L. (2007). *Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems*. *Hydrobiologia* 579: 1–13.
- Thomaz, S.M.; Carvalho, P.; Padial, A.A. y Kobayashi, J.T. (2009). *Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain*. *Brazilian J. Biol.* 69: 617–625.
- Thomaz, S.M.; Dibble, E.D.; Evangelista, L.R.; Hignati, J. y Bini, L.M. (2008). *Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons*. *Freshw. Biol.* 53: 358–367.
- Tilman, D. y Downing, J.A. (1994). *Biodiversity and stability in grasslands*. *Nature* 367: 363–365.
- Tilman, D.; Knops, J.; Wedin, D.; Reich, P.; Ritchie, M. y Siemann, E. (1997). *The*

*influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science.* 277: 1300–1302.

Tilman, D.; Reich, P.B.; Knops, J.; Wedin, D.; Mielke, T. y Lehman, C. (2001). *Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. Science.* 294: 843–845.

Trivinho-Strixino, S. (2014). *Ordem Diptera. Família Chiromidae. Guia de identificação de larvas.* En: *Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia.* (Eds. Hamada, N.; Nessimian, J. L. y Querino, R. B.) Editora INPA. Manaus, Brasil, p. 661-676.

Tuomisto, H., Ruokolainen, K. y Yli-Halla, M. (2003). *Dispersal, Environment, and Floristic Variation of Western Amazonian Forests. Science.* 299: 241–244.

Ulrich, W.; y Gotelli, N.J. (2007). *Null model analysis of species nestedness patterns. Ecology* 88: 1824–1831.

Van der Valk, A.G. (2012). *The Biology of Freshwater Wetlands.* Oxford Univ Press, New York.

Vanschoenwinkel, B.; Gielen, S.; Seaman, M. y Brendonck, L. (2008). *Any way the wind blows - frequent wind dispersal drives species sorting in ephemeral aquatic communities. Oikos* 117: 125–134.

Vermaat, J.E.; Santamaria, L. y Roos, P.J. (2000). *Water flow across and sediment trapping in submerged macrophyte beds of contrasting growth form. Arch. Fur Hydrobiol.* 148: 549–562.

Wang, M.Z.; Liu, Z.Y.; Luo, F.L.; Lei, G.C. y Li, H.L. (2016). *Do amplitudes of water level fluctuations affect the growth and community structure of submerged macrophytes? PLoS One* 11: 1–12.

Ward, J.V. y Tockner, K. (2001). *Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. Freshw. Biol.* 46: 807–819.

Ward, J.V.; Tockner, K. y Schiemer, F. (1999). *Biodiversity of Floodplain River Ecosystems: Ecotones and Connectivity. Regul. Rivers Res. Manag.* 15: 125–139.

Waters, N.M.; Auro, M.E.; Hagen, T. y Dumont, K. L. (2005). *How Colonization Time Influences Macroinvertebrate Community Measures on Artificial Substrates. J. Freshw. Ecol.* 20: 9–16.

Weaver, J.E., y Clements, F.E. (1938). *Plant ecology.* Mc Graw-Hill, New York.

Weisner, S.E.B. y Thiere, G. (2010). *Effects of vegetation state on biodiversity and nitrogen retention in created wetlands: a test of the biodiversity-ecosystem functioning hypothesis. Freshw. Biol.* 55: 387–396.

Wersal, R.M. y Madsen, J.D. (2011). *Influences of water column nutrient loading on growth characteristics of the invasive aquatic macrophyte *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. Hydrobiologia* 665: 93–105.

Wetzel, R.G. (2001). *Limnology: Lake and River Ecosystems.* Elsevier Academic

Press. Estados Unidos.

Whittaker, R.H. (1960). *Vegetation of the Great Smoky Mountains*. *Ecol. Monogr.* 1: 1–80.

Whittaker, R.H. (1972). *Evolution and measurement of species diversity*. *Taxon* 21: 213–251.

Wright, D.H. y Reeves, J.H. (1992). *On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages*. *Oecologia* 92: 416–428.

Wright, D.H.; Patterson, B.D.; Mikkelsen, G.; Cutler, A.H. y Atmar, W. (1998). *A comparative analysis of nested subset patterns of species composition*. *Oecologia* 113: 1–20.

Wu, J.; Cheng, S.P.; Liang, W. y Wu, Z.B. (2009). *Effects of Organic-Rich Sediment and Below-Ground Sulfide Exposure on Submerged Macrophyte, Hydrilla verticillata*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 83: 497–501.

XLSTAT (2008). XLSTAT Software. Addinsoft. Disponible en <http://www.xlstat.com>

Yuan, Z.; Gazol, A.; Lin, F.; Wang, X.; Ye, J.; Suo, Y.; Fang, S.; Mellard, J. y Hao, Z. (2016). *Scale-dependent effect of biotic interactions and environmental conditions in community assembly: insight from a large temperate forest plot*. *Plant. Ecol.* 207: 1003–1014.

Zhang, X.K.; Liu, X.Q. y Wang, H.Z. (2015). *Effects of water level fluctuations on lakeshore vegetation of three subtropical floodplain lakes, China*. *Hydrobiologia* 747: 43–52.

Zhang, Q.; Xu, Y.S.; Huang, L.; Xue, W.; Sun, G.Q.; Zhang, M.X. y Yu, F.H. (2014). *Does mechanical disturbance affect the performance and species composition of submerged macrophyte communities?* *Sci. Rep.* 4: 2045–2322.

Zhang, Q.; Dong, B.; Li, H.; Liu, R.; Luo, F.; Zhang, M.; Lei, G. y Yu, F. (2012). *Does light heterogeneity affect structure and biomass of submerged macrophyte communities?* *Bot. Stud.* 53: 377–385.

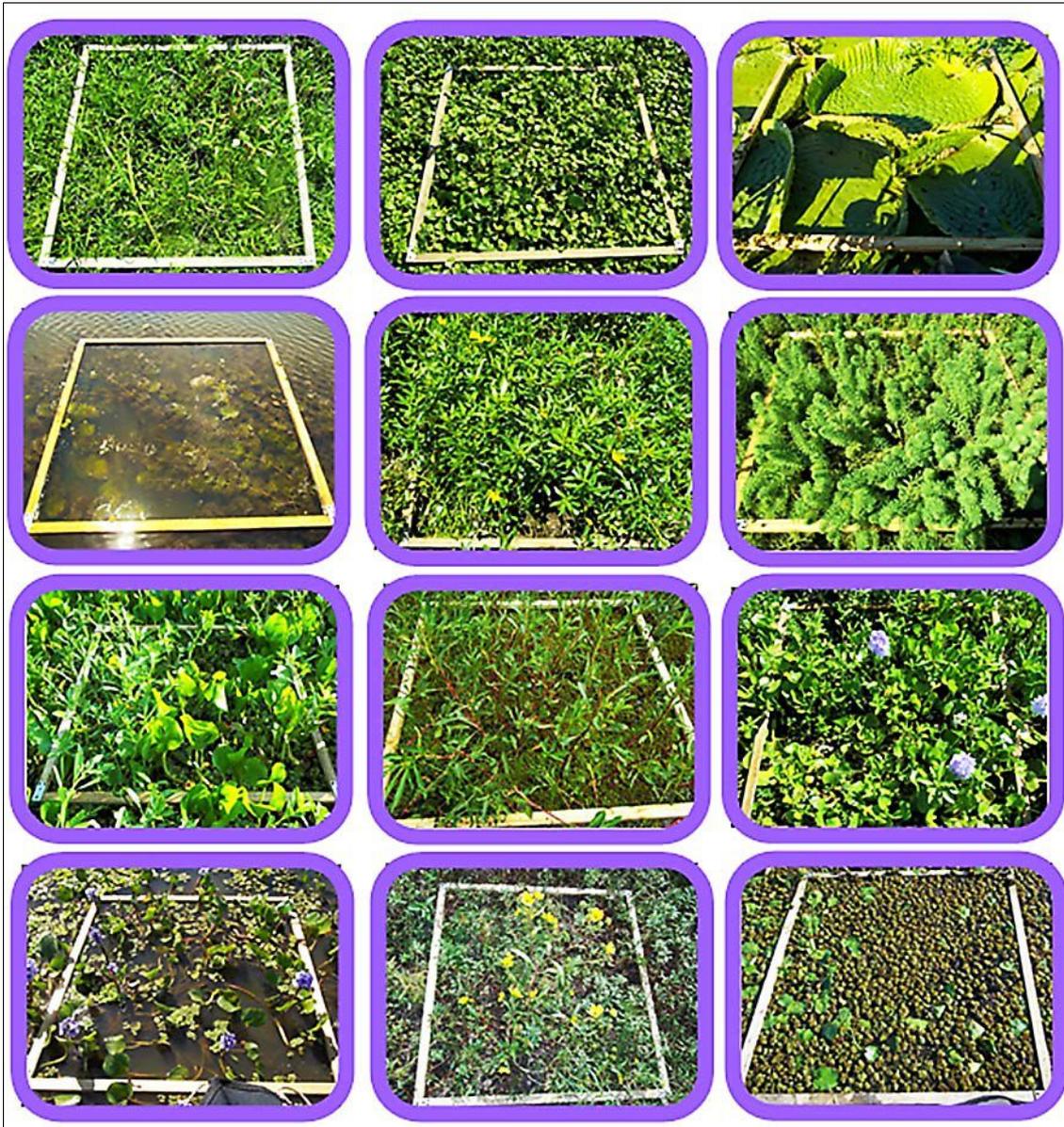
## ANEXO



**Figura A.1** Fotografías de los ambientes donde se llevaron a cabo los muestreos. El color del borde de las fotografías indica los grados de conexión. Verde: lagunas conectadas; Amarillo: lagunas desconectadas; Azul: cauces secundarios. En la parte inferior de cada foto se dan las coordenadas geográficas correspondientes.



**Figura A.1 (Cont.)** Fotografías de los ambientes donde se llevaron a cabo los muestreos. El color del borde de las fotografías indica los grados de conexión. Verde: lagunas conectadas; Amarillo: lagunas desconectadas; Azul: cauces secundarios. En la parte inferior de cada foto se dan las coordenadas geográficas correspondientes.



**Figura A.2** Fotografías del cuadrado utilizado durante los muestreos de la vegetación.