

DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL Y VERTICAL DEL ZOOPLANCTON EN UN CICLO DIARIO EN EL LITORAL DE UNA LAGUNA PAMPÁSICA

H. H. BENÍTEZ & M. C. CLAPS

Instituto de Limnología (ILPLA), CCT CONICET La Plata,
Av. Calchaquí km 23,5 1888 Florencio Varela, Argentina.
hernan@ilpla.edu.ar

ABSTRACT. The vertical and horizontal distributions of zooplankton were investigated in the littoral zone of the San Miguel del Monte Lake (Buenos Aires, Argentina) in five occasions with a diel time scale (24 h) in summer. Sixty zooplankton species were recorded. The measured parameters (conductivity, temperature, dissolved oxygen, pH) showed minimal differences among the sampling occasions. Statistically significant horizontal and vertical zooplankton abundance gradients occurred. The majority of the small-bodied zooplankton (ciliates and rotifers) did not show a significant change in the horizontal or vertical distribution. Only *Tintinidium fuviatile* and *Keratella tropica* showed a significant avoidance of the surface during midnight, whereas in the same time *Keratella americana* showed significant aggregating in the littoral sector more distant to the edge. The spatial distribution of large-bodied zooplankton varied according diel scale. The cladocerans (*Bosmina huaronensis* and *Diaphanosoma birgei*) exhibited significant changes in horizontal position with the greatest avoidance of shore during midnight. The copepods (*Notodiaptomus incompositus* and *Metacyclops mendocinus*) showed a pronounced diel vertical differentiation, and were more abundant at surface at sunset and midnight. The high inorganic turbidity recorded (transparency: 0.35 m) could reduce the risk of predation and for this reason some zooplankters exhibit limited changes of their spatial distribution during the diel cycle.

Key words: zooplankton, spatial-temporal distribution, littoral zone, shallow lake, Buenos Aires, Argentina.

Palabras clave: zooplancton, distribución espacio-temporal, zona litoral, lago somero, Buenos Aires, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Se ha comprobado en forma fehaciente que la acción de los depredadores constituye una de las causas principales de la disminución en la densidad de las poblaciones zooplanctónicas y entre las numerosas estrategias de que se valen los zooplanctontes para disminuir dicho efecto se halla la de desplazarse a zonas "seguras" en los momentos del día en

que el riesgo de depredación es mayor (Han y Straškraba, 2001; Liu *et al.*, 2003). La importancia de los desplazamientos diarios verticales efectuadas por el zooplancton ha sido analizada mayormente en lagos del Hemisferio Norte (Johnsen y Jacobsen, 1987; Wright y Shapiro, 1990; Brancelj y Blejec, 1994; entre otros). Este fenómeno puede estar vinculado a factores químicos como la concentración de oxígeno disuelto en la columna de agua así como también a sustan-

cias liberadas por depredadores potenciales (Winder *et al.*, 2003). Gilbert y Hampton (2001), por ejemplo, han encontrado una combinación de migraciones verticales directas (copépodos) e inversas (*Polyarthra remata*) cuya explicación se basa en respuestas de evasión a presiones de depredación ejercida por depredadores invertebrados (notonéctidos). Otro factor que puede incidir en las migraciones verticales es la temperatura, particularmente durante periodos de estratificación térmica (Easton y Gophen, 2003).

Las migraciones horizontales parecen ser importantes en lagos someros que presentan macrófitas acuáticas y serían otra estrategia de evasión a la depredación por peces (Lauridsen y Buenk, 1996; Lauridsen *et al.*, 1997), aunque el ingreso de los zooplanctones a zonas con vegetación los vincula a la zona de influencia de otros depredadores, vertebrados e invertebrados, con lo cual se tendrían dos conjuntos de factores que motorizarían migraciones con tendencias antagónicas entre sí (Burks *et al.*, 2002; González Sagrario y Balseiro, 2003; Wojtal *et al.*, 2003; González Sagrario *et al.*, 2009).

En nuestro país, sólo se han efectuado estudios puntuales acerca de las migraciones del zooplancton: en la laguna El Tigre en la provincia de Santa Fe (José de Paggi, 1995) y otros dos acerca del zooplancton en general y de *Notodiptomus incompositus* en particular en la laguna de Los Padres en la provincia de Buenos Aires (Weingad y Escalante, 2008a; 2008b).

En esta investigación se intenta dilucidar la existencia de desplazamientos verticales y horizontales de integrantes del zooplancton en el sector litoral de un lago somero (San Miguel del Monte) de la provincia de Buenos Aires en ausencia de macrófitas acuáticas. Para ello, se analizan las variaciones en densidad de los grupos y especies del zooplancton en el transcurso de un ciclo diario durante el período estival, a diferente distancia

de la línea de costa y distintos niveles de la columna hidrométrica conjuntamente con el análisis de parámetros ambientales que pueden incidir en la dinámica de la comunidad.

Existen antecedentes acerca de estudios de la estructura y dinámica del zooplancton en esta laguna pero en su mayor parte efectuados durante un ciclo anual con colonización de macrófitas sumergidas (Benítez y Claps, 2000; Claps *et al.*, 2004; Ardohain *et al.*, 2005; Benítez, 2008).

MATERIALES Y MÉTODOS

Durante los días 26 y 27 de diciembre de 2002 se llevó a cabo un muestreo intensivo cada cinco horas: a las 15.30, 20.30 (30 minutos después del ocaso) del primer día, a la 1.30, 6.30 (una hora después del amanecer) y 11.30 del segundo día en la laguna San Miguel del Monte (provincia de Buenos Aires). Las muestras se obtuvieron en una transecta de 25 m de longitud, perpendicular a la línea de costa. Se establecieron tres puntos situados a 5 m, 15 m y 25 m de la costa, incluyendo cada punto un perfil vertical de tres niveles (subsUPERficial, a 0,60 m y 1 m de profundidad). Para la obtención de cada muestra de zooplancton se utilizó una bomba centrífuga (caudal de 50 l/minuto) con el diseño propuesto por Jørgensen *et al.* (1979) y también utilizado por Armen-gol-Díaz *et al.* (1993). Cada muestra resultó del filtrado de 30 litros de agua por una red de abertura de malla de 35 µm. Simultáneamente en cada sector se obtuvieron los siguientes parámetros: oxígeno disuelto, temperatura del agua, conductividad, pH, y turbidez con un sensor Horiba U-10.

El análisis cuali-cuantitativo del zooplancton se efectuó con microscopio compuesto en cámaras de Bogorov para el recuento de crustáceos y en las de Sedgwick-Rafter para el de los rotíferos y protistas. Para la determinación específica de los integrantes del zooplancton se utilizó bibliografía

especializada para cada uno de los grupos presentes (para protistas: Foissner *et al.*, 1999; Vucetich, 1973; Lee *et al.*, 1985; para rotíferos: Koste, 1978, Segers, 1995; para cladóceros: Benzi, 2005; Paggi, 1978; 1979; para copépodos: Reid, 1985; Paggi, 1994).

Se determinó la diversidad específica del zooplancton (índice de Shannon) en el perfil vertical de cada sector de la transecta para cada uno de los eventos de muestreo mediante el programa MVSP 3.13 (Kovach, 1990).

Para determinar estadísticamente si el momento del día afecta a la distribución vertical y horizontal de la densidad zooplanctónica registrada en la transecta se utilizaron análisis factoriales (ANOVA) de dos vías cuyos factores son tiempo y posición horizontal y tiempo y posición vertical. El análisis se restringió a aquellas especies presentes en todos los horarios de extracción de las muestras (unas 25 especies), grupos zooplanctónicos y estados preadultos de copépodos. Los datos de densidad de *Tintinidium fluviatile*, los de la totalidad de ciliados y de *Notodiptomus incompositus* al no presentar una distribución normal fueron transformados en el primer caso a raíz cuadrada y en los dos restantes a logaritmo base 10 para cumplir con los supuestos de análisis de varianza.

Se realizaron cálculos de posicionamiento más probable señalados por Armengol y Miracle (2000) y Weigand y Escalante (2008a) para aquellos organismos que mostraron indicios de desplazamiento.

RESULTADOS

Parámetros ambientales

En el sector analizado, en el momento del muestreo la laguna presentó una altura hidrométrica de 1,20 m y la transparencia medida con un disco de Secchi alcanzó apenas

0,35 m. Durante el ciclo diario, no se registró nubosidad ni acción de vientos.

La temperatura del agua fue muy estable y osciló en el ciclo diario entre 23,5 °C y 25,7 °C. Durante la noche no existieron diferencias entre los niveles superficiales y profundos en cada sector de la transecta mientras que durante el día (momentos correspondientes a la primera y última toma de muestras) el nivel superficial mostró valores más elevados que el profundo (diferencias de 0,5 °C en el sector cercano a la costa y de un 1 °C en el extremo de la transecta).

La conductividad no presentó variaciones verticales y horizontales significativas. El valor máximo fue de 960 $\mu\text{S}/\text{cm}$ y se registró a la tarde del primer día (hora: 15.30) en el nivel superficial del sector más próximo a la costa. El valor mínimo (920 $\mu\text{S}/\text{cm}$) se registró en dos oportunidades (en el nivel profundo del sector central de la transecta, por la tarde del primer día (hora: 15.30) y en el nivel subsuperficial de los sectores proximal y central de la transecta, al mediodía del segundo día).

La concentración de oxígeno disuelto mostró un rango de variación amplio aunque no constituyó un factor limitante. Sus valores fluctuaron entre 4,2 mg/l (47,6 % de saturación) y 9,7 mg/l (116,9 %). Los mínimos se hallaron al amanecer del segundo día (hora: 6.30) en el estrato subsuperficial del sector más alejado de la costa. Los máximos se registraron a la medianoche (hora: 1.30) en el estrato subsuperficial del sector central de la transecta.

El pH fue alcalino, con una variación exigua pero siempre con valores menores en proximidades de los sedimentos. El mínimo absoluto (8,2) fue registrado al anochecer del primer día (hora: 20.30) en el nivel profundo del centro de la transecta. El máximo pH (8,5) se detectó a medianoche (hora:

1.30) en el nivel subsuperficial del sector más próximo a la costa.

Zooplankton

Se registraron 60 especies: 11 amebas testáceas, 10 ciliados, 29 rotíferos, cinco cladóceros y cinco copépodos (Tabla 1).

La diversidad específica promedio fue máxima en el ocaso del primer día (hora: 20.30) mientras que los valores mínimos se registraron en aquellos momentos de mayor incidencia de la luz solar (Figura 1a).

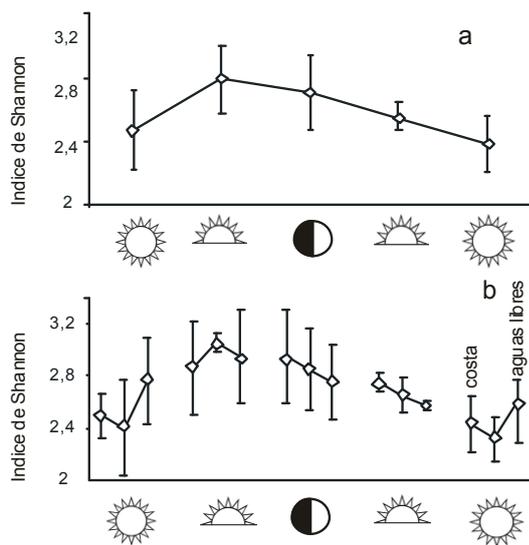


Figura 1. Diversidad específica promedio del zooplankton en el ciclo diario estival en la laguna San Miguel del Monte. a: Tendencia general en la variación de la diversidad. b: Variación detallada según la transecta.

Se registraron diferencias espaciales en la transecta al considerar los valores promedio de la diversidad específica del zooplankton de cada perfil vertical (Figura 1b). En el eje vertical y horizontal, los valores promedio del índice de Shannon con menor dispersión correspondieron al muestreo del amanecer (hora: 6.30). En ocasión de la mayor incidencia de la luz solar, la máxima diversidad se estimó en el

sector más alejado de la costa. Al atardecer (hora: 20.30), el valor promedio mayor (con escasa variación en el perfil vertical) se halló en el sector medio de la transecta. A la medianoche y el amanecer, los valores máximos de diversidad correspondieron al sector más cercano a la costa.

Una de las características salientes de este ciclo diario fue la amplia variación de la densidad en la mayoría de los grupos zooplanktónicos y en ciertas especies en función del tiempo tanto en el eje horizontal como vertical de la transecta.

En su conjunto, el zooplankton exhibió una densidad media de 565 individuos/l. La menor densidad (120 individuos/l) se registró a medianoche en las cercanías de la costa, a profundidad media. La densidad máxima absoluta (979 individuos/l) ocurrió a la tarde, en el nivel más superficial del sector más alejado de la costa.

Las amebas testáceas fueron el grupo más escaso, con una densidad media de tres individuos/l. Estuvieron ausentes en el ocaso, en el nivel medio del perfil vertical del centro de la transecta y también al alba en cercanías de la costa (nivel medio y profundo) y en el centro de la transecta (nivel medio del perfil vertical). Su valor máximo de 13 individuos/l se observó a la tarde, en el nivel más superficial en el punto más cercano a la costa.

Los ciliados tuvieron una densidad numérica media de 128 individuos/l. El mínimo (11 individuos/l) se halló al mediodía del segundo día en el nivel profundo del sector más alejado de la costa. El máximo (346 individuos/l) correspondió al nivel superficial próximo a la costa durante la tarde del primer día. *Tintinnidium fluviatile* fue el ciliado de mayor importancia numérica. En la transecta, su posición media fue relativamente cercana a la costa (11 m) durante casi todo el ciclo diario a excepción de la medianoche cuando tuvo una posición más alejada

(16 m). Además, esta especie estuvo en promedio al mediodía más cerca de la superficie (0,3 m de profundidad) mientras que a medianoche estuvo más cerca del fondo (0,6 m) (Figura 2a). Los ciliados en su conjunto influenciados por la abundancia de *T. fluviatile* tuvieron una ubicación media muy semejante a en función del

tiempo (Figura 2b). El tintinado presentó una variación significativa en su distribución en el ciclo diario considerando únicamente el perfil vertical y su importancia numérica entre los ciliados motivó que se observara el mismo fenómeno para el grupo en su conjunto (Tabla 2).

Tabla 1. Especies presentes en el zooplancton durante el ciclo diario estival en la laguna San Miguel del Monte.

TESTACEA

Arcella discordes Ehr.
A. hemisphaerica Perty
A. hemisphaerica undulata Defl.
Centropyxis aculeata (Ehr.) Stein
C. ecornis (Ehr.) Leidy
Cyphoderia ampulla (Ehr.)
Diffugia elegans Penard
D. gramen Penard
D. lobostoma Leidy
Euglypha acanthophora (Ehr.) Perty
E. tuberculata Perty

CILIATA

Codonella cratera (Leidy) Imhof
Epystilis plicatilis Ehr.
Epystilis sp₁
Epystilis sp₂
Holophrya simplex Ehr.
Prorodon sp.
Tintinnidium fluviatile Stein
Vorticella campanula Ehr.
Vorticella sp₁
Vorticella sp₂

ROTIFERA

Asplanchna brightwelli (Gosse)
Brachionus angularis Gosse
B. calyciflorus calyciflorus Pallas
B. calyciflorus ampiceros (Ehr.)
B. caudatus Barrois & Daday
B. dimidiatus (Bryce)
B. havanaensis Rousselet
Bdelloideo sp₁
Bdelloideo sp₂
Colurella colurus (Ehr.)

Conochilus unicornis Rousselet
Filinia longiseta (Ehr.)
Hexarthra fennica (Levander)
Keratella americana Carlin
K. cochleraris (Gosse)
K. lenzi (Hauer)
K. tropica (Apstein)
Lecane closterocerca Schmarda
L. decipiens (Murray)
L. hamata (Stokes)
L. hastata (Murray)
Lepadella ovalis (O.F.M.)
L. patella (O.F.M.)
Polyarthra vulgaris Carlin
Phompholyx sulcata (Hudson)
Proales sp.
Proalides sp.
Ptygura sp.
Trichocerca cylindrica (Imhof)
T. pusilla (Lauterborn)

CLADOCERA

Bosmina huaronensis Delachaux
Ceriodaphnia cfr. *dubia*
Daphnia spinulata Biraben
Diaphanosoma birgei Korinek
Moina micrura Kurz.

COPEPODA

Acanthocyclops robustus (Sars)
Diacyclops michaelsoni (Mrázek)
Metacyclops mendocinus (Wierzejski)
Microcyclops anceps (Richard)
Notodiaptomus incompositus (Brian)

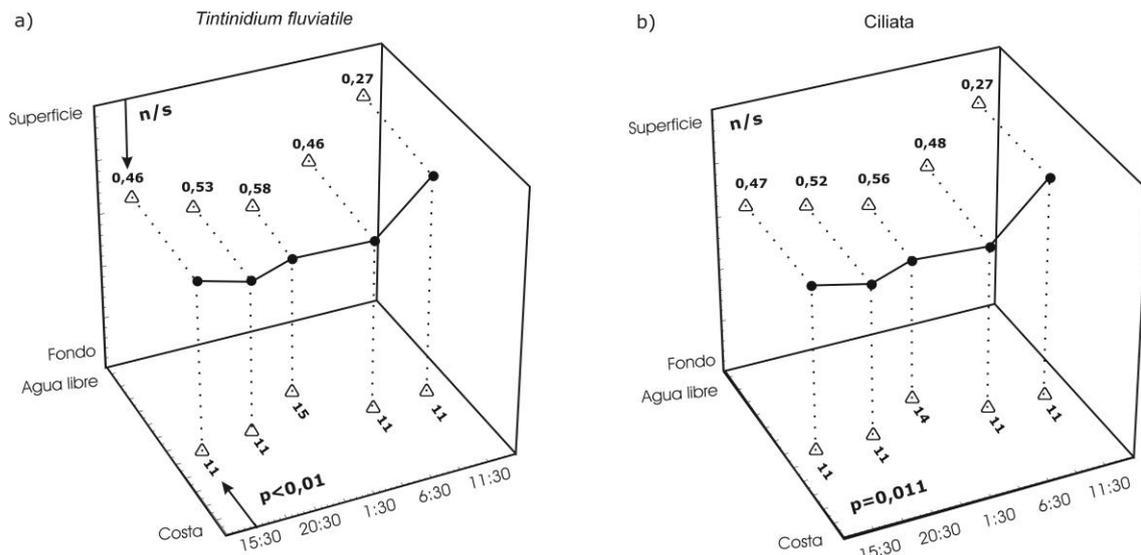


Figura 2. Variación de las posiciones medias horizontales en la transecta desde la costa hacia el centro de la laguna (números sobre el plano horizontal) y las medias verticales entre superficie y fondo (números sobre el plano vertical) en función del tiempo de la densidad de *Tintinnidium fluviatile* y el total de los ciliados (en el plano correspondiente al posicionamiento se indica la significancia del análisis de ANOVA efectuado). Las distancias se expresan en metros.

Los rotíferos (densidad media de 256 individuos/l.) dominaron el zooplancton debido a la contribución de *Hexarthra fennica* y de *Keratella americana*. La densidad mínima (39 individuos/l) se registró en el ocaso y en sector más cercano a la costa a una profundidad media. La máxima (537 individuos/l) se observó a la tarde en el sitio más alejado de la costa en los niveles más superficiales de la columna de agua.

Keratella americana tuvo momentos de relativa proximidad a la costa (11 a 12 m) al atardecer del primer día y el mediodía del segundo. A la medianoche (14 m) y al amanecer (15 m) su distribución fue más alejada de la costa. En el perfil vertical, la especie tuvo una escasa variación en su distribución (Figura 3a). El significativo cambio en el lapso de 24 horas ocurrió en el eje horizontal (Tabla 2).

Keratella tropica tuvo su mayor proximidad a la costa durante la tarde (12 m) y estuvo más alejada al ocaso,

al amanecer y al mediodía (15 m). En el componente vertical mostró una posición media cerca de la superficie al mediodía y en ocaso y una distribución más profunda durante la tarde, medianoche y amanecer (Figura 3b). Las variaciones de la distribución en función del tiempo fueron significativas sólo en el componente vertical (Tabla 2).

Los cladóceros tuvieron una densidad promedio de 27 individuos/l. Fueron particularmente escasos a la medianoche, en el nivel medio del sitio más próximo a la costa (8 individuos/l). Su densidad máxima se observó en el ocaso, en profundidad en el sector más próximo a la costa (61 individuos/l). *Bosmina huaronensis* estuvo relativamente alejada de la costa a la tarde (17 m) y a medianoche (16 m) y mostró posiciones medias relativamente más cercanas a la costa al mediodía (11 m). Estos cambios en su distribución en el ciclo diario respecto al eje de la transecta fueron sig-

nificativos (Tabla 2). Las posiciones más cercanas a la superficie se observaron a la tarde (0,4 m) y las más profundas, al amanecer (0,7 m) (Figura 4a). *Diaphanosoma birgei* presentó una posición promedio más cercana a la costa (11 m) al mediodía mientras que la más alejada (14 m) se observó a

la tarde, a medianoche y al amanecer (Figura 4b). Estos cambios en su distribución en el ciclo diario respecto al eje de la transecta fueron significativos (Tabla 2). No presentó variaciones significativas en la distribución en el sentido vertical durante el ciclo diario (Tabla 2).

Tabla 2. Efecto de factores espaciales y temporales (y su interacción) en la densidad de grupos zooplanctónicos y algunas especies durante un ciclo diario estival en la laguna San Miguel del Monte.

	Hora	Transecta	Profundidad	Hora*Transecta	Hora*Profundidad
<i>Tintinnidium fluviatile</i>	p < 0,01		p < 0,01		p < 0,01
Total ciliados	p < 0,01		p < 0,01		p = 0,011
<i>Keratella americana</i>	p < 0,01			p = 0,024	
<i>Keratella tropica</i>					p < 0,01
<i>Bosmina huaronensis</i>	p < 0,01			p < 0,01	
<i>Diaphanosoma birgei</i>	p = 0,026			p = 0,033	
Total cladóceros	p < 0,01			p = 0,02	
<i>Metacyclops mendocinus</i>	p < 0,01				p < 0,01
Adultos ciclopoideos	p < 0,01				p = 0,012
<i>Notodiptomus incompositus</i>	p = 0,017				p = 0,011

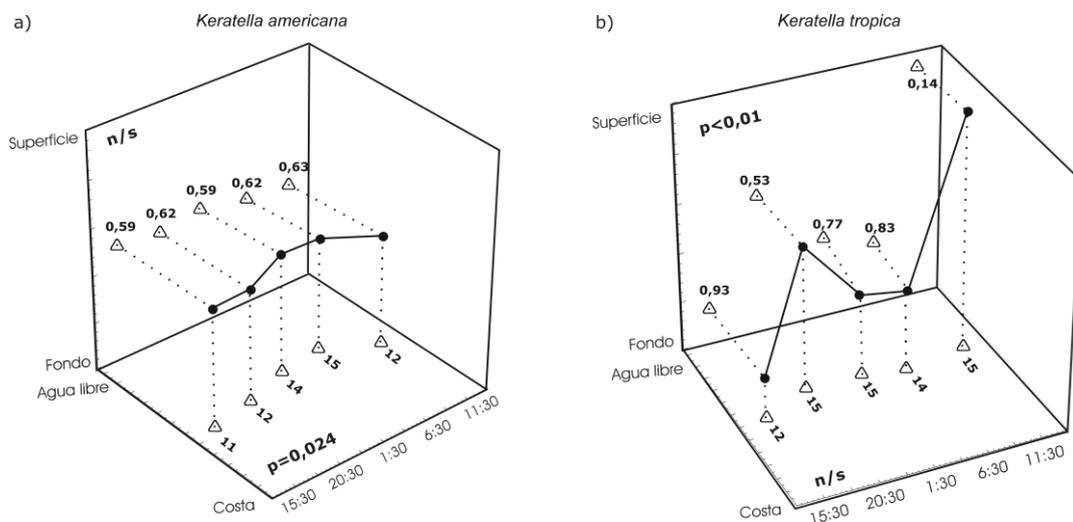


Figura 3. Variación de las respectivas posiciones medias horizontales en la transecta desde la costa hacia el centro de la laguna (números sobre el plano horizontal) y las medias verticales entre superficie y fondo (números sobre el plano vertical) en función del tiempo de *Keratella americana* y *K. tropica* (en el plano correspondiente al posicionamiento se indica la significancia del análisis de ANOVA efectuado). Las distancias se expresan en metros.

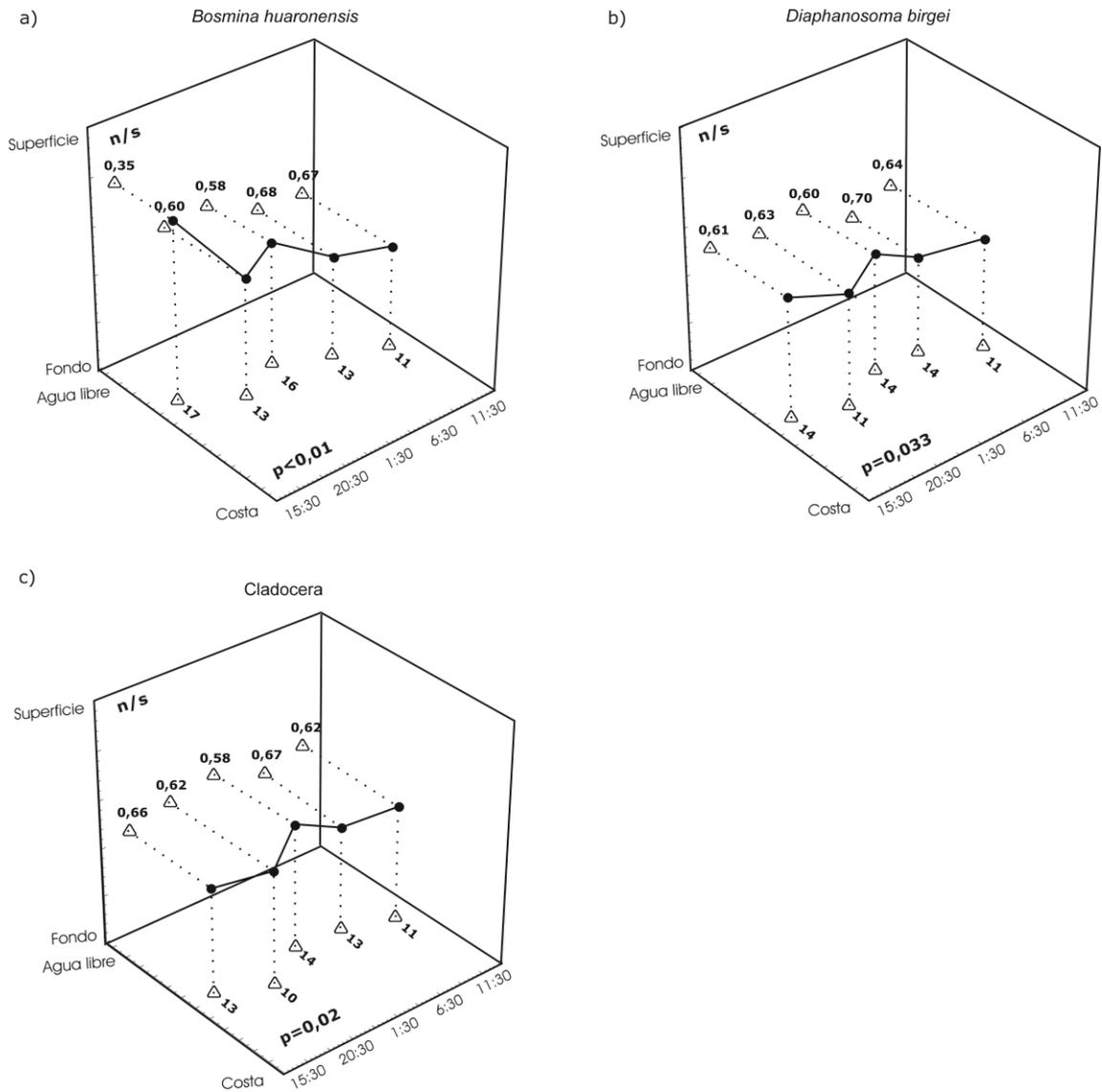


Figura 4. Variación de las respectivas posiciones medias horizontales en la transecta desde la costa hacia el centro de la laguna (números sobre el plano horizontal) y las medias verticales entre superficie y fondo (números sobre el plano vertical) en función del tiempo de *Bosmina huaronensis*, *Diaphanosoma birgei* y los cladóceros totales (en el plano correspondiente al posicionamiento se indica la significancia del análisis de ANOVA efectuado). Las distancias se expresan en metros.

La posición promedio de la densidad de la totalidad de los cladóceros estuvo más próxima a la costa (10 m) en el ocaso, y más alejada de la costa a la medianoche y amanecer (Figura 4c). La distribución espacio-temporal del grupo mostró diferencias significativas en el componente horizontal (Tabla 2).

Los copépodos (en su mayoría larvas nauplii) fueron abundantes y constituyeron el segundo grupo en importancia numérica, con una densidad promedio de 155 individuos/l. Al igual que los cladóceros y que la densidad total zooplanctónica, tuvieron su mínimo a la medianoche, en el nivel medio del sector más cercano a

la costa (29 individuos/l). Su densidad máxima se registró al igual que la de los cladóceros, en niveles superficiales en el sector más alejado de la costa (293 individuos/l). Los ciclopoideos adultos en su conjunto estuvieron en promedio más próximos a la costa (9 m) a la tarde y más alejados (15 m) a medianoche. En el componente vertical, la posición más superficial (0,4 m) se registró en el ocaso y la más profunda (0,7 m) al amanecer (Figura 5a). *Metacyclops mendocinus* tuvo una mayor proximidad media a la línea de costa al ocaso (10 m) y estuvo más alejado a medianoche (14 m) a la vez

que su ubicación más superficial (0,5 m) se registró al ocaso, y la más profunda (0,7 m) al amanecer (Figura 5b). *Notodiptomus incompositus* tuvo su mayor proximidad a la costa (10 m) entre el alba y el mediodía y su mayor alejamiento (13 m) a medianoche. Las posiciones más superficiales de esta especie (0,4 m) se registraron a medianoche y las más profundas en las horas de luz, particularmente a la tarde (0,8 m) (Figura 5c). La distribución espacio-temporal del grupo y las dos especies mostró diferencias significativas en el componente vertical (Tabla 2).

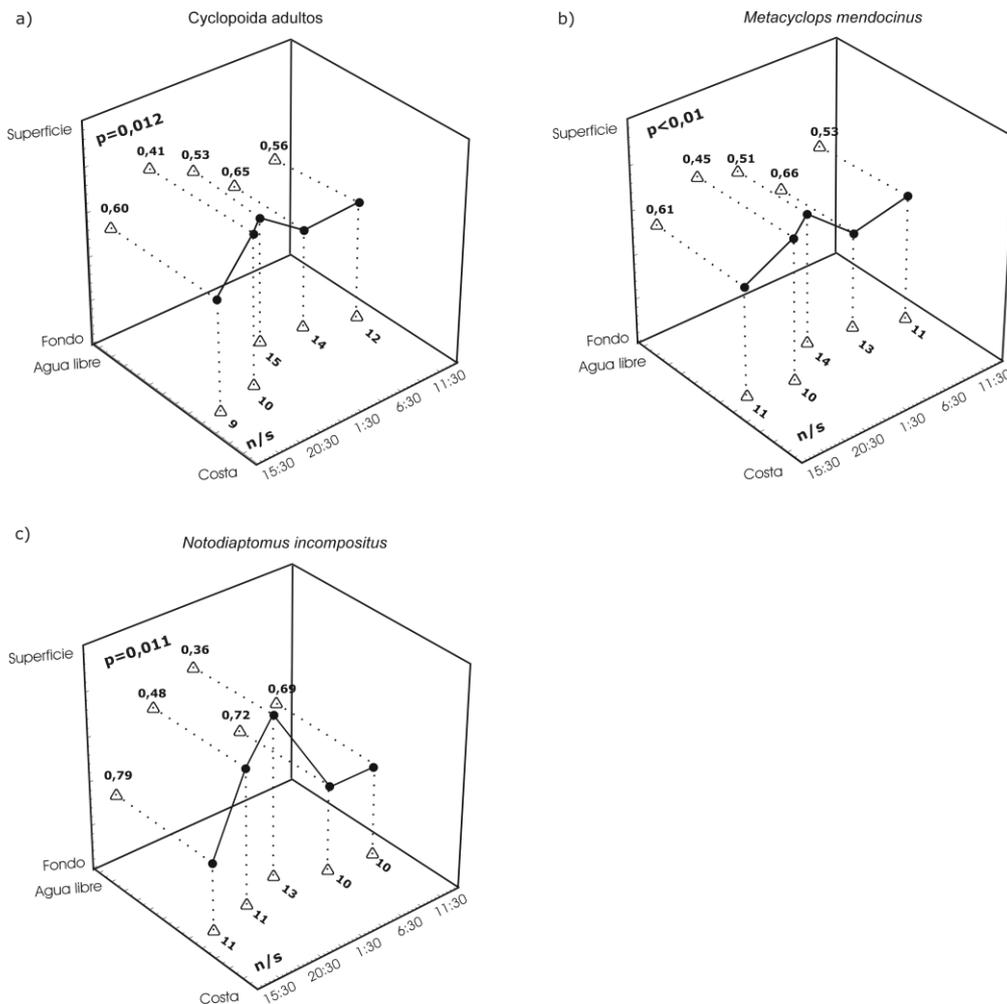


Figura 5. Variación de las respectivas posiciones medias horizontales en la transecta desde la costa hacia el centro de la laguna (números sobre el plano horizontal) y las medias verticales entre superficie y fondo (números sobre el plano vertical) en función del tiempo de los ciclopoideos adultos, de *Metacyclops mendocinus* y de *Notodiptomus incompositus* (en el plano correspondiente al posicionamiento se indica la significancia del análisis de ANOVA efectuado). Las distancias se expresan en metros.

DISCUSIÓN

Los parámetros físico-químicos analizados mostraron una marcada homogeneidad en la columna de agua debido a la condición somera de la laguna, concordando con lo registrado por José de Paggi (1995) en un ambiente vinculado al río Paraná. Se considera que sus gradientes no tuvieron incidencia en la distribución espacial diaria de los integrantes del zooplancton aún cuando la concentración de oxígeno disuelto aumentó en niveles superficiales durante el día, y presentó valores relativamente bajos en toda la columna de agua hacia el amanecer. El nivel de saturación siempre superó el 20% de saturación que fue considerado por José de Paggi (1995) en otro lago somero como suficiente para el desarrollo del zooplancton.

Si bien la mayoría de las especies halladas tuvieron una distribución heterogénea en el espacio y en el tiempo, sólo una pequeña proporción de ellas mostró indicios estadísticamente significativos de que su distribución dependiera del momento del día. La ausencia de diferencias significativas en la distribución horizontal de la abundancia de la mayoría de los ciliados y rotíferos puede estar vinculada a su escasa capacidad de desplazamiento y la relativamente baja susceptibilidad para ser depredados en coincidencia con lo señalado por Wicklum (1999). Únicamente, se detectó variaciones significativas en la distribución vertical de *T. fluviatile* y *Keratella tropica*, con densidades mayores en niveles profundos durante la noche. Estuvieron presentes en niveles más superficiales durante el día. En el caso de *T. fluviatile* este momento del día no constituye riesgo por ser poco palatable para cualquier posible depredador mientras que para *K. tropica* podría constituir una respuesta de evasión frente a depredadores inverte-

brados. José de Paggi (1995) interpretó este tipo de desplazamiento realizado por rotíferos en la laguna El Tigre (Santa Fe) como una respuesta de evasión frente a algunos copépodos. Por otra parte, Peticarrari *et al.* (2004) observaron este tipo de migración entre copépodos ciclopoideos como respuesta a la presencia de las larvas de *Chaoborus*. Gilbert y Hampton (2001) concluyen que las diferencias en la distribución espacial de ciertos zooplanctones en el eje vertical de un lago somero a pesar de su escasa profundidad (1,5 m) reducirían las interacciones entre presas y depredadores, promoviendo su coexistencia en el sistema. Asimismo, en lagos someros con moderada presencia de depredadores se ha comprobado la existencia de desplazamientos verticales de los rotíferos, incluso más significativos que los de los crustáceos y que estarían relacionados a la competencia por el alimento (Karabin y Karabin, 2005).

Según los cálculos de posiciones más probables, los cladóceros tuvieron variaciones horizontales significativas en el ciclo diario con acercamientos a la costa al mediodía y alejamiento de la misma en los otros momentos del día. Por el contrario, la variación significativa en la distribución de los copépodos se presenta en el sentido vertical, con mayor presencia de estos integrantes en superficie durante la noche. Esta ausencia de cambios en el sentido horizontal de los copépodos coincide con lo observado por Romare *et al.* (2003) en un lago somero europeo.

En cuanto a los movimientos horizontales de los cladóceros, lo observado en el ciclo diario en la laguna de Monte concuerda con lo registrado en lagos someros del Hemisferio Norte (Romare *et al.*, 2003; Nguyen, 2006). Los cladóceros *B. huaronensis* y *D. birgei* se alejaron de la costa en horas nocturnas. Esta variación en la

distribución horizontal ha sido vinculada con el desplazamiento de juveniles de peces hacia la zona litoral durante el ocaso (Romare *et al.*, 2003; Nguyen, 2006). La abundancia de peces juveniles en la laguna de Monte estuvo incrementada por la incorporación en los meses previos al muestreo de alevines de *Odonthestes bonariensis* que es un pez principalmente planctóforo (Grosman *et al.*, 2002). La importancia adaptativa de los cambios en la distribución espacio-temporal como estrategia de evasión al riesgo de depredación por peces (Folt y Burns, 1999) también se detectó con el hallazgo de una mayor frecuencia de presencia de copépodos en los sectores más superficiales durante la noche. Las diferencias encontradas con lo observado para *N. incompositus* por Weigand y Escalante (2008a) en la Laguna de los Padres pueden deberse a la ausencia de presión de depredación por peces en dicho ambiente.

El escaso número de integrantes del zooplancton que muestran diferencias en su distribución vertical y horizontal diaria puede estar vinculado a la turbidez inorgánica presente en la laguna de Monte en ocasión del muestreo y que puede reducir el riesgo de depredación en el agua libre (Pekcan-Hekim y Lappalainen, 2006). Weigand y Escalante (2008a) registraron un mayor desplazamiento de algunos zooplanctones en días consecutivos en relación con un aumento en la transparencia debido a un evento de lluvia y en términos relativos, la amplitud del desplazamiento vertical señalada fue mayor que la del presente trabajo, hecho esperable, teniendo en cuenta que la transparencia en la Laguna de Los Padres duplicó a la verificada en San Miguel del Monte. Además, la acentuada variación de la densidad en función del tiempo puede ser una expresión del fenómeno señalado por Pinel-Alloul (1991) acerca de las diferentes escalas en que se manifiesta la heterogeneidad espacial del zooplancton. De acuerdo a ello, mu-

chos de los grupos presentaron organizaciones espaciales que trascendieron las dimensiones de la transecta en estudio.

AGRADECIMIENTOS

A Diego Martín Ardohain, por su colaboración en las tareas de campo. A los revisores por sus valiosas sugerencias y comentarios.

BIBLIOGRAFÍA

- Ardohain, D. M., H. H. Benítez, M. C. Claps y N. A. Gabellone.** 2005. Estructura y dinámica de rotíferos planctónicos en dos lagunas pampásicas: similitudes y diferencias. *Biología Acuática*, 22: 7 - 18.
- Armengol-Díaz, J., A. Esparcia, E. Vicente y M. R. Miracle.** 1993. Vertical distribution of planktonic rotifers in a karstic meromictic lake. *Hydrobiologia* 255/256: 381-388.
- Armengol, X. y M. R. Miracle.** (2000) Diel vertical movements of zooplankton in lake La Cruz (Cuenca, Spain). *Journal of Plankton Research*, 22: 1683-1703.
- Benítez, H. H.** 2008. Estructura y dinámica del zooplancton de una laguna pampásica moderadamente eutrófica (San Miguel del Monte): factores de control. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP). 382 pp.
- Benítez, H. H. y M. C. Claps.** 2000. Zooplancton de una laguna pampásica (Monte) y su afluente (El Totoral). Caracterización estructural en un ciclo anual. *Diversidad y ambiente*, 1: 87 - 95.
- Benzi, J. A. H.** 2005. Cladocera: the genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*). In *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*, Vol. 21, p. 1-368 Dumont H (coord. ed). Backhuys Publishers, Leiden.
- Brancelj, A. y A. Blejec.** 1994. Diurnal vertical migration of *Daphnia*

- hyalina* Leydig, 1860 (Crustacea: Cladocera) in Lake Bled (Slovenia) in relation to temperature and predation. *Hydrobiologia*, 284: 125 - 136.
- Burks, R. L., D. M. Lodge, E. Jeppesen y T. D. Lauridsen.** 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*. 47: 343-365.
- Claps, M. C., N. A. Gabellone y H. H. Benítez.** 2004. Zooplankton biomass in an eutrophic shallow lake (Buenos Aires, Argentina): Spatio-temporal variations. *Annales de Limnologie- International Journal of Limnology*, 40: 201 - 210.
- Easton, J. y M. Gophen.** 2003. Diel variation in a vertical distribution of fish and plankton in lake Kinneret: a 24-h study of ecological overlap. *Hydrobiologia*, 421: 91 - 100.
- Foissner, W., H. Berger y J. Schaumburg.** 1999. Identification and Ecology of Limnetic Plankton Ciliates. Bavarian State Office for Water Management: Munich
- Folt, C. L. y Burns C. W.** 1999. Biological drivers of zooplankton patchiness. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 300 - 305.
- Grosman, F.; P Sanzano y D. Aguería,** 2002. Aspectos ecológicos del pejerrey *Odontesthes bonariensis* de la laguna de Monte. *Revista del Museo Argentino B. Rivadavia*, 4:13-23.
- Gilbert, J. J. y S. E. Hampton.** 2001. Diel vertical migrations of zooplankton in shallow, fishless pond: a possible avoidance-response cascade induced by notonectids. *Freshwater Biology*, 46: 611 - 621.
- González Sagrario, M. y E. Balseiro.** 2003. Indirect enhancement of large zooplankton by consumption of predacious macroinvertebrates by littoral fish. *Archiv für Hydrobiologie*, 158: 551 - 574
- González Sagrario, M., E. Balseiro, R. Ituarte y E. Spivak.** 2009. Macrophytes as refuge or risky area for zooplankton: a balance set by littoral predacious macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 54: 1042-1053.
- Han, B. P. y M. Straškraba.** 2001. Control Mechanisms of Diel Vertical Migration: Theoretical Assumptions. *Journal of Theoretical Biology*, 210: 305 - 318
- Johnsen, G. H. y P. J. Jacobsen.** 1987. The effect of food limitation on vertical migration in *Daphnia longispina*. *Limnology and Oceanography*, 32: 873 - 880.
- Jørgensen, B. B., J. G. Kuene y Y. Cohen.** 1979. Microbial transformations of sulfur compounds in a stratified lake (Solar Lake, Sinai). *Limnology and Oceanography*, 24: 799-822.
- José de Paggi, S.** 1995. Vertical distribution and diel migration of rotifers in a Paraná River floodplain lake. *Hydrobiologia*, 310: 87 - 94.
- Karabin, A. y J. Ejsmont-Karabin.** 2005. An evidence of vertical migrations of small rotifers - a case of rotifer community in a dystrophic lake. *Hydrobiologia*, 546: 381-386.
- Koste, W.** 1978. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Bestimmungswerk begründet von Max Voigt. Borntraeger: Berlin, Stuttgart.
- Kovach, W. L.** 1990. A multivariate Statistical Package. Institute of Earth Studies, University College of Wales, UK.
- Lauridsen, T. L. y I. Buenk.** 1996. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in two shallow eutrophic lakes. *Archiv für Hydrobiologie*, 137: 161 - 176.
- Lauridsen, T. L., E. Jeppesen, M. Sondergaard y D. M. Lodge.** 1997. Horizontal migration of zooplankton: predator-mediated use of macrophyte habitat. *En: E. Jeppesen, M. Sondergaard, M. Sondergaard y K. Christoffersen (Eds.) The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Ecological Studies* 131, New York, Springer Verlag: 233 - 239.
- Lee, J. S. Hunter y E. Bovee (Eds.).** 1985. An illustrated guide to the

- Protozoa. Allen Press. 629 p.
- Liu, S. H., S. Sun y B. P. Han.** 2003. Diel vertical migration of zooplankton following optimal food intake under predation. *Journal of Plankton Research*, 25: 1069 - 1077.
- Nguyen, H. T.** 2006. Evidence for diel horizontal migration (DHM) of crustacean zooplankton in the western basin of Lake Erie. Senior Honors Thesis, The Ohio State University. 44 p.
- Paggi, J. C.** 1978. Revisión de las especies argentinas del género *Diaphanosoma* Fischer (Crustacea, Cladocera). *Acta Zoológica Lilloana*, 33: 43 - 65.
- Paggi, J.C.** 1979. Revisión de las especies argentinas del género *Bosmina* Baird agrupadas en el subgénero *Neobosmina* Lieder (Crustacea, Cladocera). *Acta Zoológica Lilloana*, 35: 137-162.
- Paggi, J. C.** 1994. Biodiversidad del zooplancton en los ecosistemas acuáticos continentales de la región Neotropical: Revisión de las especies del género *Notodiaptomus* Kiefer (Copepoda, Calanoida). Tesis de Magister en Ecología Acuática Continental, Universidad Nacional del Litoral, Argentina
- Pekcan-Hekim, Z. y J. Lappalainen.** 2006. Effects of clay turbidity and density of pikeperch (*Sander lucioperca*) larvae on predation by perch (*Perca fluviatilis*). *Naturwissenschaften*, 93: 356 - 359.
- Perticarrari, A., M. S Arcifa y R. A. Rodrigues.** 2004. Diel vertical migration of copepods in a Brazilian lake: a mechanism for decreasing risk of *Chaoborus* predation? *Brazilian Journal of Biology*, 64: 289 - 298.
- Pinel-Alloul, B.** 1991. Spatial distribution patterns in freshwater macrozooplankton: variation with scale. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 1557 - 1570.
- Reid, J.** 1985. Clave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sul-americanas de vida livre da ordem Cyclopoidea (Crustacea, Copepoda). *Boletim de zoologia Universidade Sao Paulo*, 9: 17 - 143.
- Romare, P., Berg, S., Lauridsen, T. and Jeppesen, E.** 2003. Spatial and temporal distribution of fish and zooplankton in a shallow lake. *Freshwater Biology*, 48: 1353-1362
- Segers, H.** 1995. Rotifera: the Lecanidae (Monogononta). *En: H. Dumont (Coord. Ed.) Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*, Vol. 6, SPB Academic Publishing, The Hague: 1 - 226
- Vucetich, M. C.** 1973. Estudio de tectamebianos argentinos, en especial los del dominio pampásico. *Revista del Museo de La Plata (N. S.) Sección Zoología*, 11: 287 - 332.
- Weigand, P. V. y A. H. Escalante.** 2008a. ¿Existen migraciones verticales en el zooplancton de la Laguna de Los Padres? *Biología Acuática*, 24: 165 - 172.
- Weigand, P. V. y A. H. Escalante.** 2008b. Diel vertical distribution of freshwater calanoid copepods in a shallow lake: its variability in males with and without an oil sac. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 41: 257 - 266.
- Wicklum, D.** 1999. Variation in horizontal zooplankton abundance in mountain lakes: shore avoidance or fish predation? *Journal of Plankton Research*, 21: 1957 - 1975.
- Winder, M., M. Boersma y P. Spaak.** 2003. On the cost of vertical migrations: are feeding conditions really worse at greater depth? *Freshwater Biology*, 48: 383 - 393.
- Wojtal, A., P. Frankiewicz, K. Izydorczyk y M. Zalewski.** 2003. Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia*, 506-509: 339 - 346.
- Wright, D. I. y J. Shapiro.** 1990. Refuge availability: a key to understanding the summer disappearance of *Daphnia*. *Freshwater Biology*, 24: 43 - 62.