

RESPUESTA DE LA ESTRUCTURA ZOOPLANCTÓNICA A CAMBIOS FÍSICOS Y BIOLÓGICOS EN UNA LAGUNA PAMPÁSICA (LAGUNA LACOMBE)

D.M. ARDOHAIN, H.H. BENÍTEZ, N.A. GABELLONE & M.C. CLAPS

Instituto de Limnología R.A. Ringuelet (CCT- La Plata CONICET, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP), Calle 120 y 62, 1900 La Plata, Argentina.

e-mail: ardohain@ilpla.edu.ar

ABSTRACT. The changes in zooplankton composition at Lacombe Lake during two annual cycles related to environmental (rainfall, hydrometric level, conductivity, transparency and nutrients) and biotic factors (phytoplankton palatability and presence of submerged macrophytes) were analyzed. The shallow lake showed alternating periods of turbid and clear water associated with phytoplankton density and occasional colonization of the lake by submerged macrophytes (*Potamogeton pectinatus* (L.) and *Myriophyllum quitense* Kunth). The MDS ordination analysis based on environmental data showed a clear separation of clear and turbid water periods but the division became more diffuse when the analysis performed was based on zooplankton species density. The results of SIMPER analysis indicated that the quality (palatable nanoplankton) and quantity of phytoplankton constituted the most important variable in both annual cycles for the period characterization, while pH, chlorophyll *a* and turbidity were relevant in 2001-2002 period, and hydrometric level, conductivity and transparency in 2005-2006. Some euplanktonic rotifers were relevant during turbid periods (*Brachionus caudatus* Barrois & Daday, *B. havanaensis* Rousselet, *Filinia longiseta* (Ehr.), *Keratella lenzi* (Hauer), *K. tropica* (Apstein), *Polyarthra vulgaris* Carlin) whereas crustaceans achieved their maximum density during clear periods (*Notodiaptomus incompositus* (Brian), *Microcyclops alius* (Kiefer), *Metacyclops mendocinus* (Wierzejski) and *Ceriodaphnia* cf. *dubia*). In both annual cycles, the zooplankton maintained similar composition in this seepage shallow lake in spite of the occurrence of contrasting environmental conditions.

Key words: zooplankton; pampean shallow lake; annual cycles; equilibria state.

Palabras clave: zooplancton; laguna pampeana; ciclos anuales; estado de equilibrio.

INTRODUCCIÓN

En la cuenca del río Salado se pueden reconocer tres sistemas de lagunas: las que se vinculan directamente con el río (La Tigra, Las Flores, entre otras), las interconectadas, como los sistemas de Chascomús y de Monte, y lagunas ubicadas en cuencas arreicas como Lacombe y La Rosita (Gabellone *et al.*, 2003). En estos últimos ambientes, la forma en que los factores externos afectan a los mecanismos de regulación interno puede ser diferente respecto

de aquellos involucrados en los sistemas relacionados al río.

La presencia de macrófitas sumergidas puede influir en la estructura y dinámica del zooplancton (Lauridsen *et al.*, 1998; Jeppesen *et al.*, 1999). Durante la fase con macrófitas en lagos someros europeos, los rotíferos planctónicos son desplazados en la dominancia por cladóceros que encuentran refugio frente a la acción de depredadores vertebrados (Conde-Porcuna *et al.*, 1994; Lauridsen y Buenk, 1996; Moss *et al.*, 1998).

En el plancton, la presión de los pastores afecta la estructura de tamaños de las algas, favoreciendo el predominio de las más grandes (Hansson *et al.*, 1998).

En la laguna Lacombe se han efectuado estudios del fitoplancton en coincidencia con alternancia de fases turbia-clara (Cano *et al.*, 2008; Casco *et al.*, 2009) y durante un período turbio (Allende *et al.*, 2009).

En este trabajo, se analizan los cambios en la composición del zooplancton en la laguna Lacombe vinculados principalmente a factores internos biológicos como la cantidad y calidad del fitoplancton (proporción

de algas palatables) y la posibilidad de refugio por presencia de macrófitas sumergidas. Además, se consideran factores externos como eventos de precipitaciones con modificaciones en el nivel hidrométrico, en la conductividad, concentración de nutrientes y sólidos en suspensión.

Área de Estudio

La laguna Lacombe (35° 50' S - 57° 53' O) se encuentra ubicada en una cuenca arreica y tiene una superficie aproximada de 130 ha (Fig. 1). Las fluctuaciones del nivel hidrométrico responden a la intensi-

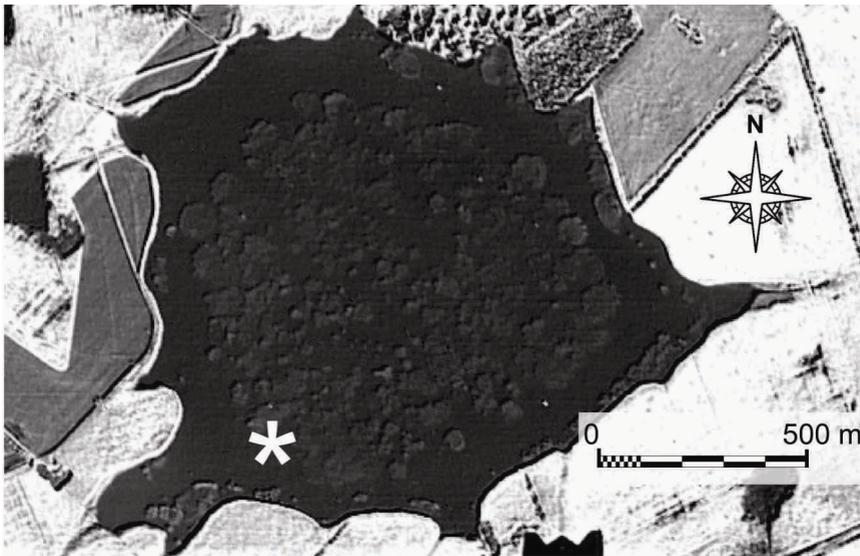


Figura 1. Fotografía aérea de la laguna Lacombe con vista de las poblaciones de *Scirpus californicus* en posición central y el sitio de muestreo (*).

dad de lluvias locales y al aporte de agua subterránea. En el período comprendido entre 1977 y 2006, el promedio anual de precipitaciones fue 1039 mm. La laguna está colonizada en forma permanente por macrófitas emergentes (*Scirpus californicus* (Meyer)) y puede presentar cobertura de macrófitas sumergidas (*Potamogeton pectinatus* y *Myriophyllum quitense*). En el momento de la realización del presente trabajo, la laguna contaba con abundantes

poblaciones de *Odontesthes bonariensis* y *Hoplias malabaricus* lo que promovía que el ambiente fuera utilizado principalmente para pesca deportiva. En la cuenca, el uso del suelo era moderado, con escasa ganadería y agricultura.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos se efectuaron mensualmente durante el período julio de 2001-mayo de 2002 y desde mayo de 2005 a abril

de 2006. Se extrajeron muestras subsuperficiales de plancton y agua en el sector más profundo de la laguna con bomba sumergible. Mediante un sensor múltiple Horiba U10 se midieron *in situ* temperatura, conductividad, pH, turbidez y oxígeno disuelto. La transparencia se midió por medio de un disco de Secchi. Para el zooplancton, se filtraron 35 l de agua con una red de 35 μm de abertura de malla que fueron fijadas con formol al 5%. Las muestras de fitoplancton se fijaron con lugol acético 1%. Para el recuento de protistas y rotíferos se emplearon cámaras tipo Sedgwick-Rafter, para el de los crustáceos cámaras de Bogorov y para el del fitoplancton se utilizó el método de Utermöhl. Las muestras de agua se mantuvieron en oscuridad y refrigeradas hasta la realización de análisis químicos. La concentración de clorofila *a* fue estimada espectrofotométricamente (APHA 1995) y calculada con la fórmula de Lorenzen (1967). La concentración del total de sólidos en suspensión (SS) fue estimada gravimétricamente (APHA, 1995). Posteriormente, se determinó la materia orgánica particulada por pérdida por ignición a 550 °C (APHA 1995) y por diferencia con SS se obtuvo la materia inorgánica particulada. La concentración del fósforo reactivo soluble (PRS) en muestras filtradas y total (PRT) en muestras sin filtrar se determinó con molibdato amónico y lectura espectrofotométrica a 885 nm. Para el fósforo total (PT) se realizó una digestión previa con persulfato de potasio y ácido sulfúrico (APHA, 1995). La concentración de polifenoles solubles se determinó por el método del reactivo Folin Ciocalteus-carbonato tartrato (APHA, 1995).

Las diferencias entre variables ambientales y la abundancia de las especies zooplanctónicas durante cinco períodos (turbio, claro con macrófitas sumergidas y claro sin macrófitas en 2001-2002 y claro sin macrófitas sumergidas y turbio en 2005-2006)

fueron testeados con el Análisis de Similitud (ANOSIM), con transformación a $\log(x+1)$ en los datos de abundancia y normalización en los ambientales. La distancia euclidiana se utilizó como índice de similitud y se realizaron 10.000 permutaciones para calcular la significancia de R. Los resultados se expresan en el análisis de ordenación MDS. Se obtuvo una matriz de similitud aplicando el índice de Bray-Curtis. El porcentaje de contribución de cada taxón a los patrones de disimilitud fue establecido con el análisis SIMPER, considerando diferenciadores significativos a aquellos taxones que contribuyen con el 10% a la disimilitud. Se utilizó el programa PRIMER v. 5.2.9 (Primer Ltd. 2001) para realizar los análisis MDS, SIMPER y ANOSIM.

RESULTADOS

La laguna mostró dos condiciones hidrológicas diferentes, estando el primer ciclo caracterizado por lluvias extraordinarias con el consiguiente incremento de la altura hidrométrica y el segundo respondió a valores de precipitación cercanos a la media histórica. En 2001 - 2002 las precipitaciones superaron el promedio histórico (1977-2006) y se encontraron entre las más elevadas del mencionado período (1336 y 1375 mm), mientras que entre 2005 y 2006 fueron muy inferiores (606 y 1085 mm) (Fig. 2).

La presencia de macrófitas sumergidas y los valores de transparencia permitieron caracterizar diferentes períodos en la laguna: uno inicial de aguas turbias que se extendió entre julio y octubre de 2001 al que le sucedió uno de aguas claras con presencia de macrófitas que fue seguido desde marzo de 2002 por otro de aguas claras sin macrófitas sumergidas. El inicio del segundo ciclo anual se caracterizó por un período de aguas claras sin macrófitas sumergidas (mayo-agosto de 2005), con la excepción del mes de julio, con

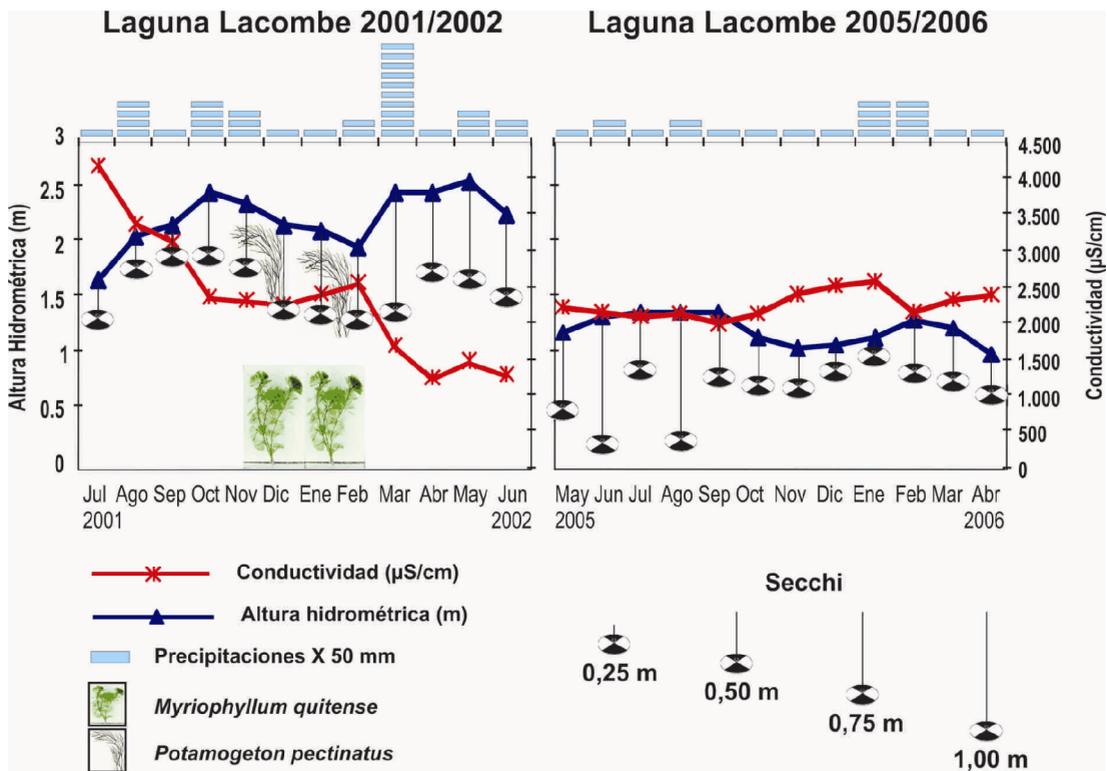


Figura 2. Fluctuaciones de variables ambientales en la laguna Lacombe durante los dos ciclos anuales contrastantes.

un marcado descenso de la transparencia debido a los fuertes vientos con la consiguiente resuspensión de sedimentos. El siguiente período de aguas turbias se extendió hasta el final del muestreo (abril de 2006) (Fig. 2).

El oxígeno disuelto siempre exhibió valores superiores a 7 mg/l en ambos ciclos mientras que el pH fue alcalino. Las mayores concentraciones de clorofila *a* fitoplanctónica se registraron en el segundo ciclo anual en coincidencia con los máximos de densidad de las algas nanoplanctónicas. En el segundo ciclo durante el período turbio la densidad total fitoplanctónica fue marcadamente mayor que en el primer ciclo, con predominio de algas nanoplanctónicas palatables (Fig. 3). La concentración de fósforo total fue mayor en el primer ciclo anual (Tabla 1) mientras que las de fósforo reactivo total y de reactivo soluble presentaron

valores similares para ambos ciclos (Fig. 3). Los polifenoles solubles tuvieron sus valores más elevados en el primer ciclo anual en sincronía con las abundantes precipitaciones y con la presencia de macrófitas sumergidas. Los valores de turbidez y de sólidos en suspensión fueron muy superiores en el segundo ciclo anual (Tabla 1).

El zooplancton estuvo integrado por un número similar de especies en ambos ciclos anuales: 45 especies (ocho protistas, 25 rotíferos y 12 crustáceos) en el ciclo 2001-2002 y por 40 especies (seis protistas, 19 rotíferos y 15 crustáceos) en el ciclo 2005-2006 (Tabla 2). Las especies con mayor frecuencia de aparición en ambos ciclos anuales fueron los rotíferos *Keratella tropica* y *Brachionus caudatus*, los cladóceros *Bosmina huaronensis* Delachaux y *Ceriodaphnia cf. dubia* y el copépodo calanoideo *Notodiaptomus incompositus* (Tabla 2).

Tabla 1. Valores promedio y desvío estándar (DS) de variables físicas, químicas y biológicas registradas en la laguna Lacombe durante los ciclos anuales 2001-2002 y 2005-2006 (entre paréntesis valores mínimo y máximo).

	1° ciclo anual		2° ciclo anual	
	Promedio (min-max)	DS	Promedio (min-max)	DS
Transparencia (m)	0,6 (0,3-1,0)	0,2	0,5 (0,2-1,0)	0,3
Altura hidrométrica (m)	2,3 (1,7-2,6)	0,3	1,2 (0,4-1,5)	0,3
Oxígeno disuelto (mg/l)	9,6 (7,3-13,6)	1,7	10,3 (7,2-12,6)	1,3
Saturación de oxígeno disuelto (%)	108 (78-168)	25,1	114 (94-148)	16,6
Turbidez (NTU)	44 (12-109)	36,8	94,8 (19-220)	71,2
pH	9,8 (8,5-10,3)	0,5	9,1 (8,6-9,8)	0,4
Temperatura (°C)	18,0 (10,1-27,9)	6,0	19,3 (11,7-27,5)	5,3
conductividad (µS/cm)	2318 (1220-4120)	873,7	2278 (2010-2600)	184,1
Fósforo total (µg/l)	270 (102-554)	138,9	184 (98-406)	86,9
Fósforo reactivo total (µg/l)	78 (23-209)	61,8	67 (14-186)	55,4
Fósforo reactivo soluble (µg/l)	27 (7-121)	30,4	24 (8-112)	28,1
Polifenoles solubles (mg/l)	2,5 (0,1-5,7)	1,5	1,1 (0,4-2,8)	0,9
Sólidos inorgánicos en suspensión (mg/l)	4,6 (0,0-40,0)	11,5	14,7 (0,0-70,4)	20,7
Sólidos orgánicos en suspensión (mg/l)	21,9 (4,0-81,3)	26,3	45,2 (0,0-108,0)	37,4
Clorofila "a" (mg/l)	41,5 (3,0-104,8)	27,7	324,7 (9,3-2181,0)	683
Densidad total fitoplancton (individuos/ml)	8962 (1587-25635)	8152	119809 (7537-469984)	157660
Densidad algas nanoplanctónicas <10µ	238 (0-1234)	334	128064 (8665-471475)	163844
Densidad algas nanoplanctónicas >10µ	1094 (133-2917)	807	167585 (47855-510943)	163170
Densidad total zooplancton (individuos/l)	887 (34-3022)	798	1188 (6-2992)	1045

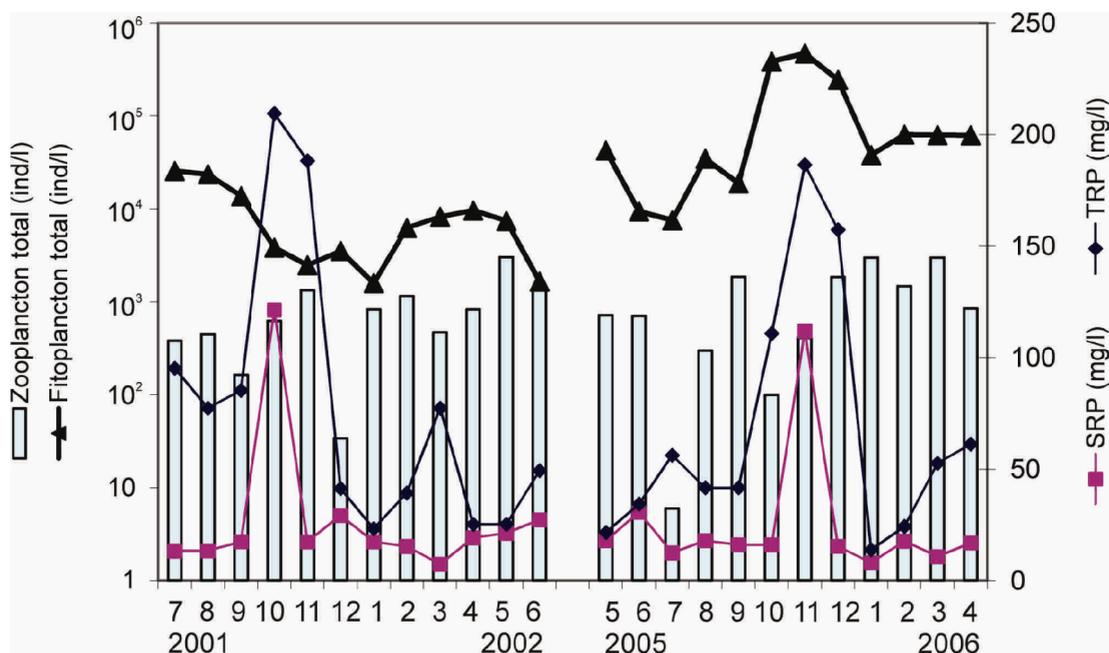


Figura 3. Variación temporal en la densidad de ambas fracciones planctónicas y la concentración de fracciones de fósforo reactivo en la laguna Lacombe.

Tabla 2. Frecuencia expresada en porcentaje de los taxa registrados en el zooplancton en la laguna Lacombe durante los ciclos anuales 2001-2002 y 2005-2006

	1° CICLO	2° CICLO		1° CICLO	2° CICLO
<i>Arcella hemisphaerica</i> Perty	42	42	<i>Lepadella ovalis</i> (O.F.M.)	58	8
<i>Centropyxis aculeata</i> (Ehr.) Stein	42	42	<i>Phompholyx sulcata</i> Hudson	42	0
<i>C. ecornis</i> (Ehr.) Leidy	0	17	<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin	67	17
<i>Diffugia lobostoma</i> Leidy	8	17	<i>Proales</i> sp.	0	8
<i>Euglypha</i> sp.	58	0	<i>Proalides</i> sp.	42	0
<i>Epistylis</i> sp.	8	8	<i>Testudinella patina</i> (Hermann)	25	0
<i>Paramecium</i> sp.	8	0	<i>Trichocerca pusilla</i> (Jennings)	25	17
<i>Trachelophyllum</i> sp.	17	0	<i>T. cylindrica</i> (Imhof)	0	8
<i>Vorticella campanula</i> Ehr.	8	8	<i>T. stylata</i> (Gosse)	25	0
<i>Ascomorpha saltans</i> Bartsch	8	0	<i>Alona</i> sp.	0	17
<i>Asplanchna girodi</i> (De Guerne)	17	8	<i>Bosmina huaronensis</i> Delachaux	42	67
<i>A. brightwellii</i> Gosse	25	0	<i>Ceriodaphnia</i> cf. <i>dubia</i>	75	50
Bdelloidea	33	50	<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F.M.)	33	17
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	0	8	<i>Coronatella rectangula</i> (Sars)	50	33
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	25	8	<i>Diaphanosoma birgei</i> Korinek	33	33
<i>B. caudatus</i> Barrois & Daday	83	50	<i>Macrothrix</i> sp.	8	8
<i>B. havanaensis</i> Rousselet	33	50	<i>Moina micrura</i> Kurz	58	50
<i>B. plicatilis</i> (O.F.M.)	17	25	<i>Pleuroxus</i> sp.	0	8
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehr.	8	0	<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird)	25	0
<i>Filinia longiseta</i> (Ehr.)	42	67	<i>Simocephalus daphnoides</i> Herrick	0	8
<i>Hexarthra fennica</i> Levander	17	8	Nauplii	92	92
<i>Keratella tropica</i> (Aspstein)	83	67	Copepodito <i>N. incompositus</i>	58	75
<i>K. lenzi</i> (Hauer)	42	0	Copepodito cyclopoideos	58	67
<i>Lecane bulla</i> (Gosse)	25	0	<i>Notodiaptomus incompositus</i> (Brian)	67	100
<i>L. closterocerca</i> (Schmarda)	25	17	<i>Cletocamptus</i> sp.	8	33
<i>L. hamata</i> (Stokes)	0	8	<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars)	0	25
<i>L. luna</i> (O.F.M.)	17	8	<i>Metacyclops mendocinus</i> (Wierzejski)	67	75
<i>L. nana</i> (Murray)	8	0	<i>Microcyclops alius</i> (Kiefer)	75	33
<i>L. pyriformis</i> (Daday)	25	25			

Las mayores densidades zooplanctónicas se registraron en otoño en el primer ciclo y en verano en el segundo (Fig. 3). Los rotíferos fueron responsables de dichos picos: *Pompholyx sulcata* Hudson y *K. lenzi* en mayo de 2002 y *B. havanaensis* y *K. tropica* en enero y marzo de 2006, respectivamente.

En base a los datos ambientales al aplicar el ordenamiento MDS se distinguieron claramente los períodos. El período turbio de 2001-2002 (I) estuvo definido por la disponibilidad de algas palatables y estabilidad en el pH. El período II que corresponde a la presencia de macrófitas sumergidas se

caracterizó por la baja densidad de algas palatables y una muy escasa biomasa fitoplanctónica (inferida a partir de la concentración de clorofila *a*). El período III (claro con ausencia de macrófitas sumergidas) se solapa con el II y está definido por nanoplancton abundante y escasa turbidez (Fig. 4). A diferencia de los períodos del primer ciclo anual, en 2005-2006 la conductividad y la altura hidrométrica se destacaron en la caracterización de los períodos. El período IV (período claro con ausencia de macrófitas sumergidas) se caracterizó por la estabilidad en la conductividad y por la abundancia de ambas fracciones de nanoplancton

palatable. El período V (turbio) tuvo como características valores similares de conductividad, la menor altura hidrométrica, baja transparencia y los máximos valores de densidad fitoplanctónica (Fig. 3 y 4).

La densidad zooplanctónica generó una ordenación menos clara de los ciclos. Las especies características de los períodos del primer ciclo anual alternaron en función del tiempo: el período I se caracterizó por rotíferos euplanctónicos (*K. tropica*, *B. caudatus*) y una especie del género *Proalides* que fueron reemplazados por copépodos en el segundo (*Metacyclops mendocinus*, *Micro-*

cyclops alius y *N. incompositus*) mientras que en el período III se destacaron nuevamente rotíferos euplanctónicos (*Polyarthra vulgaris*, *K. tropica*, *B. caudatus* y *K. lenzi*). En el segundo ciclo anual (2005-2006), la fase clara (período IV) estuvo caracterizada por *C. cfr. dubia*, *N. incompositus* y *Filinia longiseta*, mientras que el grupo V estuvo formado por un período más temprano (Va) con importancia de crustáceos (*N. incompositus* y *C. cf. dubia*) y uno más tardío (Vb) caracterizado por rotíferos (*B. caudatus*, *B. havanaensis* y *F. longiseta*) (Fig. 5).

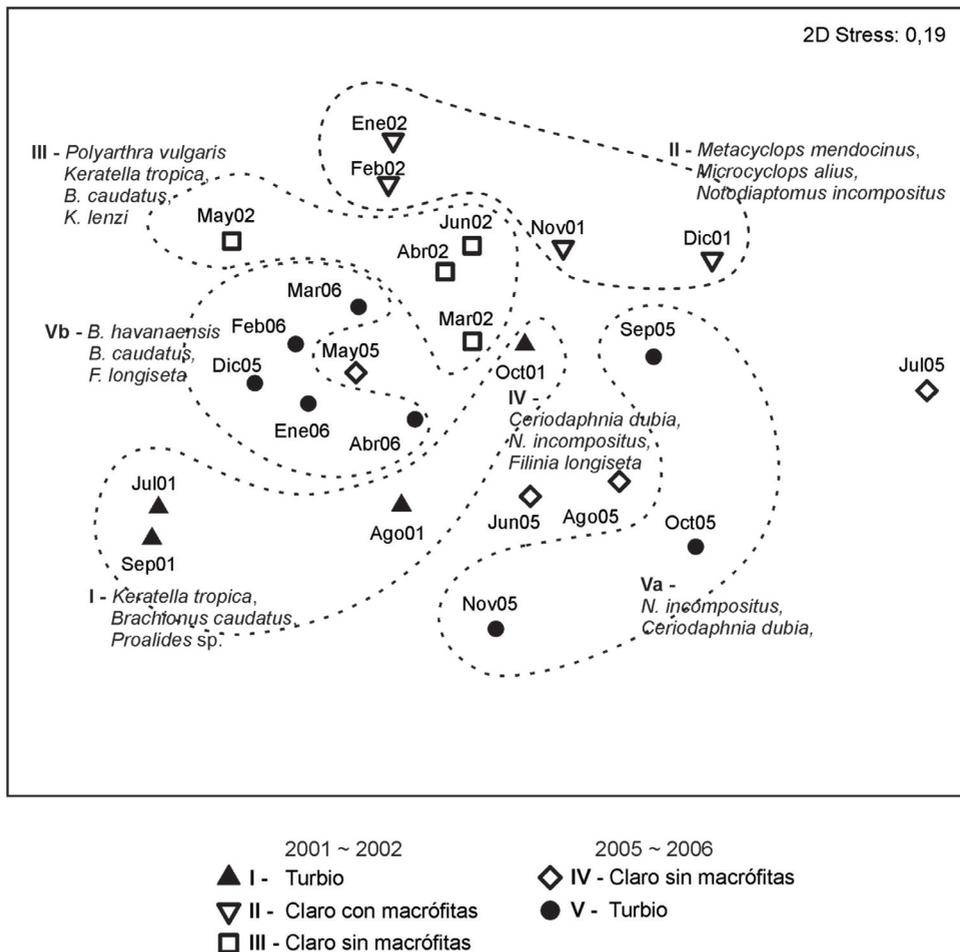


Figura 4. Resultado del análisis ANOSIM para la caracterización de los períodos de acuerdo a variables ambientales correspondientes a los dos ciclos anuales analizados en la laguna Lacombe.

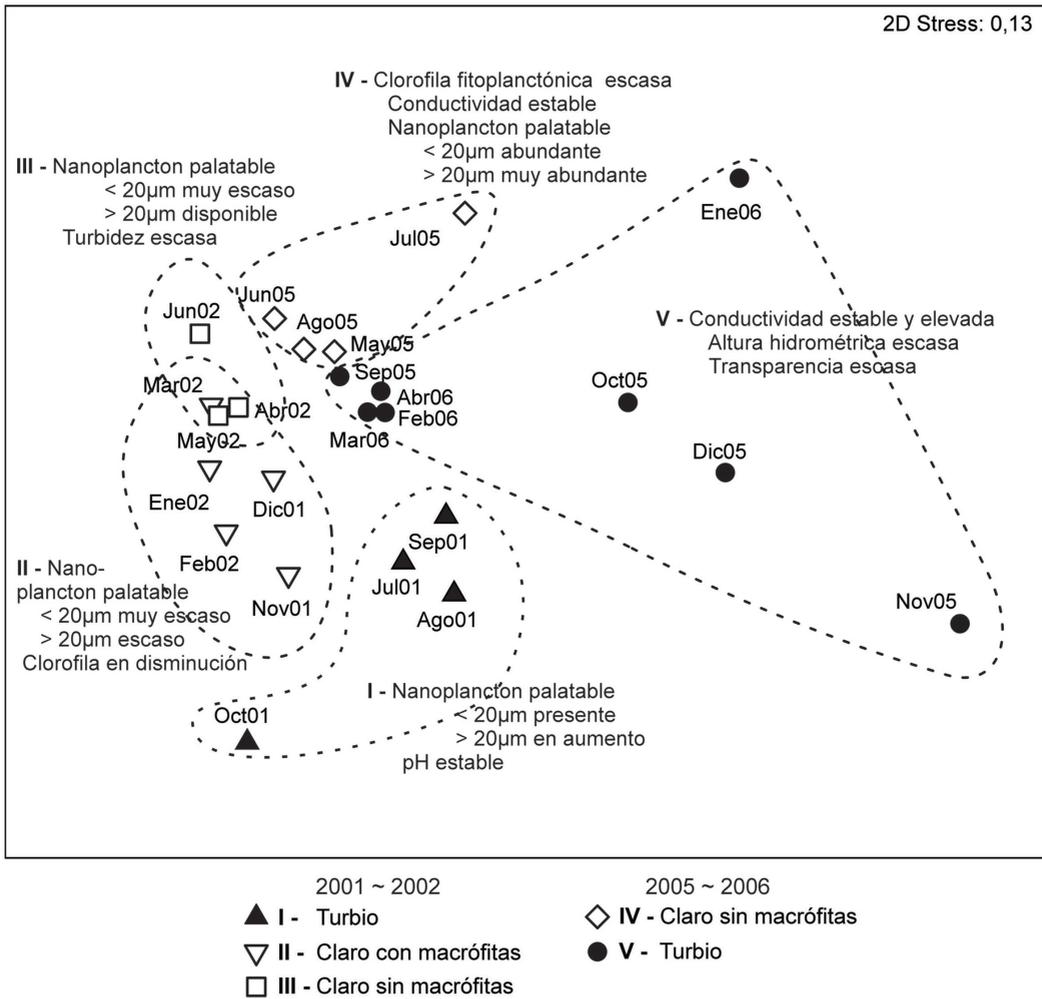


Figura 5. Resultado del análisis ANOSIM para la caracterización de los periodos mediante la densidad de las especies zooplanctónicas registradas en ambos ciclos anuales analizados en la laguna Lacombe.

DISCUSIÓN

El predominio de los rotíferos tanto en la riqueza específica como en la densidad, principalmente en periodos turbios, estaría vinculado a que en dichos momentos los crustáceos no pueden evadir la acción de los peces planctófagos, por lo que taxa de menor tamaño, que son además pastoreadores ineficientes, incrementan sus poblaciones (Van Onsem *et al.*, 2010; Claps *et al.*, 2011). Además, las condiciones eutróficas promueven la dominancia de los rotíferos

(Kuczynska-Kippen, 2007; Stefanidis y Pappastergiadou, 2010), con especies típicas de lagunas bonaerenses como *Brachionus caudatus*, *Keratella tropica* y *Filinia longiseta* (Claps *et al.*, 2011).

En los lagos someros, las macrofitas sumergidas influyen en el plancton por varios mecanismos: compiten por los nutrientes con las algas planctónicas, producen sustancias alelopáticas que podrían afectar en forma directa al fitoplancton (van Donk y van de Bund, 2002; Wang

et al., 2010), al perifiton y también posiblemente a niveles tróficos superiores y proveen estructura y refugio para grupos zooplanctónicos (Stefanidis y Papastergiadou, 2010). Asimismo, su presencia reduce la mezcla y la resuspensión de sedimentos aumentando la variación vertical de ciertos parámetros físicos y químicos como la transparencia y el oxígeno disuelto (Van Onsem *et al.*, 2010; Claps *et al.*, 2011). En lagos europeos, la permanencia de las condiciones de aguas claras está condicionada por la concentración de PT (Muylaert *et al.*, 2003), cuyo valor umbral necesario para promover un cambio hacia un estado turbio varía entre lagos, estando cerca de $150 \mu\text{g l}^{-1}$ (Tatrai *et al.*, 2009). En el caso de la laguna Lacombe, el PRS el PRT fueron las fracciones que mostraron una variación significativa vinculada a los ciclos turbios.

El predominio de algas palatables en el fitoplancton, que a su vez presentaron una densidad media superior en dos órdenes de magnitud en el segundo ciclo anual, promovió que los crustáceos, principalmente el copépodo calanoideo *N. incompositus*, se destacaran numéricamente tanto en el ciclo claro como en gran parte del turbio (Muylaert *et al.*, 2003).

En esta laguna, ubicada en una cuenca arreica, a pesar de las marcadas diferencias en la condición hidrológica y en la estructura de los productores primarios, el zooplancton pareció mostrar una importante resiliencia a los cambios, manteniendo sus principales características estructurales.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue subvencionado por CONICET (PIP 5612) y la Universidad Nacional de La Plata (N 484). Contribución Científica del Instituto de Limnología "Dr. R.A. Ringuelet" N° 956.

BIBLIOGRAFÍA

- Allende, L., G. Tell, H. Zagarese, A. Torremorell, G. Pérez, J. Bustingorry, R. Escaray e I. Izaguirre. 2009. Phytoplankton and primary production in clear-vegetated, inorganic-turbid, and algal-turbid shallow lakes from the pampa plain (Argentina). *Hydrobiologia*, 624: 45-60.
- APHA. 1995. Standard methods for the examination of water and wastewater. 19th ed., Washington, DC.
- Cano, M.G., M.A. Casco, L.C. Solari, M.E. Mac Donagh, N.A. Gabellone y M.C. Claps. 2008. Implications of rapid changes in chlorophyll-a of plankton, epipelon, and epiphyton in a Pampean shallow lake: an interpretation in terms of a conceptual model. *Hydrobiologia*, 614: 33-45.
- Casco, M.A., M.E. Mac Donagh, M.G. Cano, L.C. Solari, M.C. Claps y N.A. Gabellone. 2009. Phytoplankton and Epipelon Responses to Clear and Turbid Phases in a Seepage Lake (Buenos Aires, Argentina). *International Review of Hydrobiology*, 94: 153-168.
- Claps, M.C., N.A. Gabellone y H.H. Benítez. 2011. Seasonal changes in the vertical distribution of rotifers in a eutrophic shallow lake with contrasting states of clear and turbid water. *Zoological Studies*, 50: 454-465.
- Conde-Porcuna, J.M., R. Morales Baquero y L. Cruz-Pizarro. 1994. Effects of *Daphnia longispina* on rotifer populations in a natural environment: relative importance of food limitation and interference competition. *Journal of Plankton Research*, 16: 691-706.
- Gabellone, N.A., R. Sarandón y C. Claps. 2003. Caracterización y zonificación ecológica de la cuenca del río Salado. En: Maiola, O., N. Gabellone y M. Hernández (eds.) Inundaciones en la región Pampeana. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata: 87-122.

- Hansson, L.A., E. Bergman y G. Cronberg. 1998. Size structure and succession in phytoplankton communities: the impact of interactions between herbivory and predation. *Oikos*, 81: 337-345.
- Jeppesen, E., J. Jensen, M. Søndergaard y T. Lauridsen. 1999. Trophic dynamics in turbid and clearwater lakes with special emphasis on the role of zooplankton for water clarity. *Hydrobiologia*, 408/409: 217-231.
- Kuczyńska-Kippen, N. 2007. Habitat choice in Rotifera communities of three shallow lakes: impact of macrophyte substratum and season. *Hydrobiologia*, 593: 27-37.
- Lauridsen, T. y I. Buenk. 1996. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Archiv für Hydrobiologie*, 137: 161-176.
- Lauridsen, T., E. Jeppesen, M. Søndergaard y D. Lodge. 1998. Horizontal migration of zooplankton predator-mediated use of macrophyte habitat. En: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard y K. Christoffersen (eds.) *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Ecological Studies 131. New York: Springer Verlag: 233-239.
- Lorenzen, C.I. 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments, spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, 12: 343-346.
- Moss, B., R. Kornijow y G.J. Measey. 1998. The effects of nymphaeid (*Nuphar lutea*) density and predation by perch (*Perca fluviatilis*) on the zooplankton communities in a shallow lake. *Freshwater Biology*, 39: 689-697.
- Muyllaert, K., S. Declerck, V. Geenens, J. Van Wichelen, H. Degans, J. Vandekerckhove, K. Van der Gucht, N. Vloemans, W. Rommens, D. Rejas, R. Urrutia, K. Sabbe, M. Gillis, K. Declerck, L. De Meester y W. Vyverman. 2003. Zooplankton, phytoplankton and the microbial food web in two turbid and two clearwater shallow lakes in Belgium. *Aquatic Ecology*, 37: 137-150.
- Primer Ltd. 2001. Statistical Package PRIMER Versión 5. 2. 9. Product AP 5200.
- Stefanidis, K. y E. Papastergiadou. 2010. Influence of hydrophyte abundance on the spatial distribution of zooplankton in selected lakes in Greece. *Hydrobiologia*, 656: 55-65.
- Tatrai, I, G. Boros, A.I. Gyorgy, K. Matyas, J. Korponai, P. Pomogyi, M. Havasi y T. Kucserka. 2009. Abrupt shift from clear to turbid state in a shallow eutrophic, biomanipulated lake. *Hydrobiologia*, 620: 149-161.
- van Donk, E. y W.J. van de Bund. 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany*, 72: 261-274.
- Van Onsem, S., S. De Backer y L. Triest. 2010. Microhabitat-zooplankton relationship in extensive macrophyte vegetations of eutrophic clear-water ponds *Hydrobiologia*, 656: 67-81.
- Wang H.Q., S.P. Cheng, S.H. Zhang, F. He, W. Liang, L.P. Zhang, C.Y. Hu, F.J. Ge y Z.B. Wu. 2010. Chemical composition in aqueous extracts of *Potamogeton malaiianus* and *Potamogeton maackianus* and their allelopathic effects on *Microcystis aeruginosa*. *Polish Journal of Environmental Studies*, 19: 213-218.