

UN CASO INUSUAL DE EUTROFIZACIÓN EN EL EMBALSE RÍO TERCERO: EL POSIBLE ROL DE DOS BIOINVASORES

ALEJANDRO MARIÑELARENA^{1,2}, MARÍA E. MAC DONAGH³, JORGE DONADELLI^{1,4} Y MARÍA A. CASCO^{3,4}

¹Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuet" (CCT La Plata, CONICET-UNLP)

²Comisión de Investigaciones Científicas (CIC), Buenos Aires

³División Ficología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP)

⁴Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

E-mail: alemar@ilpla.edu.ar

ABSTRACT. The trophic state is usually defined by the concentrations of total phosphorous and chlorophyll *a*. Besides the input of nutrients from catchment, the internal process can modify the trophic state in reservoirs and lakes. Embalse Río Tercero is a multipurpose reservoir that has been object of a limnological study since 1996, as a requirement of the Nuclear Power Plant that uses the water for cooling. Invasive species have been reported in this reservoir: the mussel *Limnoperna fortunei* Dunker 1857, since 1996 and the dinoflagellate *Ceratium hirundinella* (O.F.Müller) Dujardin 1841, since 1999. As a result of their successful colonization, some characteristics of water quality and plankton composition have been modified. Despite this, during a long time period, the trophic state has not been modified. However, since 2013 noticeable increases in phosphorous and chlorophyll *a* have been detected, and *C. hirundinella* reached exceptional abundances and became the dominant algae. Coincidentally, *L. fortunei* almost disappeared without any apparent reason. We intended to interpret the long-term tendencies of main trophic variables, and hypothesized some explanations for the population changes of *C. hirundinella*.

Keywords: long-term changes, invasive species, *Ceratium hirundinella*, *Limnoperna fortunei*.

Palabras clave: cambios de largo plazo, especies invasoras, *Ceratium hirundinella*, *Limnoperna fortunei*.

INTRODUCCIÓN

El estado trófico de un lago o un embalse es el resultado de los aportes de nutrientes provenientes de la cuenca de drenaje, de las características de la cubeta (Knoll *et al.*, 2015) y de los procesos metabólicos de su biota, entre otros factores (Gabellone y Casco, 2006). La eutrofización en embalses puede ser favorecida por las políticas de uso inadecuadas, los vertidos directos sobre el cuerpo de agua, y la solubilización de nutrientes a partir de vegetación terrestre preexistente (Gabellone y Casco, 2006). En los casos en que existe control sobre estos factores, la tasa de renovación del agua y la biota son variables clave en el proceso de eutrofización de embalses (Vollenweider, 1976; Ryding y Rast,

1992; Mac Donagh, 2007).

Las variables más comúnmente usadas para definir el estado trófico de un cuerpo de agua son las concentraciones de fósforo total (PT) como nutriente esencial y de clorofila *a* (Clor *a*) como variable respuesta directa a la anterior (Vollenweider, 1976; Carlson, 1977; Rast *et al.*, 1992). Estas variables condicionan el comportamiento del sistema y afectan otras variables que se relacionan con la calidad del agua, como la transparencia y la concentración de oxígeno disuelto.

El ingreso de especies exóticas en un ambiente puede ocurrir por distintas vías de inoculación, ya sea a través de tributarios, por

aeroplancton, transporte por animales o por actividades humanas. La permanencia y desarrollo poblacional dependerá principalmente de los requerimientos y estrategias reproductivas de la especie invasora. Ejemplos notorios de invasores en ambientes acuáticos en Sudamérica son las algas como la diatomea *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Schmidt 1899 (Sala *et al.*, 2012; Sastre *et al.*, 2013) o el dinoflagelado *Ceratium* Schrank 1793 (Mac Donagh *et al.*, 2005; Cavalcante *et al.*, 2013) y los bivalvos *Corbicula fluminea* (Müller, 1774), *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Darrigran & Damborenea, 2011) y en el Hemisferio Norte, *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 (Johnson & Padilla, 1996). La llegada de especies invasoras normalmente cumple un ciclo de colonización caracterizado por un crecimiento poblacional explosivo poco tiempo después de la introducción, seguido por una fase de declinación y luego una de estabilización (Correa *et al.*, 2015).

El modo en que las especies invasoras interactúan con el ambiente y el grado en que ellas modifican las características ecológicas de los sistemas se ha explicado mediante dos modelos teóricos llamados “drivers” (conductores) y “passengers” (pasajeros). En el primero, la especie invasora establece fuertes interacciones con la comunidad invadida e influye en su modificación, mientras que en el segundo la especie invasora tiene un rol más pasivo, y se desarrolla plenamente cuando las condiciones del ambiente colonizado son óptimas (MacDougall & Turkington, 2005). En el caso del Embalse Río Tercero (ERT) existen especies invasoras que podrían corresponder con el concepto de “drivers” influyendo en el estado trófico y en la estructura de la comunidad, o con el de “passengers” en el caso de que las variaciones poblacionales dependan de las oportunidades del ambiente.

Una de las principales dificultades para comprobar si los cambios observados en las características ambientales se deben a la presencia de bioinvasores es que en general los ambientes invadidos están sometidos también a fuertes alteraciones antrópicas y entonces resulta difícil distinguir cuál de estos factores es la causa de los cambios en el ambiente (MacDougall & Turkington, 2007). Especialmente en ecosistemas acuáticos continentales, la principal causa antrópica de los cambios en la diversidad y que dificulta el análisis del efecto de los bioinvasores es el manejo de las variables hidrológicas (Light

& Marchetti, 2007).

El Embalse Río Tercero es un ejemplo de sistema en el que la regulación de las condiciones hidráulicas y el uso del suelo en la cuenca no han variado significativamente durante décadas. Por otro lado las particulares normas de manejo de este embalse impiden que se alcancen grandes bajantes, y la salida de agua por turbinas hidroeléctricas es limitada y poco variable a lo largo del tiempo, por lo que puede considerarse un sistema relativamente estable (Mac Donagh, 2007). Durante un período prolongado (1996-2012) el embalse mantuvo un estado entre oligo y mesotrófico (Mac Donagh *et al.*, 2014).

En los últimos veinte años en el ERT, han sido detectadas dos nuevas especies invasoras *L. fortunei* y *Ceratium hirundinella* y se han analizado sus efectos en el embalse durante períodos relativamente cortos (Mac Donagh *et al.*, 2005; Boltovskoy *et al.*, 2009), pero no se han realizado hasta el momento estudios de largo plazo sobre estos bioinvasores en el sistema.

El bivalvo invasor *L. fortunei*, o mejillón dorado, oriundo del sudeste asiático y que ingresó en Argentina en 1990 por el Río de la Plata (Pastorino *et al.*, 1993), se detectó por primera vez en el embalse en 1996 (Casco, com. pers.), se observó la colonización de las orillas a simple vista en el año 2003 (Hechem, com. pers.) y se reportaron elevadas densidades de larvas en 2005 y 2006 (Perepelizin, 2011) y de adultos en 2006 (Boltovskoy *et al.*, 2009). Debido a su hábito alimentario filtrador y a la formación de pseudoheces este bivalvo contribuye al aumento de la transparencia del agua y al transporte y acumulación de materia orgánica hacia los sedimentos (Darrigran & Damborenea, 2011). En el ERT, durante el auge de *L. fortunei* disminuyó el material particulado en suspensión provocando un aumento en la penetración de la luz (Boltovskoy *et al.*, 2009). Sin embargo, en los últimos años se ha reportado la disminución de las poblaciones de *L. fortunei* en el ERT (Correa *et al.*, 2015). Por otro lado, los estudios de largo plazo mostraron que el mejoramiento del estado trófico del embalse debido al auge del bivalvo no fue permanente, por lo que es necesario analizar las posibles relaciones entre los bioinvasores y los cambios recientes ocurridos en el estado trófico.

El dinoflagelado *C. hirundinella* es un organismo común en cuerpos de agua templados y subtropicales del Hemisferio Norte, pero menos

mencionado en el Hemisferio Sur. Desde 1990 se reportó en lagos del sur de Chile y desde 1996 se registraron densas floraciones en lagos y embalses de Argentina con distinto estado trófico y pertenecientes a cuencas no relacionadas entre sí (Mac Donagh *et al.*, 2005). Se detectó por primera vez en el ERT en 1999 (Casco *et al.*, 2002), encontrándose la formación masiva de quistes en el verano 1999-2000 como rasgo característico de la fase invasiva (Mac Donagh *et al.*, 2005). Las características morfológicas y eco-fisiológicas que definen el éxito de su estrategia son su gran tamaño, la forma celular que dificulta su ingesta, la movilidad por flagelos, el modo de nutrición variable, la absorción lujuriosa de fósforo (Pollinger, 1988), y la capacidad de formación de quistes de origen sexual o asexual que permanecen en el sedimento durante los periodos de condiciones ambientales adversas (Rengefors, 1997; Rengefors & Anderson, 1998; Rengefors *et al.*, 1998; Pollinger *et al.*, 1993).

En este trabajo se analizan los cambios observados en el funcionamiento del lago en cuanto al estado trófico y se postulan hipótesis acerca de su posible relación con las variaciones en la abundancia de las especies invasoras de moluscos y dinoflagelados.

MATERIALES Y MÉTODOS

El Embalse del Río Tercero (32°13' S, 64°26' O) está ubicado en la provincia de Córdoba, República Argentina. A nivel de vertedero, tiene un área de 46 km², un volumen actual de 480 hm³ y profundidad máxima y media de 35 m y 12,5 m, respectivamente (Figura 1). Desde su construcción en 1936 cumple con fines múltiples: retención de crecientes, aprovechamiento hidroeléctrico y riego y además desde 1983 se utiliza el agua para el enfriamiento de la Central Nuclear Embalse (CNE).

La CNE (600 MW) toma agua de 15 m de profundidad (33 m³/s), la hace circular por su sistema de enfriamiento y la devuelve, a través de un canal de 6 km, al cauce de uno de los tributarios, el río Quillínz. Desde el comienzo de su funcionamiento se estableció como medida de seguridad, una cota mínima de 6,5 m por debajo del nivel de vertedero. Eso impuso una regulación importante sobre el régimen hídrico del embalse que antes descendía hasta 15 m en el invierno.

Desde 1996 se realiza un programa de monitoreo de las características físicas, químicas y biológicas del embalse en tres estaciones de muestreo a lo largo del eje del embalse (Figura 1) principalmente orientado a detectar cambios en el régimen térmico y trófico del lago, que pudieran ocurrir por el uso del agua que hace la CNE.

En cada estación de muestreo se realizó un perfil vertical con una sonda multiparamétrica (HANNA 9828) que registra la temperatura, el oxígeno disuelto, el pH y la conductividad eléctrica. Además se midió la penetración de la luz (PAR, 400-700 nm) con un radiómetro LI-COR 185-B y se determinó la profundidad de compensación (1% de PAR superficial) a partir de la cual se establecieron las zonas fótica y afótica. En cada una de estas zonas se tomaron cinco muestras de 500 ml a profundidades equidistantes, con una bomba eléctrica sumergible y así se obtuvieron en cada sitio las muestras integradas de zona fótica y afótica que se utilizaron para los análisis fisicoquímicos y de fitoplancton. En laboratorio se determinó la concentración de fósforo total (PT), por digestión con persulfato en medio alcalino, y el método del ácido ascórbico (APHA, 1985). La concentración de clorofila *a* (Clor *a*) se midió mediante espectrofotometría (665 y 750 nm) previa filtración por filtros de fibra de vidrio GF/C y extracción con acetona 90% (Lorenzen, 1967). La cuantificación e identificación de especies del fitoplancton se realizó mediante sedimentación de 50 ml de agua en cámaras de Utermöhl y observación en microscopio invertido

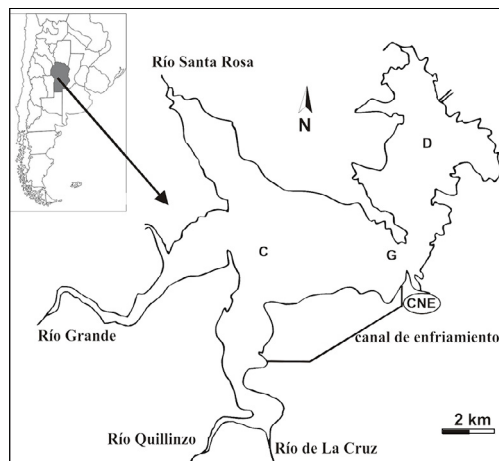


Figura 1. Mapa del Embalse Río Tercero y sus principales tributarios. Estaciones de muestreo: Confluencia (C), Garganta (G) y Dique (D). Central Nuclear Embalse (CNE).

(Lund et al., 1958).

Las series temporales de PT, Clor *a*, fitoplancton total y densidad de *C. hirundinella* se analizaron mediante la prueba de tau de Kendall (τ), un test no paramétrico para evaluar tendencias (Badii et al., 2014). Las variables se transformaron mediante $\log_{(10)}$ para alcanzar la normalidad y homocedasticidad de los datos usados en las regresiones. Para la discriminación de los estados tróficos se toma como referencia la caracterización de la OCDE (Rast et al., 1992).

RESULTADOS

Tomando en consideración todo el tiempo de estudio (1996-2015) se observaron tendencias significativas crecientes en la concentración de PT ($\tau= 0,36$) (Figura 2), Clor *a* ($\tau= 0,27$) (Figura 3) y una densidad del alga invasora *C. hirundinella* ($\tau= 0,40$) (Figura 4) y una tendencia significativa decreciente en la concentración de fitoplancton, con un bajo valor de correlación ($\tau= -0,13$) (Figura 4). Sin embargo, pueden diferenciarse dos períodos en base a las tendencias de cambio de las mismas

Tabla 1. Tendencias significativas de cambio a lo largo del tiempo ($p<0,05$) medidas con el coeficiente de tau de Kendall (τ).

	Clorofila <i>a</i>	Fósforo Total	Fitoplancton	<i>Ceratium hirundinella</i>
1996-2011	ns	0,151	-0,29	0,15
2012-2015	0,76	0,48	0,48	0,71

por concentraciones mayores de PT (Figura 2b) y Clor *a* (Figura 3b). En el verano 2012-2013 se registraron concentraciones excepcionales de PT: 47,5 $\mu\text{g P/L}$ (diciembre-2012) y 69,4 $\mu\text{g P/L}$ (febrero-2013). A partir de ese momento las concentraciones de PT siguieron incrementándose, principalmente en los veranos. El promedio anual en 2013 fue de 38,3 $\mu\text{g P/L}$ (DS= 15,4; n= 30), en 2014 fue de 74,2 $\mu\text{g P/L}$ (DS= 66,0; n= 30) y en 2015 de 133,8 $\mu\text{g P/L}$ (DS= 81,1; n= 30) (Figura 2b). Simultáneamente, las concentraciones de clorofila *a* alcanzaron valores promedio anuales de 13,9 $\mu\text{g Clor } a/L$ en 2013 (DS= 5,9; n= 30), 46,4 $\mu\text{g Clor } a/L$ en 2014 (DS= 15,3; n= 30) y 132,5 $\mu\text{g Clor } a/L$ en 2015 (DS= 73,0; n= 15) (Figura 3b). Para ambas variables, desde febrero de 2014 los

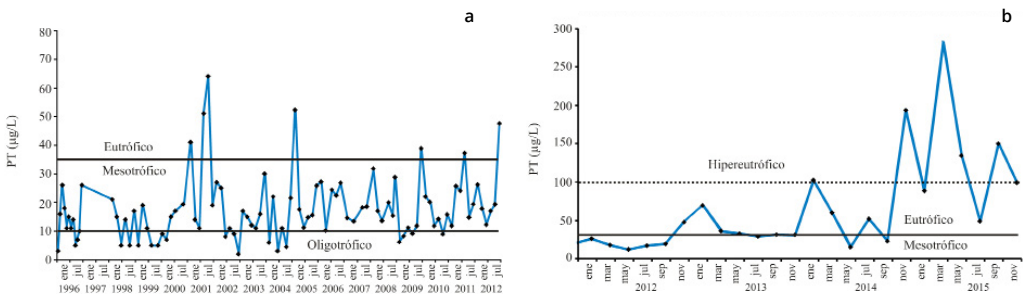


Figura 2. Variación de la concentración promedio mensual de fósforo total (PT) en la columna de agua: a) entre 1996 y 2012; b) entre 2012 y 2015. Las líneas horizontales señalan los límites entre categorías tróficas según la OCDE: Oligotrófico: < 10 $\mu\text{g PT/L}$; Mesotrófico: 10-35 $\mu\text{g PT/L}$; Eutrófico: 35-100 $\mu\text{g PT/L}$; Hipereutrófico: > 100 $\mu\text{g PT/L}$.

variables (Tabla 1). En el primer período (1996-2011) no hubo cambios significativos en la concentración de clorofila *a* y las restantes variables tuvieron tendencias significativas pero leves. En el segundo período (2012-2015) las tendencias de incremento en todas las variables analizadas fueron mucho más importantes y significativas.

El período 1996-2011, estuvo caracterizado por concentraciones promedio de PT de 17,0 $\mu\text{g P/L}$ (DS= 10,8; n= 92) (Figura 2a) y de Clor *a* de 6,4 $\mu\text{g Clor } a/L$ (DS= 5,9; n= 92) (Figura 3a) que corresponden con condiciones mesotróficas.

El período 2012-2015 estuvo caracterizado

valores corresponden a condiciones de eutrofia e incluso hipereutrofia.

El aumento en la concentración de fósforo de los últimos años no se vio reflejado en un aumento en la abundancia del fitoplancton. La abundancia promedio de fitoplancton fue de 1,23 x 10⁶ ind/L (DS= 0,96; n= 92) en el período 1996-2011 y también de 1,23 x 10⁶ ind/L (DS= 0,68; n= 24) en el período 2012-2015 (Figura 4 a y b). La regresión entre fitoplancton y PT fue significativa durante el período 2012-2015 ($r= 0,4$; $r^2= 0,17$; $F_{(1,22)} = 4,45$) aunque no fue significativa si se considera el período completo de datos o el período

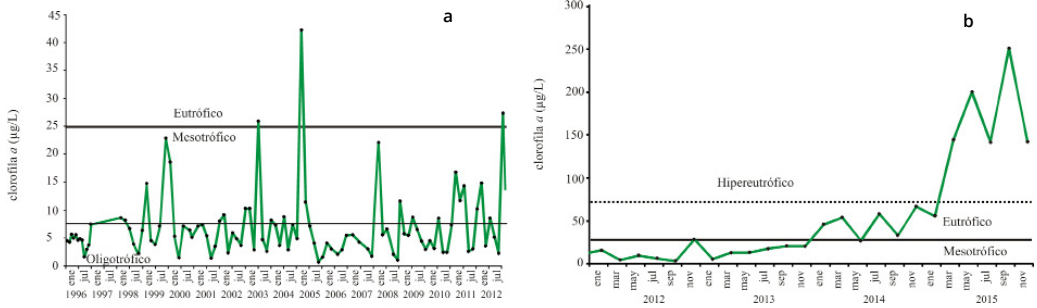


Figura 3. Variación de la concentración promedio mensual de la clorofila *a* en la columna de agua: a) entre 1996 y 2012; b) entre 2012 y 2015. Las líneas horizontales señalan los límites entre categorías tróficas según la OCDE para clorofila máxima: Oligotrófico: < 8 µg Clor *a*/L; Mesotrófico: 8-25 µg Clor *a*/L; Eutrófico: 25-75 µg Clor *a*/L; Hipereutrófico: > 75 µg Clor *a*/L.

1996-2011. Por otro lado, la regresión entre la abundancia de *C. hirundinella* y la concentración de PT fue altamente significativa y positiva ($r = 0,42$; $r^2 = 0,02$; $F_{(1,96)} = 18,77$, $p < 0,001$) tomando el período completo y significativa considerando el período 2012-2015 ($r = 0,57$; $r^2 = 0,33$; $F_{(1,22)} = 10$, $p < 0,05$). Si se excluyen los meses con bajas temperaturas (mayo a septiembre), se obtienen regresiones con un mejor grado de ajuste, significativas tomando el período completo ($r = 0,37$; $r^2 = 0,13$, $F_{(1,62)} = 9,55$; $p < 0,05$) y altamente significativas considerando el período 2012-2015 ($r = 0,73$; $r^2 = 0,53$, $F_{(1,14)} = 15,80$; $p < 0,001$).

La composición específica del fitoplancton previa a la invasión de *C. hirundinella* estuvo dada por la predominancia de Cryptomonadales y diatomeas céntricas. Luego de las invasiones, las diatomeas fueron importantes sólo en forma ocasional y las Cryptomonadales fueron dominantes. Durante muchos años desde su aparición *C. hirundinella* estuvo presente pero en baja

densidad en el embalse, a excepción de algunos picos de abundancia registrados durante ciertos meses de verano (febrero-2002, diciembre-2002 y febrero-2005). Desde diciembre de 2012 la presencia de *C. hirundinella* fue casi constante, llegando a ser codominante de *Cryptomonas pusilla* Bachmann, 1923 hacia mediados de 2014 y desde entonces claramente dominante hasta fines de 2015. La abundancia de *C. hirundinella* pasó de un promedio de $3,7 \times 10^4$ ind/L ($DS = 9,5$; $n = 92$) en 1999-2011 a $55,7 \times 10^4$ ind/L ($DS = 76,8$; $n = 24$) en el período 2012-2015 (Figura 4).

DISCUSIÓN

De acuerdo con los datos presentados en el presente trabajo y en trabajos anteriores (Mac Donagh, 2007, Mac Donagh *et al.*, 2014) el Embalse del Río Tercero mantuvo durante un período prolongado (1996-2012) un estado

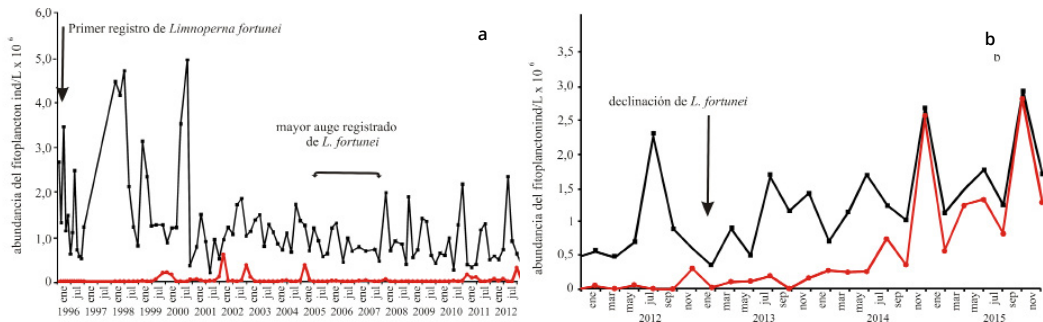


Figura 4. Variación temporal de la abundancia de algas fitoplanctónicas (línea negra) y de *Ceratium hirundinella* (línea roja) en la zona fótica de la estación Garganta: a) entre 1996 y 2012; b) entre 2012 y 2015.

mesotrófico relativamente estable. A partir de fines de 2012 el embalse pasó a un estado eutrófico o incluso hipereutrófico en algunas ocasiones sin que hubiera indicios de cambios importantes en las actividades antrópicas en la cuenca de drenaje. Probablemente las causas de este cambio de estado tengan que ver con procesos metabólicos internos o sean mediados por la biota del embalse.

En 1999 se produjo la invasión del dinoflagelado *C. hirundinella*, que no llegó nunca a ser dominante durante la fase invasiva y no implicó cambios importantes en la composición fitoplanctónica (Mac Donagh *et al.*, 2005, 2009). Recién en el verano 2012-2013, coincidentemente con el aumento en la concentración de fósforo, comenzó a ser la especie dominante y permaneció como tal hasta el final del estudio, alcanzando inclusive densidades récord para el registro de la abundancia fitoplanctónica en este cuerpo de agua.

El aumento registrado de la concentración de clorofila *a* no tuvo relación con un aumento en la abundancia total del fitoplancton, sino con el cambio en la composición específica debido al reemplazo de las especies de pequeño tamaño como las diatomeas céntricas y Cryptomonadales por *C. hirundinella*.

El bivalvo *L. fortunei*, ingresado en 1996 en el embalse, tuvo una explosión demográfica muy importante recién diez años después de la colonización, alcanzando una población estimada en $4,5 \times 10^{10}$ individuos, equivalente a una biomasa de 1700 toneladas de peso seco excluyendo las valvas (Boltovskoy *et al.*, 2009). Los cambios ocurridos en algunas características del agua a partir de 2006, como la disminución del material particulado en suspensión y el incremento de la penetración de la luz se atribuyeron al hábito alimentario filtrador de *L. fortunei* (Boltovskoy *et al.*, 2009). Este molusco tiene una alimentación no selectiva, siendo capaz de consumir todos los tipos algales e incluso organismos del zooplancton (Rojas Molina *et al.*, 2010, 2012; Cataldo *et al.*, 2012; Frau *et al.*, 2016) y presenta elevadas tasas de clareado del agua (Sylvester, 2005). Mientras la densidad de *L. fortunei* fue elevada, pudo haber actuado como un agente de control sobre *C. hirundinella*, ya que si bien la célula de *C. hirundinella* es grande y presenta proyecciones o cuernos que impiden su consumo por muchas especies del plancton no se han

reportado efectos de perjuicio sobre el aparato de filtración del molusco. En los últimos años, distintas especies de Cryptomonadales pasaron a ser los principales componentes del fitoplancton. Las características ecológicas de este grupo, como la elevada tasa de reproducción, amplia tolerancia a los cambios de temperatura, movilidad por flagelos, capacidad de soportar perturbaciones intermitentes y altas tasas de pastoreo (Klaveness, 1988) probablemente contribuyeron a su éxito en el embalse aunque fueran sometidas a la presión de pastoreo realizada por el bivalvo.

El estado trófico del embalse expresado como concentración de PT y de pigmentos fotosintéticos, no cambió demasiado hasta fines del 2012. En 2013 se detectó una disminución en la cantidad de individuos de *L. fortunei* en las barrancas y los postes que quedaban fuera del agua durante las bajantes de nivel en invierno (Correa *et al.*, 2015) y en la superficie de las embarcaciones en el lago (Hechem, com. pers). El personal encargado del mantenimiento del conducto de toma de agua de la CNE registró durante 2014 una cantidad de moluscos adheridos muy inferior a las habituales y a fines de ese año, prácticamente ausencia de organismos vivos, sólo valvas abiertas, en lugares donde antes había hasta cinco capas de organismos superpuestas. Es difícil de elaborar una hipótesis sobre una posible causa de la disminución del mejillón. No hay antecedentes bibliográficos de casos de desaparición o declinación repentina de poblaciones de *L. fortunei* en ambientes colonizados, pero si hay casos registrados para *D. polymorpha* en el Hemisferio Norte (Karatayev *et al.*, 1997). La disminución tan abrupta de la población de *L. fortunei* y su descomposición podría explicar el pulso de PT medido en la columna de agua del embalse en esos años y la respuesta de la biomasa fitoplanctónica. Considerando el volumen del embalse (480 hm^3) y las concentraciones promedio anuales de PT, se pudo estimar que la masa de PT en el agua se incrementó desde 9,9 Tn PT en el período 1996-2011, a valores de 15,8; 20,2; 30,7 y 37,9 Tn PT en los cuatro años subsiguientes. Incluso si se hubieran dado eventos de anoxia se podría haber desencadenado la liberación del fósforo de los sedimentos.

Debe destacarse que los incrementos en el PT y la clorofila *a* fueron extraordinarios

para los registros históricos del embalse. Ya en 2013, la concentración promedio anual de esos parámetros fue del orden del doble de los promedios medidos en los 15 años previos. En los años siguientes, sus concentraciones se multiplicaron por 5 en 2014 y por 10 en 2015. El incremento de las concentraciones de clorofila *a* puede entenderse como una consecuencia natural o esperable del incremento de las concentraciones de fósforo, especialmente si se considera que son concomitantes y de proporciones similares. Pero el aumento de este nutriente no es explicable a partir de las actividades declaradas en la cuenca. Entonces, la eutrofización del embalse y el desarrollo masivo de *C. hirundinella*, luego de 15 años presente en el lago sin desarrollar poblaciones numéricamente importantes, podrían explicarse en relación a estos fenómenos. Así, la proliferación de *C. hirundinella* se habría producido frente a la ausencia de competidores y la disponibilidad de nutrientes. Incluso, dado que la formación de células de *C. hirundinella* a partir de la germinación de los quistes depende de la cantidad de fósforo presente en la interfase sedimento-agua, más que de la concentración de nutrientes en la masa de agua (Pollinger, 1988), la descomposición de la necromasa dejada por *L. fortunei* en el bentos podría haber sido una fuente de nutrientes que desencadene la germinación de los quistes.

Diversos autores han demostrado que *L. fortunei* es capaz de modificar las condiciones del ambiente en el que vive, al menos cuando alcanza elevadas densidades poblacionales. Boltovskoy *et al.* (2009, 2015) y Cataldo *et al.* (2012) han mostrado que afecta a la concentración de sólidos en suspensión y el clima óptico, y al ciclo de los nutrientes. Darrigran & Damborenea (2011) han demostrado que modifica la estructura de la comunidad del bentos, aumentando la heterogeneidad ambiental y la diversidad, denominándolo como un “ingeniero” de los ecosistemas. Por todos estos antecedentes, corresponde ubicar a *L. fortunei* dentro del modelo de los bioinvasores como “drivers” o conductores de los cambios en la comunidad y del ecosistema. Llamativamente, en el ERT se perciben posibles efectos de este bioinvasor aún cuando sus poblaciones han declinado notoriamente y los efectos se atribuirían a la degradación de la necromasa.

El grado de afectación de la comunidad planctónica por parte de *C. hirundinella* parece mínimo en comparación con el de *L. fortunei*, y aunque tenga una fase de su ciclo de vida en el bentos, no hay indicios de que modifique las características de este hábitat. La abundancia total de fitoplancton no cambió durante el período monitoreado y la composición fue modificada levemente siendo favorecidas las algas flageladas sobre las unicelulares coccas, aunque este efecto no puede atribuirse a *C. hirundinella* en forma directa. En todo caso, para hallar una explicación fehaciente a este cambio en la composición de grupos sería necesario analizar la magnitud de la influencia del pastoreo tanto por *L. fortunei* en su fase adulta y de larva, como por el zooplancton. Por otro lado, si bien el ERT presentó desde el momento de la invasión condiciones favorables para su desarrollo, sólo cuando la concentración de nutrientes fue extremadamente alta llegó a dominar en el fitoplancton. Considerando entonces la información analizada hasta el momento, *C. hirundinella* estaría actuando como un invasor que responde al modelo de los “passengers” o pasajeros. Sin embargo, el grado de influencia sobre las comunidades y el ecosistema podría variar si la densidad poblacional sigue en aumento, por lo que el estudio de largo plazo de este ambiente resulta de fundamental interés desde el punto de vista ecológico.

AGRADECIMIENTOS

A Miguel Hechem, por su participación ininterrumpida en los muestreos desde 1996. A los revisores por sus valiosas sugerencias para mejorar la primera versión del manuscrito, especialmente a F. Sylvester ya que gracias a sus planteos se le pudo dar un enfoque más trascendente al trabajo original. Contribución Científica N° 998 del Instituto de Limnología “Dr. Raúl A. Ringuelet” (ILPLA. CONICET, UNLP).

REFERENCIAS

APHA (American Public Health Association). (1985). Standard Methods for the examination of Water and Wastewater. 15th

Ed. Washington DC.

- Badii, M. H., Guillen, A., Lugo Serrato, O. P. y Aguilar Garnica, J. J. (2014).** Correlación No-Paramétrica y su Aplicación en la Investigaciones Científica. *International Journal of Good Conscience*, 9 (2): 31-40.
- Boltovskoy, D., Karatayev, A., Burlakova, L., Cataldo, D., Karatayev, V., Sylvester, F. & Mariñelarena, A. (2009).** Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia*, **636**: 271-284.
- Boltovskoy, D. Correa, N., Sylvester, F. & Cataldo, D. (2015).** Nutrient recycling, phytoplankton grazing, and associated impacts of *Limnoperna fortunei*. En: Boltovskoy, D. (Ed.). *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. pp: 153-169. Springer.
- Carlson, R. E. (1977).** A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography*, 22: 361-368.
- Casco M., Mac Donagh, M. & Claps, M. (2002).** Long-term study of plankton in Río Tercero Reservoir (Argentina) in relation to a nuclear power plant operation. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 28: 1027-1031.
- Cataldo, D., O' Farrell, I., Paolucci, E., Sylvester, F. & Boltovskoy, D. (2012).** Impact of the invasive Golden mussel (*Limnoperna fortunei*) on phytoplankton and nutrient cycling. *Aquatic Invasions*, 7 (1): 91-100.
- Cavalcante, K. P., Conte Zanotelli, J., Müller, C. C., Scherer, K. D., Karl Frizzo, J., Veiga Ludwig, T. A. & de Souza Cardoso, L. (2013).** First record of expansive *Ceratium* Schrank, 1793 species (Dinophyceae) in Southern Brazil, with notes on their dispersive patterns in Brazilian environments. *Check List*, 9 (4): 862-866.
- Correa, N., Sardiña, P., P. V. Perepelizin & Boltovskoy, D. (2015)** *Limnoperna fortunei* colonies: structure, distribution and dynamics. En: Boltovskoy, D. (Ed.). *Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. pp: 119-146. Springer.
- Gabellone, N. A. y Casco, M. A. (2006).** Urbanización, contaminación e infraestructura: Causas de la construcción de embalses y sus consecuencias ecológicas en la Argentina. En: Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M. y Corcuera J. (Ed.). *La Situación Ambiental Argentina 2005*. pp: 478-466. FVSA.
- Darrigran, G. & Damborenea, C. (2011).** Ecosystem engineering impacts of *Limnoperna fortunei* in South America. *Zoological Science*, 28: 1-7.
- Frau, D., Rojas Molina, F. & Mayora, G. (2016).** Feeding selectivity of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) on a natural phytoplankton assemblage: what really matters? *Limnology*, 17 (1): 47-57.
- Johnson, L. E. & Padilla, D. K. (1996).** Geographic spread of exotic species: ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Biological Conservation*, 78: 23-33.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E. & Padilla, D. K. (1997).** The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe. *Journal of Shellfish Research*, 16 (1): 187-203.
- Klaveness, D. (1988).** Ecology of the Cryptomonadida: a first review. En: Sandgren, C. D. (Ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. pp: 105-133. Cambridge University Press.
- Knoll, L. B., Hagenbuch, E. J., Stevens, M. H., Vanni, M. J., Renwick, W. H., Denlinger, J. C., Hale, R. S. & González, M. J. (2015).** Predicting eutrophication status in reservoirs at large spatial scales using landscape and morphometric variables. *Inland Waters*, 5: 203-214.
- Light, T., Marchetti, M. P. (2007).** Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conservation Biology*, 21: 434-446.
- Lorenzen, C. I. (1967).** Determination of chlorophyll and phaeopigments, spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, 12: 343-346.
- Lund, J. W. G., Kipling, C. & Le Cren, E. D. (1958).** The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11: 143-170.

- Mac Donagh, M. E., Casco, M. A. & Claps, M. C. (2005).** Colonization of a Neotropical reservoir (Córdoba, Argentina) by *Ceratium hirundinella* (O. F. Müller) Bergh. *Annales Limnology-International Journal of Limnology*, 41 (4): 291-299.
- Mac Donagh, M. E. (2007).** Variables estructurantes del plancton en un embalse regulado por el funcionamiento de una central nuclear. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata.
- Mac Donagh, M. E., Casco, M. A. & Claps, M. C. (2009).** Plankton relationships under a small water level fluctuations in a subtropical reservoir. *Aquatic Ecology*, 43 (2): 371-381.
- Mac Donagh, M. E., Casco, M. A., Donadelli, J. y Mariñelarena, A. (2014).** ¿Cambió realmente el estado trófico del Embalse Río Tercero luego de la invasión de *Limnoperna fortunei*? *Biología Acuática* N° 29, 234.
- MacDougall, A. S. & Turkington, R. (2005).** Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*, 86 (1): 42-55
- Pastorino, G., Darrigran, G., Martin, S. y Lunaschi, L. (1993).** *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1957) (Mytilidae) nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. *Neotrópica*, 39 (101-102): 34.
- Perepelizin, P. V. (2011).** Alternativas ambientalmente inocuas (no químicas) para el control del mejillón incrustante *Limnoperna fortunei* en instalaciones industriales. Tesis doctoral Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, (UBA), Ciudad Universitaria.
- Pollinger, U. (1988).** Freshwater armored dinoflagellates: growth, reproduction strategies, and population dynamics. En: Sandgren, C. D. (Ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. pp: 134-174. Cambridge, Cambridge University.
- Pollinger, U., Bürig, H. R. & Ambühl, H. (1993).** The cysts of *Ceratium hirundinella*: their dynamics and role within a eutrophic (Lake Sempach, Switzerland). *Aquatic Sciences*, 55 (1): 10-18.
- Rast, W., Smith, V. H. & Thornton, J. A. (1992).** Características de la eutrofización. En: Ryding, S. O. y Rast, W. *El control de la eutrofización en lagos y pantanos*. pp: 65-94. Ed. Pirámide.
- Rengefors, K. (1997).** The role of resting cyst in the survival and succession of freshwater dinoflagellates. *Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology*, 332: 42. Uppsala.
- Rengefors, K. & Anderson D. (1998).** Environmental and endogenous regulation of the cyst germination in two freshwater dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 34: 568-577.
- Rengefors K., Karlsson I. & Hansson, L. A. (1998).** Algal cyst dormancy: a temporal escape from herbivory. *Proceeding of Royal Society of London B*, 265: 1353-1358.
- Rojas Molina F., Paggi, J. C. & Devercelli, M. (2010).** Zooplanktophagy in the natural diet and selectivity of the invasive mollusk *Limnoperna fortunei*. *Biological Invasions*, 12 (6): 1647-1659.
- Rojas Molina F., José de Paggi, S., Sylvester, F. & Frau, D. (2012).** Impacts of the invading golden mussel *Limnoperna fortunei* on zooplankton: a mesocosm experiment. *Zoological Studies*, 51(6): 733-744.
- Ryding, S. O. y Rast, W. (1992).** El control de la eutrofización en lagos y pantanos. Ed. Pirámide.
- Sala, S., Casco, M. A., Labollita, H., Mac Donagh, M. E. & Vouilloud, A. (2012).** The expansion of the invasive diatom *Didymosphaenia geminata* in Patagonia, Argentina. XXII International Diatom Symposium. Ghent, Belgium.
- Sastre, A. V., Santinelli, N. H., Bauer G. A., Ayestarán M. G. & Uyua1, N. M. (2013).** First record of the invasive diatom *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Schmidt in a Patagonian Andean river of Argentina. *BiolInvasions Records*, 2 (1): 11-17.
- Sylvester, F., Dorado, J., Boltovskoy, D., Juárez, A. & Cataldo D. (2005).** Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia*, 534: 71-80.
- Vollenwieder, R. A. (1976).** Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Memorie dell Istituto Italiano di Idrobiologia*, 33: 53-83.