

**Universidad Nacional
de San Martín**

Escuela de Ciencia y Tecnología

**ASPECTOS FUNCIONALES DE LA VEGETACIÓN DE HUMEDALES
DE PLANICIES DE INUNDACIÓN. USO DE DATOS SATELITALES
ÓPTICOS EN LAGUNAS DEL BAJO RÍO PARANÁ**

*Functional aspects of floodplain vegetation. Use of optical satellite data in
Shallow Lakes of the Lower Paraná River*

Tesis presentada para optar al título de Doctora en Ciencias Aplicadas y de la
Ingeniería.

Lic. Maira Patricia Gayol

Directora: Dra. Patricia Kandus

Codirectora: Dra. Natalia Soledad Morandeira

Consejero de estudios: Dr. Alejandro Mazzadi

Lugar de Trabajo: Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (3IA), UNSAM

Fuentes de Financiamiento: PICT 0824-2014

Buenos Aires, abril de 2020.

Resumen

La planicie de inundación del río Paraná es un sistema muy dinámico y sometido regularmente a disturbios. Por ello, desde la ecología surge el interés por encontrar patrones espaciales y temporales que permitan comprender y predecir la ocurrencia de los organismos vivos, que permitan derivar criterios de gestión y sustentabilidad de las actividades que se desarrollan. En su tramo medio e inferior, la planicie de inundación del río Paraná presenta una gran cantidad de lagunas someras cuyas características se modifican en relación con el régimen de pulsos del río. El objetivo general de esta tesis es contribuir al conocimiento de la vegetación y su relación con las características ambientales en humedales de las planicies de inundación de grandes ríos y desarrollar herramientas para el monitoreo de la variabilidad ambiental y los patrones de cambio a partir de datos satelitales. El área de estudio es un sector de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná, localizado en la provincia de Entre Ríos, de 264 km². Se identificaron los patrones temporales típicos de modificación de las coberturas de las lagunas someras a lo largo de siete pulsos del río (período 1995-2016). Para ello se utilizó un conjunto multitemporal de observaciones satelitales de la serie de satélites Landsat. Los patrones se diferenciaron en cuanto al porcentaje de la laguna cubierto por aguas claras o turbias, y en el tiempo de recuperación de la vegetación luego de la inundación. Luego se analizó la influencia de los patrones temporales de cobertura de las lagunas y de la conectividad con cursos de agua sobre la vegetación y sobre los aspectos fisicoquímicos del agua y los sedimentos. Se realizaron muestreos en 25 lagunas correspondientes a distintos patrones y con diferente conectividad. Las características fisicoquímicas difirieron sólo en las lagunas pertenecientes a uno de los patrones temporales y la vegetación no presentó diferencias entre patrones. En cambio, la conectividad de las lagunas tuvo una gran importancia sobre las características fisicoquímicas, así como en la ocurrencia de algunas de las especies. Finalmente, se evaluó si los rasgos funcionales de la vegetación difieren de acuerdo con las condiciones ambientales de las lagunas. Se identificaron cuatro tipos funcionales de plantas cuya ocurrencia estuvo asociada principalmente con la conectividad de las lagunas. El patrón temporal de coberturas tuvo un efecto importante sobre la altura de la vegetación. Los resultados alcanzados durante esta tesis ponen de manifiesto la importancia de la conectividad con los cursos de agua en la planicie de inundación en términos de heterogeneidad ambiental como base para la diversidad biológica. La vinculación entre los patrones ecológicos y la conectividad, dan cuenta de la importancia de considerar esta última en la gestión de la planicie y en la habilitación y distribución espacial de los usos.

Palabras clave: datos satelitales ópticos, lagunas someras, macrófitas, planicie de inundación, rasgos funcionales.

Abstract

The Paraná River floodplain is a very dynamic system that is regularly subjected to disturbances. Therefore, from Ecology arises an interest to find spatial and temporal patterns that allow us to understand and predict the occurrence of living organisms, which allow deriving management and sustainability criteria for human activities. In its middle and lower section, the floodplain of the Paraná River presents many shallow lakes whose features are modified in relation to the flood pulses of the river. The main aim of this thesis is to contribute to the knowledge of the vegetation and its relationship with the environment in wetlands of floodplains of large rivers and to develop tools for monitoring environmental variability and change patterns based on satellite data. The study area is a section of the Lower Paraná River floodplain located in the province of Entre Ríos, with a surface of 264 km². In the first place, the typical shallow lakes temporal patterns along seven flood pulses of the 1995-2016 period were identified. The patterns differed mainly in the percentage of the shallow lake covered by clear or turbid waters, and in the time of vegetation recovery after the flood. In the second place, the influence of the shallow lake temporal patterns and the degree of connectivity on the vegetation and on the physicochemical aspects of water and sediments was analyzed. Samples were conducted in January and March 2018 in 25 shallow lakes corresponding to different patterns and with different connectivity degree. 32 species of herbaceous plants were identified (the most abundant being the Poaceae, Onagraceae and Salviniaceae families). The physicochemical characteristics differed only in the shallow lakes belonging to one of the temporal patterns and the vegetation did not show differences between patterns. The results suggest that the temporal pattern would not be determinant of the composition and abundance of the vegetation. On the other hand, the degree of connectivity of the shallow lakes had a great importance in the determination of the physicochemical characteristics, as well as in the occurrence of some of the species. Finally, it was evaluated whether the functional traits of the vegetation differ according to the environmental conditions of the shallow lakes. Four Plant Functional Types were identified whose occurrences were mainly associated with the connectivity of the shallow lakes. Also, the shallow lake temporal pattern had an important effect on vegetation height. The results achieved in this thesis highlight the importance of the connectivity with water courses in the floodplain in terms of environmental heterogeneity as a basis for biological diversity. The link between ecological patterns and connectivity, realize the importance of considering connectivity in the management of the floodplains and in the spatial distribution of uses.

Keywords: optical satellite data, shallow lakes, macrophytes, floodplain, functional traits.

Agradecimientos

A Pato, por darme un espacio donde crecer y aprender libremente y por estar siempre para apoyar, para guiar, por contarme un poco de su mirada tan especial sobre el ambiente, por transmitir su pasión por los humedales. Por enseñarme a mirar para arriba.

A Nati, por animarse a acompañarme en este camino, por sus lecturas y correcciones minuciosas, por la compañía en todas las campañas, por su paciencia, por su gran ayuda y por perderle juntas el miedo a las cabalgatas por los humedales.

A Pris, por acompañarme en los primeros pasos (y muchos siguientes también) con los sistemas de información geográfica y por ser siempre cariñosa y generosa. A Rafa, por su ayuda con los scripts. A Gabi, por las lindas charlas compartidas y por los consejos. A Mari, por incentivar mi curiosidad y ayudarme a perderle el miedo a la programación, por su predisposición y su gran habilidad para enseñar y por ayudarme a tener más confianza en mí misma. A Lau, por su ayuda con las herramientas de SIG, por la compañía mutua en los momentos finales y por los mates eternos. A Sole y Vane, por el aguante y por los lindos momentos compartidos y los más que vendrán.

A Eliana, porque nada sería igual si ella no hubiera sido mi compañera, por haber crecido tanto juntas, por haberse transformado en mi amiga. Porque nos unió el frío en Gral. Lavalle y no nos separamos nunca más.

A Emi, por estar siempre para dar el abrazo y el cariño que hacen falta, porque su amistad hizo mucho más lindo el recorrido de estos años.

A Juli, por su ayuda y su compañía en el laboratorio. A Aníbal y Vic por su ayuda con los GLMs. A Silvana, por el profesionalismo, la paciencia y la dedicación con los que realizó los cortes de las raíces.

A Gabriel y Jorgelina, por permitirme trabajar en su campo, por acompañarme a tomar las muestras, por su generosidad y por las lindas conversaciones en las noches en la isla.

A Armando, por llevarme a recorrer la isla en lancha y a caballo, por cocinar el mejor sábalo. A Santi, por su ayuda y su lindísima compañía.

A Agustín, por su paciencia infinita, por el amor en todos estos años, por ser mi compañero de vida, por su ayuda en las campañas y en la elaboración y corrección de esta tesis y por hacerme sentir siempre que lo que hago es valioso.

A mamá por su apoyo incondicional, por su ayuda y por el estímulo para querer aprender siempre más.

A Anahí porque es el motor que me empuja a querer cambiar el mundo, por escucharme y entenderme, por el amor que nos tenemos.

A Ane, por su cariño y su alegría que hacen que todo sea mucho más lindo. A Papá y a Fer por todo el afecto, por el apoyo y por interesarse siempre en lo que hago.

A mis amigos Facu, Fla, Agos, Dai y Eli, por ser mí sostén y hacer del mundo un lugar mejor.

A mis abuelos, mis tíos, primos y a los Rearte, porque con su cariño y apoyo todo se hace más fácil. Esta tesis está dedicada a Anahí.

“En el sueño de la vida y el trabajo
se me vuelve camalote el corazón”
Jaime Dávalos, “Canción del Jangadero”.

“Al río que discurre
no le levantes diques
porque en el aire libre
cabalgarán las nubes”
Julio Cortázar, “El Árbol, El Río, El Hombre”



Índice

Introducción general, objetivos y área de estudio	8
Introducción general	2
Objetivos	5
Objetivo general	5
Objetivos específicos.....	5
Estructura de la tesis	6
Área de estudio	7
Localización y características generales	7
Clima.....	9
Geomorfología	10
Dinámica hídrica.....	11
Vegetación.....	12
Uso humano.....	14
Funciones ecosistémicas.....	15
Síntesis y pertinencia de los objetivos propuestos.....	16
1. Capítulo 1. Identificación de patrones de dinámica de lagunas someras de la planicie de inundación a partir de datos satelitales ópticos multitemporales	17
1.1. Introducción	18
1.2. Materiales y métodos	24
1.2.1. Pre-procesamiento de imágenes satelitales Landsat.....	25
1.2.2. Cálculo del índice NDVI por escena.....	26
1.2.3. Delimitación de lagunas mediante enfoques multitemporales.....	26
1.2.4. Estimación de parámetros morfométricos de las lagunas	28
1.2.5. Caracterización de los pulsos del río Paraná.....	28
1.2.6. Identificación y clasificación espectral de coberturas de lagunas	30
1.2.7. Clasificación de patrones temporales de lagunas según su cobertura	32
1.3. Resultados.....	32
1.3.1. Lagunas identificadas y parámetros morfométricos.....	32
1.3.2. Tipos de cobertura de lagunas.....	34
1.3.3. Patrones temporales de lagunas.....	38
1.4. Discusión.....	42
1.5. Conclusiones	45
2. Capítulo 2. Aspectos fisicoquímicos y composición vegetal de las lagunas: relación con su dinámica	47
2.1. Introducción	48
2.2. Materiales y Métodos	54
2.2.1. Patrón de cobertura de lagunas durante el pulso del año 2017	54
2.2.2. Muestreo de lagunas	55
2.2.3. Censos de vegetación	57
2.2.4. Muestreo de agua y sedimentos	57

2.2.5.	Análisis fisicoquímicos de las muestras de agua	58
2.2.6.	Análisis fisicoquímicos de los sedimentos	59
2.2.7.	Características morfométricas de las lagunas	59
2.2.8.	Análisis de datos	59
2.2.9.	Evaluación de condiciones ambientales de las lagunas.....	60
2.2.10.	Clasificación de las lagunas en tipos de comunidades vegetales	61
2.2.11.	Especies indicadoras de comunidades vegetales.....	62
2.2.12.	Análisis de diversidad de especies vegetales.....	62
2.2.13.	Relación entre la vegetación, las condiciones ambientales y los patrones temporales de las lagunas	64
2.3.	Resultados.....	65
2.3.1.	Patrón de cobertura de lagunas durante el pulso 2017.....	65
2.3.2.	Condiciones ambientales de los sitios.....	67
2.3.3.	Diversidad de especies.....	80
2.3.4.	Comunidades de herbáceas y especies indicadoras	92
2.3.5.	Relación entre la vegetación, las condiciones ambientales y los patrones temporales de las lagunas	95
2.4.	Discusión.....	99
2.5.	Conclusiones	106
3.	Capítulo 3. Rasgos funcionales de las plantas en las lagunas someras de la planicie de inundación y condiciones ambientales en que se desarrollan	107
3.1.	Introducción	108
3.2.	Materiales y métodos	114
3.2.1.	Relevamiento de rasgos funcionales de las plantas	114
3.2.2.	Clasificación de las poblaciones en Tipos Funcionales de Plantas	118
3.2.3.	Índices de diversidad funcional	119
3.2.4.	Relación entre los rasgos, los Tipos Funcionales de Plantas y la diversidad funcional con las variables ambientales	120
3.3.	Resultados.....	124
3.3.1.	Descripción general de los rasgos funcionales relevados.....	124
3.3.2.	Clasificación de las poblaciones en Tipos Funcionales de Plantas	130
3.3.3.	Relación entre los rasgos y los Tipos Funcionales de Plantas con las variables ambientales	137
3.3.4.	Diversidad funcional	148
3.4.	Discusión.....	149
3.5.	Conclusiones	156
	Conclusiones generales y reflexiones finales	158
	ANEXO I.....	164
	Referencias Bibliográficas	166

Índice de figuras

Figura 1. Área de estudio	8
Figura 2. Datos climáticos registrados en la Estación Experimental Agropecuaria INTA Paraná, la más cercana a la zona de estudio, para el período 1961-2015.....	10
Figura 3. Delimitación de unidades geomorfológicas.	11
Figura 1. 1. Representación esquemática de las fases del pulso del río.....	20
Figura 1. 2. Esquema de la metodología.....	24
Figura 1. 3. Altura media mensual del río Paraná en el puerto de Diamante desde 1993 a 2016.	29
Figura 1. 4. Lagunas identificadas en el área de estudio a través del análisis multitemporal de imágenes Landsat.	33
Figura 1. 5. Permanencia del agua en las lagunas delimitadas.....	34
Figura 1. 6. Firmas espectrales de las coberturas de lagunas utilizadas para la clasificación supervisada en los pulsos analizados.	37
Figura 1. 7. Ejemplos de patrones temporales típicos de las coberturas de lagunas.	39
Figura 1. 8. Distribución espacial de los patrones temporales de lagunas en los siete pulsos analizados.	41
Figura 2. 1. Altura diaria del río Paraná en el puerto de Diamante.	55
Figura 2. 2. Localización de las 25 lagunas muestreadas en la zona de estudio.	56
Figura 2. 3. Esquema general del análisis de datos.	60
Figura 2. 4. Patrones temporales de cobertura de lagunas para el pulso del año 2017.	66
Figura 2. 5. Lagunas de la zona de estudio.....	67
Figura 2. 6. Boxplots de las variables ambientales del agua en función de los diferentes patrones temporales del pulso 2017 (P1, P2, P3, P4).	71
Figura 2. 7. Boxplots de las variables ambientales del agua en relación con la conectividad de las lagunas.....	72
Figura 2. 8. Boxplots de las variables ambientales del sedimento en función de los diferentes patrones temporales del pulso 2017 (P1, P2, P3, P4).....	73
Figura 2. 9. Boxplots de las variables ambientales de los sedimentos en relación con la conectividad de las lagunas.	74
Figura 2. 10. Distribución de los sedimentos de acuerdo con su textura.....	75
Figura 2. 11. Ordenamiento de las lagunas en relación con las variables de agua producto del Análisis de Componentes Principales (escala de las variables).....	76
Figura 2. 12. Distribución de los valores del componente principal (CP 1) a partir de las variables del agua para lagunas conectadas y desconectadas y para los patrones temporales de lagunas del pulso 2017.....	77
Figura 2. 13. Ordenamiento de las lagunas en relación con las variables del sedimento producto del Análisis de Componentes Principales.	79
Figura 2. 14. Distribución de los valores del componente principal (CP 1) a partir de las variables del sedimento para los patrones temporales de lagunas del pulso 2017 y para lagunas conectadas y desconectadas.	80
Figura 2. 15. Constancia de las especies (proporción de sitios en que ocurre la especie)	82
Figura 2. 16. Curvas de acumulación de especies y sus intervalos de confianza.....	83
Figura 2. 17. Índices de diversidad, valores de equitatividad, número de Hill y riqueza de especies para las lagunas de los distintos patrones temporales de lagunas del pulso 2017.	85
Figura 2. 18. Índices de diversidad, valores de equitatividad, número de Hill y riqueza de especies para las lagunas conectadas (gris claro) y desconectadas (gris oscuro).	86
Figura 2. 19. Ordenamiento de las lagunas en relación con la cobertura de todas las especies producto del Análisis de Componentes Principales.....	87
Figura 2. 20. Distribución de los valores de los componentes principales (CP 1 y CP 2) a partir de las coberturas de todas las especies para lagunas conectadas y desconectadas y para los patrones temporales de lagunas del pulso 2017.	88

Figura 2. 21. Ordenamiento de las lagunas en relación con la cobertura de las especies flotantes producto del Análisis de Componentes Principales.....	89
Figura 2. 22. Distribución de los valores de los componentes principales (CP 1 y CP 2) a partir de las coberturas de las especies flotantes para lagunas conectadas y desconectadas y para los patrones temporales de lagunas del pulso 2017.....	90
Figura 2. 23. Ordenamiento de las lagunas en relación con la cobertura de las especies arraigadas producto del Análisis de Componentes Principales.....	91
Figura 2. 24. Distribución de los valores de los componentes principales (CP 1 y CP 2) a partir de las coberturas de las especies arraigadas para lagunas conectadas y desconectadas y para los patrones temporales de lagunas del pulso 2017.....	92
Figura 2. 25. Agrupamiento de las lagunas en comunidades vegetales a partir de un ordenamiento jerárquico realizado por el método de aglomeramiento promedio.....	93
Figura 2. 26. Fotos representativas de los tipos de comunidades vegetales definidas a partir del ordenamiento jerárquico.....	95
Figura 2. 27. RDA. Triplot de los datos de abundancia de especies flotantes transformados mediante transformación de Hellinger, restringidos por variables ambientales en la escala 2.....	96
Figura 2. 28. RDA. Triplot de los datos de abundancia de especies arraigadas transformados mediante transformación de Hellinger, restringidos por variables ambientales en la escala 2.....	97
Figura 3. 1. Rasgos funcionales continuos relevados.....	125
Figura 3. 2. Coeficiente de variación de los rasgos funcionales continuos relevados.....	126
Figura 3. 3. Boxplots de las variables continuas en función de la vía fotosintética.....	127
Figura 3. 4. Boxplots de las variables continuas en función del tipo morfoecológico.....	128
Figura 3. 5. Boxplots de las variables continuas en función del ciclo de vida.....	129
Figura 3. 6. Ordenamiento de las poblaciones en relación con los valores de los rasgos continuos.....	130
Figura 3. 7. Dendrograma de la clasificación jerárquica de las 36 poblaciones de plantas dominantes, con distancia de Gower y método de aglomeración promedio, a partir de la matriz de 7 rasgos funcionales continuos.....	132
Figura 3. 8. Boxplots de variables continuas para cada tipo funcional de plantas (TFP) definido.....	133
Figura 3. 9. Fotos representativas de las poblaciones de cada Tipo Funcional de Plantas.....	136
Figura 3. 10. Ordenamiento de las poblaciones en relación con las variables de agua producto del Análisis de Componentes Principales.....	138
Figura 3. 11. Ordenamiento de las poblaciones en relación con las variables del sedimento producto del Análisis de Componentes Principales.....	139
Figura 3. 12. Ordenamiento de las poblaciones en relación con las variables morfométricas.....	140
Figura 3. 13. Distribución de los valores de la variable nitrato del sedimento “NO ₃ -” para presencia/ausencia del TFP 3, considerando los sitios donde dominó el TFP.....	142
Figura 3. 14. Distribución de los valores de la variable nitrato del sedimento “NO ₃ -” y potencial redox del agua “ORP” para presencia/ausencia del TFP 3, considerando todos los sitios donde se encontró alguna de las especies que conforman el TFP.....	142
Figura 3. 15. Descomposición de la variabilidad total (%) de los rasgos estudiados y efecto de la conectividad sobre los seis rasgos medidos en las 36 poblaciones.....	144
Figura 3. 16. Valores de los promedios específicos ponderados de los rasgos continuos en lagunas conectadas y desconectadas.....	145
Figura 3. 17. Valores de los promedios fijos ponderados de los rasgos continuos en lagunas conectadas y desconectadas.....	146
Figura 3. 18. Valores de la variabilidad intraespecífica de los rasgos continuos en lagunas conectadas y desconectadas.....	147
Figura 3. 19. Índices de diversidad funcional en lagunas conectadas y desconectadas.....	148
Figura 3. 20. Márgenes de la laguna 117, donde se observa la quema de vegetación.....	151

Índice de tablas

Tabla 1. 1. Pulsos evaluados en este estudio. La duración y los niveles de agua se refieren al río Paraná en el puerto de Diamante.	29
Tabla 1. 2. Lista de imágenes utilizadas para analizar la cobertura en los pulsos listados en la Tabla 1.1.	30
Tabla 1. 3. Parámetros morfométricos de las lagunas del área de estudio para las dos metodologías utilizadas.	32
Tabla 1. 4. Tipos de coberturas de las lagunas en el Bajo Río Paraná.	36
Tabla 2. 1. Variables ambientales del agua y los sedimentos por patrón de coberturas del año 2017.	69
Tabla 2. 2. Variables ambientales del agua y los sedimentos por grado de conexión.	70
Tabla 2. 3. Listado de especies presentes en lagunas de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná.	81
Tabla 2. 4. Índices de diversidad específica, número de Hill y riqueza de especies de las lagunas del estudio.	84
Tabla 2. 5. Estimadores de riqueza específica para las macrófitas relevadas en todas las lagunas, en las lagunas conectadas y desconectadas y en las lagunas de los diferentes patrones temporales del pulso 2017.	84
Tabla 2. 6. Modelos lineales generalizados para la cobertura de las lagunas a partir de variables morfométricas.	98
Tabla 2. 7. Modelos lineales generalizados para la presencia de especies a partir de variables ambientales.	99
Tabla 3. 1. Rasgos funcionales relevados, cómo se midieron o recopilaron, número de réplicas y unidades o categorías.	117
Tabla 3. 2. Poblaciones de plantas relevadas en las 25 lagunas muestreadas.	124
Tabla 3. 3. Características de los cuatro tipos funcionales de plantas (TFP) definidos.	134
Tabla 3. 4. Modelos lineales generalizados para la presencia/ausencia de los Tipos Funcionales de Plantas (TFP) que ocurrieron en más de 5 sitios.	141
Tabla 3. 5. Modelos lineales generalizados para la presencia/ausencia y abundancia/cobertura de los Tipos Funcionales de Plantas (TFP) que ocurrieron en más de 5 sitios.	141
Tabla 3. 6. Modelos lineales generalizados para los promedios ponderados fijos (CWM) de los rasgos.	143
Tabla 3. 7. Modelos lineales generalizados para los promedios ponderados específicos (CWM) de los rasgos.	143
Tabla 3. 8. Modelos lineales generalizados para la variabilidad intraespecífica.	143
Tabla 3. 9. Modelos lineales generalizados para los estimadores de diversidad funcional.	148

Introducción general, objetivos y área de estudio

Introducción general

La superficie de humedales estimada es de entre el 6 y el 8 % de la superficie continental global (Lehner & Döll, 2004; Chen et al., 2015; Fluet-Chouinard et al., 2015). Según las estimaciones más recientes en Sudamérica (incluyendo el Caribe) la superficie de humedales alcanza el 15,8 % (Davidson et al., 2018). En este porcentaje tienen una sustancial representación los humedales fluviales vinculados principalmente a las planicies de inundación de los grandes ríos de Sudamérica: Amazonas, Orinoco y Paraná (Junk, 2013).

Los humedales fluviales presentan funciones ecosistémicas de gran valor para la vida y las actividades humanas tales como el transporte de nutrientes y sedimentos a los océanos y zonas costeras, la regulación de inundaciones y el almacenaje de agua, entre otras (Hamilton et al., 2007; Kandus et al., 2010a). Estos sistemas están entre los más productivos del mundo y resultan sumamente vulnerables a los cambios en el uso de la tierra y al cambio climático global (Lewis et al., 2000; IPCC, 2007). Algunas de las principales amenazas identificadas para los humedales fluviales de Sudamérica son la modificación de los canales de los ríos para facilitar la navegación, la construcción de grandes represas hidroeléctricas, la construcción de diques (*polders*), terraplenes y otras obras para el control del agua, la degradación por la explotación ganadera debido a la pérdida de tierras continentales para el uso agrícola industrial, entre otras (Brinson & Malvárez, 2002; Kandus et al., 2010a, 2010b). Sin embargo, en comparación con otros humedales similares en el hemisferio norte, en Sudamérica los humedales aún no están sujetos a alteraciones hidrológicas masivas y todavía tienen la capacidad de sostener una alta biodiversidad (Brinson & Malvárez, 2002).

Un elemento determinante para la ocurrencia y mantenimiento de los humedales es el régimen hidrológico al cual están sujetos y que determina en primera instancia los patrones de biodiversidad y el funcionamiento de estos ecosistemas (Mitsch & Gosselink, 2007; Keddy, 2010a). En las planicies de inundación el régimen hidrológico está determinado en gran medida por el pulso de inundación del río (Junk et al., 1989). Neiff (1990, 1999) propuso que la limnofase (cuando la altura del río está por debajo del nivel de desborde) es tan importante como la fase de inundación (potamofase) y sugirió denominar a ambas fases como pulso o régimen pulsátil. El pulso representa un cambio drástico en el ambiente, ya que modifica las condiciones fisicoquímicas en la planicie y reorganiza la estructura del sistema (Neiff, 1990). Esta reorganización del paisaje depende de la

magnitud de los pulsos, de la plasticidad de los organismos y también del estado del sistema previo a la inundación (Neiff, 1990). El río Paraná, el segundo más importante de Sudamérica en términos de su longitud y del tamaño de su cuenca, tiene un régimen hidrológico irregular comparado con los ríos Amazonas y Orinoco (Carignan & Neiff, 1992). Cabe destacar que el régimen irregular del Paraná no está relacionado con la historia de represado del mismo, que se intensificó en la década de 1960, sino más bien con la complejidad del diseño de la cuenca (Stevaux et al., 2009). La falta de predictibilidad de los pulsos en el río Paraná hace más compleja la comprensión de su funcionamiento y el estudio de los patrones de colonización y el establecimiento de su biodiversidad.

La vegetación herbácea puede ser utilizada como indicadora de las condiciones ambientales y como herramienta de monitoreo del funcionamiento del ecosistema. El paisaje de la planicie de inundación del Paraná en su tramo inferior está dominado por cubiertas herbáceas de rápida respuesta frente a eventos de disturbio (inundaciones, incendios, pastoreo) y procesos de cambio (variaciones hidrométricas de los ríos y del balance hídrico asociadas a procesos de variabilidad y cambio climático) (Kandus & Malvárez, 2004; Franceschi et al., 2010; Morandeira & Kandus, 2015). El pulso sería uno de los principales factores que influyen en el desarrollo de las comunidades de macrófitas en humedales (Marchetti & Aceñolaza, 2012). Otros factores son las condiciones fisicoquímicas del agua y los sedimentos (Wassen et al., 2002; Bornette & Puijalón, 2011) y la morfometría de los cuerpos de agua (Azzella et al., 2014). En particular, en las lagunas de las planicies de inundación, el grado de conectividad con los cursos de agua principales afectarían considerablemente los patrones de composición y diversidad de macrófitas, dado que modifica directamente la expresión de los pulsos y la calidad de los hábitats (Amoros & Bornette, 2002; Schneider et al., 2015).

Dada la importancia que tienen las macrófitas en el funcionamiento ecosistémico, por ejemplo, para la retención y estabilización de sedimentos y en el ciclado de nutrientes, y frente a los problemas ambientales crecientes a los que nos enfrentamos, una de las preguntas ecológicas que continúa vigente es si es posible predecir el estado futuro de las comunidades vegetales (Keddy, 1992). Para ello este autor propone el modelo de reglas de ensamble y respuesta, donde el ambiente actúa como un filtro que selecciona qué especies del pool regional pueden ocurrir o dominar en un determinado ambiente y cómo responderán cuando algún factor ambiental se modifique de acuerdo con los valores de sus rasgos funcionales. Las reglas de ensamble especifican qué combinaciones de valores de

rasgos (y por lo tanto de especies que las contengan) serán filtrados y cuáles sobrevivirán al filtro. Un rasgo funcional es cualquier carácter morfológico, fisiológico o fenológico que puede medirse a nivel de un individuo y que impacta indirectamente en el éxito de vida (*fitness*) a través de sus efectos en el crecimiento, la reproducción y la supervivencia (Violle et al., 2007).

Para estudiar el componente funcional de la vegetación algunos autores proponen la identificación de Tipos Funcionales de Plantas (TFP) (Boutin & Keddy, 1993; Díaz & Cabido, 1997; Lavorel et al., 1997; Morandeira & Kandus, 2016). Los tipos funcionales de plantas (TFP) pueden definirse como grupos de plantas que presentan un conjunto de rasgos funcionales (valores o categorías) y, por lo tanto, tienen similares respuestas a las condiciones ambientales y efectos en los procesos ecosistémicos dominantes (Díaz & Cabido, 2001). Hasta la fecha las clasificaciones en TFP han sido llevadas a cabo principalmente en los sistemas terrestres y, en menor medida, en humedales o sistemas acuáticos (Boutin & Keddy, 1993; Khanna et al., 2011; Dronova et al., 2012; Monção et al., 2012; Wang et al., 2012; Morandeira, 2014; Morandeira & Kandus, 2016). La clasificación en TFPs ha demostrado ser útil para comprender el funcionamiento del ecosistema (Díaz & Cabido, 1997). Los caracteres funcionales que presenten los TFPs más abundantes en un sitio dan cuenta no sólo de cuáles son los factores selectivos o filtros más importantes, sino que determinan la magnitud, tasa y dirección de los procesos ecosistémicos (Díaz et al., 2002).

Entre los humedales de las grandes planicies de inundación las lagunas someras constituyen un elemento típico y que puede tomarse como modelo de análisis para la respuesta en las plantas macrófitas, dado que se individualizan como tales a lo largo de la planicie en diferentes contextos hidro-geomorfológicos (Sippel et al., 1992; Borro et al., 2014; Liu et al., 2017). Las lagunas someras tienen una variabilidad espacial y temporal intrínseca asociada en gran medida al régimen de pulsos del río y revisten funciones ecosistémicas esenciales y sostienen diversas actividades productivas (ganadería, pesca y apicultura) (Baigún et al., 2008). A pesar de su importancia ecológica, los trabajos que estudian su distribución en planicies de inundación son escasos (Mertes et al., 1996b; Cózar et al., 2005; Silva et al., 2008; Melack et al., 2009; Borro et al., 2014) y sus dinámicas espacio-temporales se desconocen.

Dada la extensión, complejidad y dificultad de acceso a estos ecosistemas, la teledetección se transforma en una herramienta crítica para el monitoreo a escala de

paisaje de los humedales de la planicie de inundación en general y las lagunas someras en particular (Kandus et al., 2018). Los datos provistos por sensores ópticos de resolución espacial media (15-30 m) resultan útiles para el estudio de estos humedales debido a su sensibilidad radiométrica a las propiedades biofísicas de la superficie, a la cobertura instantánea de grandes áreas y a la posibilidad de revisitas (Dronova et al., 2012). En los últimos años se dispone de largas series de tiempo de observaciones de la superficie terrestre. Esto se debe en parte a que desde el año 2004 el U.S. Geological Survey (USGS) puso en disponibilidad todos los datos adquiridos con la serie de sistemas satelitales Landsat, teniendo datos con una frecuencia máxima de 16 días desde 1980 hasta la actualidad y con una resolución espacial de 30 metros. La disponibilidad de los datos históricos de la serie de sistemas Landsat resulta fundamental para la reconstrucción de procesos históricos y de la dinámica en las planicies de inundación de grandes ríos.

Objetivos

Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la vegetación y su relación con las características ambientales en humedales de las planicies de inundación de grandes ríos y desarrollar herramientas para el monitoreo de la variabilidad ambiental y los patrones de cambio a partir de datos satelitales.

Objetivos específicos

En un sector de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná, tomando las lagunas someras como un tipo de humedal característico se propuso:

- 1) Identificar y analizar los patrones temporales de la cobertura de las lagunas someras en relación con los pulsos del río a partir de observaciones multitemporales de la serie de satélites Landsat.
- 2) Analizar la ocurrencia de las especies de plantas dominantes en relación con las condiciones ambientales de las lagunas: características fisicoquímicas del agua y sedimentos, y parámetros morfométricos; conectividad con los cursos de agua; patrones temporales de cobertura.
- 3) Identificar Tipos Funcionales de Plantas y analizar su vinculación con las condiciones ambientales de los sitios donde se desarrollan.

Estructura de la tesis

En primer lugar, se plantea una introducción general a los diferentes temas abordados en la tesis y se describe el área de estudio a partir de la información disponible sobre la geomorfología, la dinámica hídrica, el clima, la vegetación, el uso humano, las funciones ecosistémicas y la conservación. Luego la tesis se estructura en tres capítulos de resultados que abordan cada uno de los objetivos particulares propuestos y cuyo contenido se describe a continuación.

En el Capítulo 1 se delimitan las lagunas someras de la zona de estudio, para lo que se evalúan dos metodologías, la propuesta por Borro et al. (2014) y una adaptación de la metodología propuesta por Zhao et al. (2011). Se identifican las principales coberturas de las lagunas, se describen los principales patrones temporales de sus coberturas en siete pulsos del río Paraná y se evalúa la distribución espacial de los patrones temporales. Finalmente, se comparan los patrones entre un período húmedo y un período seco.

En el Capítulo 2 se presenta el relevamiento de la vegetación y de las condiciones ambientales de las 25 lagunas muestreadas. Se analizan las características fisicoquímicas de las lagunas en relación con la conectividad con cursos de agua y con el patrón temporal de coberturas del pulso anterior al muestreo (pulso 2017). Se caracteriza a la vegetación de acuerdo con su diversidad y se clasifica en grupos florísticos. Se analiza la relación entre la ocurrencia y abundancia de las especies y las condiciones ambientales (variables fisicoquímicas del agua y los sedimentos y variables morfométricas), el patrón temporal de coberturas del pulso 2017 y la conectividad con los cursos de agua.

En el Capítulo 3 se clasifican los tipos funcionales de plantas de las 25 lagunas muestreadas. Para esto se midieron y recopilaron diez rasgos funcionales en las poblaciones de plantas dominantes de cada laguna. Se describen los tipos funcionales de plantas y se analiza su presencia y abundancia en relación con las condiciones ambientales de cada laguna. Se describe la variabilidad interespecífica e intraespecífica para cada rasgo. Para cada laguna también se presenta la diversidad funcional y los promedios ponderados de los rasgos funcionales continuos y la relación entre estos y las condiciones ambientales, la conectividad con cursos de agua y el patrón temporal de coberturas del pulso 2017.

Área de estudio

Localización y características generales

El área de estudio de la presente tesis comprende un sector de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná. El Bajo Río Paraná se corresponde con el tramo final del río Paraná, desde aproximadamente los 32°10' de latitud sur, al sur de Diamante (Entre Ríos), hasta su desembocadura en el estuario del Río de la Plata (Iriondo, 1972). La planicie de inundación del Bajo Río Paraná cubre una superficie de 19.300 km² en los 300 km finales del Paraná. Es una región conformada por un mosaico de humedales que integra a la planicie inundada durante las crecidas extraordinarias del río, más las áreas de cotas algo superiores inmersas en tal ambiente y periferia más cercana, compuestas de geoformas originadas por la transgresión y regresión marina del Holoceno (Ramonell et al., 2012). Las lagunas someras constituyen un tipo particular de humedales que es característico de las planicies de inundación de los grandes ríos (Borro et al., 2014). Son cuerpos de agua lénticos sin estratificación vertical ni barreras para el transporte de solutos y materiales (Padisák & Reynolds, 2003). Las definiciones pragmáticas de las lagunas someras establecen una profundidad máxima de 3 m (Scheffer, 1998) o de 5 m (Padisák & Reynolds, 2003).

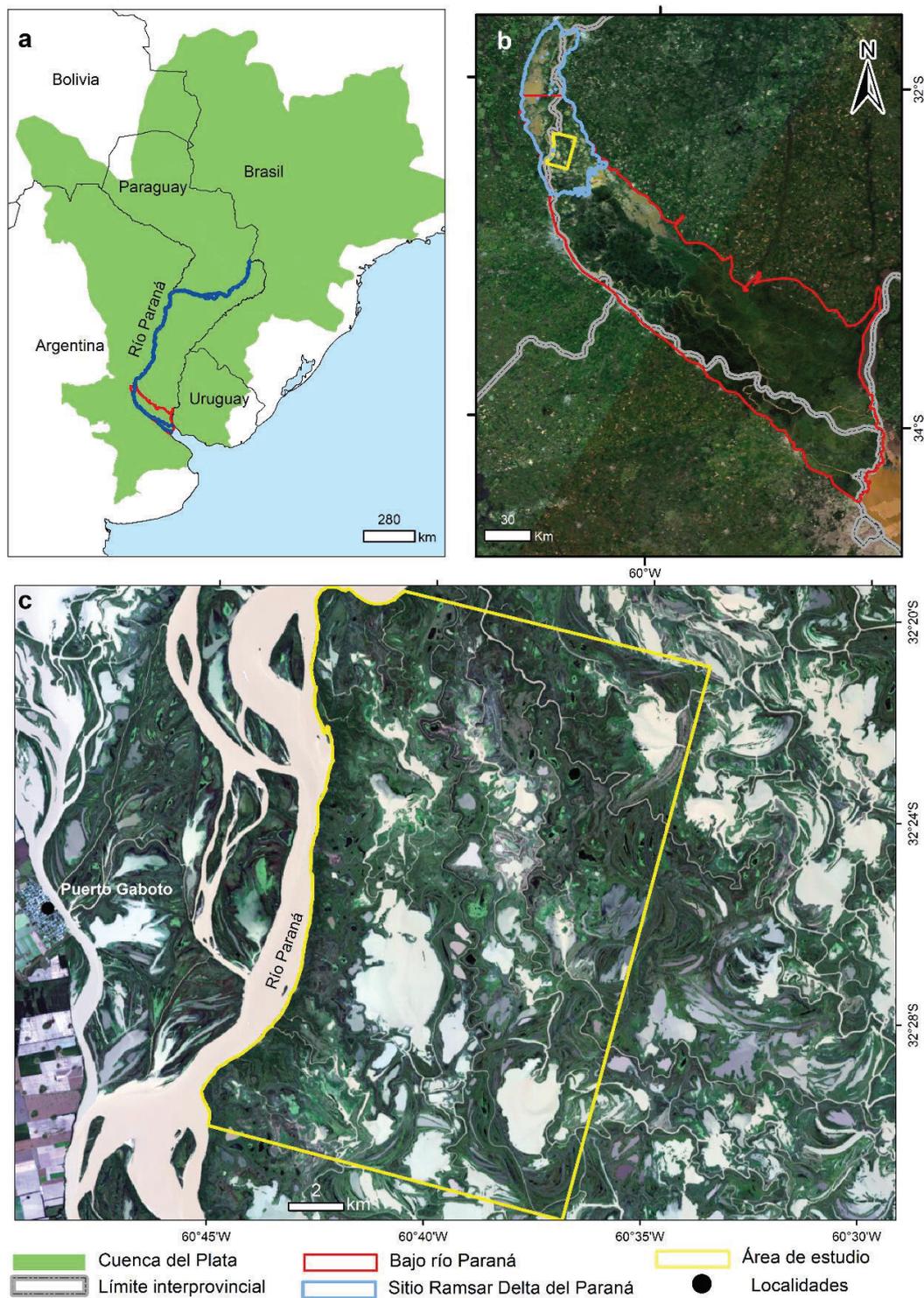


Figura 1. Área de estudio. **a.** Ubicación del río Paraná en la Cuenca del Plata y Sudamérica (tramo del río Paraná en Argentina). **b.** Ubicación del área de estudio en el Bajo Río Paraná. **c.** Área de estudio en imagen Landsat 8-OLI del 29 de abril de 2017 (Rojo = Banda 4, Verde = Banda 3, Azul = Banda 2).

La planicie de inundación del Bajo Río Paraná es denominada también como “Complejo Fluvio-Litoral del Paraná en su desembocadura” (Ramonell et al., 2012) y ha sido conocida con distintos nombres: “Delta del Río Paraná” (Iriondo & Scotta, 1979), “Complejo litoral del Paraná en su desembocadura” (Iriondo, 2004), “Llanura costera de la cabecera del río de la Plata” (Cavallotto & Violante, 2005). En particular el área de estudio se incluye en la subregión del Delta Superior (Burkart, 1957), que va desde Diamante hasta Villa Constitución (Santa Fe).

El sector de la planicie estudiado en esta tesis (coordenadas centrales: 32° 25' S, 60° 39' O) (Figura 1) abarca una superficie de 264 km². Se encuentra localizado en el departamento de Diamante de la provincia de Entre Ríos (Argentina) y está incluido dentro del Sitio Ramsar Delta del Paraná. Las localidades más cercanas, localizadas fuera del área de estudio, son Puerto Gaboto (Santa Fe) y Las Cuevas (Entre Ríos). La zona de estudio corresponde al campo “Barrancas coloradas” y otros campos aledaños incluidos en la zona conocida como “Isla del Pillo”.

Clima

El clima es templado-húmedo con una temperatura media anual de 18,6°C y una precipitación promedio anual de 1056 mm (datos de la estación Experimental Agropecuaria INTA Paraná del período 1961-2015). El mes más frío es julio (temperatura media 12,2 °C) y el más cálido es enero (temperatura media 25,1 °C). La temperatura mínima media es 13,3 °C y la temperatura máxima media es de 24,0 °C. Julio es el mes con la menor precipitación (precipitación media 29,2 mm) y marzo el mes con la mayor precipitación (precipitación media 150,3 mm) (Figura 2).

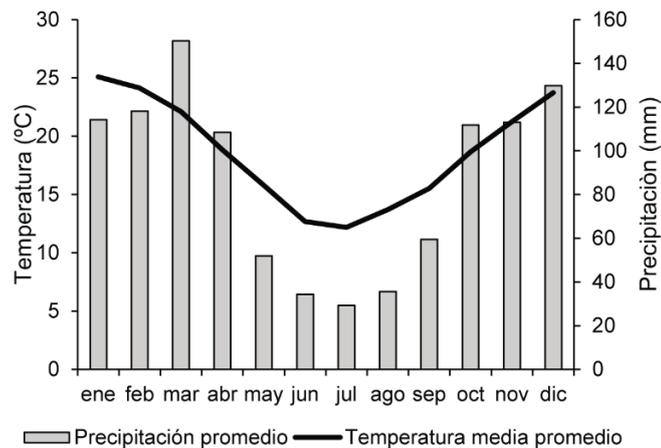


Figura 2. Datos climáticos registrados en la Estación Experimental Agropecuaria INTA Paraná, la más cercana a la zona de estudio, para el período 1961-2015. La estación se encuentra localizada aproximadamente a 80 km de la zona de estudio.

Geomorfología

El área de estudio se encuentra incluida dentro de la unidad geomorfológica “Planicie de avenamiento impedido” identificada por Iriondo y Scotta (1979), posteriormente Iriondo (2004) cambia su nombre a “Planicie de inundación pleistocénica” (Figura 3). Luego Ramonell et al. (2012), en un trabajo descriptivo a mayor detalle, la incluyeron dentro de la unidad geomorfológica “Planicie aluvial-lagunar anastomosada”. La planicie de inundación pleistocénica está separada del cauce principal del Paraná por albardones bien desarrollados y se caracteriza por la presencia de un gran número de lagunas someras circulares y elípticas, cuerpos de agua pequeños y humedales cortados por canales menores (Iriondo, 2004). Los cuerpos de agua no están integrados entre sí y su permanencia está favorecida por la escasa pendiente (Cavallotto & Violante, 2005). Iriondo (2004) define que el patrón dentro de esta unidad es el resultado de una historia compleja que involucra una fase húmeda, cuando la planicie se formó y una fase seca caracterizada por la erosión del viento y el tallado de las depresiones y finalmente una tercera fase cuando los canales actuales se estabilizaron. Estos canales son tortuosos, estrechos y bordeados por albardones y en la actualidad solo están activos al principio y al final de las inundaciones.

El drenaje del agua en la planicie está impedido por la pendiente que es en general muy baja y los elementos morfológicos relativamente altos (albardones) (Iriondo, 2004). Por ello esta unidad permanece aislada de los canales activos y solo está expuesta a los efectos

de las inundaciones. Las inundaciones en el Bajo Río Paraná son muy lentas (el agua sube unos pocos centímetros por día) y llevan sedimentos finos en suspensión, principalmente arcillas y coloides, cuya sedimentación es favorecida por la presencia de la vegetación. El efecto entonces es una suavización del relieve dentro de la planicie. Además, el viento que actúa sobre los cuerpos de agua suaviza las formas, aplana los lechos de las lagunas y cuerpos de agua poco profundos y esculpe las orillas (Iriondo, 2004). Este autor describió dos áreas para la planicie de inundación pleistocénica. La zona de estudio se encuentra en el área más pequeña de la unidad, ubicada en la esquina noroeste del complejo fluvio litoral del Paraná, y se caracteriza por la presencia de lagunas más pequeñas que la otra área (ubicada al oeste del Delta del río Nogoyá).

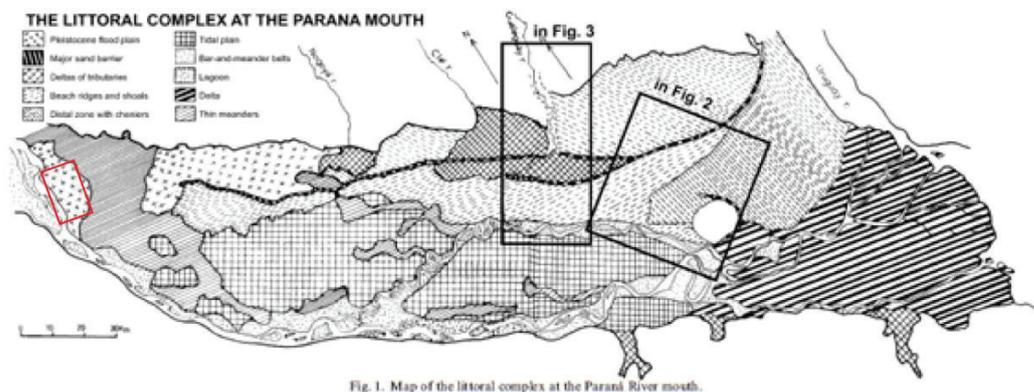


Fig. 1. Map of the littoral complex at the Paraná River mouth.

Figura 3. Delimitación de unidades geomorfológicas. En recuadro rojo se señala dónde se ubica la zona de estudio. Fuente: Iriondo (2004).

Dinámica hídrica

La dinámica hídrica está determinada por el régimen de pulsos del río Paraná. El período de aguas altas suele ser en primavera-verano y el de aguas bajas desde el final del invierno al inicio de la primavera (Neiff, 1990). Jaime & Menéndez (2002) reportan un pico máximo de caudal en marzo-abril y un mínimo de caudal en septiembre- octubre (datos para el período 1931-2001). Según estos autores la estacionalidad puede variar según el período: en 1931-1943 los mayores valores de caudal se observaron en otoño, 1944-1970 en marzo-abril, en 1944-1957 en julio y octubre, 1971-2001 en febrero y marzo.

El río Paraná en la sección Paraná-Santa Fe tiene un caudal medio anual de 16.000 m³ seg⁻¹ con un caudal mínimo de 7.700 m³ seg⁻¹ y un máximo de 51.200 m³ seg⁻¹ (Jaime & Menéndez, 2002). El régimen hidrológico es irregular comparado con el de los ríos

Amazonas y Orinoco, las inundaciones pueden ocurrir entre una y tres veces al año y durar desde 2 semanas hasta 3 meses (Carignan & Neiff, 1992). Además de la variabilidad interanual, durante los eventos El Niño Oscilación del Sur (ENSO) la planicie se ve sometida a inundaciones extraordinarias, donde se alcanzaron caudales de hasta $60.000 \text{ m}^3 \text{ seg}^{-1}$ (Neiff, 1979) como se registró en las inundaciones extraordinarias de los años 1983, 1998 y 2016.

Los desbordes del río Paraná pueden ser canalizados a través de los principales distributarios o adquirir la forma de flujos no encauzados que cubren la planicie parcial o totalmente (Malvárez, 1997; Iriondo, 2004). Cuando el agua entra en forma canalizada el flujo de agua es turbulento, con gran capacidad de transporte, erosión y remodelación mientras que cuando entra en forma no encauzada el flujo es menos turbulento y más lento debido a la mayor superficie involucrada y a la acción de la vegetación (Iriondo, 2007).

Puig et al. (2016) identificaron dos períodos para el régimen fluvial del Bajo Río Paraná: un período histórico entre 1903 y 1972 y un período afectado por la regulación de las represas desde 1973. En el período regulado las alteraciones más importantes que encontraron fueron: la falta de caudales bajos extremos, la atenuación de la estacionalidad del caudal mensual y un aumento en la variabilidad de las fechas de caudales máximos y mínimos. Para el Bajo Río Paraná en el período regulado, se identificaron dos situaciones contrastantes: un período húmedo (1973-1999) y un período seco (2000-2014).

El río Paraná transporta una gran cantidad de sedimentos, en los que predominan las partículas pequeñas. El río Bermejo, a través del río Paraguay, aporta más del 80 % de los sedimentos totales transportados aguas abajo en el río (Alarcón et al., 2003). En el río Paraná Medio la cantidad transportada de sedimentos alcanza los 135 millones de toneladas al año (Alarcón et al., 2003). La carga de lavado representa un 80 % de la cantidad de sedimentos totales. La máxima concentración de estos sedimentos ocurre en marzo y abril (Amsler et al., 2007).

Vegetación

El área de estudio se encuentra dentro de la Gran unidad Biogeográfica “Delta del Paraná”, donde predomina la Provincia Paranaense, con elementos del Espinal (Oakley et al., 2005). La vegetación dominante en la zona son las herbáceas latifoliadas, graminoides

y equisetoides (Burkart, 1974). La cobertura de bosques estimada para todo el Bajo Río Paraná es de 4 % (Enrique, 2009).

En el área de estudio hay pocos trabajos ecológicos realizados que den cuenta de sus características. Morello (1949) realizó un relevamiento de la vegetación en la costa santafesina del Paraná, desde Rosario a Puerto Gaboto. Aceñolaza et al. (2008) realizaron un relevamiento de la biodiversidad en la porción superior de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná, en la zona denominada “pre-Delta”, que incluye parte de la zona del presente estudio. Franceschi et al. (2000, 2010) analizaron la diversidad de la vegetación herbácea en el tiempo luego de una inundación extraordinaria en dos sitios en el Paraná Medio, uno de ellos en la reserva Campo Rico muy cercana a la zona de estudio, pero con otras características geomorfológicas.

Para la región del Delta del Paraná Malvárez (1997) definió nueve unidades de paisaje y caracterizó su vegetación. El área de estudio de esta tesis está incluida dentro de la unidad A “Bosques, praderas y lagunas de llanura de meandros”. En esta unidad los bosques dominan en los albardones y espiras de meandro altas (las porciones topográficamente más elevadas). A partir del albardón y hacia la zona opuesta a los cauces se desarrollan gradientes topográficos que terminan en lagunas o cuerpos de agua libre. Los bosques son “Bosques fluviales mixtos” (Enrique, 2009) y presentan una gran riqueza de especies arbóreas, destacándose *Sapium haematospermum* (curupí) y *Albizia inundata* (timbó blanco), *Erythrina crista-galli* (ceibo), *Enterolobium contortisiliquum* (timbó colorado), *Nectandra angustifolia* (laurel amarillo), *Vachellia caven* (espinillo) y *Tessaria integrifolia* (aliso de río) (Malvárez, 1997; Oakley et al., 2005; Enrique, 2009). La fisonomía del bosque es remplazada luego por praderas de herbáceas gramínoideas o pajonales de *Coleataenia prionitis* cuyos individuos llegan ocasionalmente a extenderse hasta el borde de las lagunas. También se presentan arbustos como *Sesbania virgata* (rama negra) o *Solanum glaucophyllum* (duraznillo blanco) pero en forma dispersa, aunque a veces se registran stands dominados por chilcal (*Baccharis* sp.). En los bordes de las lagunas hay praderas de herbáceas latifoliadas y gramínoideas más bajas.

En las lagunas las comunidades herbáceas acuáticas suelen ordenarse en forma de anillos concéntricos. Franceschi et al. (2000) describen por ejemplo la siguiente secuencia para lagunas de la zona: un anillo interno de “canutillares” de gramíneas arraigadas flotantes (*Louisiella elephantipes* y *Echinochloa polystachya*), seguido por “verdolagales” de *Ludwigia peploides* y “cataizales” de varias especies del género *Polygonum*. Otras

especies comunes de las lagunas de la zona son *Azolla filiculoides*, *Myriophyllum aquaticum*, *Hydrocotyle bonariensis*, *Ludwigia* spp., *Pontederia azurea*, *Pontederia crassipes*, *Paspalum repens*, *Pistia stratiotes* y *Salvinia* spp. (entre otras). También hay lagunas con presencia de *Victoria cruziana* (Irupé).

Uso humano

Entre las actividades productivas de mayor relevancia de la zona se destacan la ganadería, la pesca y en menor medida la apicultura (Baigún et al. 2008). En particular el área de estudio presenta baja carga ganadera, lo que la hace de particular interés para el estudio de procesos ecológicos-ambientales.

La ganadería es una actividad tradicional en el Bajo Río Paraná y hasta hace unas décadas se realizaba bajo la modalidad de “ganadería de islas” que es extensiva, con bajas cargas animales y de carácter estacional (Quintana et al., 2014). El avance de la frontera agropecuaria que se ha dado en las últimas décadas llevó a un reemplazo de pasturas ganaderas por cultivos y a la ocupación de tierras consideradas marginales a la producción tradicional, entre las que se encuentran los humedales. Los humedales del Bajo Río Paraná fueron unos de los principales receptores del ganado, principalmente en la zona superior y la media (Quintana et al., 2014). El exceso de ganado en las islas afecta la capacidad de regeneración de la vegetación y pone en riesgo la capacidad de amortiguación de las inundaciones y de estabilización frente a los procesos de erosión (Vizia et al., 2010). Algunas de las especies de alto valor forrajero que crecen en la zona son *Althernantera philoxeroides*, *Echinochloa helodes*, *Louisiella elephantipes*, *Luziola peruviana*, *Hymenachne pernambucense* (Pereira et al., 2003; Magnano et al., 2014).

En cuanto a la pesca, es una de las actividades tradicionales en el Bajo Río Paraná. Aunque la pesquería es multiespecífica, la especie más abundante en las capturas es el sábalo (*Prochilodus lineatus*) (Sverlij et al., 2013). Hasta 1984 la presión de pesca y el rendimiento pesquero en la cuenca del Paraná eran de bajo a moderado y las actividades pesqueras se regulaban por demandas estacionales, pero luego del 2001 comenzó a desarrollarse una pesquería industrial sin regulación y el sábalo comenzó a ser exportado a diferentes países de Latinoamérica (Baigún et al., 2008). Se instalaron empresas de congelamiento y aumentó el número de pescadores y la pesca artesanal de bajo impacto fue reemplazada por una pesquería industrial sin control. A partir del 2006 la actividad

pesquera está regulada, con cupos de captura fijados en base a monitoreos pesqueros y a las condiciones hidrológicas (Sverlij et al., 2013).

Las lagunas vegetadas son muy importantes para la actividad pesquera ya que muchos peces migratorios desarrollan parte de su ciclo en ellas. Durante el comienzo de las crecidas, la reproducción de varias especies migratorias tiene lugar en los cauces principales de la planicie de inundación. Los huevos y larvas, luego de ser arrastrados por el río, encuentran refugio en la vegetación herbácea de los albardones de los cursos menores, o en otras zonas protegidas dentro de la planicie de inundación a las que ingresan cuando el río desborda (Baigún, 2013). Cuando la conexión con el río se mantiene, los adultos y juveniles pueden entrar en las lagunas de la planicie de inundación, donde encontrarán recursos para alimentarse y crecer, y también refugio y sombra en la vegetación. Con la siguiente creciente, los juveniles tendrán un tamaño adecuado para buscar ambientes propicios y se integrarán a los cardúmenes de peces adultos que llegan o atraviesan la región (Vizia et al., 2010). La cobertura vegetal y la dinámica pulsátil del río son fundamentales para el mantenimiento de una buena producción pesquera.

En relación con la apicultura, en el Bajo Río Paraná la producción de miel es tradicional y se la considera una de las zonas más productivas del país (60-70 kg miel por colmena y año) (Caccavari & Fagúndez, 2010). Sin embargo, la producción es muy variable ya que está sujeta a los cambios en las condiciones ambientales, principalmente a los cambios en los niveles de agua. La producción se obtiene principalmente de la flora nativa silvestre y predominan las mieles multiflorales. En la producción de miel son muy importantes los aportes del “catay” (*Polygonum* spp.), la “sagitaria” (*Sagittaria montevidensis*), los pajonales (*Coleataenia prionitis*), los camalotes (*Pontederia* spp.), el sauce (*Salix humboldtiana*), el espinillo (*Vachellia caven*) y el aliso (*Tessaria integrifolia*) (Vizia et al., 2010).

Funciones ecosistémicas

El cumplimiento de las funciones ecosistémicas depende de la integridad ecológica de los humedales, es decir de la “capacidad de soportar y mantener una comunidad de organismos con una estructura (composición de especies, diversidad biológica, características del suelo entre otros), funcionalidad y procesos de cambio comparables a lo que sería un ambiente natural de la región” (Kandus et al., 2010a). Algunas de las funciones

ecosistémicas más importantes de los humedales del Bajo Río Paraná son la regulación de inundaciones, la retención y estabilización de sedimentos, el ciclado y almacenaje de nutrientes, la degradación de contaminantes, la provisión de hábitats y el mantenimiento de la diversidad (Kandus et al., 2010a). Estas funciones garantizan la provisión de un gran número de bienes y servicios a la sociedad.

Síntesis y pertinencia de los objetivos propuestos

El área de estudio comprende un paisaje de humedales que se caracteriza por la presencia de un gran número de lagunas someras. Estas lagunas pueden estar total o parcialmente cubiertas de vegetación y sus dinámicas temporales están determinadas en gran medida por el pulso del río Paraná. En esta tesis se propone: en primer lugar, describir los patrones temporales de cobertura de las lagunas a lo largo de diferentes pulsos del río Paraná mediante el uso de observaciones satelitales ópticas (Capítulo 1); en segundo lugar, estudiar la composición de macrófitas de estas lagunas y su relación con las características fisicoquímicas del agua y los sedimentos, la conectividad con cursos de agua y los patrones temporales de cobertura de las lagunas (Capítulo 2); en tercer lugar abordar el componente funcional de la vegetación mediante la identificación de tipos funcionales de plantas y el cálculo de índices de diversidad y estudiar su relación con las condiciones ambientales de las lagunas (Capítulo 3).

Las lagunas del área de estudio revisten funciones ecosistémicas importantes para la sociedad y permiten el sostenimiento de actividades productivas. Sin embargo, estas lagunas han sido escasamente estudiadas por lo que resulta relevante conocer sus dinámicas espaciales y temporales, caracterizar su vegetación (en términos de la composición de especies y de sus rasgos funcionales) y la relación entre ésta y las condiciones ambientales. Este conocimiento sienta las bases para comprender el funcionamiento de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná y desarrollar estrategias para la conservación y el manejo de sus recursos naturales. En particular, frente a un escenario de cambios crecientes en el uso del suelo, las herramientas de teledetección evaluadas en este trabajo podrían ser útiles para el desarrollo de programas de monitoreo del impacto de las actividades antrópicas a escala de paisaje.

Capítulo 1. Identificación de patrones de dinámica de lagunas someras de la planicie de inundación a partir de datos satelitales ópticos multitemporales

En este capítulo se identifican y analizan los patrones temporales de la cobertura de las lagunas someras en relación con los pulsos del río Paraná, a partir de observaciones multitemporales de la serie de satélites Landsat. Se delimitan las lagunas someras de la zona de estudio, para lo que se evalúan dos metodologías, la propuesta por Borro et al. (2014) y una adaptación de la metodología propuesta por Zhao et al. (2011). Se identifican las principales coberturas de las lagunas, se describen los principales patrones temporales de las lagunas en términos de sus coberturas durante siete pulsos del río y se evalúa la distribución espacial de los patrones temporales. Finalmente, se comparan los patrones entre un período húmedo y un período seco.

1.1. Introducción

Para explicar y entender el funcionamiento de los sistemas río-planicie de inundación es necesario utilizar un enfoque distinto a los paradigmas limnológicos tradicionales usados en sistemas lóticos o lénticos. Junk et al. (1989) proponen el concepto de “pulso de inundación del río” para explicar la relación entre la biota y el ambiente en las planicies de inundación de grandes ríos. Según estos autores, la forma pulsátil que tiene el caudal del río es el forzante principal que controla la existencia, la productividad y las interacciones de la biota en las planicies de inundación. Con respecto a la dinámica de los nutrientes, postulan que el intercambio lateral de agua, sedimentos, organismos y materia orgánica entre la planicie y el canal del río y el reciclado de nutrientes dentro de la planicie tienen un mayor impacto en la biota que la “espiral de nutrientes” propuesta por Webster & Patten (1979). El concepto de la “espiral de nutrientes” fue propuesto para arroyos en los Montes Apalaches del Sur (Estados Unidos) y fue utilizado principalmente para arroyos de primer y segundo orden. Describe el particular ciclo de nutrientes que tienen los ríos y arroyos debido a que son transportados en forma continua hacia aguas abajo y a su vez son asimilados desde la columna de agua por la biomasa bentónica, retenidos en forma temporal por la biota y nuevamente mineralizados hacia la columna de agua (Ensign & Doyle, 2006). En cambio, en las planicies de inundación que tienden a establecer sus propios ciclos biogeoquímicos para la biota es más importante la producción interna de las planicies que el transporte aguas abajo de la materia orgánica producida en otros lugares de la cuenca.

En relación con la biota que habita en las planicies de inundación, sus ciclos de vida están asociados con el pulso en cuanto a su temporalidad, duración y a las tasas a las que crece y baja el caudal del río (Junk et al., 1989). Cuando los pulsos de inundación son largos

y predecibles, los organismos acuáticos y terrestres desarrollan adaptaciones anatómicas, morfológicas, fisiológicas y de comportamiento para colonizar la planicie de inundación y para sobrevivir, e incluso beneficiarse, en períodos adversos de sequía y de inundación. En cambio, los pulsos impredecibles generalmente impiden la adaptación de los organismos y tienen efectos negativos sobre muchos de ellos. En cuanto a las comunidades herbáceas de plantas, éstas pueden responder a diferencias interanuales en la forma de los pulsos mientras que las comunidades de bosques son afectadas por inundaciones o sequías extremas. La mayoría de las comunidades que reciben la amplitud completa del pulso pueden ser vistas como en equilibrio dinámico en un estadio sucesional temprano.

En las planicies de inundación se observa una gran diversidad de ambientes producto de las diferencias en la duración de la inundación, en la estructura del suelo y en la vegetación (Junk et al., 1989). Los ecosistemas tienen diferentes condiciones físicas y químicas (turbidez, concentración de nutrientes, salinidad, gases disueltos, etc.), se modifican horizontal y verticalmente de acuerdo con el nivel de agua y además son afectados por la deposición y erosión del río y pueden ser efímeros o estables dependiendo de su posición en la planicie. Se presentan en forma de mosaico y sostienen una alta diversidad de especies debido a que, por los disturbios regulares, el tiempo es insuficiente para la exclusión competitiva, reafirmando así la hipótesis del “disturbio intermedio” (Grime, 1973). Entonces, el pulso de inundación produce y mantiene una estructura de hábitats altamente diversa, permitiendo una alta diversidad de especies a pesar del estrés considerable que resulta del cambio entre fases acuáticas y terrestres.

Por otro lado, los pulsos funcionarían como factores de disturbio recurrentes que usualmente remueven totalmente la cubierta de vegetación mediante el entierro por depósito de sedimentos, rotura de las plantas y desenraizamiento o muerte debido a largos tiempos de sumersión (Bornette et al., 2008). De esta manera los pulsos pueden promover el inicio de procesos sucesionales locales relativamente cortos. Aunque no se espera un proceso regional único de acumulación de información y de estructura biótica, las planicies pueden verse como mosaicos de parches que difieren en sus estados sucesionales y en sus condiciones ambientales (Neiff, 1982, 1990; Amoros & Bornette, 2002; Keddy, 2010b).

Junk et al. (1989) se enfocan principalmente en la fase de inundación del río (potamofase), es decir, cuando la altura del agua en el canal principal supera la altura de desborde del río y el agua entra en la planicie de inundación, tanto de forma encauzada a través de los cursos de agua como por desborde directo del río. Sin embargo, Neiff (1990,

1999) afirma que la limnofase (cuando la altura del río está por debajo del nivel de desborde) es tan importante como la fase de inundación y constituye un poderoso factor de selección que condiciona la distribución y abundancia de animales y plantas. Este autor propone entonces llamar al pulso de inundación como “pulso de energía y materia”, como “régimen pulsátil”, o simplemente “pulso” (Neiff, 1999), ya que las crecientes y las bajantes son fases complementarias del pulso con una alta capacidad reguladora del macrosistema fluvial. En esta tesis se utiliza término “pulso” para referirse al período que comprende la potamofase y la limnofase (Figura 1.1).

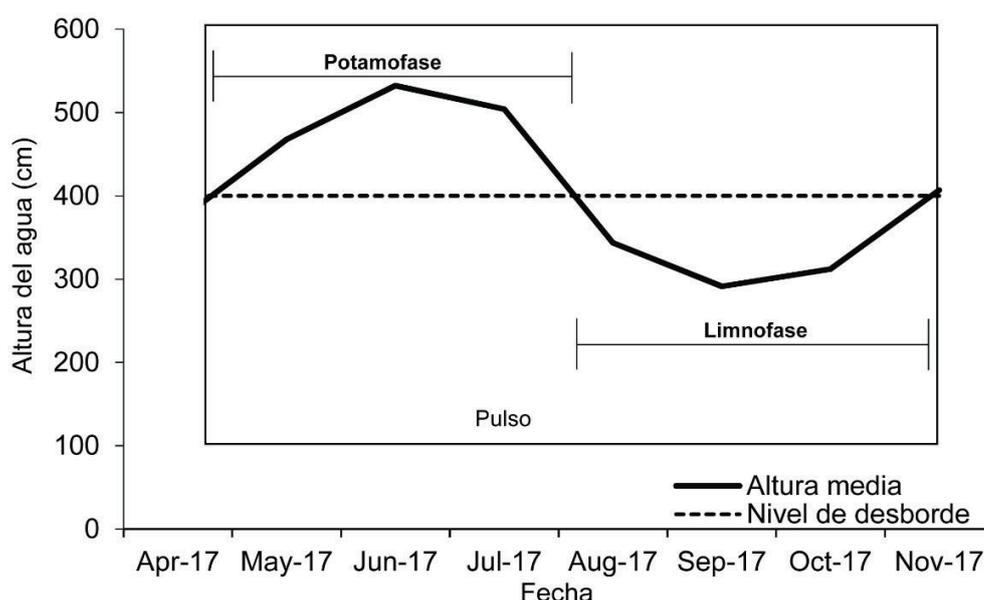


Figura 1. 1. Representación esquemática de las fases del pulso del río. Los datos son del puerto de Diamante para el pulso del año 2017. Fuente: modificado de Neiff (1996).

Los procesos que ocurren en ambas fases del pulso son diferentes y complementarios (Marchetti & Aceñolaza, 2012). En relación con los cuerpos de agua de la planicie de inundación, durante la potamofase se interconectan y reciben materiales del río y a su vez aportan al agua materia orgánica y otras sustancias (Neiff, 1999). En cambio, en la limnofase los flujos de materiales ocurren predominantemente desde la planicie hacia el río y los cuerpos de agua se aíslan e incluso se secan temporalmente hasta una nueva potamofase (Neiff, 1999). Por otro lado, el efecto de las fases será diferente según la posición topográfica que ocupan las lagunas respecto al canal principal (Neiff, 1990) y a la morfología de sus márgenes. Con el incremento del nivel del agua la vegetación experimenta un proceso de reordenamiento, que dependerá de la magnitud de los pulsos

(Parsons et al., 2005). En el período de bajante se pierde cobertura de la vegetación flotante pero la pérdida es rápidamente compensada con el crecimiento de la vegetación producto de mayores concentraciones de nutrientes luego del ingreso de las aguas de la inundación (Neiff, 1990). Las modificaciones en la biota a su vez pueden generar cambios en el estímulo original, por ejemplo, mediante la modificación de la velocidad del escurrimiento (Kandus et al., 2010a).

En los sistemas tropicales como el Amazonas o el Orinoco, con cuencas muy grandes pero organizadas sobre un único eje principal, los hidrogramas reflejan la estacionalidad de las precipitaciones y típicamente presentan un solo pico de inundación pronunciado por año. La forma del hidrograma también depende de la pendiente del valle de inundación, del tamaño de la planicie y de la vegetación (Junk et al., 1989). El Paraná es un río poco predecible comparado con otros grandes ríos de Sudamérica (Neiff, 1990; Carignan & Neiff, 1992), tiene bajo isocronismo y la magnitud de las fases es muy variable. El agua y los sedimentos tienen diferentes orígenes y las curvas hidrométricas son diferentes entre años. A su vez, frente a un estímulo equivalente la respuesta del sistema no es siempre la misma ya que depende de la organización biótica previa a la potamofase. Por todo ello no es esperable igual respuesta o reorganización de la estructura biótica frente a todos los pulsos del río.

La presencia de lagunas someras es típica de grandes planicies de inundación (Mertes et al., 1996a; Melack et al., 2009; Liu et al., 2017; Park & Latrubesse, 2017). Sus características difieren de aquellas emplazadas en sistemas terrestres, las cuales tienen límites bastante definidos. Las características de las lagunas –como el área, cantidad de sólidos en suspensión, contenido de nutrientes y cobertura de vegetación– son afectadas regularmente por los pulsos de inundación (Amoros & Bornette, 2002) y determinan el mantenimiento de las funciones ecosistémicas (e.g., regulación de inundaciones, retención y estabilización de sedimentos) y sostienen diversas actividades productivas como la ganadería de islas y la pesca (Quirós & Cuch, 1989; Baigún et al., 2008).

La teoría de los estados alternativos estables sugiere que las lagunas someras pueden estar en un estado claro dominado por macrófitas, o en un estado turbio con pocas macrófitas sumergidas y que por lo general los cambios entre estos estados ocurren solo ocasionalmente (Scheffer et al., 1993). Sin embargo, se ha observado que en planicies de inundación los cambios de estados en las lagunas someras son frecuentes (Van Geest et al., 2007). Los disturbios hidrológicos producidos por el pulso en las planicies de inundación

de grandes ríos pueden desencadenar cambios entre estados alternativos, que serán diferentes según la fase del pulso. La reducción de los niveles de agua durante la limnofase puede ser el desencadenante principal de un cambio de un estado turbio a uno de aguas claras mientras que las inundaciones de larga duración y gran intensidad pueden resultar en una disminución en la cobertura de macrófitas de las lagunas (Scheffer, 1998; Coops & van Geest, 2003).

La teledetección ha sido ampliamente utilizada en lagunas para delinear y monitorear la extensión y calidad del agua. Considerando el comportamiento dinámico de las lagunas en paisajes de humedales, Borro et al. (2014) propusieron una metodología para delinear lagunas someras en la planicie de inundación del río Paraná, mediante un análisis de frecuencia de inundación a partir de una serie de tiempo del Índice de Vegetación Normalizado (NDVI) derivado de imágenes Landsat 5-TM y Landsat 7-ETM+. Por otro lado, Böhme et al., (2006) usaron escenas de diferentes sensores (Landsat 4-MSS, 5-TM y 7-ETM+ y Terra ASTER) para cuantificar la variación en el tamaño de lagos en un período de 20 años. Hess et al. (2003, 2015) mapearon la extensión de los humedales en la región central del Amazonas y en la cuenca baja del Amazonas, respectivamente, usando la banda L de imágenes de apertura de radar sintética (SAR) del Japanese Earth Resources Satellite-1 (JERS-1). Varios autores han estimado variables de lagunas someras mediante la teledetección: concentración de sedimentos (Pavelsky & Smith, 2009; Long & Pavelsky, 2013), concentración de clorofila (de Moraes Novo et al., 2006), turbidez (Alcántara et al., 2009), entre otras (Cózar et al., 2005; Park & Latrubesse, 2017).

El monitoreo de las coberturas de las lagunas de las planicies de inundación y los ambientes de humedales asociados es un desafío para la teledetección. Esto se debe a que por un lado la gran cantidad de vegetación herbácea presente en estos ambientes suele saturar la señal y se puede producir confusión entre tipos de vegetación. Por otro lado, son ambientes con alta variabilidad temporal debido a los cambios hidrológicos anuales e interanuales. Morandeira et al. (2016) evaluaron la utilidad de utilizar la banda C de sistemas SAR para monitorear tipos funcionales de plantas en el Bajo Río Paraná. Hess et al. (2015) mapearon la cubierta de vegetación en la cuenca del Amazonas utilizando imágenes JERS-1. Por otro lado, Silva et al. (2013) estimaron la cobertura mensual de macrófitas usando una combinación de imágenes RADARSAT-1 y MODIS. Algunos estudios se enfocaron en el monitoreo de un lago dentro de una planicie: Dronova et al. (2015) delinearón las coberturas dinámicas para un ciclo de inundación mediante el microsátélite Beijing-1 y

ENVISAR-ASAR en el lago Poyang (China), mientras que Sheng et al. (2011) calcularon los cambios de vegetación usando MODIS en el mismo lago. Pocos estudios han monitoreado la cobertura de muchas lagunas en una sección de la planicie. Furtado et al. (2015) utilizaron una combinación de imágenes SAR para clasificar las coberturas en la planicie del Lago Grande de Curuai (Amazonas, Brasil). Terborgh et al. (2017) analizaron una serie de tiempo de escenas Landsat para identificar estados de los lagos (lagos dominados por fitoplancton y lagos cubiertos por macrófitas flotantes) en la planicie de inundación del Río Manu (Perú).

En los últimos años se dispone de largas series de tiempo de observaciones de la superficie terrestre. Esto se debe en parte a que desde el año 2004 el United States Geological Survey (USGS) puso en disponibilidad todos los datos adquiridos con la serie de sistemas satelitales Landsat desde la década de 1970 hasta la actualidad. Estos datos se suman a las series de tiempo disponibles del sistema NOAA-AVHRR y del sensor MODIS Terra y Aqua que si bien tienen baja resolución espacial (1000-250m), poseen una alta revisita (diaria). Estas nuevas fuentes de imágenes aumentaron significativamente el interés de la comunidad científica en los análisis multitemporales y permitieron el desarrollo de métodos innovadores para el manejo y análisis de series temporales de datos (Bovolo et al., 2013). En el caso del mapeo de cubiertas de la superficie terrestre resulta de interés explotar la disponibilidad de las múltiples observaciones a través del tiempo para reforzar o facilitar la discriminación entre clases de cubiertas y a su vez diseñar y explorar nuevos métodos de clasificación que sean específicos de estudios multitemporales (Wehmann & Liu, 2015). Por otro lado, cuando la cobertura vegetal es muy densa, podría ser la historia ecológica de los sitios la que permite discriminar áreas con diferentes funcionamientos en el paisaje.

Objetivo:

- 1) El objetivo de este capítulo fue identificar y analizar los patrones temporales de la cobertura de las lagunas en relación con los pulsos del río en la planicie de inundación del Bajo Río Paraná.

Evaluar la distribución espacial de las lagunas y la dinámica de sus coberturas es clave para entender el funcionamiento ecosistémico, especialmente en planicies de grandes ríos con un régimen irregular de pulsos. El interés en este capítulo fue evaluar si la dinámica de la cobertura de las lagunas es predecible en el contexto de un paisaje de humedales. La contribución principal del enfoque de este capítulo fue evaluar y discutir cómo las coberturas

están condicionadas por el pulso del río en un período de 28 años e identificar los patrones temporales típicos de estas coberturas.

1.2. Materiales y métodos

En la Figura 1.2 se presenta un esquema de la metodología propuesta en este capítulo.

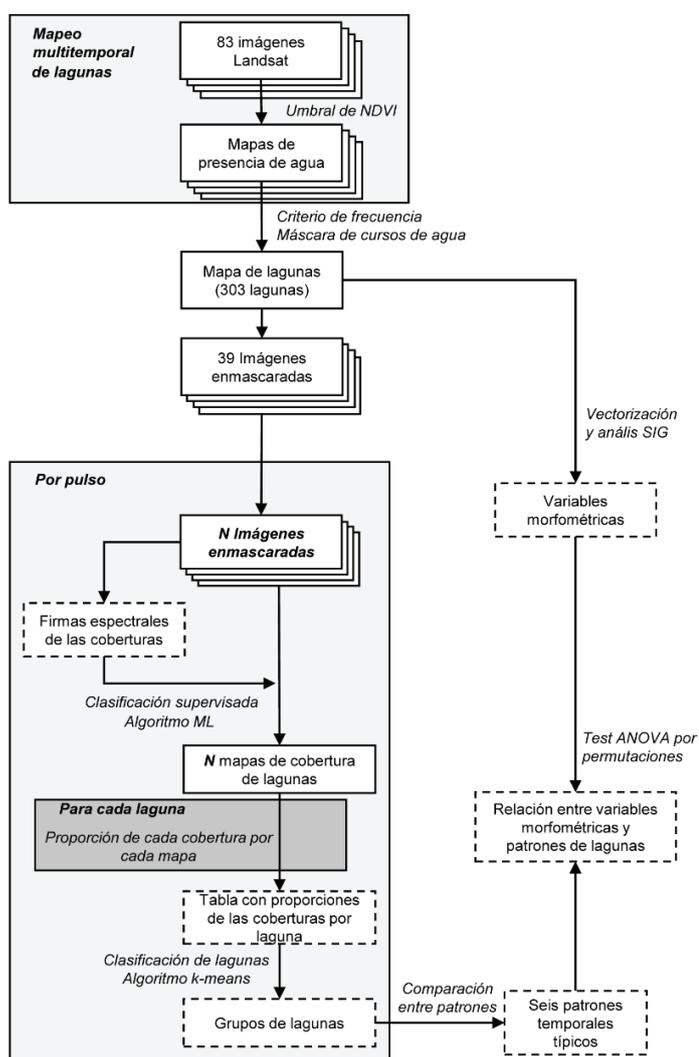


Figura 1. 2. Esquema de la metodología. Los pulsos estudiados difieren en sus fechas, duración y número de escenas Landsat (N) ver Tabla 1.1. ML: maximum likelihood (máxima verosimilitud).

En primera instancia se realizó un mapeo multitemporal de presencia de agua, que derivó luego mediante un criterio de frecuencias en un mapa de lagunas. El mismo fue

usado como máscara para seleccionar las lagunas a analizar en conjuntos de imágenes representativas de diferentes pulsos. Los pasos detallados se describen a continuación.

1.2.1. Pre-procesamiento de imágenes satelitales Landsat

Las imágenes Landsat 5-TM y 8-OLI Path/Row 227/82, fueron descargadas de la página de la United States Geological Survey (USGS). Se seleccionaron todas las imágenes que estuvieran libres de nubes en el período 1987-2015, un set de 83 imágenes (Anexo I). Las imágenes fueron corregidas a reflectancia en superficie mediante un modelo teórico sencillo desarrollado por Stumpf (1992), que considera solamente la dispersión en la atmósfera producida por moléculas Rayleigh.

Este modelo asume que la radiancia espectral que recibe el sensor (L_{sat}) es la suma de la radiancia de los objetos de la superficie (L_{sup}) más la radiancia producida por la dispersión molecular Rayleigh (L_r): $L_{sat} = L_{sup} + L_r$. La dispersión molecular (L_r) se calcula como (Ecuación 1.1):

$$L_r = \frac{E_0 \tau_r(\lambda)}{4\pi d^2 \cos \theta_{Sat}} \exp\left(\frac{-\tau_r(\lambda)}{\cos \theta_{Sat}}\right) \exp\left(\frac{-\tau_r(\lambda)}{\cos \theta_{Sol}}\right) (P(\psi_-) + 0.52 P(\psi_+)) \quad (1.1)$$

$$d = 1 - 0.0167 \cos \cos \left(\frac{2\pi(\text{día juliano}-3)}{365} \right) \quad (1.2)$$

$$P(\psi_{\pm}) = 3 \frac{(1+\psi_{\pm})}{4} \quad (1.3)$$

$$\cos \cos \psi_{\pm} = \pm \cos \cos \theta_{Sat} \cos \cos \theta_{Sol} - \sin \sin \theta_{Sat} \sin \sin \theta_{Sol} \cos (\varphi_{Sat} - \varphi_{Sol}) \quad (1.4)$$

siendo E_0 la irradiancia solar espectral a tope de atmósfera, $\tau_r(\lambda)$ la transmitancia de la atmósfera, θ_{Sat} el ángulo cenital del satélite, θ_{Sol} el ángulo cenital solar, d la distancia tierra sol en unidades astronómicas (Ecuación 1.2), $P(\psi_{\pm})$ la función de fase de Rayleigh (Ecuación 1.3), $\cos(\psi_{\pm})$ el ángulo de dispersión (Ecuación 1.4), φ_{Sat} el ángulo acimutal del satélite y φ_{Sol} el ángulo acimutal solar. Para las imágenes Landsat, dado su bajo ancho de barrido, se asume $\theta_{Sat}=0^\circ$ (Salvia, 2010). Además, dada su baja expresión latitudinal, se asumen los ángulos de iluminación solar como constantes (Salvia, 2010).

Los valores de radiancia no pueden utilizarse para comparar entre imágenes, ya que dependen de la cantidad de energía que llega del sol (Salvia, 2010). Por ello se transformaron los valores de radiancia en valores de reflectancia espectral (ρ_λ), una magnitud adimensional que depende únicamente de las características de los objetos de la superficie y que se calcula como (Ecuación 1.5):

$$\rho_\lambda = \frac{\text{Energía de longitud de onda } \lambda \text{ reflejada}}{\text{Energía de longitud de onda } \lambda \text{ incidente}} = \frac{\pi * L_{sup} * d^2}{E_0 \theta_{sol}} \quad (1.5)$$

Una vez que se tienen los valores de radiancia corregidos por Rayleigh, se calcula la reflectancia como (Ecuación 1.6):

$$\rho_\lambda = \frac{\pi * (L_{sat} - L_r) * d^2}{E_0 \theta_{sol}} \quad (1.6)$$

1.2.2. Cálculo del índice NDVI por escena

A partir de las imágenes con valores de reflectancia en superficie (Anexo I) se calculó el Índice de Vegetación de la Diferencia Normalizada (NDVI). El NDVI es la diferencia normalizada entre las reflectancias en el infrarrojo cercano (ρ_{NIR}) y en el rojo (ρ_{RED}) (Tucker, 1979). El NDVI se calculó según la ecuación 1.7.

$$NDVI = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{RED}}{\rho_{NIR} + \rho_{RED}} \quad (1.7)$$

1.2.3. Delimitación de lagunas mediante enfoques multitemporales

Para delimitar las lagunas en la zona de estudio se compararon dos metodologías: la metodología propuesta por Borro et al. (2014) y una adaptación de la metodología propuesta por Zhao et al. (2011). Borro et al. (2014) realizaron un análisis multitemporal de la frecuencia de inundación en la planicie de inundación del Bajo Río Paraná a partir del NDVI calculado en imágenes satelitales Landsat 5-TM y Landsat 7-ETM+. En esta metodología establecieron un valor umbral de NDVI de 0,34 por debajo del cual se asume la presencia de agua en el píxel. A partir de este umbral se obtienen mapas de presencia y ausencia de agua para cada escena. Luego se suman todos los mapas y se dividen por la cantidad de escenas utilizadas. Con ello se obtiene un mapa final de frecuencia de agua,

donde el valor de cada píxel puede interpretarse como la cantidad de imágenes en las que tuvo agua (por ejemplo, un valor del píxel de 0,5 indica que tuvo agua en un 50 % de las imágenes analizadas). Finalmente, se consideraron lagunas a aquellos píxeles adyacentes que tuvieron agua en al menos un 40 % de las imágenes utilizadas, según el criterio de Borro et. al. (2014).

La metodología propuesta por Zhao et al. (2011), en cambio, ajusta al histograma de cada escena de NDVI tres distribuciones gaussianas (con un método de maximización de la esperanza). Para cada imagen se obtienen dos umbrales determinados por la intersección de la primer y segunda gaussiana y por la intersección de la segunda y tercer gaussiana, respectivamente. Los píxeles con valores por debajo del primer umbral se consideran con agua y se les asigna el valor 1, los que tienen valores por encima del segundo umbral se consideran sin agua y se les asigna el valor 0. Por último, aquellos píxeles con valores entre ambos umbrales se consideran zona de transición y se les asigna un valor estrictamente mayor que cero y menor que 1, que se define según su cercanía a cada umbral. Como resultado, a partir de cada imagen se obtiene un mapa de presencia y ausencia de agua. Luego se promediaron las capas resultantes y se obtuvo un mapa de frecuencia de agua a lo largo del tiempo. Finalmente, se consideraron lagunas a los píxeles adyacentes entre sí que tuvieron un valor de frecuencia mayor o igual al 40 %. En el presente trabajo y para ambas metodologías se utilizó el set de 83 imágenes de NDVI del Anexo I.

Posteriormente, en cada uno de los dos mapas obtenidos a partir de las dos metodologías, se removieron las lagunas con un área inferior a 2700 m² (tres píxeles de las imágenes Landsat) y no se consideraron en los análisis posteriores. Además, se enmascararon los arroyos y ríos. Para ello se extrajeron los cursos de agua principales del SIG250 (Instituto Geográfico Nacional, 2000) y se digitalizaron los cursos de agua menores de la zona de estudio a partir de un análisis de interpretación visual de una imagen Landsat 8 OLI (de fecha 24/04/2015). Para mejorar la resolución de la imagen a fines de la interpretación visual, se fusionó la banda pancromática (resolución espacial de 15 m) con las bandas del azul, el verde y el rojo. Para ello se utilizó la herramienta "Pansharpen" del software QGIS (QGIS Development Team, 2018).

Los dos mapas de lagunas obtenidos se compararon entre sí y con la información cartográfica preexistente: el documento cartográfico nacional SIG250 (Instituto Geográfico Nacional, 2001) y el Mapa Internacional de Cuerpos de Agua. Este último deriva de los

datos producidos por el SRTM (Shuttle Radar Topography Mission). Para analizar la concordancia entre estos mapas se calculó el índice Kappa (K) y se consideraron los criterios de grado de acuerdo establecidos por Landis & Koch (1977).

1.2.4. Estimación de parámetros morfométricos de las lagunas

Se calcularon los parámetros morfométricos de cada laguna (área, perímetro, y desarrollo de la línea de costa), el número de conexiones con cursos de agua, mediante el software QGIS (QGIS Development Team, 2018). Para calcular los parámetros morfométricos se utilizaron las herramientas geométricas del QGIS y para obtener el número de conexiones la herramienta Unión espacial. Para cada laguna se calculó además el porcentaje de su superficie que está regularmente inundado (es decir que tuvo agua entre un 40 a 60 % de las imágenes analizadas), usualmente inundado (tuvo agua entre un 60-80 % de las imágenes analizadas) y permanentemente inundado (tuvo agua en más del 80 % de las imágenes analizadas). Se calculó también la relación entre número de conexiones y el perímetro. El índice de desarrollo de costa (DLC) relaciona el largo de la línea de costa de un cuerpo de agua con el largo de línea de costa de un cuerpo de agua circular de igual área. Se calculó según la ecuación 1.8:

$$DLC = \frac{Perímetro}{2*\sqrt{\pi*Área}} \quad (1.8)$$

1.2.5. Caracterización de los pulsos del río Paraná

Se evaluaron las coberturas de las lagunas en siete pulsos del río Paraná (Tabla 1.1) dentro del período 1995-2016. Los tipos de cobertura que pueden tener las lagunas se identificaron a partir del trabajo de campo de cuatro campañas: diciembre de 2015, marzo de 2017, enero y marzo de 2018 y del análisis espectral de las coberturas de las lagunas en imágenes de fechas cercanas al trabajo de campo.

Para cada pulso había disponibilidad de entre cuatro y siete imágenes Landsat 5-TM u 8-OLI (Tabla 1.1 y Tabla 1.2). Los pulsos se determinaron a partir de los niveles hidrométricos del río Paraná en el puerto de Diamante (Figura 1.3). Se consideró que el nivel de desborde es de 400 cm. Se seleccionaron aquellos pulsos para los que había disponible un número considerable de imágenes.

Tabla 1. 1. Pulsos evaluados en este estudio. La duración y los niveles de agua se refieren al río Paraná en el puerto de Diamante. Los pulsos marcados con (*) estuvieron afectados por eventos ENSO de gran magnitud. Se indican las escenas disponibles por cada pulso.

Pulso	Comienzo del pulso	Fin del pulso	Duración (días)	Pico máximo anterior (días atrás)	Altura máxima (cm)	Período	Escenas disponibles
1995-1996	27/01/1995	19/02/1996	388	184	585	Húmedo	6 Landsat 5-TM
1996-1997	27/10/1996	01/07/1997	247	177	606	Húmedo	4 Landsat 5-TM
1997-1999*	18/10/1997	02/02/1999	472	88	667	Húmedo	4 Landsat 5-TM
2001-2002	09/02/2001	11/03/2002	395	563	467	Seco	4 Landsat 5-TM
2007-2009	26/01/2007	31/10/2009	1009	700	587	Seco	7 Landsat 5-TM
2009-2011	01/11/2009	23/02/2011	479	896	592	Seco	7 Landsat 5-TM
2015-2016*	22/11/2015	30/12/2016	404	93	633	Seco	5 Landsat 8-OLI

Para el Bajo Río Paraná Puig et al. (2016) identificaron dos situaciones contrastantes: un período húmedo (1973-1999) y un período seco (2000-2014). Dado que el período 2015-2016 no ha sido estudiado previamente, se asumió que el período seco continuó (un criterio conservador), sin embargo, este período se vio afectado por un evento ENSO de gran magnitud.

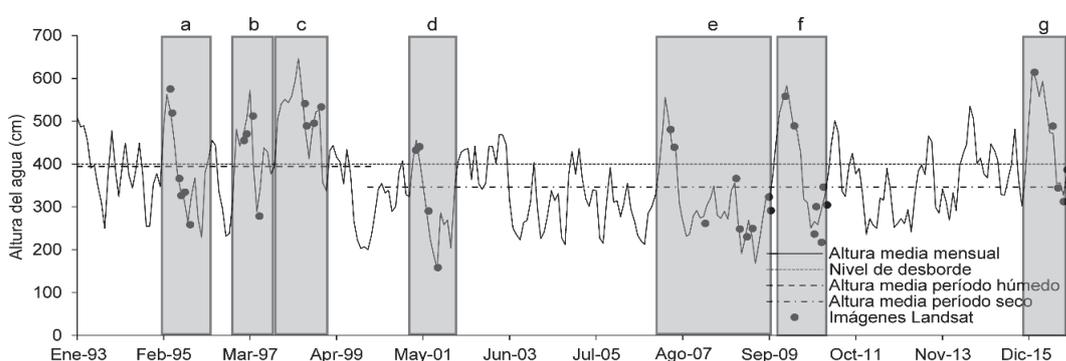


Figura 1. 3. Altura media mensual del río Paraná en el puerto de Diamante desde 1993 a 2016. Se señala el nivel de desborde del agua (400 cm), y las medias de los períodos seco y húmedo (hasta el 2000 y desde el 2000, respectivamente). Las cajas grises y las letras señalan los pulsos evaluados (a = 1995-1996, b = 1996-1997, c = 1997-1999, d = 2001-2002, e = 2007-2009, f = 2009-2011, g = 2015-2016). Con puntos negros se indican las fechas de las imágenes Landsat y los niveles del agua para esas fechas. Fuente de registro de alturas del agua: Centro de Informaciones Meteorológicas, Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas, Universidad Nacional del Litoral.

Tabla 1. 2. Lista de imágenes utilizadas para analizar la cobertura en los pulsos listados en la Tabla 1.1. Las 39 imágenes son parte de las 83 que se utilizaron para delimitar las lagunas.

Fecha de las imágenes	Satélite y sensor
01/04/1995	Landsat 5-TM
17/04/1995	Landsat 5-TM
20/06/1995	Landsat 5-TM
06/07/1995	Landsat 5-TM
07/08/1995	Landsat 5-TM
24/09/1995	Landsat 5-TM
09/01/1997	Landsat 5-TM
01/02/1997	Landsat 5-TM
30/03/1997	Landsat 5-TM
24/05/1997	Landsat 5-TM
28/06/1998	Landsat 5-TM
14/07/1998	Landsat 5-TM
16/09/1998	Landsat 5-TM
19/11/1998	Landsat 5-TM
28/02/2001	Landsat 5-TM
01/04/2001	Landsat 5-TM
20/06/2001	Landsat 5-TM
08/09/2001	Landsat 5-TM
18/04/2007	Landsat 5-TM
20/05/2007	Landsat 5-TM
16/02/2008	Landsat 5-TM
14/11/2008	Landsat 5-TM
16/12/2008	Landsat 5-TM
18/02/2009	Landsat 5-TM
07/04/2009	Landsat 5-TM
20/01/2010	Landsat 8-OLI
10/04/2010	Landsat 8-OLI
03/10/2010	Landsat 8-OLI
19/10/2010	Landsat 8-OLI
06/12/2010	Landsat 8-OLI
22/12/2010	Landsat 8-OLI
23/01/2011	Landsat 8-OLI
21/01/2016	Landsat 8-OLI
29/06/2016	Landsat 8-OLI
16/08/2016	Landsat 8-OLI
03/10/2016	Landsat 8-OLI
04/11/2016	Landsat 8-OLI

1.2.6. Identificación y clasificación espectral de coberturas de lagunas

Las coberturas de los píxeles de las lagunas de cada escena se identificaron mediante una clasificación supervisada utilizando el algoritmo de máxima verosimilitud. Los tipos de cobertura dominante fueron: agua libre con alta turbidez inorgánica, agua libre clara, vegetación verde densa, vegetación verde y agua, vegetación seca (Tabla 1.4). Estas coberturas fueron utilizadas en el esquema de clasificación. La misma metodología fue utilizada en todas las escenas, sin embargo, las firmas espectrales utilizadas para clasificar

las imágenes fueron diferentes para cada pulso, para contemplar las posibles diferencias espectrales entre escenas.

Para realizar la clasificación supervisada, en primer lugar, se realizó un análisis espectral de las coberturas de las lagunas en imágenes cercanas al trabajo de campo. Para ello se tomaron muestras de los píxeles de las diferentes coberturas identificadas en el campo y luego se elaboró una firma espectral promedio típica para cada cobertura. Estas firmas promedio típicas fueron comparadas con firmas de bibliografía (Ritchie et al., 1976; Silva et al., 2008; Jones & Vaughan, 2010). Luego, para identificar las diferentes coberturas en las imágenes de cada pulso se utilizó la interpretación visual (utilizando diferentes combinaciones RGB). En cada una de las imágenes de un pulso se seleccionaron 10 áreas de entrenamiento (con un tamaño de entre 50 y 75 píxeles) para cada clase. Las firmas espectrales de estas áreas de entrenamiento se cotejaron con las firmas espectrales promedio típica de cada cobertura.

A partir de las áreas de entrenamiento se generó una firma típica promedio para las coberturas de cada pulso con la que se clasificaron todas las escenas del mismo. El producto de este procedimiento fue un mapa de las coberturas de lagunas para cada una de las 39 escenas de los siete pulsos. Se evaluó la separabilidad entre pares de clases mediante el cálculo de la Divergencia Transformada (DT). Un valor de DT mayor a 1900 indica una buena separabilidad entre clases, mientras que un valor menor a 1700 indica una pobre separabilidad (Jensen, 1996).

Dado que este estudio implica el uso de imágenes históricas, no fue posible evaluar todos los productos de las clasificaciones. Por ello, para evaluar la precisión del método de clasificación propuesto se evaluó la exactitud en un mapa de cobertura de lagunas obtenido para la escena Landsat 8-OLI del 15 de marzo de 2018, utilizando una clasificación supervisada y las clases de coberturas propuestas en la Tabla 1.4. Se utilizaron 60 sitios de muestreo tomados entre el 20 de marzo y el 25 de marzo de 2018 para validar la clasificación. Se calculó la exactitud total como el número de píxeles correctamente clasificados sobre el número total de píxeles. También se calculó el índice Kappa (Cohen, 1960) para evaluar en qué medida la precisión resultante difirió de una asignación aleatoria de etiquetas de cada clase.

1.2.7. Clasificación de patrones temporales de lagunas según su cobertura

Se calculó el porcentaje de cada laguna que estaba cubierto por cada clase de cobertura en las 39 escenas. Luego, para cada pulso, las lagunas se agruparon acorde a las secuencias temporales de sus coberturas mediante el algoritmo no supervisado k-means.

El número óptimo de grupos de lagunas se eligió utilizando el R^2 ajustado. Se eligió el número de grupos que permitiera el mayor salto en el R^2 , considerando un mínimo de R^2 de 0,4. Estos grupos de lagunas son denominados “patrones temporales de lagunas” de acá en adelante. Para analizar la relación entre los patrones temporales de lagunas y las variables morfométricas, se realizaron tests ANOVA por permutaciones.

1.3. Resultados

1.3.1. Lagunas identificadas y parámetros morfométricos

Con la metodología propuesta por Zhao et al. (2011) el número de lagunas encontrado fue de 308 (56,2 km²), con la metodología de Borro et al. (2014) el número de lagunas fue 303 (58,7 km²). El grado de acuerdo entre los mapas fue casi perfecto ($K = 92,5 \%$). Los parámetros morfométricos calculados para las lagunas fueron también similares entre ambos métodos (Tabla 1.3). Considerando la similitud entre ambos mapas se eligió el método de Borro et al. (2014) ya que fue diseñado específicamente para lagunas de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná. A su vez, se pueden realizar comparaciones con lagunas de otras zonas de la planicie que fueron delimitadas con la misma metodología.

Tabla 1. 3. Parámetros morfométricos de las lagunas del área de estudio para las dos metodologías utilizadas. DE: desvío estándar. DLC: desarrollo de línea de costa. N° de conexiones con cursos de agua.

Parámetro	Borro et al. 2014		Zhao et al. 2011	
	Rango	Media \pm DE*	Rango	Media \pm DE*
Superficie (km ²)	0,004 – 11,649	0,193 \pm 0,948	0,004 – 11,224	0,182 \pm 0,90
Perímetro (km)	0,240 – 61,801	1,963 \pm 5,155	0,240 – 53,748	1,785 \pm 4,53
DLC	1,128 – 6,391	1,72 \pm 0,59	1,128 – 5,733	1,67 \pm 0,49
N° de Conexiones	0 – 12	-	0-12	-

De aquí en adelante los resultados se referirán a las lagunas delimitadas con la metodología de Borro et al. (2014) (Figura 1.4). Con respecto a los parámetros morfométricos, ocho de las lagunas tuvieron una superficie mayor a 1,5 km² y representan el 66 % del área total de lagunas. El resto son lagunas pequeñas (área menor que 1,5 km² de acuerdo con el criterio propuesto por Quirós et al., 2006) y corresponden al 34 % de la superficie total de lagunas. Dentro de las lagunas pequeñas, la gran mayoría (246 lagunas) tiene un área menor que 0,1 km². Todas las lagunas tuvieron un desarrollo de línea de costa mayor a uno (valor medio = 1,7) y el 90 % tuvo un valor entre 1,1 y 2,5, lo que indica que sus formas se alejan de la circular. Solo el 10,9 % de las lagunas –en el que están incluidas las 8 lagunas grandes– tienen una conexión directa con al menos un curso de agua. El porcentaje de las lagunas que permanece regularmente inundado es del 52,02 %, usualmente inundado es del 38,47 % y permanentemente inundado es de un 9,51 % (Figura 1.5).

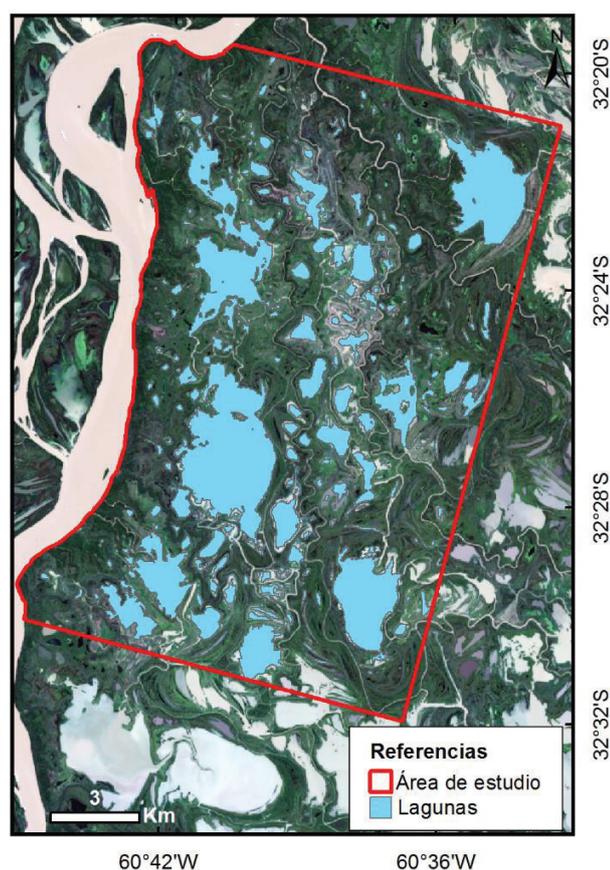


Figura 1. 4. Lagunas identificadas en el área de estudio a través del análisis multitemporal de imágenes Landsat. De fondo se despliega la escena Landsat 8-OLI del 29 de abril de 2017. La composición RGB de la imagen es “Color real” (R = banda del rojo; G = banda del verde; B = banda del azul).

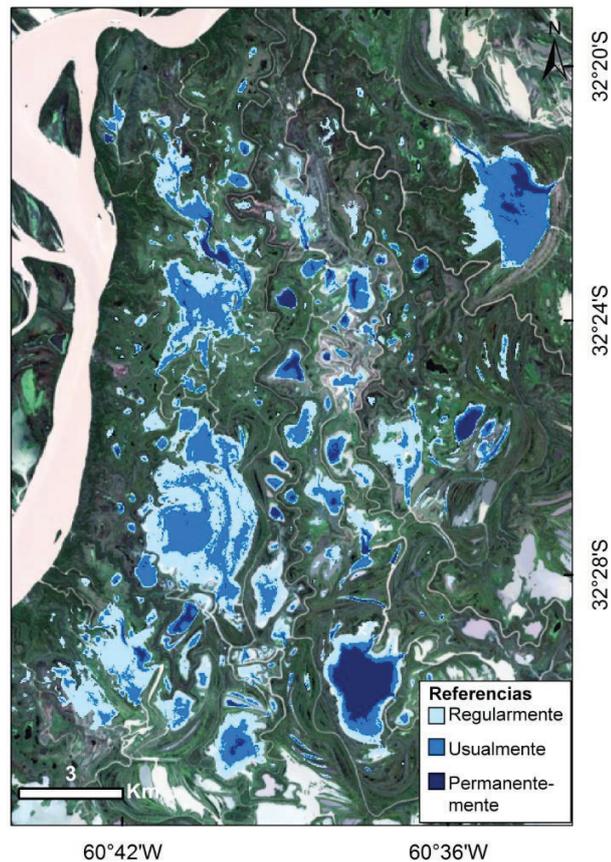


Figura 1. 5. Permanencia del agua en las lagunas delimitadas. En diferentes colores se indica el área de la laguna que permanece regularmente con agua, usualmente con agua y permanentemente con agua.

1.3.2. Tipos de cobertura de lagunas

Los tipos dominantes de vegetación en las lagunas fueron herbáceas latifoliadas arraigadas (e.g., *Polygonum* spp., *Ludwigia* spp., *Pontederia azurea*., *Sagittaria montevidensis*, *Thalia geniculata*), pastizales arraigados (e.g., *Louisiella elephantipes*, *Echinochloa polystachya*, *Paspalum repens*), herbáceas equisetoides (*Schoenoplectus californicus*, *Cyperus giganteus*), herbáceas flotantes libres (*Azolla filiculoides*, *Salvinia biloba*), plantas arraigadas de hojas flotantes (*Hydrocleys nymphoides*, *Victoria cruziana*) y plantas sumergidas (*Ceratophyllum demersum*).

Las firmas espectrales de cada cobertura fueron similares entre pulsos (Figura 1.6). De acuerdo con el criterio de la divergencia transformada (DT), la mayor parte de las coberturas tuvo buena separabilidad ($DT > 1900$), excepto las clases “Vegetación verde y agua” y “Vegetación densa” en los pulsos 2001-2002 y 2007-2009 que mostraron separabilidad intermedia ($1700 < DT < 1800$). El mapa de coberturas utilizado para evaluar la clasificación tuvo una exactitud total de 84,5 % y el índice Kappa fue 80,5 %, lo que muestra un acuerdo sustancial con los datos de campo de referencia.

Las firmas espectrales de las coberturas de vegetación mostraron el típico salto en el infrarrojo, comparado con la porción visible del espectro. La cobertura de “Vegetación densa” tuvo mayor reflectancia en el infrarrojo cercano (NIR) (reflectancia media: 0,38) que las clases “Vegetación y agua” (reflectancia media: 0,21) y “Vegetación seca” (reflectancia media: 0,19). Por otro lado, la cobertura “Vegetación seca” tuvo mayor reflectancia en el visible (ca. dos veces la reflectancia en el azul y en el rojo y ca. 1,5 veces la reflectancia en el verde) y en las bandas del infrarrojo (ca. 1,5 veces la reflectancia en la banda del $SWIR_1$ y más del doble de la reflectancia en la banda del $SWIR_2$) que las otras clases de vegetación. La clase “Agua clara” tuvo menor reflectancia que las coberturas de vegetación en todas las bandas analizadas (reflectancias medias entre 0,007 y 0,36 en el $SWIR_2$ y en el NIR, respectivamente). La clase “Agua turbia” tuvo mayor reflectancia que la clase “Agua clara” en el visible (ca. el doble de la reflectancia) y el NIR (1,6 veces la reflectancia).

Tabla 1. 4. Tipos de coberturas de las lagunas en el Bajo Río Paraná.

Tipo de cobertura	Características	Foto representativa
Agua libre con alta turbidez inorgánica	Agua libre con alta turbidez.	
Agua libre clara	Agua libre con baja turbidez.	
Vegetación verde densa	Alta densidad de macrófitas, incluye vegetación flotante y sumergida. La cobertura de vegetación es superior al 60%.	
Vegetación verde y agua	Mezcla de vegetación y agua con concentración de sedimentos variable. La cobertura de vegetación es entre 20-60 %.	
Vegetación seca	Mezcla de depósitos de sedimentos, detritos de plantas y vegetación seca en pie. Esta cobertura también puede incluir suelo desnudo.	

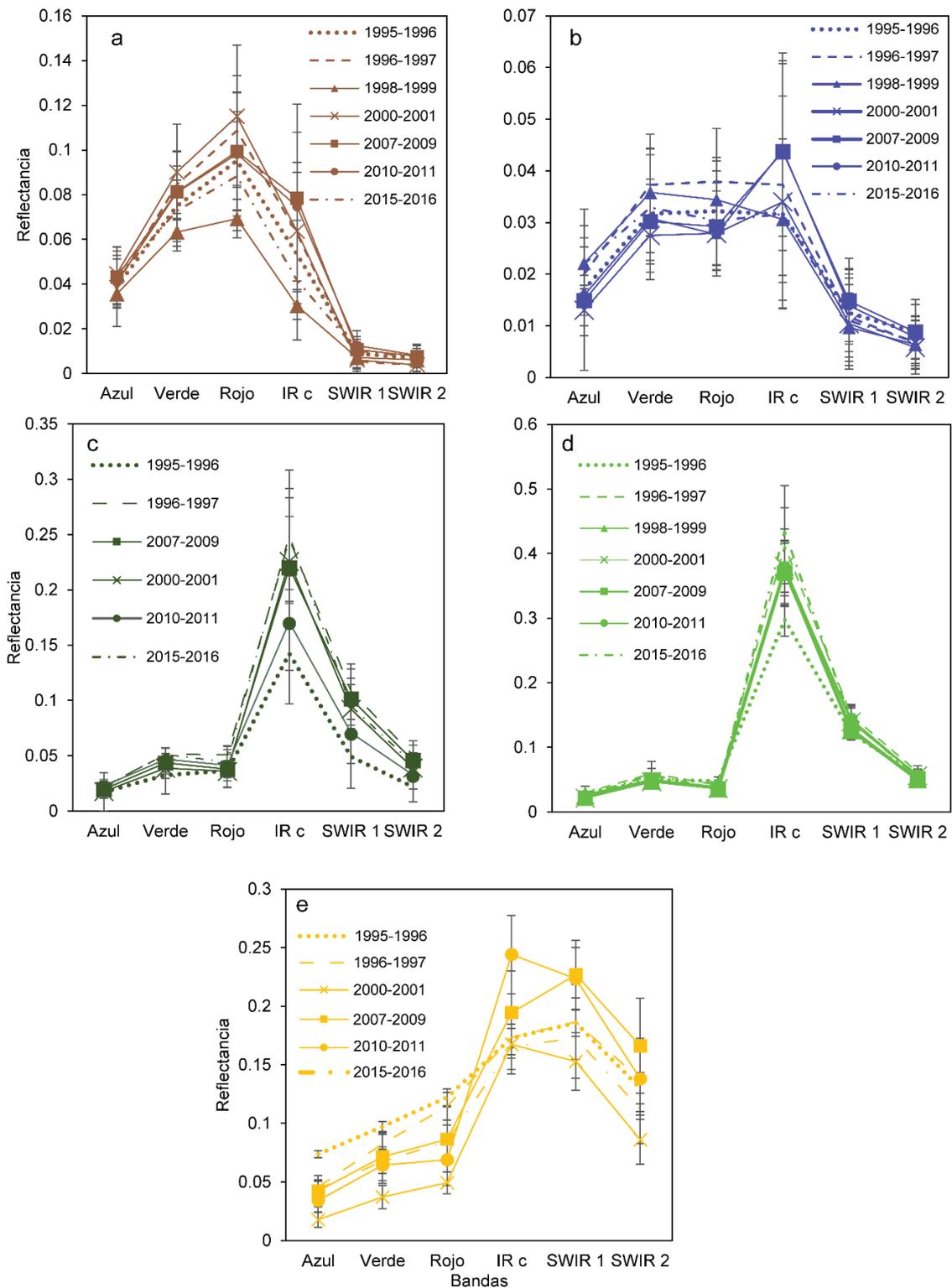


Figura 1. 6. Firmas espectrales de las coberturas de lagunas utilizadas para la clasificación supervisada en los pulsos analizados. **a.** Agua libre con alta turbidez inorgánica. **b.** Agua libre clara. **c.** Vegetación y agua. **d.** Vegetación densa. **e.** Vegetación seca. Los colores siguen el mismo patrón que el usado en los mapas para identificar las clases

1.3.3. Patrones temporales de lagunas

Se obtuvieron los principales patrones temporales de lagunas. Para cada pulso hubo entre cinco y ocho patrones temporales de lagunas. Mediante la comparación y el análisis en conjunto de todos los patrones encontrados en los pulsos, se encontraron seis patrones temporales típicos que se repitieron a lo largo de los pulsos y que caracterizaron a la mayor parte de las lagunas en términos de superficie. En la Figura 1.7 se muestra un caso de ejemplo de cada patrón típico. Los seis patrones mostraron una alta proporción de “Agua libre con alta turbidez inorgánica” durante la potamofase, excepto el patrón A.

En el patrón A, la vegetación verde cubrió la mayor parte de la laguna durante todo el pulso. En el patrón B, el “Agua libre con alta turbidez inorgánica” fue la cobertura dominante durante todo el pulso. Los otros patrones, durante la limnofase tuvieron diferentes secuencias de recuperación de la vegetación. En el patrón C, el “Agua libre con alta turbidez inorgánica” fue la cobertura dominante, pero la cobertura de vegetación verde (“Vegetación densa” y “Vegetación y agua”) aumentó a medida que avanzaba el pulso. Además, en el patrón C la “Vegetación seca” fue máxima cuando el nivel de agua en el río fue el mínimo. El patrón D es similar al patrón C, pero en este patrón las lagunas tuvieron una cobertura casi completa de vegetación durante la limnofase. En el patrón E, las coberturas de vegetación verde y “Agua clara” aumentaron durante la limnofase. Este es el único patrón en el que el “Agua clara” dominó durante una parte importante del pulso. En el patrón F una alta proporción de la vegetación permaneció seca durante la limnofase y la vegetación verde se recuperó hacia el final del pulso.

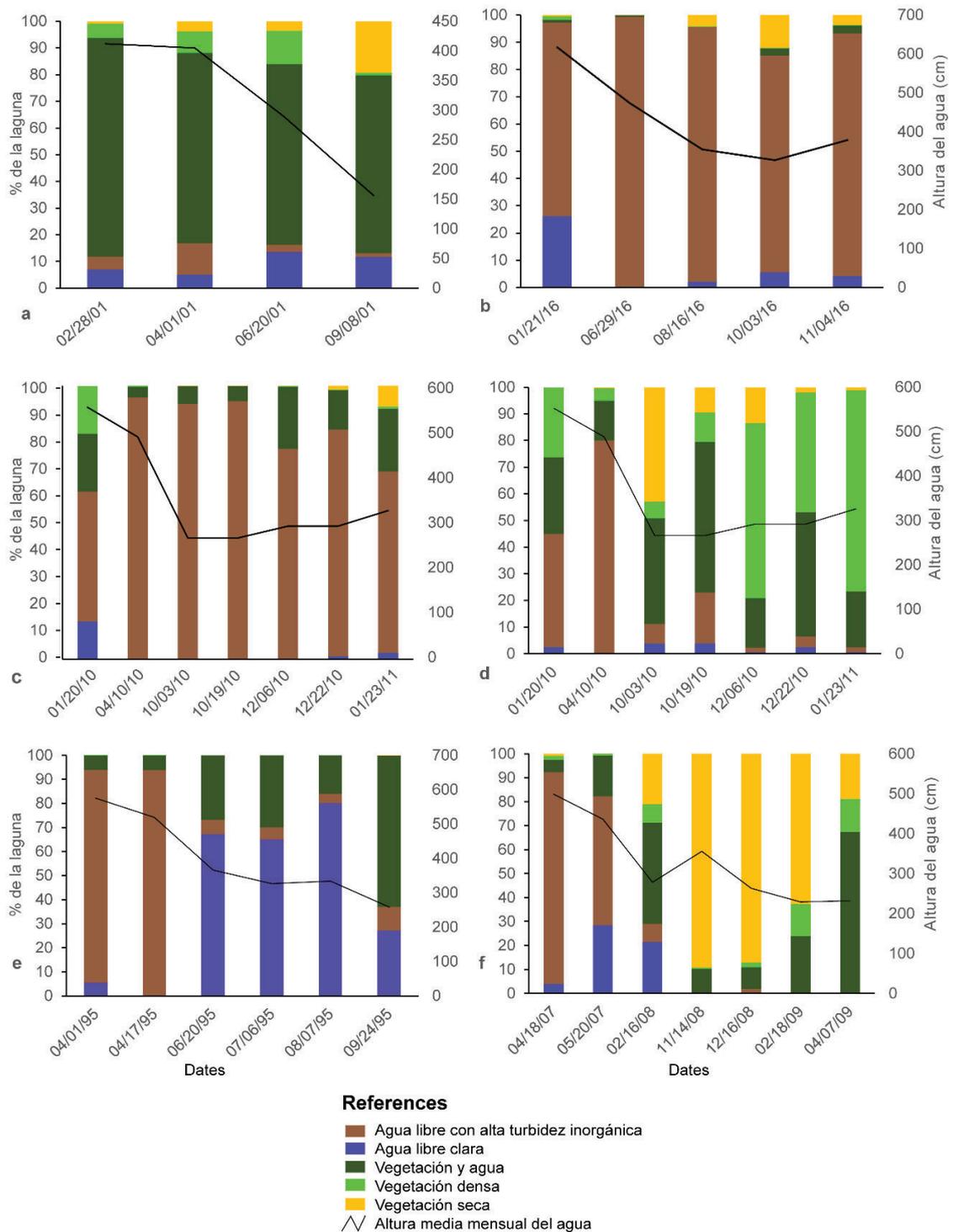


Figura 1. 7. Ejemplos de patrones temporales típicos de las coberturas de lagunas. **a.** Patrón A. **b.** patrón B. **c.** Patrón C. **d.** Patrón D. **e.** Patrón E. **f.** Patrón F. La altura mensual del agua es la registrada en el puerto de Diamante.

La distribución espacial de los patrones se presenta en la Figura 1.8. Los pulsos de 1995-1996 y 1996-1997 estuvieron dentro del período húmedo, y tuvieron una dominancia del patrón *C*, que ocupó más del 80 % del área total de las lagunas. Estos pulsos también mostraron considerables áreas de las lagunas con patrones *D* y *E*. En el pulso de 1995-1996, las lagunas con patrón *C* fueron más grandes y con mayor desarrollo de la línea de costa que las lagunas con los patrones *D* ($p = 0,0003$ y $p = 0,0110$, respectivamente) y *E* ($p = 0,0017$ y $p = 0,0004$, respectivamente). El pulso 2001-2002 está al comienzo del período seco, por lo que podría ser considerado de transición. En este pulso, el patrón *C* fue el dominante (60 % del área de lagunas) y las lagunas con este patrón fueron más grandes y con mayor desarrollo de línea de costa que las lagunas con patrón *A* ($p < 0,0001$), *E* ($p = 0,0001$) y *F* ($p = 0,0013$); y tuvieron mayor número de conexiones/perímetro que las lagunas con patrones *A* ($p = 0,0001$) y *E* ($p = 0,0006$). Además, las lagunas con patrón *F* tuvieron mayor número de conexiones/perímetro que aquellas con patrón *A* ($p < 0,0001$) y *E* ($p = 0,0003$). Los pulsos 2007-2009 y 2009-2011 están dentro del período seco y se encontraron dominados por el patrón *D* (más del 67 % del área de lagunas). Los patrones *A*, *C*, *E* y *F* también estuvieron presentes en estos pulsos. En el pulso 2009-2011 las lagunas con patrón *F* tuvieron mayor número de conexiones/perímetro que las lagunas con los patrones *A* ($p = 0,0030$), *C* ($p = 0,0003$), *D* ($p = 0,0001$) y *E* ($p = 0,0006$). Los pulsos 1997-1999 y 2015-2016 estuvieron afectados por eventos ENSO muy fuertes y el patrón dominante fue el *B* (más del 72 % del área de lagunas). El pulso 2015-2016 también tuvo un área considerable del patrón *C*. No hubo relaciones significativas entre las variables morfométricas y los patrones de lagunas en los pulsos 1996-1997, 1997-1999, 2007-2009 y 2015-2016.

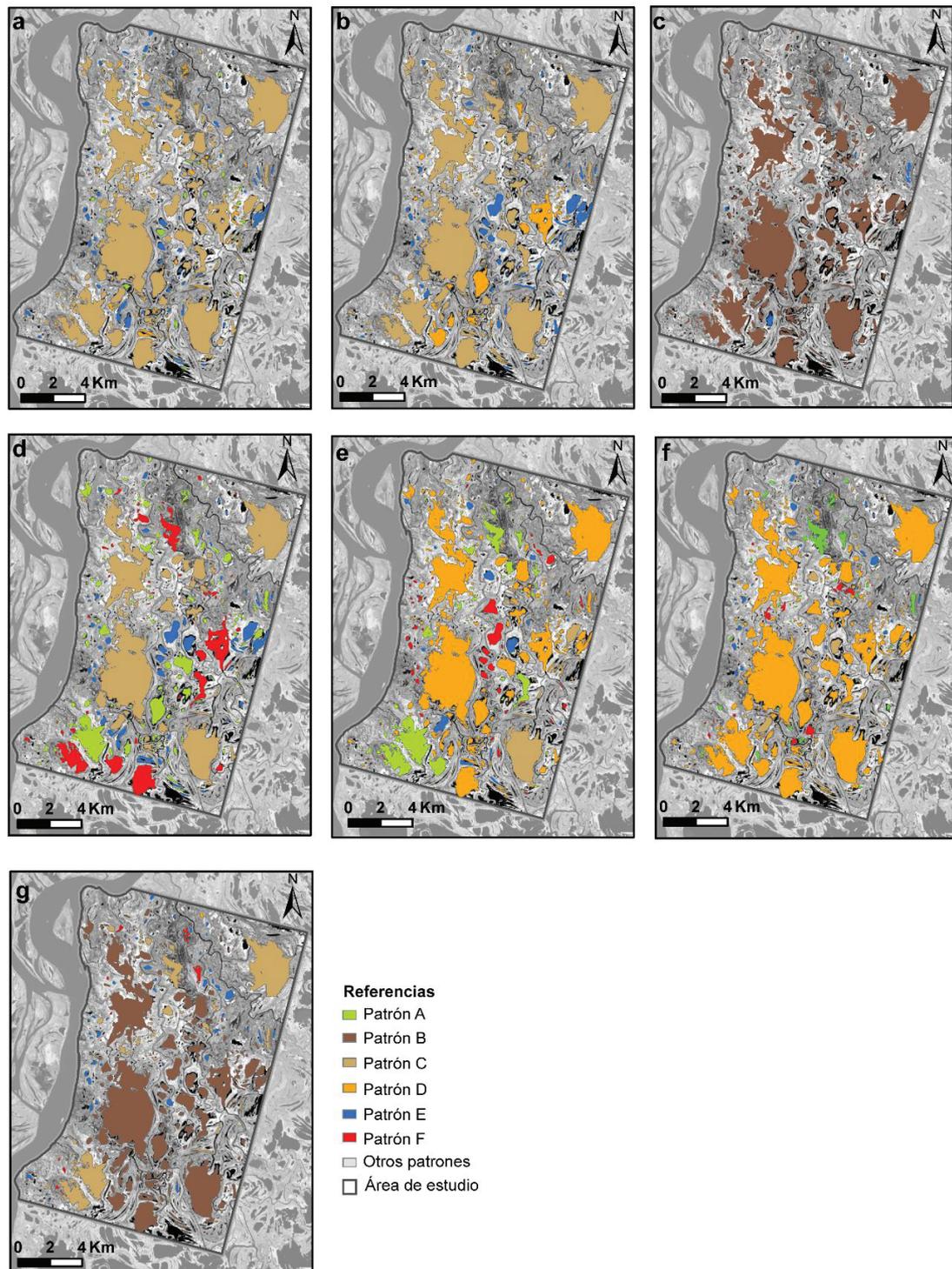


Figura 1. 8. Distribución espacial de los patrones temporales de lagunas en los siete pulsos analizados. **a.** 1995–1996. **b.** 1996–1997. **c.** 1997–1999. **d.** 2001–2002. **e.** 2007–2009. **f.** 2009–2011. **g.** 2015–2016.

1.4. Discusión

La serie de tiempo de imágenes Landsat es una herramienta de gran valor para recuperar procesos históricos (Lyons & Sheng, 2018; Zimba et al., 2018). La selección criteriosa de estos datos satelitales y su procesamiento permitió delimitar las lagunas en la zona de estudio y reconstruir los patrones temporales históricos de sus coberturas. El aumento en la disponibilidad de datos de alta resolución espacial (imágenes de satélites Rapid Eye, Skysat, PlanetScope, Sentinel 2, entre otros) podría facilitar en el futuro la validación de las clasificaciones. De esta manera, aumentaría la confiabilidad en los mapas de coberturas elaborados a partir del uso de series de tiempo de imágenes. En comparación con la cartografía nacional SIG250 (Instituto Geográfico Nacional, 2000), el enfoque multitemporal con imágenes satelitales permitió detectar una mayor cantidad de lagunas (299 vs. 4 lagunas) y de superficie de lagunas (58,7 vs. 26,3 km², un aumento del 123 %). Estas diferencias se deben a que el SIG250 no incluye a los cuerpos de agua temporales, ni a las áreas periféricas fluctuantes de las lagunas permanentes. El área de lagunas estimada fue de un 22 % del área de estudio, mientras que Borro et al. (2014) encontró una cobertura del 10,9 % de lagunas en la porción media del Bajo Río Paraná (esta zona no está incluida dentro del área de estudio de la presente tesis). Sippel et al. (1992) encontraron una cobertura de lagos del 11 % en la planicie de inundación del río Amazonas. Al igual que lo reportado por Sippel et al. (1992) para la planicie de inundación del Río Amazonas, las lagunas pequeñas fueron las más abundantes y su contribución al área total de lagunas fue importante (34 % del área total). Por otro lado, aunque solo ocho lagunas fueron grandes (área mayor a 1,5 km²), ocuparon el 66 % del área total de lagunas, por lo que son componentes de gran importancia en la planicie. La mayor parte de las lagunas poseen una superficie comprendida dentro del rango encontrado por Paira y Drago (2007) en lagunas del Paraná Medio, y resultan considerablemente más pequeñas que las grandes lagunas pampeanas relevadas por Quirós et al. (2002).

Las firmas espectrales típicas de las coberturas de lagunas fueron consistentes con las firmas esperadas y muy similares entre pulsos (Figura 1.6), así como también separables entre sí. Las coberturas “Vegetación verde con agua” y “Vegetación verde densa” mostraron el valle en el rojo y el incremento en el infrarrojo cercano típicos, relacionados con la presencia de vegetación (Silva et al., 2008). De todos modos, la presencia de agua expuesta provocó una disminución, por cierto esperable, de la reflectancia en el infrarrojo en la cobertura “Vegetación con agua”, debido a la importante

absorción del agua en esta porción del espectro electromagnético (Silva et al., 2008). Las diferencias entre las coberturas de vegetación verde y la “Vegetación seca” pueden deberse a la disminución de agua, clorofila y otros pigmentos en las hojas senescentes (Jones & Vaughan, 2010). Las firmas espectrales de las clases de cobertura de agua libre mostraron consistencia con la firma esperable del elemento agua. Entre las clases identificadas como agua libre, la principal diferencia fue el aumento de la reflectancia en el visible y el infrarrojo cercano en condiciones de altas concentraciones de sedimentos suspendidos en la cobertura denominada “Agua libre con alta turbidez inorgánica”. Los tipos de cobertura encontrados son similares a los que encontraron Borro et al. (2014) en la planicie del río Paraná, Furtado et al. (2015) en la planicie del Lago Grande da Curuai (Brasil) y Dronova et al. (2015) en el lago Poyang (China). En las campañas realizadas para este capítulo de la tesis no se encontraron lagunas dominadas por fitoplancton. Sin embargo, en una campaña realizada en abril 2019 se halló una laguna con una turbidez orgánica muy alta. Por el contrario, Terborgh et al. (2017) encuentran que en la planicie de inundación del río Manu (Perú) la mayoría de los lagos están en un estado dominado por fitoplancton, libre de macrófitas.

Muchos trabajos han estudiado la relación entre la cobertura de macrófitas y la inundación en el Amazonas (Silva et al., 2010, 2013). Sin embargo, pocos estudios se centraron en estudiar las diferentes dinámicas de las coberturas de lagunas dentro y entre pulsos (e.g., Dronova et al., 2015; Terborgh et al., 2017). En esta tesis se recuperó la historia de las lagunas en diferentes pulsos del río Paraná. A través de los mapas históricos de las coberturas de las lagunas en una sección representativa de la planicie de inundación del Paraná se pudieron describir seis patrones típicos de cobertura. Estos patrones se repitieron en lagunas con características morfométricas diversas. Los patrones permiten describir la forma en la que entra el agua a las lagunas y cómo se establece la vegetación luego de la fase de inundación del río. Constituyen una forma de representar la evolución de las lagunas a lo largo del pulso y de describir la huella del pulso en las planicies de inundación.

La mayor parte de los patrones temporales mostraron un incremento del “Agua libre con alta turbidez inorgánica” durante la potamofase. Las aguas del río Paraná poseen elevadas concentraciones de sedimentos en suspensión (Drago, 2007), por lo que se genera una distribución espacial diferente de turbidez inorgánica a lo largo del pulso. La magnitud y duración de las fases del pulso, la cobertura de plantas, la profundidad y el *fetch*

(distancia efectiva máxima que el viento recorre entre dos puntos del cuerpo de agua manteniendo su velocidad y dirección constantes) de las lagunas, entre otros factores, afectan la distribución de sedimentos (Drago, 2007). En el período húmedo las lagunas estuvieron dominadas por una alta proporción de “Agua libre con alta turbidez inorgánica” durante la mayor parte de los pulsos (patrones *B* y *C*). En los pulsos dentro del período seco, en comparación con el período húmedo y los pulsos afectados por eventos ENSO, grandes extensiones de lagunas estuvieron cubiertas por vegetación durante la potamofase y la limnofase. Una explicación posible es que los pulsos del período seco ocurrieron luego de un período prolongado de aguas bajas (de más de 18 meses de largo) (Tabla 1.1), lo que permitiría un período largo para el crecimiento de la vegetación sin la interrupción del disturbio de la inundación. De esta manera, la vegetación se vería muy densa y/o alta y esto impediría poder observar la entrada de agua en las lagunas en las escenas Landsat (cf. Jakubauskas et al., 2000). Las lagunas que permanecen vegetadas luego de la inundación pueden funcionar como fuentes de propágulos por lo que son importantes para la recuperación de la vegetación en las planicies de inundación (Parsons et al., 2005). Por otro lado, en el patrón *B* domina el agua libre con alta turbidez inorgánica durante todo el pulso. Este patrón solo se presentó en los pulsos afectados por eventos ENSO de gran magnitud. Esto sugiere que la recuperación de la vegetación puede retrasarse luego de inundaciones de gran magnitud.

En la planicie de inundación del Bajo Río Paraná se observaron cambios espaciales y temporales complejos asociados con los pulsos del río Paraná. Las lagunas presentaron diferentes patrones entre pulsos y en el mismo pulso se expresaron varios patrones en la planicie. Además, la dominancia de los patrones fue diferente entre las situaciones contrastantes (período seco, húmedo y pulsos afectados por eventos ENSO). Las inundaciones son factores de disturbio que generan heterogeneidad en los ecosistemas asociados al río, ya que reorganizan los parches de agua y de vegetación (Parsons et al., 2005). Los disturbios tienen diferentes niveles de severidad en diferentes áreas de la planicie, lo que lleva a conformar un paisaje heterogéneo. Esta heterogeneidad puede incrementar la resistencia y resiliencia del sistema a factores antrópicos y a disturbios naturales (Tockner et al., 2010). Según la intensidad del pulso, la cubierta vegetal de las lagunas puede ser destruida y reemplazada por una cubierta de agua libre. Se encontró que la vegetación se recupera rápidamente luego de la inundación, excepto en los eventos extremos donde la recuperación depende de la entrada de propágulos o del banco de semillas del suelo (Franceschi et al., 2000).

Las lagunas presentaron cambios importantes en la cobertura de macrófitas durante los pulsos, lo que parece contrastar con la teoría de los estados alternativos estables según la cual se esperan dos equilibrios alternativos: un estado de aguas claras dominadas por macrófitas acuáticas y un estado turbio dominado por alta biomasa de fitoplancton (Scheffer et al., 1993). Estos resultados son compatibles con los encontrados por Van Geest et al. (2007), quienes encontraron que las lagunas de planicies de inundación son ambientes muy dinámicos y que no se encuentran en equilibrio y bajo condiciones de cambio lento o constante.

Los pulsos pueden modificar las condiciones fisicoquímicas de las lagunas y, por lo tanto, la estructura y composición de los ensambles de vegetación que se establecen y desarrollan en ellas. Los patrones temporales de lagunas se proponen como una forma de describir el efecto del pulso en las lagunas de la planicie. En relación con la predictibilidad de los patrones temporales, las dinámicas de las coberturas de lagunas no tuvieron una relación clara con las características morfométricas de las lagunas. Por lo tanto, no se puede establecer qué patrón tendrán las lagunas en el próximo pulso de acuerdo con estas características. Asimismo, y en relación con la intensidad de los pulsos, se espera que en los pulsos afectados por eventos ENSO de gran magnitud haya una demora en el establecimiento y desarrollo de la vegetación. En los períodos secos se espera una mayor heterogeneidad a nivel de paisaje en las respuestas de la vegetación a la entrada de agua, una mayor cobertura total de vegetación en las lagunas y una mayor área de las lagunas que se seca (mayor incidencia del patrón temporal F). En los períodos húmedos, por el contrario, se espera a nivel de paisaje una mayor homogeneidad de respuestas de la vegetación a la entrada de agua y una mayor cobertura total de agua con alta turbidez en las lagunas.

1.5. Conclusiones

La serie multitemporal de imágenes Landsat permitió delinear las lagunas de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná y también identificar las coberturas típicas que se repitieron en el tiempo. A través del análisis de estas coberturas en siete pulsos, se describieron seis patrones temporales típicos que caracterizaron la mayor parte del área de lagunas. Constituyen una forma de representar la evolución de las lagunas a lo largo del pulso y de describir la huella del pulso en las planicies de inundación. Durante el período seco, la diversidad de patrones presentes fue mayor y también la cobertura de vegetación.

En el período húmedo las lagunas estuvieron dominadas por una alta proporción de “Agua libre con alta turbidez inorgánica” durante la mayor parte del pulso, con un crecimiento de la vegetación gradual a medida que avanza el mismo. En los pulsos afectados por eventos ENSO de gran magnitud, el “Agua libre con alta turbidez inorgánica” dominó durante todo el pulso, lo que sugiere que la recuperación de la vegetación se demoraría luego de inundaciones extremas. Los pulsos dejan un mosaico de parches heterogéneo en la planicie, lo cual podría aumentar la resiliencia y resistencia del sistema a los disturbios y a su vez proveer un gran número de parches de hábitat para sostener una alta diversidad de especies a escala de paisajes. Los resultados de este capítulo permiten mejorar el conocimiento sobre la dinámica de las lagunas asociada a los pulsos del río en el tiempo y en el espacio en una planicie de inundación muy compleja. En particular, se han identificado patrones de cambio típicos, que no pudieron predecirse a partir de las características morfométricas de las lagunas. Sin embargo, y a otra escala de análisis, la dinámica de las lagunas puede ser incorporada como posible condicionante o predictora de las condiciones biológicas y fisicoquímicas de las lagunas. En el Capítulo 2, se partirá de esta hipótesis de trabajo y se evaluará si la forma en las que se modifican las coberturas de las lagunas en la planicie de inundación a lo largo del pulso (es decir, los patrones temporales de coberturas de las lagunas descritos en este capítulo), así como la conectividad entre lagunas y cursos de agua, definen las condiciones ambientales de las lagunas y los ensambles de especies que se establecen en ellas.

Capítulo 2. Aspectos fisicoquímicos y composición vegetal de las lagunas: relación con su dinámica

En este capítulo se presenta el relevamiento de la vegetación y de las condiciones ambientales de las 25 lagunas muestreadas. Se analizan las características fisicoquímicas del agua y los sedimentos de las lagunas en relación con la conectividad con cursos de agua y con el patrón temporal de coberturas del pulso anterior al muestreo (pulso 2017). Se caracteriza a la vegetación de acuerdo con su diversidad y se clasifica en grupos florísticos. Se analiza la relación entre la ocurrencia y abundancia de las especies, las condiciones ambientales (variables fisicoquímicas del agua y los sedimentos y variables morfométricas), el patrón temporal de coberturas del pulso 2017 y la conectividad con los cursos de agua.

2.1. Introducción

Las macrófitas acuáticas son plantas vasculares grandes, visibles a simple vista, que tienen al menos sus partes vegetativas creciendo en un ambiente acuático permanente o que se inunda en forma periódica (Thomaz et al., 2008). El término no incluye a las algas planctónicas o filamentosas (Cushing & Allan, 2001). Según su forma de vida se pueden dividir en: arraigadas sumergidas, emergentes, flotantes libres y arraigadas con hojas flotantes. Las plantas arraigadas sumergidas crecen completamente sumergidas y enraizadas en el sedimento; las flotantes libres flotan sobre o debajo de la superficie del agua; las emergentes están enraizadas en el sedimento y su follaje se extiende hacia el aire; las arraigadas con hojas flotantes están enraizadas en el sedimento y sus hojas flotan en la superficie del agua. Las macrófitas son componentes importantes de los humedales de las planicies de inundación ya que proveen alimento a los consumidores primarios de las cadenas tróficas, proveen hábitat y refugio a una amplia variedad de organismos, cumplen un rol clave en los ciclos biogeoquímicos, modifican la hidrología y la dinámica de los sedimentos, entre otras funciones (Bornette & Puijalon, 2011). Todas estas funciones son esenciales para mantener un buen estado ecológico de los humedales, y a su vez, proporcionan a las sociedades de alimento, forraje para el ganado, recursos apícolas, y materiales para la construcción.

En los humedales el régimen hidrológico es uno de los principales filtros ambientales que determinan qué especies pueden establecerse y desarrollarse en un determinado lugar (Thomaz et al., 2008). La hidrología en las planicies de inundación está condicionada en gran medida por las fases sucesivas de aguas altas y de aguas bajas, es decir por el pulso del río (Junk et al., 1989; Neiff, 1990). Este pulso afecta la riqueza, la composición y la diversidad de los ensambles de macrófitas a través de diferentes mecanismos. Los pulsos

pueden ser considerados como disturbios recurrentes que pueden reiniciar el proceso de sucesión de las comunidades de plantas (Bornette & Amoros, 1996; Bornette et al., 2008) y posibilitan la entrada de nutrientes en la planicie de inundación y la alternancia entre fases de producción y transporte (Amoros & Bornette, 2002). Durante la fase de inundación, los cuerpos de agua de la planicie suelen conectarse y como resultado las comunidades biológicas de diferentes localizaciones tienden a ser más similares, mientras que, en la fase de aguas bajas las comunidades biológicas pueden diversificarse ya que siguen diferentes trayectorias temporales producto de factores locales (Thomaz et al., 2007). Durante la fase de inundación también se transportan nuevos propágulos hacia la planicie, que podrán o no establecerse según las características ambientales locales.

Los efectos del pulso en las comunidades de plantas acuáticas son complejos. Se ha estudiado la relación de varios de los atributos del pulso con la distribución de especies de plantas: la duración de la inundación (Casanova & Brock, 2000; Coops & van Geest, 2003; Maltchik et al., 2007; Marchetti & Aceñolaza, 2012), la duración de la fase de aguas bajas (Manolaki et al., 2019), la frecuencia de la inundación (Casanova & Brock, 2000; Robertson et al., 2001; Marchetti & Aceñolaza, 2012), la intensidad (Padial et al., 2009), la energía y velocidad del agua (Kandus & Malvárez, 2004), el momento del año en el que ocurre la inundación (Robertson et al., 2001), entre otros.

Las características morfométricas de los cuerpos de agua afectan a las comunidades de macrófitas acuáticas. La profundidad puede explicar la riqueza y la forma de vida de la vegetación que domina en un lugar determinado. Como es esperable, dos Santos & Thomaz (2007) encontraron que sitios más someros son dominados por especies emergentes arraigadas mientras que a mayores profundidades ocurren especies sumergidas y flotantes. El grado de exposición al viento determina la capacidad de formación de olas y su intensidad, lo que afecta los procesos de sedimentación y resuspensión e incluso las olas pueden causar daño mecánico directo a las plantas (Thomaz et al., 2003; Schneider et al., 2015). El área de la laguna también es un factor importante para el desarrollo de la vegetación. Marchetti & Scarabotti (2016) describen que, como resultado del crecimiento centrípeto de las macrófitas, las lagunas más pequeñas y poco profundas se cubren más rápidamente de vegetación que las más grandes y profundas. El desarrollo de línea de costa ha sido asociado con un aumento en la riqueza de especies (Marchetti et al., 2016).

Las variables ambientales locales afectan la fisiología de plantas individuales, lo que provoca consecuencias en las poblaciones y, si el efecto de las variables es importante o prolongado, causa efectos en toda la comunidad (Thomaz et al., 2008). Es decir, que los atributos de las poblaciones y comunidades vegetales pueden cambiar según las características fisicoquímicas del agua y los sedimentos, condicionadas a su vez por el régimen hídrico de la planicie. Dentro de estas características, los nutrientes son los principales determinantes de la composición del ensamble de macrófitas. La dinámica de los nutrientes en las planicies de inundación es diferente a la de otros ambientes acuáticos ya que las inundaciones pueden producir cambios muy drásticos en la química del agua y en las comunidades bióticas (Junk et al., 1989). Las lagunas de la planicie reciben una gran cantidad de nutrientes directamente del canal principal, por lo que se esperaría que su contenido de nutrientes sea similar al del río (Junk et al., 1989). Sin embargo, las lagunas tienden a establecer sus propios ciclos debido a que los organismos y las condiciones ambientales que afectan los ciclos biogeoquímicos difieren considerablemente de los del canal principal (Junk et al., 1989). En la planicie de inundación del Bajo Río Paraná, la dinámica de los nutrientes ha sido estudiada por diversos autores (Carignan & Neiff, 1992; Bonetto et al., 1994; Villar et al., 1996, 1998; Maine et al., 2004). Las lagunas pueden representar trampas de nutrientes a largo plazo e incluso pueden contrarrestar el enriquecimiento en nutrientes producto de la actividad humana (Maine et al., 2004). El ciclado de los nutrientes de los sedimentos contribuye en el mantenimiento de una alta productividad de macrófitas por largos períodos de tiempo, sin necesidad de recibir entradas de nutrientes del río (Carignan & Neiff, 1992).

Los nutrientes más importantes para las plantas acuáticas en sistemas de agua dulce son el carbono, el nitrógeno y el fósforo y, por lo tanto, la productividad primaria depende de su disponibilidad (Bornette & Puijalon, 2011). Estos nutrientes en las planicies de inundación pueden ser provistos por el río, y de hecho esto se señala como una de las causas más importantes para explicar la alta productividad en estos ecosistemas (Junk et al., 1989). Las plantas no arraigadas absorben los nutrientes de la columna de agua, mientras que las arraigadas pueden tomar los nutrientes del agua y del sedimento. El amonio es la fuente preferida de nitrógeno para las plantas (Jampeetong & Brix, 2009) aunque también pueden utilizar el nitrato (su asimilación requiere mayor cantidad de energía) y el nitrato es la forma principal del nitrógeno en el agua del Bajo Río Paraná (Villar et al., 1998). En lagunas de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná se encontró que el crecimiento de las plantas está limitado por el nitrógeno (Bonetto et al., 1994; Villar et al.,

1996). La disponibilidad del dióxido de carbono en el agua depende principalmente de los movimientos del agua, que inducen su solubilidad, y del pH, que controla las formas del carbono inorgánico en equilibrio con el dióxido de carbono (ácido carbónico, bicarbonato y carbonato) (Bornette & Puijalon, 2011). En relación al fósforo, los sedimentos tienen una gran importancia en la dinámica de este nutriente en lagunas someras. La acumulación de fósforo en el sedimento sucede cuando la entrada de este nutriente al cuerpo de agua es alta. El fósforo en el sedimento se encuentra principalmente unido a compuestos de hierro sensibles a cambios en el potencial redox, o fijado a compuestos orgánicos. Estas formas son potencialmente lábiles y pueden ser liberadas a la columna de agua dependiendo de varios factores, de los cuales los más importantes son la temperatura, el pH, los mecanismos de resuspensión, el potencial redox y los procesos de mineralización microbiana en el sedimento (Søndergaard et al., 2003).

Por otro lado, las características granulométricas y fisicoquímicas de los sedimentos de las lagunas afectan el enraizamiento y la supervivencia de las plantas. Las plantas arraigadas pueden tomar nutrientes tanto del agua como de los sedimentos. A su vez, los sedimentos pueden funcionar como sumidero y como fuente de nutrientes hacia el agua, por lo que también pueden afectar potencialmente a las especies flotantes. El tipo de sedimento, por ejemplo, afecta la resistencia y resiliencia de la comunidad de plantas frente a un evento de desecación, según fue descrito por De Wilde et al. (2017). Estos autores encontraron que los sedimentos orgánicos tienen una mayor capacidad de retener el agua, lo que provee de resistencia a la comunidad, mientras que los sedimentos más limosos favorecen la germinación rápida de los propágulos y ello permite una buena resiliencia de la comunidad.

La conectividad es otro de los factores que intervienen en las características de los ensambles de vegetación. La geomorfología y la dinámica evolutiva en diferentes áreas de la planicie de inundación determinan el origen y el grado de conectividad de las lagunas con los cursos de agua (Drago, 2007). La conectividad con los cursos de agua puede ser directa, indirecta o por desborde (Drago, 2007). La conectividad de tipo directa es a través de una boca, lo que conlleva un flujo encauzado. La conectividad indirecta ocurre desde la fase de creciente hasta que el cauce del río está lleno, pero aún no ha desbordado, la conexión en este caso está mediada por otros humedales o por canales temporales (flujo laminar o encauzado). La conectividad por desborde se produce durante la fase de desborde del río.

Varios estudios han establecido los principios generales sobre cómo la conectividad afecta los procesos ecológicos en las planicies de inundación (Amoros & Bornette, 2002; Thomaz et al., 2007). Las diferencias en el tipo y el grado de conectividad dentro de las planicies de inundación contribuyen a generar heterogeneidad de ambientes e incluso permiten que existan hábitats complementarios que se requieren para los ciclos de vida de algunas especies. A escala de la planicie de inundación la diversidad de hábitats dependerá en gran medida de la existencia de cuerpos de agua con conexiones temporales y permanentes (Amoros & Bornette, 2002).

En la bibliografía se reportan efectos antagónicos de la conectividad sobre el establecimiento y desarrollo de la vegetación, esto sucede porque interactúan varios fenómenos como resultado de las conexiones (Amoros & Bornette, 2002). Estos autores proponen que cuando una laguna se conecta a un curso de agua durante la fase de inundación del pulso se modifica la velocidad del agua que ingresa a la laguna, lo que puede generar un desenraizamiento o ruptura de las plantas. Si la entrada de agua es muy frecuente y con alta velocidad puede incluso impedirse el desarrollo de la vegetación, o seleccionarse sólo determinadas especies. La conectividad también puede generar un enriquecimiento en nutrientes y favorecer el establecimiento y desarrollo de la vegetación. Sin embargo, este enriquecimiento puede promover el desarrollo del fitoplancton y así disminuir la penetración de luz e impedir la colonización de plantas arraigadas. Por otro lado, los sedimentos que se depositan como resultado de la conectividad a los cursos de agua proporcionan nichos de regeneración adecuados para las especies enraizadas (Bornette et al., 2001).

Finalmente, en relación con los procesos bióticos que modifican la estructura de la comunidad de macrófitas, los principales son las interacciones de competencia inter e intraespecífica, la herbivoría y la dispersión. En relación a la competencia, el modelo de organización centrífuga (Wisheu & Keddy, 1992) plantea que existe un gradiente de competencia desde hábitats núcleo (con condiciones ambientales óptimas y alta competencia) hacia hábitats periféricos (con mayores restricciones ambientales y baja competencia). En los hábitats núcleo las interacciones bióticas serían más importantes que las restricciones ambientales para filtrar las especies del pool regional que pueden establecerse en un sitio, mientras que en hábitats periféricos sucedería lo opuesto. En los hábitats intermedios se daría la mayor diversidad de especies. Esto coincide con la hipótesis del disturbio intermedio (Grime, 1973; Connell, 1978). Con disturbios frecuentes,

la biomasa de la comunidad sería baja por la remoción de biomasa y entonces la competencia interespecífica y la riqueza serían bajas. Con disturbios muy poco frecuentes, la biomasa de las especies dominantes sería alta y entonces la competencia interespecífica sería muy alta, por lo cual la riqueza sería baja. Varios estudios han reportado una mayor diversidad de plantas en niveles intermedios de nutrientes (Bornette et al., 1998; Pollock et al., 1998), debido a que a altos niveles las especies más competitivas son las dominantes, mientras que a bajos niveles dominan las tolerantes al estrés.

En lo expuesto anteriormente, se destaca que el pulso del río, la conectividad de las lagunas con los cursos de agua y los factores locales (bióticos y abióticos) interactúan a través de procesos complejos, que operan a múltiples escalas espaciales y temporales y como resultado se generan cambios significativos en la estructura y funcionamiento de las comunidades de macrófitas. Por ello resulta importante estudiar estos factores en conjunto.

Objetivos:

En lagunas de un sector de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná se propuso:

- 1) Caracterizar la composición y diversidad florística de las comunidades de macrófitas.
- 2) Analizar la ocurrencia de las especies de plantas dominantes en relación con las condiciones ambientales de las lagunas: fisicoquímicas del agua y sedimentos, morfometría; conectividad con cursos de agua; patrones temporales de cobertura.

Hipótesis y predicciones

En el capítulo anterior se ha descrito que las lagunas tienen diferentes patrones temporales de coberturas, es decir que sus coberturas (tipos de agua libre y de cubiertas de vegetación) siguen diferentes trayectorias a lo largo del pulso. Las características de las comunidades de macrófitas acuáticas en las lagunas de las planicies de inundación dependen del pulso, de sus características morfométricas, de la conectividad con cursos de agua y de las condiciones fisicoquímicas del agua y de los sedimentos. Estos factores a su vez interactúan entre sí de forma compleja.

Hipótesis 1. La forma en la que se modifican las coberturas de las lagunas en la planicie de inundación a lo largo del pulso (patrón temporal de coberturas) afecta las condiciones ambientales de la laguna y la composición y diversidad de especies de plantas que se establecen en ella.

Predicción 1a. Las características fisicoquímicas del agua y los sedimentos (e.g. pH, conductividad eléctrica, contenido de nutrientes) diferirán entre patrones temporales de coberturas.

Predicción 1b. La composición del ensamble de macrófitas diferirá entre patrones temporales de coberturas y la diversidad gamma y alfa serán mayores en lagunas con patrones con mayor cobertura de vegetación.

Hipótesis 2. La conectividad de las lagunas de la planicie de inundación con cursos de agua condiciona las características ambientales de la laguna y la composición y diversidad de plantas que se establecen en ella.

Predicción 1a. Las características fisicoquímicas del agua (e.g. turbidez, contenido de nutrientes, de oxígeno disuelto, pH, conductividad) y los sedimentos (e.g. contenido de nutrientes, granulometría, contenido de materia orgánica) diferirán entre lagunas conectadas y desconectadas.

Predicción 1b. La composición del ensamble de macrófitas diferirá entre lagunas conectadas y desconectadas y la diversidad alfa y gamma serán mayores en lagunas conectadas que en desconectadas.

2.2. Materiales y Métodos

2.2.1. Patrón de cobertura de lagunas durante el pulso del año 2017

Se determinaron los patrones temporales de cobertura para el último pulso antes de realizar el muestreo (pulso 2017, Figura 2.1). Para ello se utilizó la metodología descrita en el Capítulo 1. Se realizaron también clasificaciones supervisadas en las imágenes más cercanas a las fechas de muestreo (10 de enero de 2018 y 15 de marzo de 2018). Luego se calculó para todas las lagunas el porcentaje de cada tipo de cobertura en estas fechas.

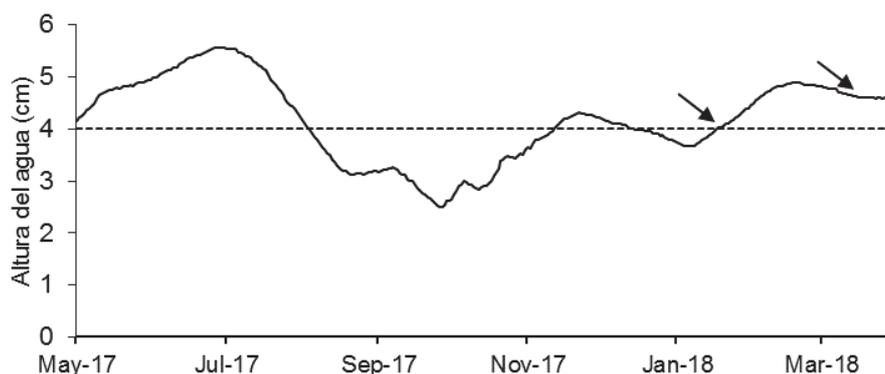


Figura 2. 1. Altura diaria del río Paraná en el puerto de Diamante. Se señalan con flechas los momentos del muestreo (enero y marzo 2018). Fuente de registro de alturas del agua: Centro de Informaciones Meteorológicas, Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas, Universidad Nacional del Litoral.

2.2.2. Muestreo de lagunas

Se muestrearon 25 lagunas de la zona de estudio (Figura 2.2) representativas de los patrones definidos según la sección 2.2.1 (15 lagunas del patrón 1, cinco lagunas del patrón 2, dos lagunas del patrón 3 y tres lagunas del patrón 4). La elección de las lagunas tuvo como prioridad la representación de todos los patrones, sin embargo, estuvo limitada por la accesibilidad de las lagunas a pie, a caballo y en lancha. De las lagunas muestreadas 10 estaban conectadas con un curso de agua permanente y 15 estaban desconectadas de los cursos de agua permanentes. Las campañas se realizaron en enero y marzo de 2018. En la Figura 2.1 se presenta el hidrograma donde se señala el momento en el que se realizaron los muestreos.



Figura 2. 2. Localización de las 25 lagunas muestreadas en la zona de estudio. De fondo se despliega la escena Landsat 8-OLI del 15 de marzo de 2018. La composición RGB de la imagen es "Color real" (R = banda del rojo; G = banda del verde; B = banda del azul).

2.2.3. Censos de vegetación

Se caracterizó la vegetación en las 25 lagunas muestreadas. En cada laguna, se realizaron entre uno y tres censos de vegetación (submuestras) en cuadrantes de 1x1 m², de modo de considerar la heterogeneidad del sitio. El número de censos por laguna se decidió *in situ* según la diversidad de la laguna. En lagunas con mayor diversidad se realizó un mayor número de censos para cubrir una mayor cantidad de especies, mientras que en las coberturas con alta dominancia o monoespecíficas se realizó un único censo. Las especies sin estructuras reproductivas fueron determinadas al nivel de género. En cada censo, se registró la altura promedio de la vegetación, la profundidad y la abundancia-cobertura de las especies presentes de acuerdo a la escala de Braun Blanquet (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974): r (uno a tres individuos con cobertura menor a 5 %), + (pocos individuos con cobertura menor a 5 %), 1 (abundantes individuos con cobertura menor a 5 %), 2 (cobertura del 5 al 25 %), 3 (cobertura del 25 al 50 %), 4 (cobertura del 50 al 75 %), 5 (cobertura del 75-100 %).

Para cada censo se calculó la cobertura de especies como el centro de la clase de abundancia-cobertura de Braun-Blanquet (1 = 2,5 %, 2 = 15,0 %, 3 = 37,5 %, 4 = 62,5 %, 5 = 87,5 %) y como 0,01 % y 0,10 % para las clases r y + respectivamente. Luego para cada laguna se calculó la cobertura promedio de cada especie como el promedio de los censos de cada sitio. Para cada laguna se calculó la riqueza de especies como el número de especies presentes.

2.2.4. Muestreo de agua y sedimentos

En las lagunas donde se realizaron los censos de vegetación se midieron *in situ* con sonda multiparamétrica portátil Horiba U-52-2 los siguientes parámetros: pH, conductividad eléctrica, turbidez, potencial redox y oxígeno disuelto. También se midió la turbidez a través de la medición de la profundidad del disco de Secchi. Se colectaron muestras de agua por triplicado y muestras de sedimento con un barreno. Cada muestra de sedimento se compuso de tres submuestras. Las muestras de agua se conservaron en frío y oscuridad hasta ser transportadas al laboratorio, donde se almacenaron a 4 °C hasta su análisis. Las muestras de sedimento fueron secadas al aire hasta alcanzar peso constante y luego fueron molidas y tamizadas por tamiz de 2 mm.

2.2.5. Análisis fisicoquímicos de las muestras de agua

En las muestras de agua se realizaron los siguientes análisis: sólidos totales disueltos (STD), sólidos suspendidos totales (SST), clorofila-*a*, y nutrientes disueltos. Para determinar la concentración de SST y STD se siguió la metodología propuesta por la APHA (2017). Las muestras se filtraron con filtro Whatman GF/C.

Para las determinaciones de nutrientes disueltos se filtraron 100 ml de la muestra con filtro de 0,45 µm de poro. El filtrado se conservó a -20°C hasta su determinación. La determinación de nutrientes se realizó en espectrofotómetro portátil HACH® con sus correspondientes kits de reactivos HACH®. Se calcularon las concentraciones de los siguientes nutrientes: fósforo reactivo soluble (método del ácido ascórbico), nitrato (método de reducción con cadmio) y amonio (método del salicilato).

Para la determinación de clorofila-*a* se filtraron entre 200 ml y 400 ml de muestra superficial de agua con filtros de fibra de vidrio tipo GF/F (0,7 µm de poro), que fueron conservados envueltos en papel aluminio a -20°C hasta su determinación. Luego se procedió según la metodología propuesta por Marker et al. (1980). Para extraer el pigmento se colocaron los filtros cortados en tubos cubiertos con papel de aluminio y se agregaron 8 ml de etanol caliente (60-70°C). Se dejaron reposar las muestras toda la noche a 4 °C y al día siguiente se centrifugaron. Luego se midió la absorbancia a 665 nm (*Abs*₆₆₅) y a 750 nm (*Abs*₇₅₀) en un espectrofotómetro. A continuación, las muestras fueron acidificadas con 0,1 ml de HCl 1N y se volvió a leer la absorbancia en ambas longitudes de onda. La diferencia entre la absorbancia de la muestra sin acidificar y la acidificada permite conocer la concentración de clorofila-*a* (*Chla*) sin feopigmentos. Se siguió la ecuación propuesta por Lorenzen (1967):

$$[Chla \text{ sin feopigmentos}] = F [(Absa_{665} - Absa_{750}) - (Absb_{665} - Absb_{750})]kV \quad (2.1)$$

donde, F es un factor de corrección, que equipara la reducción de la absorbancia respecto de la clorofila inicial después de acidificar (2,43 para etanol); Absa es la absorbancia antes de acidificar; Absb es la absorbancia después de acidificar; k es el coeficiente de absorción específica (11,2 µg.ml⁻¹ para etanol); y V es el volumen de extracto de agua filtrada.

2.2.6. Análisis fisicoquímicos de los sedimentos

En los sedimentos se determinó la concentración de nitrato, de fósforo extractable, de potasio, de materia orgánica y se midieron el pH y la conductividad eléctrica. El nitrato se cuantificó con la técnica de diazotación por Snedd (Marban, 1989). El fósforo extractable se cuantificó con el método Bray Kurtz (Bray & Kurtz, 1945). El potasio se cuantificó mediante fotometría de llama. La materia orgánica se cuantificó por el método de Walkley y Black (Walkley & Black, 1934). El pH se cuantificó con un método potenciométrico con electrodo combinado de vidrio, utilizando una relación 1: 2,5 (sedimento-agua) y la conductividad eléctrica en pasta de saturación. Estas determinaciones fueron realizadas por personal técnico de la cátedra de Química Analítica e Inorgánica de la Facultad de Agronomía (UBA).

Por otro lado, se determinó la textura (porcentaje de arena, limo y arcilla) mediante un analizador de tamaño de partículas (0,05 μm - 3000 μm) (sedígrafo láser) en el Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (UNSAM). Se describieron las texturas de los sedimentos según el criterio de Schoeneberger et al. (2012) y se graficaron en un triángulo textural con la herramienta "Soil Texture Calculator" (United States Department of Agriculture - Natural Resources Conservation Service).

2.2.7. Características morfométricas de las lagunas

Las características morfométricas de cada laguna, que fueron calculadas para el Capítulo 1, son: área, perímetro, desarrollo de la línea de costa, número de conexiones con cursos de agua, número de conexiones/perímetro, porcentaje de la laguna que estuvo regularmente inundado, usualmente inundado y permanentemente inundado.

2.2.8. Análisis de datos

En la Figura 2.3 se presenta un esquema general del análisis de datos realizado en este Capítulo. Se presentan los análisis principales realizados para describir las condiciones ambientales de las lagunas (fisicoquímicas), para describir la vegetación, y para analizar la relación entre la vegetación, las condiciones ambientales de las lagunas, los patrones temporales y su conectividad con cursos de agua.

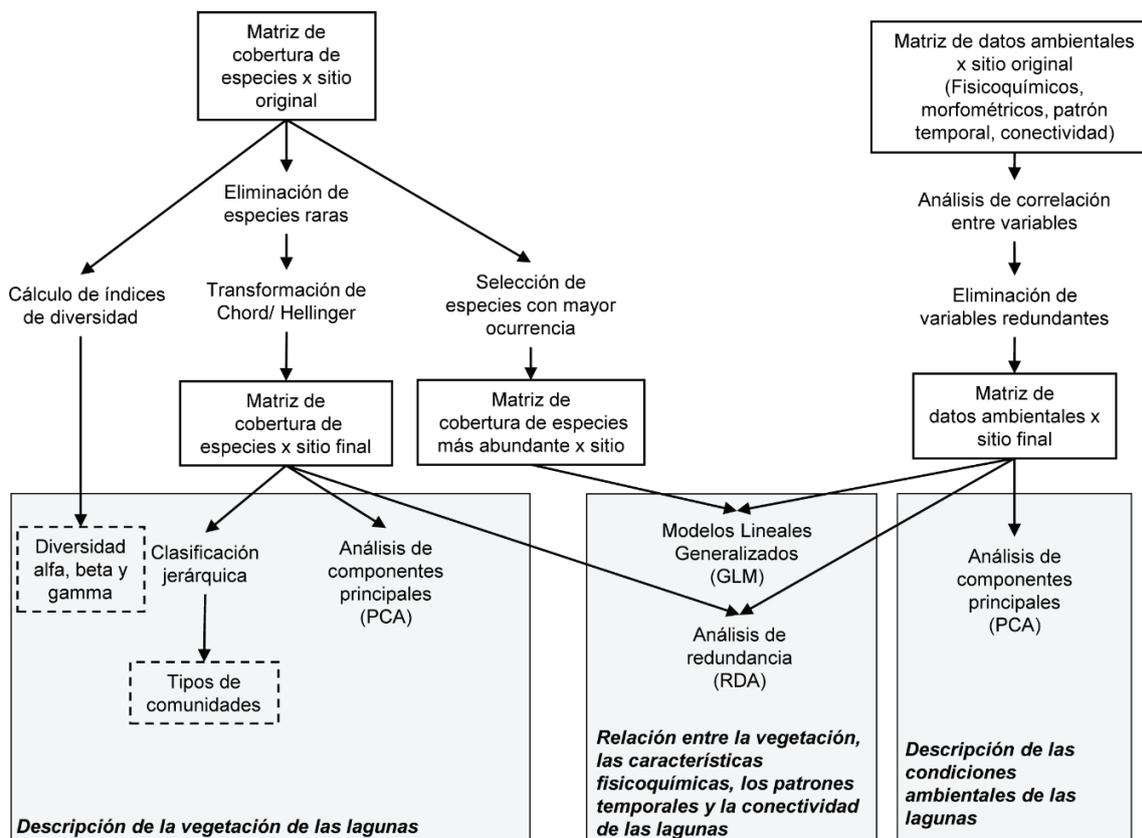


Figura 2. 3. Esquema general del análisis de datos. Los cuadrados grises enmarcan los principales bloques de análisis de datos: descripción de la vegetación de las lagunas, descripción de las condiciones ambientales de las lagunas y análisis de la relación entre la vegetación, las condiciones ambientales, los patrones temporales y la conectividad con cursos de agua.

2.2.9. Evaluación de condiciones ambientales de las lagunas

Con respecto a la vegetación, se construyó una matriz de sitios x cobertura de especies. Luego se eliminaron a las especies raras. Se consideraron raras a las especies que ocurrían en menos de tres de los sitios y que tenían una cobertura menor o igual al 5 % en todos los sitios donde estuvieron presentes. Se transformó la matriz mediante una transformación de Hellinger (Borcard et al., 2011). Esta se calcula a partir de la distancia euclidiana de los vectores de los sitios, donde los valores de abundancia se dividen primero por la abundancia total del sitio y el resultado es transformado en su raíz cuadrada (Borcard et al., 2011).

Para analizar la existencia de redundancia entre las variables ambientales, se realizó un test de correlación de Pearson para cada par de variables. Si existía una correlación significativa con $|r| \geq 0,65$, se incluyó en el análisis sólo a una de las dos variables.

Luego se ordenaron las 25 lagunas en función de las variables ambientales no redundantes, y de la cobertura de las diferentes especies por medio de un Análisis de Componentes Principales (PCA) (Borcard et al., 2011). Se trabajaron por separado a las variables de agua, de sedimento y de cobertura de especies. Para el ordenamiento de las lagunas a partir de la cobertura de especies se realizó primero un análisis de todas las especies (sin incluir las raras) y luego se realizaron ordenamientos para las especies arraigadas (emergentes y arraigadas de hojas flotantes) y flotantes libres. Luego, se analizó si los valores de las lagunas en los dos primeros componentes principales (CP) de cada análisis eran significativamente distintos entre lagunas con distinto patrón temporal del pulso 2017 y entre lagunas conectadas y desconectadas por medio de ANOVAs por permutaciones. En aquellos ANOVAs que resultaron significativos, se compararon las medias de los valores del CP para cada patrón mediante tests de Tukey

2.2.10. Clasificación de las lagunas en tipos de comunidades vegetales

Se realizó una clasificación de las lagunas en tipos de comunidades vegetales, de acuerdo con la similitud en la composición y abundancia de las especies de plantas. Se realizó una transformación de Chord a la matriz sitios x cobertura de especies (sin incluir a las especies raras). La transformación de Chord escala a los vectores de los sitios a un largo 1. A partir de la matriz final de especies transformada por Chord, se elaboró una matriz de disimilitud mediante el cálculo de las distancias euclidianas. Luego, se realizó una clasificación jerárquica a partir de la matriz de distancias euclidianas con diferentes métodos de aglomeración: simple, completo, promedio, centroide y Ward (Borcard et al., 2011). Para evaluar cuál método reflejaba mejor la distancia original de las lagunas se calculó la correlación cofenética para cada método. Una vez elegido el método se utilizó el criterio de mayor ancho de siluetas para establecer el nivel de corte del dendrograma. El ancho de silueta es una medida de la pertenencia de una dada laguna a una clase. Se basa en la distancia promedio entre esa laguna y las demás lagunas de la clase a la que pertenece, en comparación con la misma distancia con las lagunas de la clase más cercana (Borcard et al., 2011; Morandeira, 2014). El ancho de silueta toma valores entre -1 y 1: valores negativos indican objetos con baja pertenencia a la clase y valores positivos indican objetos

con alta pertenencia a la clase y por lo tanto mejor clasificados. El promedio del ancho de siluetas de todos los objetos es una medida de la intensidad de la pertenencia de los objetos a las clases a las que fueron asignadas (menores distancias promedio de los objetos dentro de los grupos) (Morandeira, 2014). Por lo tanto, el número de clases para el cual se maximiza el promedio del ancho de siluetas sería adecuado como nivel de corte del dendrograma. Adicionalmente, se verificó si para el nivel de corte definido alguno de los sitios tenía un ancho de silueta negativo (en ese caso, ese sitio estaba probablemente mal clasificado). Los análisis fueron realizados con los paquetes *vegan* (Oksanen et al., 2013) y *cluster* (Maechler et al., 2013).

2.2.11. Especies indicadoras de comunidades vegetales

Para determinar qué especies pueden ser usadas como indicadoras de los tipos de comunidades obtenidas con la clasificación descrita en la sección 2.2.10, se calcularon sus valores indicadores (IndVal) que varían entre 0 y 1 (Dufrene & Legendre, 1997). El IndVal alcanza su máximo cuando todos los individuos de una dada especie son encontrados en un único grupo de sitios (especificidad, o valor predictivo positivo de la especie como indicadora de un determinado grupo de sitios) y cuando la especie ocurre en todos los sitios de dicho grupo (fidelidad, o sensibilidad de la especie como indicadora de un determinado grupo de sitios) (De Cáceres & Legendre, 2009; Borcard et al., 2011). Para describir la especificidad de las especies indicadoras se estimó la probabilidad de que un sitio corresponda a un dado grupo dado que la especie analizada fuera encontrada en dicho sitio. Para describir la fidelidad de las especies indicadoras, se estimó la probabilidad de encontrar a la especie analizada en sitios pertenecientes a un determinado grupo. Se utilizó el paquete *indicspecies* (De Cáceres y Legendre 2009) en R Project para calcular los IndVal y para evaluar la significancia estadística del carácter indicador de una especie dada para cada grupo (test con 999 permutaciones).

2.2.12. Análisis de diversidad de especies vegetales

A partir de la matriz completa de cobertura de especies x sitio (es decir incluyendo a todas las especies) se calculó la diversidad de cada laguna (alfa) con los índices de Simpson (Ecuación 2.2)

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s p_{ij}^2 \quad (2.2)$$

y de Shannon-Wiener (Ecuación 2.3)

$$H = \sum_{i=1}^s p_{ij} \log(p_{ij}) \quad (2.3)$$

donde p_{ij} es la abundancia relativa de la especie i en la laguna j y s es el número de especies. La equitatividad de los sitios se calculó como D/D_{\max} (donde D_{\max} es la riqueza de especies).

La riqueza total (diversidad gamma) se estimó como el número total de especies observadas y a partir de los estimadores no paramétricos Chao2, Jackknife 1 y Jackknife 2. Estos estimadores consideran al número de especies que fueron observadas sólo una vez y a las que fueron observadas dos veces. Se construyeron curvas de acumulación de especies para todas las lagunas y para los subconjuntos de lagunas conectadas y no conectadas y para subconjuntos de los diferentes patrones del pulso 2017. Cada curva fue construida a partir de 1000 permutaciones (submuestreos sin reposición) para calcular el valor medio y el desvío estándar de cada punto de la curva de acumulación de especies.

Para estimar la diversidad beta entre dos sitios se calculó el índice de disimilitud de Sørensen: $(b+c)/(2a + b + c)$; donde a es el número de especies compartidas por los dos sitios, b es el número de especies presentes en el primer sitio, pero ausentes en el segundo y c es el número de especies presentes en el segundo sitio, pero ausentes en el primero (Magurran, 2004).

Se analizó si la riqueza y la diversidad de especies diferían en lagunas conectadas y desconectadas o según el patrón del pulso 2017 por medio de ANOVAs por permutaciones. En cuanto a la diversidad beta, se realizó un ANOVA por permutaciones para evaluar si las lagunas conectadas y desconectadas y las lagunas pertenecientes a diferentes patrones del pulso 2017 diferían significativamente en cuanto a la disimilitud de Sørensen (Anderson et al., 2006).

Los análisis fueron realizados en el software libre R Project (R Core Team, 2019). Para el cálculo de los índices de diversidad y para generar las curvas de acumulación de especies se usó el paquete *vegan* (Oksanen et al., 2013). El p-valor por permutaciones "QR" (ANOVA por Permutaciones) se calculó con el paquete *ImPerm* (Wheeler, 2010).

2.2.13. Relación entre la vegetación, las condiciones ambientales y los patrones temporales de las lagunas

Para evaluar en qué medida las condiciones ambientales afectan la cobertura y la presencia de las especies de macrófitas se realizaron Análisis de Redundancia (RDA). El RDA es un tipo de análisis restringido o directo de ordenamiento. Los análisis se realizaron a partir de las variables ambientales estandarizadas (escaladas a media cero y varianza unitaria) y la matriz de sitios x especies transformada mediante Hellinger. Se agregaron variables ambientales de a una para analizar cuáles permitían explicar mejor el ordenamiento de los sitios. Los análisis se realizaron por separado para las especies arraigadas y las especies flotantes. Luego de elegir los mejores modelos se realizaron pruebas de significancia por permutaciones globales del ordenamiento.

Para cuantificar y modelar las asociaciones entre las condiciones ambientales y la presencia de las especies de plantas y las proporciones de los distintos tipos de cobertura de las lagunas, se realizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) utilizando distribuciones de tipo binomial. En el caso del modelado de las proporciones de cobertura se utilizaron los datos de las 303 lagunas para las fechas 10 de enero de 2018 y 15 de marzo de 2018. Como variables explicativas se utilizaron las variables morfométricas, de las cuales se tienen datos para todas las lagunas.

Para el modelado de la presencia de las diferentes especies las variables explicativas utilizadas fueron las de agua, sedimento, morfométricas y el patrón del pulso 2017. Las variables cuantitativas se centraron y estandarizaron. Se modeló la presencia de las especies que estuvieron presentes en un mayor número de lagunas (al menos en 7 lagunas) y cada especie se modeló por separado. Las especies fueron: *Azolla filiculoides*, *Echinochloa polystachya*, *Ludwigia elegans*, *Limnobium laevigatum*, *Paspalum repens*, *Pistia stratiotes*, *Polygonum punctatum*, *Pontederia azurea*, *Salvinia auriculata* y *Salvinia biloba*. En primer lugar, se ajustaron modelos univariados para cada variable explicativa, que se compararon con el modelo nulo correspondiente para observar su aporte. Para medir la bondad de ajuste se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC). Luego se seleccionaron aquellos univariados con mayor porcentaje de explicación. Se utilizó un procedimiento hacia adelante, es decir que se fueron agregando variables de a una, utilizando como criterio para agregar una variable el AIC. Para detectar posibles interacciones entre variables se visualizaron los datos gráficamente utilizando modelos de árboles. Una vez seleccionados los modelos se verificaron los Factores de Inflado de la

Varianza (VIF) y se consideró a aquellos modelos cuyas variables tuvieran $VIF < 4$ como válidos por no tener variables redundantes. Se realizaron iteraciones del modelo para obtener los intervalos de confianza de los parámetros del modelo seleccionado. Si alguno de los parámetros incluía al cero en su intervalo de confianza se eliminó la variable ya que no sería significativa. Para estimar la concordancia entre los valores predichos por los modelos y los datos observados se calculó para cada modelo el índice Kappa, cuyo valor indica cuánto mejor que el azar clasifica el modelo elegido.

Los análisis descriptos se realizaron en el software R Project (R Core Team, 2019). Para los GLM se utilizaron los paquetes *lme4* (Bates et al., 2015), para graficar los modelos de árboles el paquete *tree* (Ripley, 2019), para calcular VIF el paquete *car* (Fox & Weisberg, 2019), para realizar iteraciones se utilizó el paquete *boot* (Canty & Ripley, 2019).

2.3. Resultados

2.3.1. Patrón de cobertura de lagunas durante el pulso 2017

Los patrones de cobertura dominantes del año 2017 fueron cuatro (Figura 2.4). El patrón 1 fue el patrón dominante en términos de superficie y número de lagunas (46,20 % de la superficie de lagunas, 140 lagunas). En el patrón 1 el “Agua libre con alta turbidez inorgánica” fue la cobertura dominante durante todo el pulso, es similar al patrón C presentado en el Capítulo 1. En el patrón 2 la cobertura de agua clara fue importante a lo largo de todo el pulso y el “Agua libre con alta turbidez inorgánica” fue máxima para la fecha con la mayor altura del agua. Además, al menos un 20 % de la laguna estuvo cubierta de vegetación durante todo el pulso. Es similar al patrón E descrito en el Capítulo 1. En el patrón 3 la vegetación dominó la cobertura de la laguna durante todo el pulso. La “Vegetación seca” fue importante al inicio y al final del pulso. Se asemeja al patrón F descrito en el Capítulo 1. El patrón 4 fue similar al 3, ya que la vegetación fue la cobertura dominante a lo largo de todo el pulso, pero la cobertura de “Vegetación seca” no fue importante y la cobertura de “Agua libre Clara” fue mayor. Es similar al patrón A descrito en el Capítulo 1. En la Figura 2.5 se presentan las lagunas del área de estudio con los colores correspondientes al patrón de cobertura del pulso 2017.

Las lagunas del patrón 1 tuvieron mayor perímetro, número de conexiones y desarrollo de línea de costa que las lagunas de los patrones 2 ($p = 0,04$, $p = 0,04$, $p = 0,003$,

respectivamente) y 4 ($p = 0,03$, $p = 0,03$, $p = 0,01$, respectivamente). El número de conexiones/perímetro fue mayor en las lagunas del patrón 3 que en las de los patrones 2 ($p = 0,002$) y 4 ($p = 0,003$) y el desarrollo de línea de costa fue mayor para las lagunas del patrón 3 que para las lagunas del patrón 2 ($p = 0,01$).

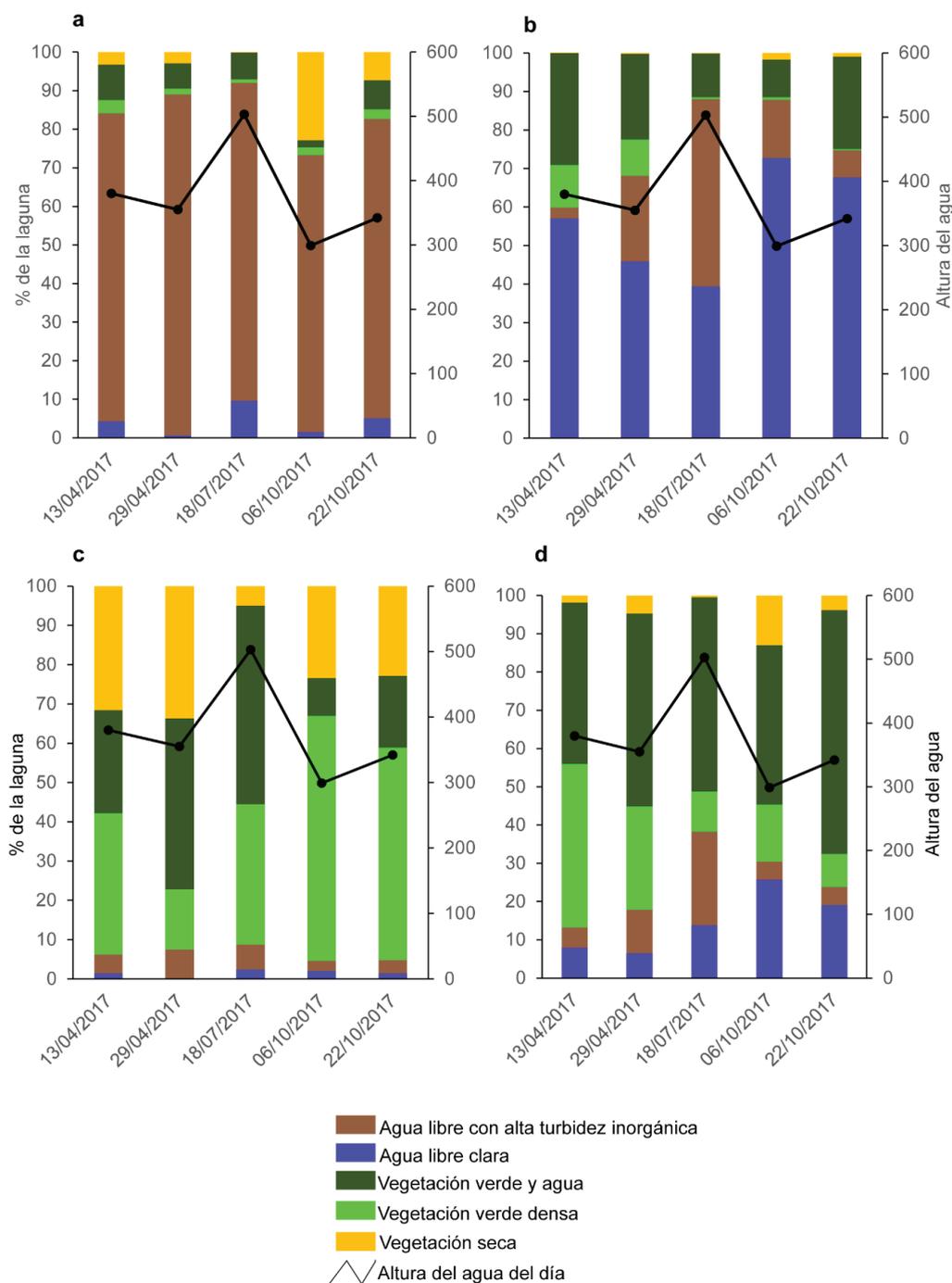


Figura 2. 4. Patrones temporales de cobertura de lagunas para el pulso del año 2017. **a.** Patrón 1, **b.** Patrón 2, **c.** Patrón 3, **d.** Patrón 4.

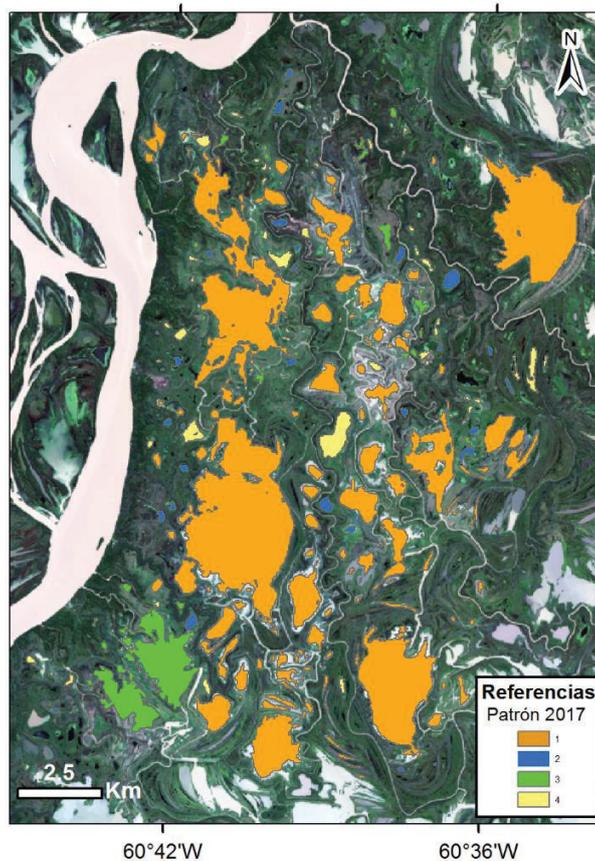


Figura 2. 5. Lagunas de la zona de estudio. Los diferentes colores indican los patrones temporales de coberturas del pulso correspondiente al año 2017.

2.3.2. Condiciones ambientales de los sitios

Entre las variables ambientales de las Tablas 2.1 y 2.2, estuvieron correlacionadas entre sí con $|r| \geq 0,65$: la turbidez (NTU) y los sólidos suspendidos totales (SST) ($r = 0,66$, $p = 0,0003$), la clorofila y el amonio ($r = 0,79$, $p < 0,0001$), el porcentaje de arcilla y limo ($r = -0,99$, $p < 0,0001$), el contenido de nitrato en agua y el desarrollo de línea de costa (DLC) ($r = 0,66$, $p = 0,000329$), área y perímetro ($r = 0,96$, $p < 0,0001$), área y DLC ($r = 0,73$, $p < 0,0001$), área y conexiones ($r = 0,95$, $p < 0,0001$), perímetro y DLC ($r = 0,88$, $p < 0,0001$), perímetro y conexiones ($r = 0,92$, $p < 0,0001$), DLC y conexiones ($r = 0,72$, $p < 0,0001$), porcentaje de la laguna regularmente inundado y porcentaje usualmente inundado ($r = -0,79$, $p < 0,0001$) y porcentaje de la laguna regularmente inundado y permanentemente inundado ($r = 0,69$, $p = 0,0001$).

Se observaron diferencias significativas entre patrones temporales de lagunas para las siguientes variables: NO_3^{2-} y SST del agua, y fósforo y pH del sedimento. Las lagunas pertenecientes al patrón 3 tuvieron mayor concentración de SST y contenido de nitratos en agua, mayor pH y fósforo del sedimento que las lagunas de los demás patrones. En las lagunas conectadas se observaron valores significativamente mayores para las siguientes variables: ORP, O_2 , NO_3^- , SST y CE del agua y pH del sedimento y menor concentración de NO_3^- del sedimento.

Las lagunas estudiadas son notablemente heterogéneas, hay un amplio gradiente de características morfométricas y de condiciones fisicoquímicas del agua y del sedimento. En las Figuras 2.6 a 2.9 se presentan los valores de las variables ambientales de acuerdo a la conectividad y los patrones temporales del pulso 2017. Las concentraciones de clorofila oscilaron entre 0 a $145,8 \mu\text{g.l}^{-1}$. La turbidez también fue muy variable entre las lagunas, oscilando entre 6,6 y 409 NTU y entre 6 y 94, 5 mg.l^{-1} de SST. Las concentraciones de nutrientes en el agua variaron entre 0 y $0,16 \text{ mg.l}^{-1}$ de nitrato, 0 y $0,43 \text{ mg.l}^{-1}$ de amonio y $0,08$ y $0,32 \text{ mg.l}^{-1}$ de fosfato. El pH del agua varió entre 5,42 y 7,7, mientras que el rango de variación en el potencial redox fue amplio de -52,67 a 346,33 mV. El oxígeno disuelto varió entre 1,97 y $8,82 \text{ mg.l}^{-1}$. La profundidad del disco de Secchi fue entre 13 y 73 cm, sin embargo, en algunas lagunas muy someras su lectura no es confiable ya que alcanzó el fondo de estas.

Los sedimentos de las lagunas analizadas tuvieron texturas franco-arcillo-limosas (16 lagunas), franco-limosas (3 lagunas), arcillo-limosas (4 lagunas) y arcillosas (1 laguna) (Figura 2.10). Todos los sedimentos tuvieron porcentajes muy bajos de arena que variaron entre 0,05 % y 4,13 %. El pH de los sedimentos de todas las lagunas fue ligeramente ácido (4,47 a -5,89) y la conductividad osciló entre 0,19 y $0,58 \text{ mS.cm}^{-1}$. El contenido de materia orgánica en los sedimentos varió de 1,51 % a 3,35 %. El contenido de fósforo fue de 2,93 a $193,9 \text{ mg.kg}^{-1}$, el contenido de nitrato entre 36,14 y $102,4 \text{ mg.kg}^{-1}$ y el contenido de potasio entre 0,13 y $0,58 \text{ mg.kg}^{-1}$.

Tabla 2. 1. Variables ambientales del agua y los sedimentos por patrón de coberturas del año 2017. Se informa el valor medio y el desvío estándar (DE). ORP = Potencial redox, CE = Conductividad eléctrica, NTU = Nephelometric Turbidity Unit, SST = Sólidos suspendidos totales, STD = Sólidos Totales Disueltos, I 40/I 60/I 80 = porcentaje de la laguna regular, usual y permanentemente inundado, respectivamente. Para un grupo de lagunas, las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0,05$).

Variables	Patrón			
	1	2	3	4
Variables del agua				
pH	6,70±0,56	6,98 ± 0,58	7,42 ± 0,01	6,52 ± 0,51
ORP (mV)	160,67 ± 86,84	128,2 ± 128,17	113,00 ± 41,96	8,56 ± 69,65
CE (mS.cm ⁻¹)	0,11 ± 0,01	0,12 ± 0,01	0,11 ± 0,00	0,11 ± 0,01
NTU	89,94 ± 75,53	184,39 ± 167,8	290,17 ± 158,16	58,01 ± 45,21
O ₂ disuelto (mg.l ⁻¹)	5,32 ± 2,06	3,22 ± 0,73	4,89 ± 0,14	2,60 ± 0,71
Secchi (cm)	33,32 ± 17,01	30,57 ± 12,11	20,58 ± 1,53	30,28 ± 14,44
P ₀₄ ³⁻ (mg.l ⁻¹)	0,15 ± 0,06	0,09 ± 0,01	0,17 ± 0,01	0,13 ± 0,05
NO ₃ ⁻ (mg.l ⁻¹)	0,13 ± 0,13 (a)	0,02 ± 0,02 (a)	0,58 ± 0,17 (b)	0,02 ± 0,02 (a)
NH ₄ ⁺ (mg.l ⁻¹)	0,12 ± 0,15	0,18 ± 0,10	0,01 ± 0,00	0,18 ± 0,10
SST (mg.l ⁻¹)	28,88 ± 16,05 (a)	34,13 ± 34,54 (ab)	74,06 ± 3,69 (b)	12,78 ± 9,26 (ab)
STD (mg.l ⁻¹)	77,72 ± 17	68,36 ± 22,26	56,53 ± 5,44	59,69 ± 9,57
Clorofila (µg.l ⁻¹)	13,41 ± 37,17	11,95 ± 10,01	3,13 ± 1,54	30,95 ± 25,46
Variables del sedimento				
pH	4,86 ± 0,36 (a)	4,79 ± 0,08 (a)	5,65 ± 0,35 (b)	4,82 ± 0,10 (a)
CE (mS.cm ⁻¹)	0,37 ± 0,08	0,29 ± 0,08	0,37 ± 0,02	0,33 ± 0,01
Fósforo (mg.kg ⁻¹)	20,79 ± 21,44 (a)	53,94 ± 67,86 (a)	187,30 ± 9,33 (b)	8,97 ± 4,21 (a)
Potasio (mg.kg ⁻¹)	11,67 ± 4,81	13,34 ± 3,58	15,99 ± 1,65	10,5 ± 1,35
Materia orgánica (%)	2,08 ± 0,38	2,40 ± 0,58	2,64 ± 0,37	1,68 ± 0,24
NO ₃ ⁻ (mg.kg ⁻¹)	69,51 ± 16,52	65,09 ± 13,54	46,48 ± 1,06	63,26 ± 8,63
Arcilla (%)	32,72 ± 9,13	39,44 ± 11,61	43,87 ± 37,62	36,40 ± 10,16
Limo (%)	66,47 ± 9,17	60,00 ± 11,74	53,96 ± 35,07	61,82 ± 8,86
Arena (%)	0,82 ± 0,89	0,56 ± 0,2	2,17 ± 2,54	1,78 ± 2,04
Variables morfométricas				
Área (km ²)	1,43 ± 3,1	0,05 ± 0,05	1,49 ± 2,03	0,03 ± 0,01
Perímetro (km)	7,53 ± 0,01	1,07 ± 0	12,1 ± 0,02	1 ± 0
DLC	1,95 ± 0,72	1,53 ± 0,19	2,66 ± 1,58	1,47 ± 0,15
N° conexiones	1,87 ± 2,9	0 ± 0	4 ± 4,24	0 ± 0
I 40 (%)	44,71 ± 25,74	77,21 ± 27,7	63,61 ± 15,7	99,07 ± 1,6
I 60 (%)	39,67 ± 19,49	19,73 ± 21,25	28,8 ± 9,61	0,93 ± 1,6
I 80 (%)	15,6 ± 22,57	3,05 ± 6,83	7,59 ± 6,04	0 ± 0

Tabla 2. 2. Variables ambientales del agua y los sedimentos por grado de conexión. Se informa el valor medio y el desvío estándar (DE). ORP = Potencial redox, CE = Conductividad eléctrica, NTU = Nephelometric Turbidity Unit, SST = Sólidos suspendidos totales, STD = Sólidos Totales Disueltos, I 40/I 60/I 80 = porcentaje de la laguna regular, usual y permanentemente inundado, respectivamente. Para un grupo de lagunas, las medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0,05$).

Variables	Conexión con cursos de agua permanentes	
	Lagunas conectadas	Lagunas desconectadas
Variables del agua		
pH	6,96 ± 0,45	6,68 ± 0,62
ORP (mV)	182,83 ± 57,82 (a)	98,29 ± 109,75 (b)
CE (mS.cm ⁻¹)	0,110 ± 0,01 (a)	0,12 ± 0,01 (b)
NTU	139,18 ± 112,18	108,91 ± 121,49
O ₂ disuelto (mg.l ⁻¹)	5,65 ± 0,02 (a)	3,8 ± 1,57 (b)
Secchi (cm)	28,24 ± 16,13	33,48 ± 14,26
P0 ₄ ³⁻ (mg.l ⁻¹)	0,15 ± 0,48	0,13 ± 0,06
NO ₃ ⁻ (mg.l ⁻¹)	0,07 ± 0,05 (a)	0,007 ± 0,006 (b)
NH ₄ ⁺ (mg.l ⁻¹)	0,06 ± 0,13	0,13 ± 0,09
SST (mg.l ⁻¹)	45,13 ± 20,80 (a)	22,60 ± 21,44 (b)
STD (mg.l ⁻¹)	72,23 ± 17,31	71,82 ± 18,96
Clorofila (µg.l ⁻¹)	15,79 ± 45,73	13,47 ± 15,38
Variables del sedimento		
pH	5,11 ± 0,45 (a)	4,77 ± 0,22 (b)
CE (mS.cm ⁻¹)	0,373 ± 0,08	0,34 ± 0,08
Fósforo (mg.kg ⁻¹)	49,21 ± 73,21	32,73 ± 44,64
Potasio (mg.kg ⁻¹)	0,34 ± 0,16	0,30 ± 0,06
Materia orgánica (%)	2,11 ± 0,39	2,16 ± 0,52
NO ₃ ⁻ (mg.kg ⁻¹)	55,8 ± 11,12 (a)	72,86 ± 14,19 (b)
Arcilla (%)	34,27 ± 17,41	36,14 ± 8,09
Limo (%)	64,54 ± 17,02	63 ± 7,92
Arena (%)	1,19 ± 1,48	0,85 ± 0,92
Variables morfométricas		
Área (km ²)	2,34 ± 3,63	0,09 ± 0,12
Perímetro (km)	12,43 ± 13,43	1,41 ± 0,89
DLC	2,41 ± 0,89	1,5 ± 0,13
I 40 (%)	52,29 ± 20,55	63,89 ± 35,42
I 60 (%)	38,75 ± 17,64	24,44 ± 23,39
I 80 (%)	8,96 ± 14,41	11,67 ± 21,48

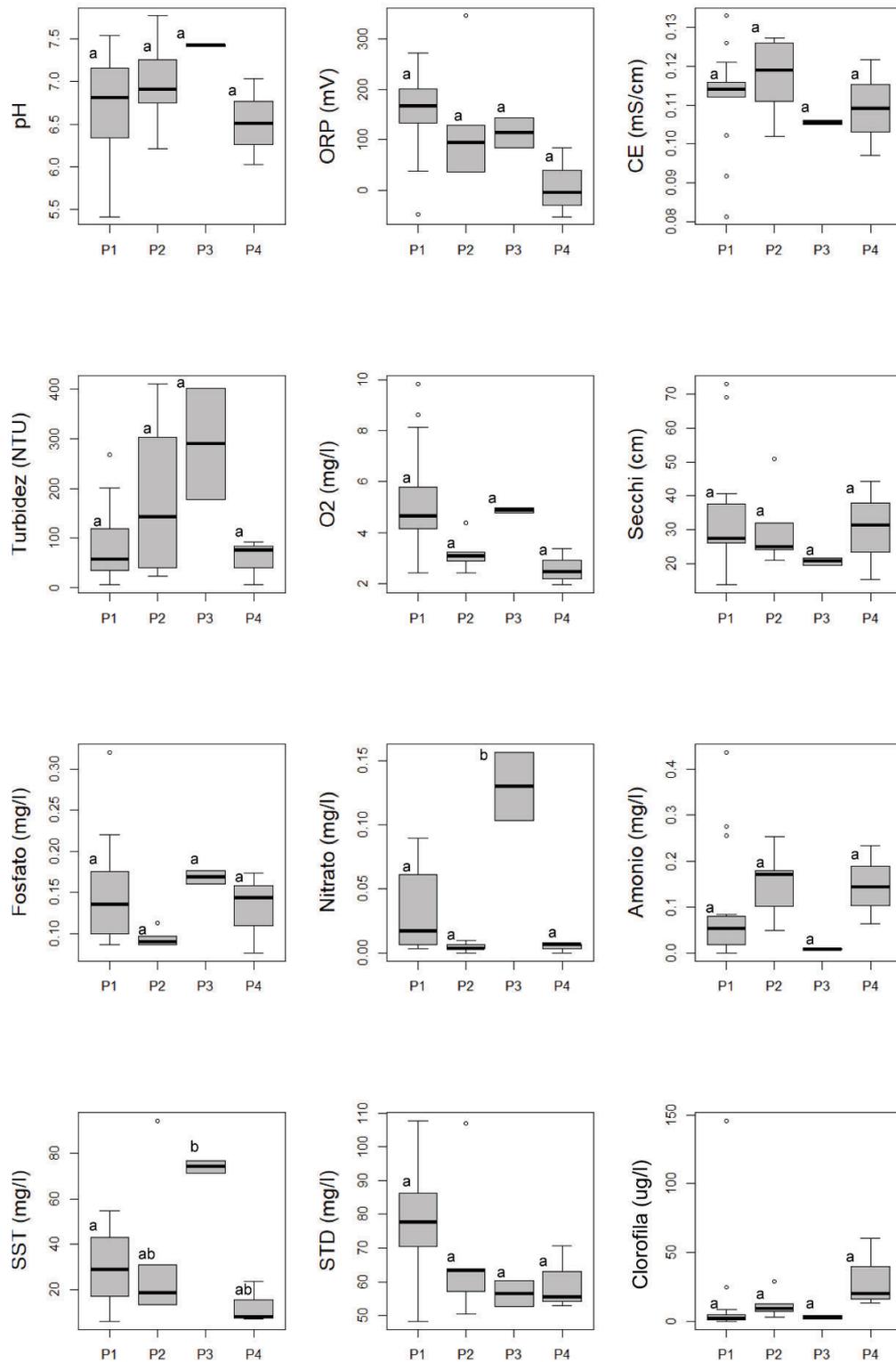


Figura 2. 6. Boxplots de las variables ambientales del agua en función de los diferentes patrones temporales del pulso 2017 (P1, P2, P3, P4). Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los grupos de lagunas ($p < 0,05$). Se representa a la mediana (línea negra gruesa), primer y tercer cuantil (límites de las “cajas”), máximos y mínimos (“bigotes”) y outliers (puntos).

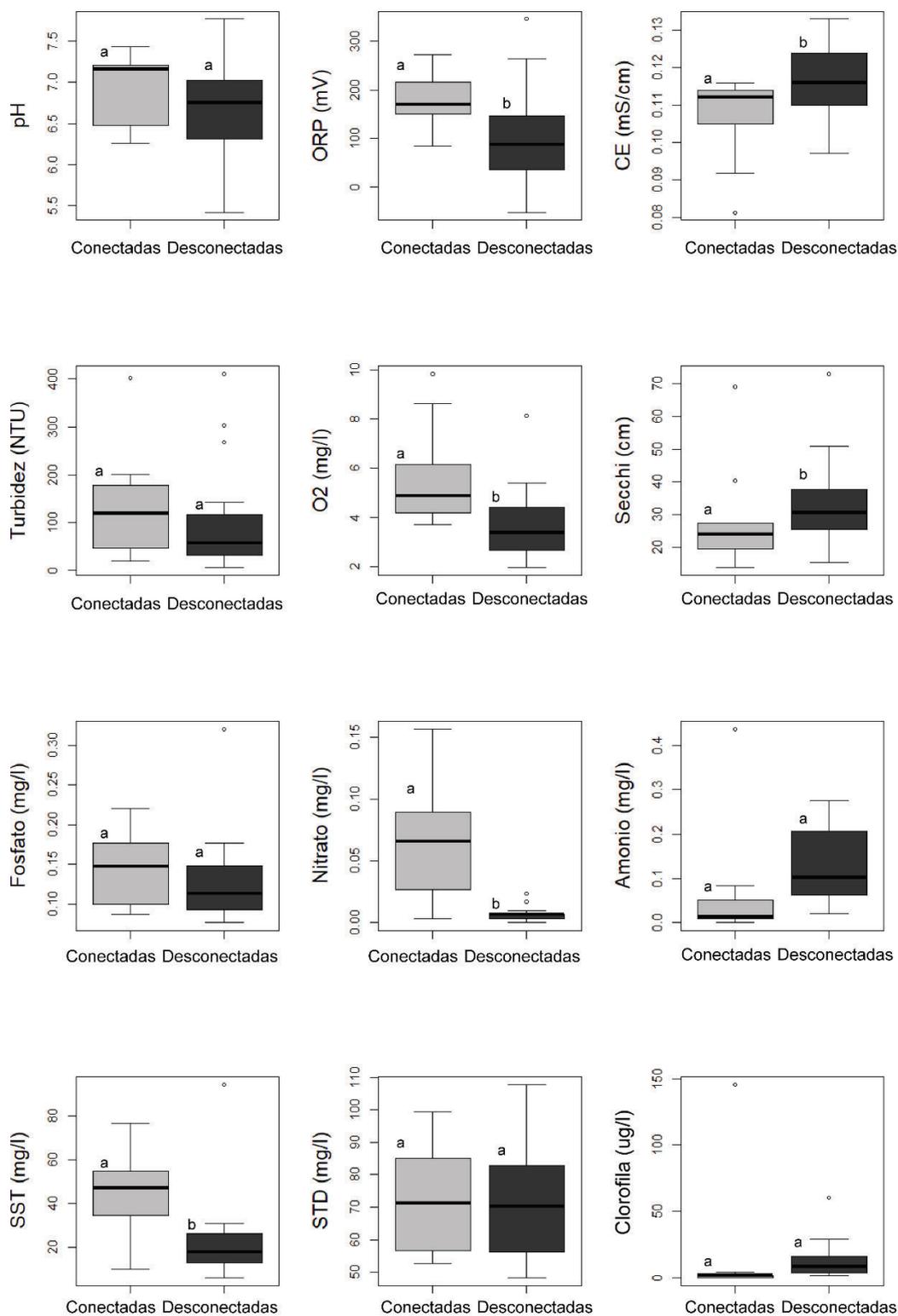


Figura 2. 7. Boxplots de las variables ambientales del agua en relación con la conectividad de las lagunas. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los grupos de lagunas ($p < 0,05$).

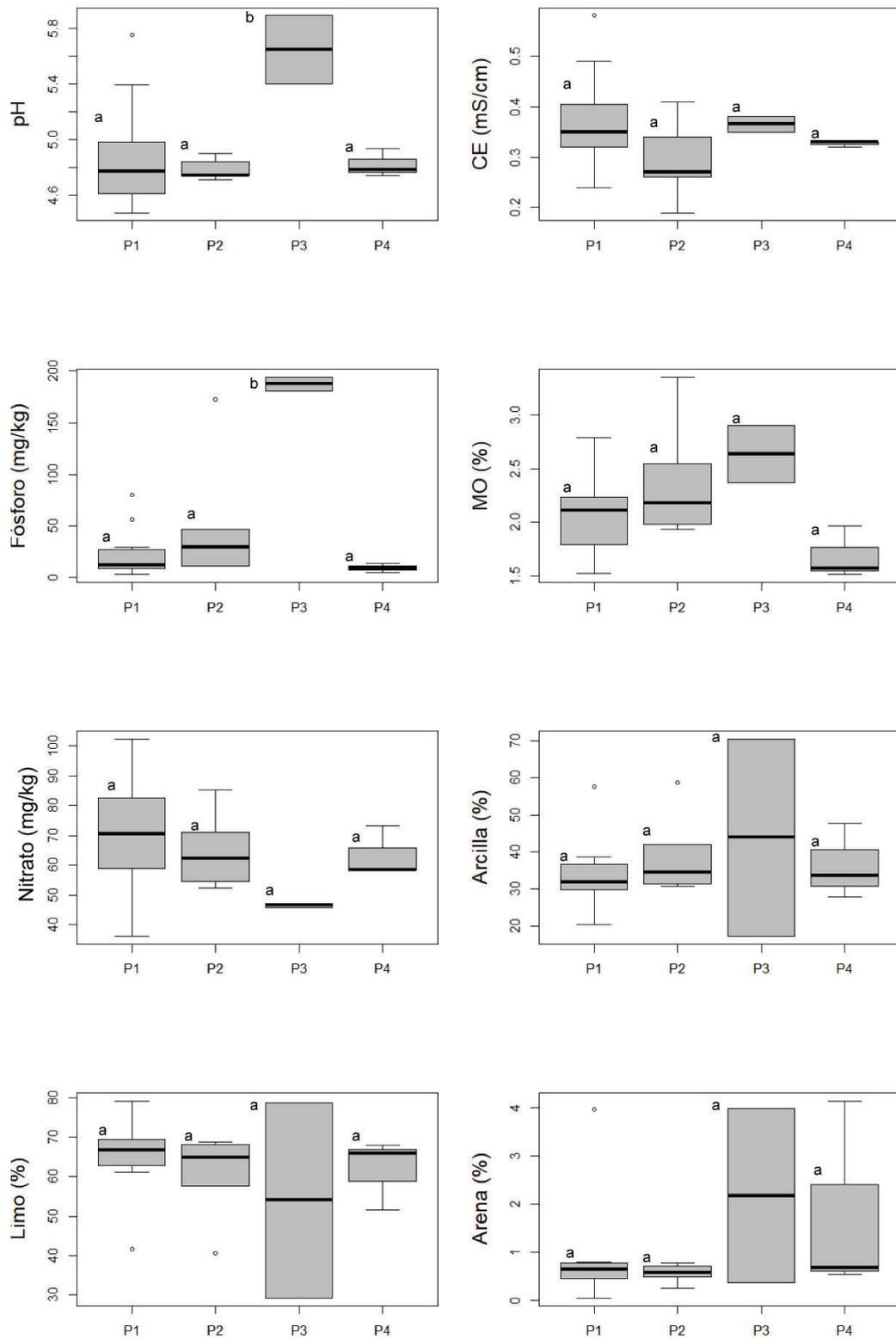


Figura 2. 8. Boxplots de las variables ambientales del sedimento en función de los diferentes patrones temporales del pulso 2017 (P1, P2, P3, P4). Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los grupos de lagunas ($p < 0,05$).

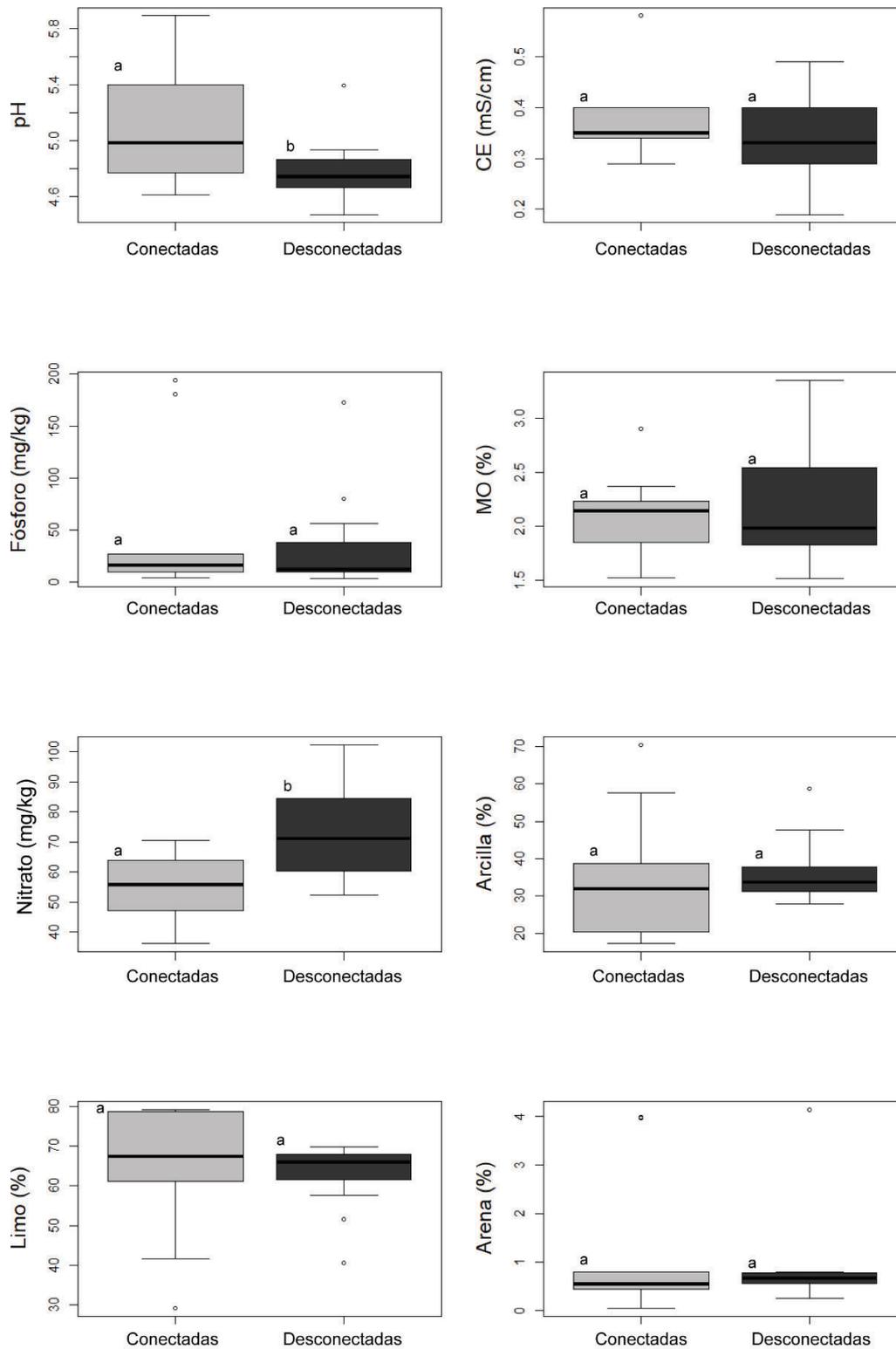


Figura 2. 9. Boxplots de las variables ambientales de los sedimentos en relación con la conectividad de las lagunas. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre los grupos de lagunas ($p < 0,05$).

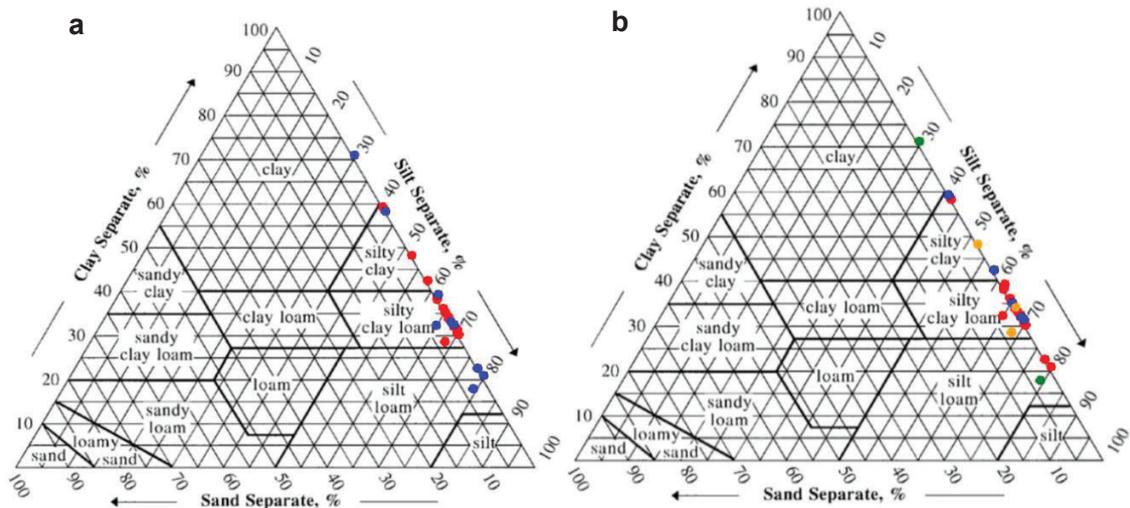


Figura 2. 10. Distribución de los sedimentos de acuerdo con su textura. **a.** Los colores de los puntos indican la conectividad: en azul las lagunas conectadas y en rojo las desconectadas. **b** Los colores de los puntos indican el patrón temporal del 2017 (P1, P2, P3, P4). “Clay” = Arcilla; “Silt” = Limo, “Sand” = Arena, “Loam” = Franco.

En cuanto al ordenamiento de los sitios en función de las variables medidas en el agua se excluyeron las variables clorofila y turbidez (NTU) porque estaban correlacionadas con otras variables (NTU con SST y clorofila con amonio). Los dos primeros componentes (CP) del ordenamiento en función de las variables no redundantes explicaron el 44,2 % de la varianza total (CP 1: 25,2%; CP 2: 19%) (Figura 2.11). Las lagunas con mayor concentración de nitratos, SST, oxígeno disuelto y ORP, se ubicaron hacia valores positivos del CP 1. Mientras que aquellas lagunas con mayor profundidad de Secchi, concentración de amonio y mayor conductividad, se ubicaron hacia valores negativos del CP 1. En relación con el CP 2, hacia valores positivos se ubicaron las lagunas con mayor concentración de amonio y hacia valores negativos aquellas con mayores concentraciones de fosfato, pH y profundidad de Secchi. Se distinguen dos grupos de lagunas, un grupo de lagunas de mayor turbidez (lagunas 37, 73, 298, 302, 223, 296, 289 y 227) y un grupo de lagunas claras o de turbidez intermedia (206, 236, 44, 173, 164, 157, 43, 139, 280, 68, 41, 117, 133, 146, 6, 141, 167 y 37). La mayor parte de las lagunas turbias estaban conectadas a los cursos de agua y por el contrario la mayoría de las lagunas claras o con turbidez intermedia estaban desconectadas.

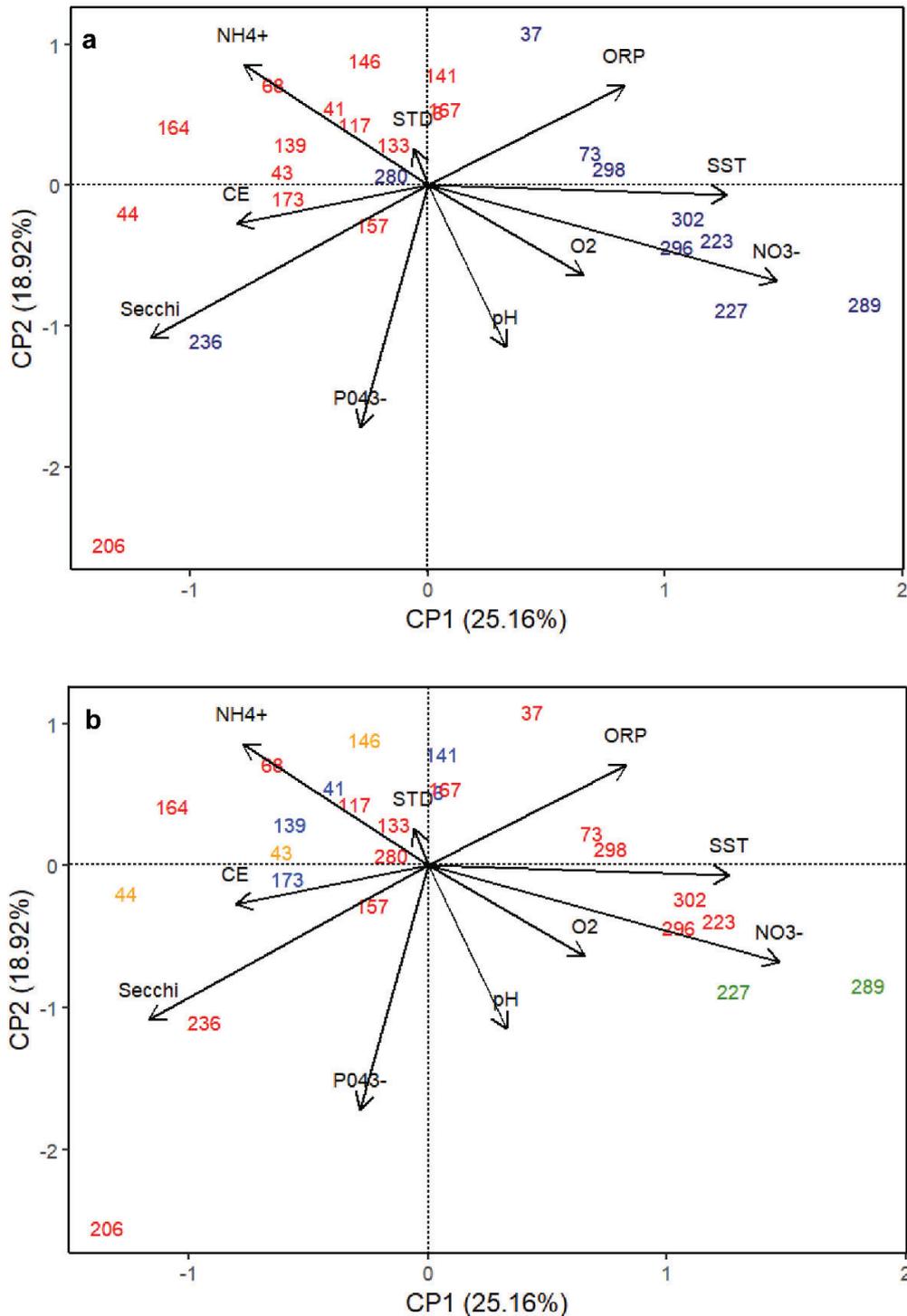


Figura 2. 11. Ordenamiento de las lagunas en relación con las variables de agua producto del Análisis de Componentes Principales (escala de las variables). Las variables son: amonio (“NH4”), fosfato (“PO43-”), nitrato (“NO3-”), oxígeno disuelto (“O2”), sólidos totales disueltos (“STD”), sólidos suspendidos totales (“SST”), conductividad eléctrica (“CE”), pH (“ph”), profundidad de Secchi (“Secchi”), potencial redox (“ORP”). **a.** Lagunas en distinto color de acuerdo a si están o no conectadas (Azul = conectadas, Rojo = desconectadas). **b.** Lagunas en distinto color de acuerdo al patrón temporal del pulso 2017 (P1, P2, P3, P4).

De acuerdo con los resultados del ANOVA, los valores del CP 1 difirieron significativamente entre los patrones de cobertura de lagunas del pulso 2017 ($p = 0,0133$) (Figura 2.12). Las lagunas del patrón 3 se ubicaron hacia valores positivos del CP 1, y no hubo diferencias significativas entre los demás patrones. Las lagunas con patrón 3 tuvieron mayores concentraciones de nitrato, SST, oxígeno disuelto, valores de pH, contenido de fosfato y potencial redox que las lagunas de los demás patrones. Por otro lado, los valores del CP 2 no difirieron significativamente entre patrones de cobertura ($p = 0,346$).

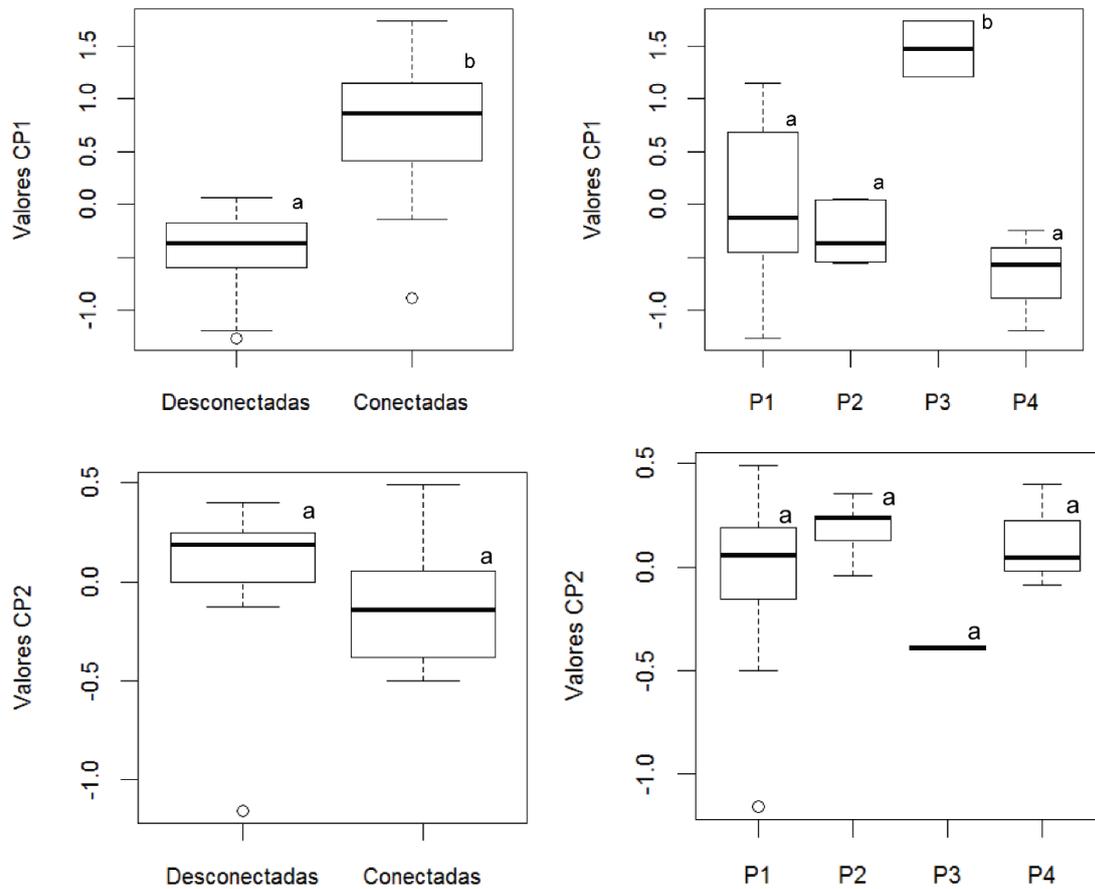


Figura 2. 12. Distribución de los valores del componente principal (CP 1) a partir de las variables del agua para lagunas conectadas y desconectadas y para los patrones temporales de lagunas del pulso 2017. Distintas letras minúsculas indican diferencias significativas a un nivel de significancia de 0,05 (ANOVA seguido de test de Tukey).

En relación con la conectividad de las lagunas, los resultados del ANOVA muestran que los valores del CP 1 difirieron significativamente entre lagunas conectadas y desconectadas ($p < 0,00001$) (Figura 2.12). Los valores del CP 2 no difirieron significativamente de acuerdo con la conectividad ($p = 0,211$). Se observa en términos

generales que las lagunas conectadas, ubicadas hacia valores positivos del CP 1, poseen mayor concentración de nitratos, SST, ORP y oxígeno disuelto que las lagunas desconectadas, a excepción de las lagunas 280 y 236. Las lagunas desconectadas en líneas generales, ubicadas hacia valores negativos del CP 1 y positivos del CP 2, poseen mayor concentración de amonio, conductividad eléctrica, profundidad de Secchi, sólidos disueltos totales y menor pH que las lagunas conectadas. La laguna 206 se distingue de las demás lagunas por su alta concentración de fosfato y profundidad del disco de Secchi.

En segundo lugar, para el ordenamiento de las lagunas en función de las variables de sedimento no redundantes se excluyó el porcentaje de limo. Los dos primeros CP explicaron el 53 % de la varianza total (CP 1: 29,9%; CP 2: 23,1%) (Figura 2.13). Las lagunas con mayor concentración de fósforo, valores de pH y porcentaje de arena se ubicaron hacia valores positivos del CP 1, mientras que aquellas con mayor concentración de nitratos se ubicaron hacia valores negativos. En el CP 2, hacia valores positivos se ubicaron las lagunas con mayor porcentaje de arena y hacia valores negativos aquellas con mayores porcentajes de arcilla y materia orgánica y concentraciones de nitrato. La laguna 289 se distingue del resto por sus mayores concentraciones de fósforo, valores de pH y porcentaje de arcilla.

De acuerdo con el ANOVA, los valores del CP 1 difirieron significativamente entre los patrones de cobertura de lagunas del año 2017 ($p = 0,0003$) (Figura 2.14). Las lagunas del patrón 3 se ubicaron hacia valores positivos del CP 1, difiriendo significativamente de las lagunas de los otros grupos. Por otro lado, los valores del CP 2 no difirieron significativamente entre patrones de cobertura ($p = 0,309$). Las lagunas del grupo 3 tuvieron mayor contenido de fósforo, valores de pH y contenido de arena que las lagunas de los demás grupos.

Con respecto a la conectividad, los resultados del ANOVA muestran que los valores del CP 1 difirieron significativamente entre lagunas conectadas y desconectadas ($p = 0,0121$) (Figura 2.14). Los valores del CP 2 no difirieron significativamente de acuerdo con la conectividad ($p = 0,682$). Se observa en términos generales que las lagunas desconectadas, ubicadas hacia valores negativos del CP 1 (excepto las lagunas 43 y 141), poseen mayor concentración de nitratos, menor concentración de fósforo y pH que las lagunas conectadas. Las lagunas conectadas están más dispersas en el espacio de los componentes principales (Figura 2.13). Sin embargo, en términos generales se ubican

hacia valores positivos del CP 1. Poseen mayor concentración de fósforo, mayor pH y menor concentración de nitrato.

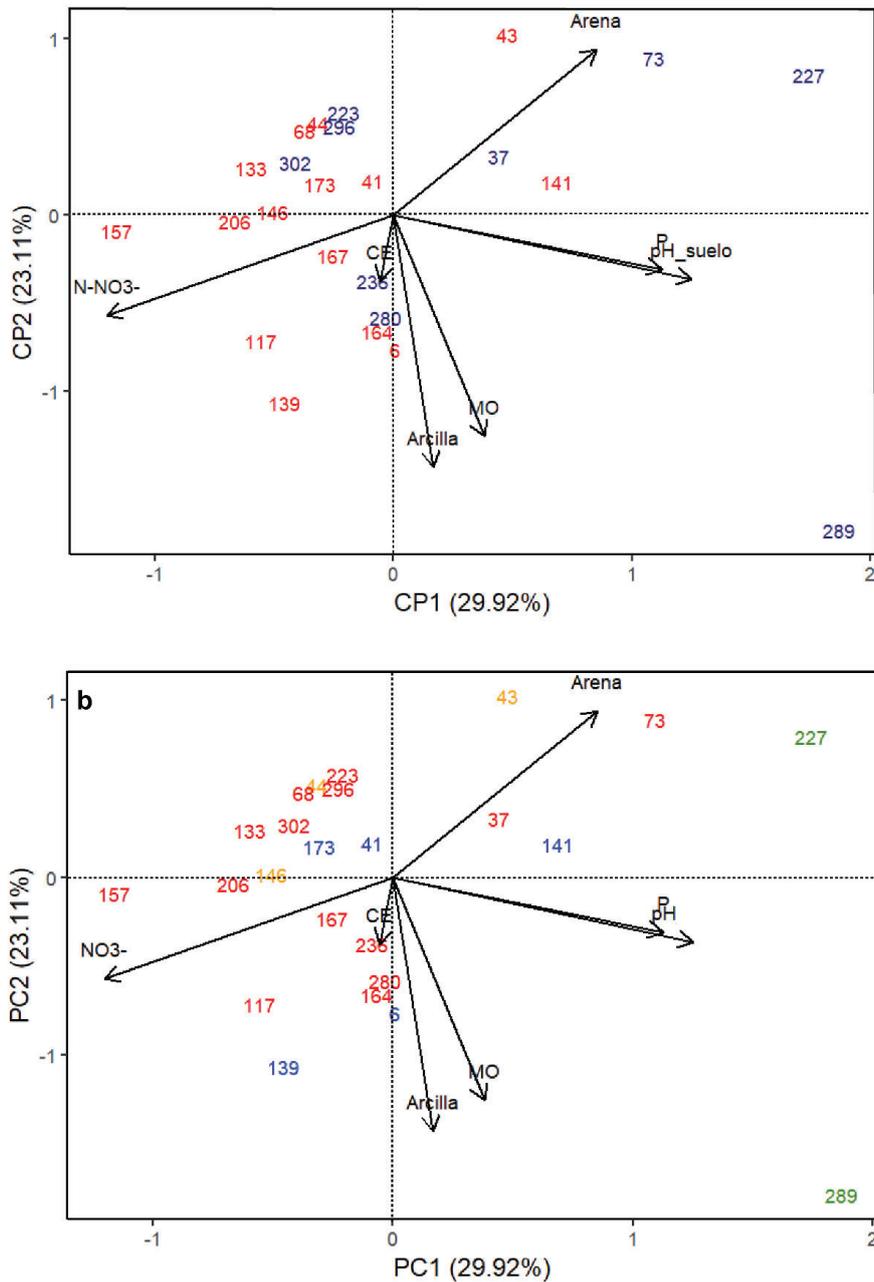


Figura 2. 13. Ordenamiento de las lagunas en relación con las variables del sedimento producto del Análisis de Componentes Principales. Las variables son: % de arcilla (“Arcilla”), %de arena (“Arena”), % de materia orgánica (MO), nitrato (“NO3-”), fósforo (“P”), pH (“pH”), conductividad eléctrica(“CE”). **a.** Lagunas en distinto color de acuerdo con si están o no conectadas (Azul = conectadas, Rojo = desconectadas) **b.** Lagunas en distinto color de acuerdo con el patrón temporal del pulso 2017 (P1, P2, P3, P4).

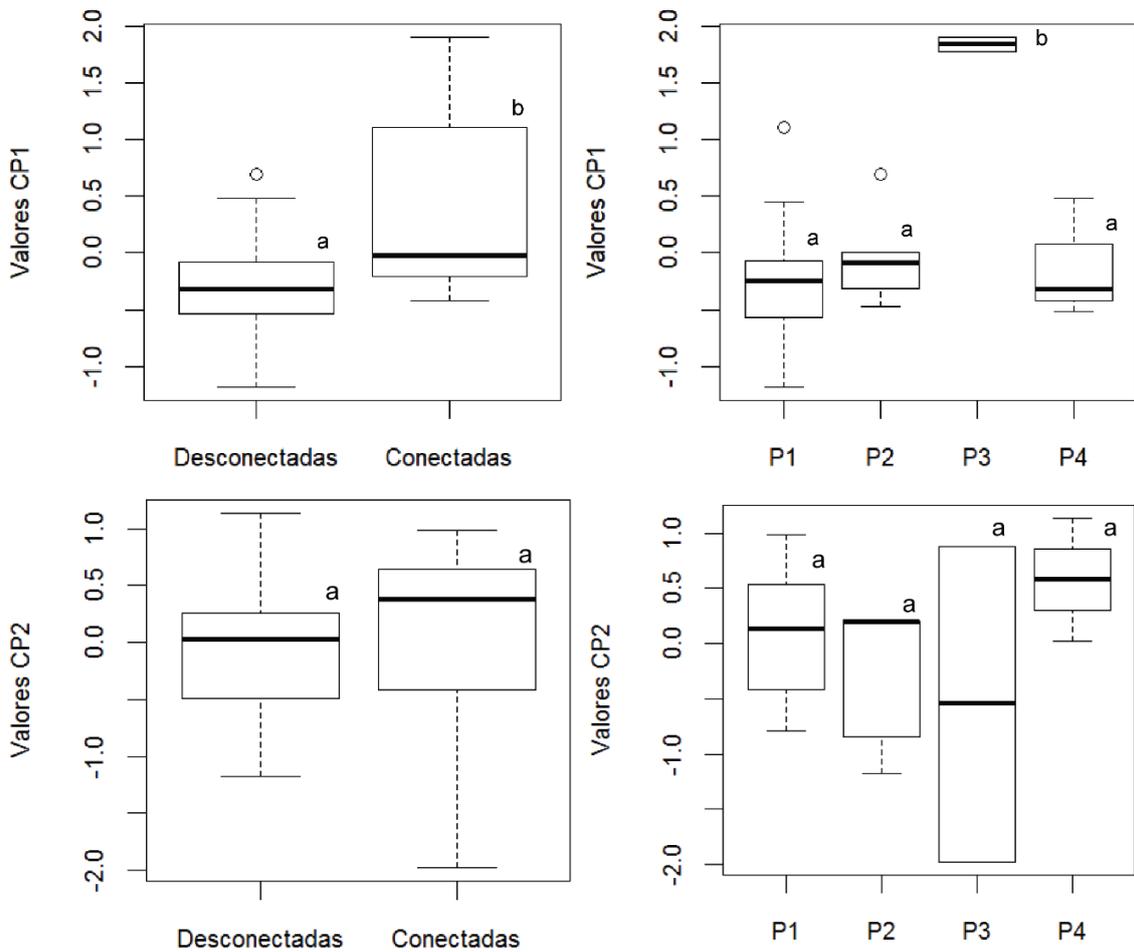


Figura 2. 14. Distribución de los valores del componente principal (CP 1) a partir de las variables del sedimento para los patrones temporales de lagunas del pulso 2017 y para lagunas conectadas y desconectadas. Distintas letras minúsculas indican diferencias significativas a un nivel de significancia de 0,05 (ANOVA seguido de test de Tukey).

2.3.3. Diversidad de especies

El número total de especies encontradas en las 25 lagunas fue de 32, pertenecientes a 17 familias. La Tabla 2.3 muestra las especies encontradas, la familia a la que pertenecen, la constancia, el tipo morfoecológico y el ciclo de vida. La diversidad gamma estimada fue de $57 \pm 11,67$ de acuerdo al estimador Chao2, y de 49,03 de acuerdo al estimador Jackknife2. La diversidad beta estimada fue intermedia: $0,68 \pm 0,18$.

Tabla 2. 3. Listado de especies presentes en lagunas de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná. Para cada especie se indica la familia a la que pertenece, el tipo morfoecológico (TM) (para las emergentes se señala además si son latifoliadas o graminoides) (H = Herbácea latifoliada emergente, G = Herbácea graminoides emergente, HF = Herbácea arraigada de hoja flotante, F = flotante libre, A = Arbusto), el ciclo de vida (P = Perenne, A = Anual) y la constancia (porcentaje de lagunas en que ocurre sobre el total de 25 lagunas).

Familia	Especies	Constancia (%)	TM	Ciclo de vida
Alismateaceae	<i>Sagittaria montevidensis</i> Cham. & Schldl.	4	H	P
Amaranthaceae	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb.	4	H	P
Araceae	<i>Lemna</i> sp.	4	F	P
	<i>Pistia stratiotes</i> L.	60	F	P
Araliaceae	<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.	4	H	P
	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.	16	H	P
Asteraceae	<i>Enydra anagallis</i> Gardner	12	H	P
	<i>Tessaria integrifolia</i> Ruiz & Pav.	4	A	P
Cyperaceae	<i>Carex</i> sp.	16	A	P
Euphorbiaceae	<i>Caperonia castaneifolia</i> (L.) A. St.-Hil.	4	H	P
Haloragaceae	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Vell.) Verdc.	20	H	P
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine	28	F	P
Menyanthaceae	<i>Nymphoides indica</i> (L.) Kuntze	12	HF	P
Nymphaeaceae	<i>Victoria cruziana</i> Orb.	4	HF	P
Onagraceae	<i>Ludwigia elegans</i> (Cambess.) H. Hara	72	H	P
	<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth)	16	H	P
Poaceae	<i>Echinochloa helodes</i> (Hack.) Parodi	4	G	P
	<i>Echinochloa polystachya</i> (Kunth) Hitchc. var. polystachya	12	G	P
	<i>Echinochloa polystachya</i> (Kunth) Hitchc. var. spectabilis (Nees) Mart. Crov.	32	G	P
	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	24	G	P
	<i>Louisiella elephantipes</i> (Nees ex Trin.) Zuloaga	12	G	P
	<i>Luziola peruviana</i> Juss. ex J.F. Gmel.	8	G	P
	<i>Oplismenopsis najada</i> (Hack. & Arechav.) Parodi	12	G	P
	<i>Paspalum repens</i> Bergius	40	G	P
Polygonaceae	<i>Phalaris angusta</i> Nees ex Trin.	4	G	A
	<i>Polygonum acuminatum</i> Kunth	8	H	P
Pontederiaceae	<i>Polygonum punctatum</i> Elliott	44	H	A
	<i>Pontederia azurea</i> Sw.	28	HF	P
	<i>Pontederia crassipes</i> Mart.	20	F	P
Ricciaceae	<i>Ricciocarpus natans</i>	4	F	P
Salviniaceae	<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	56	F	P
	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	44	F	P
	<i>Salvinia biloba</i> Raddi	40	F	P

Las especies que sólo ocurrieron en una laguna fueron 10 (31,25 % de las especies), mientras que las que ocurrieron en dos lagunas fueron 2 (6,25 % de las especies). Las especies más comunes fueron *Ludwigia elegans* (72 % de las lagunas), *Pistia stratiotes* (60% de las lagunas), *Azolla filiculoides* (56 % de las lagunas), *Salvinia auriculata* (44 % de las lagunas), *Salvinia biloba* (44 % de las lagunas), *Polygonum punctatum* (44 % de las lagunas) y *Paspalum repens* (40 % de las lagunas) (Figura 2.15). Las familias que se encontraron en un mayor número de lagunas fueron Poaceae y Salviniaceae (en el 76 % de las lagunas), Onagraceae (en el 72 %), Araceae (en el 60 %) y Polygonaceae (en el 48 %). En cuanto a los tipos morfoecológicos, las herbáceas latifoliadas estuvieron presentes en el 92 % de las lagunas, las flotantes libres en el 88 %, las gramínoideas en el 76 % y las arbustivas en un 8 %. El 94 % de las especies encontradas fueron perennes y el 6 % anuales.

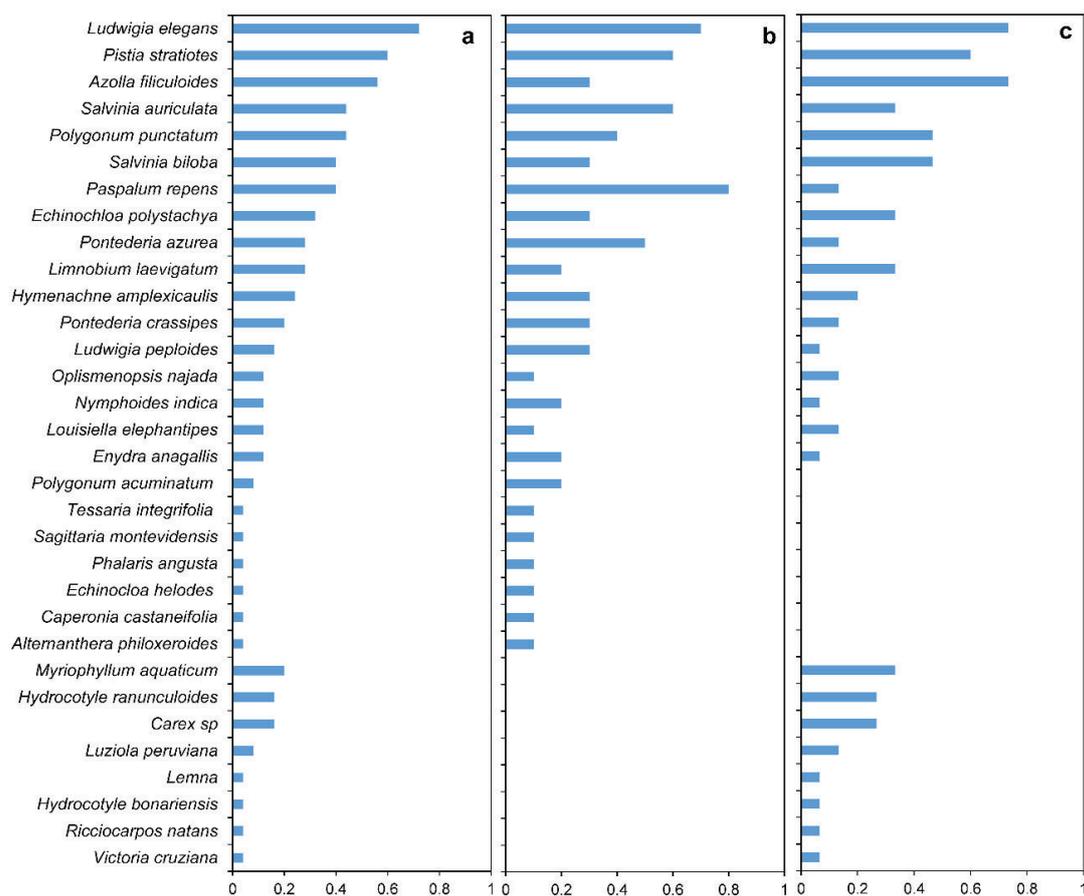


Figura 2. 15. Constancia de las especies (proporción de sitios en que ocurre la especie) **a.** En las 25 lagunas. **b.** En las lagunas conectadas (10 lagunas). **c.** En las lagunas desconectadas (15 lagunas).

La constancia de las especies en las 25 lagunas, en las lagunas desconectadas y las conectadas se muestra en la Figura 2.15. Las especies que estuvieron presentes sólo en lagunas conectadas fueron: *Alternanthera philoxeroides*, *Caperonia castaneifolia*, *Echinochloa helodes*, *Phalaris angusta*, *Sagittaria montevidensis*, *Tessaria integrifolia* y *Polygonum acuminatum*. Las que estuvieron presentes sólo en lagunas desconectadas fueron: *Victoria cruziana*, *Ricciocarpus natans*, *Hydrocotyle bonariensis*, *Lemna sp.*, *Luziola peruviana*, *Carex sp.*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Myriophyllum aquaticum*.

En las 25 lagunas analizadas no se alcanzó una asíntota en el número de especies observadas (Figura 2.16), lo que sugiere que la riqueza de especies observada es menor a la riqueza de especies real del área de estudio y el esfuerzo de muestreo debió ser mayor para captar una mayor cantidad de especies en la región. En concordancia con lo hallado en las curvas de acumulación de especies, los estimadores de riqueza calculados (Tabla 2.3) indican una riqueza mayor a la observada. Para un mismo número de sitios, la riqueza acumulada fue levemente mayor para las lagunas del patrón 3 que para los demás patrones y para las del patrón 4 fue levemente menor que para todos los demás patrones. No se observaron diferencias entre las curvas de las lagunas conectadas y desconectadas.

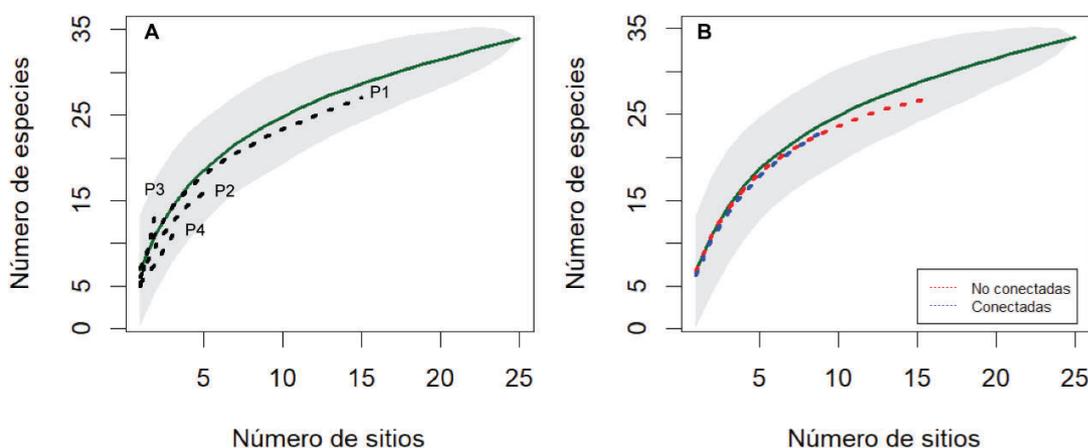


Figura 2. 16. Curvas de acumulación de especies y sus intervalos de confianza. La línea verde muestra los valores medios estimados para 1000 permutaciones para las 25 lagunas estudiadas y el área gris muestra el intervalo de confianza de esas estimaciones. **A.** Curva del total de las lagunas y subconjuntos de lagunas de los diferentes patrones. **B.** Curva del total de las lagunas y subconjuntos de lagunas conectadas y no conectadas.

La diversidad y riqueza de especies se muestran en las Tablas 2.4 y 2.5. La diversidad específica de las lagunas (diversidad alfa) fue de $0,82 \pm 0,54$ (media \pm desvío estándar) según el índice de Shannon-Wiener y $0,44 \pm 0,26$ de acuerdo con el índice de Simpson. El número de Hill promedio, que representa el número de especies dominantes por laguna fue de $2,3 \pm 1,28$ (entre 1 y 6 especies dominantes por laguna). La riqueza de especies fue de $6,8 \pm 3,25$ (el máximo fue de 15, encontrado en un sitio dominado por *Pontederia azurea* y *Salvinia biloba* y el mínimo de 2, en dos sitios, uno dominado por *Azolla filiculoides* y *Ludwigia elegans*, y otro dominado por *Paspalum repens* y *Pistia stratiotes*). De acuerdo con los resultados del ANOVA, los índices de diversidad de Shannon-Wiener, Simpson, la riqueza, el número de Hill y la equitatividad no difirieron significativamente entre los patrones temporales de las coberturas del pulso 2017 ($p = 0,952$, $p = 0,85$, $p = 0,751$, $p = 0,7255$, $p = 0,1036$, respectivamente) (Figura 2.17), ni entre lagunas conectadas y desconectadas ($p = 0,765$, $p = 0,978$, $p = 0,463$, $p = 0,7256$, $p = 0,3699$) (Figura 2.18). Por último, los grupos de lagunas conectadas y desconectadas se diferenciaron significativamente por la diversidad beta ($p < 0,0001$). La diversidad beta fue mayor entre lagunas conectadas vs desconectadas que entre lagunas conectadas. A su vez, la diversidad beta fue significativamente mayor entre lagunas de los patrones 2 y 3, y 1 y 3 que entre las lagunas del patrón 1 ($p < 0,0001$).

Tabla 2. 4. Índices de diversidad específica, número de Hill y riqueza de especies de las lagunas del estudio. Se presentan el valor mínimo, la media, el desvío estándar y el valor máximo.

	Mínimo	Media	Desvío	Máximo
Diversidad de Shannon-Wiener	0,0023	0,82	0,54	1,90
Diversidad de Simpson	0,0005	0,44	0,26	0,84
Número de Hill	1,0005	2,30	1,28	6,07
Riqueza	2	6,8	3,25	15

Tabla 2. 5. Estimadores de riqueza específica para las macrófitas relevadas en todas las lagunas, en las lagunas conectadas y desconectadas y en las lagunas de los diferentes patrones temporales del pulso 2017.

Tipo de laguna	Número de especies encontradas	Chao 2	Jackknife 1	Jackknife 2
Total	32	$57 \pm 11,67$	41,6	49,03
Conectadas	24	$32 \pm 4,26$	31,2	34,76
Desconectadas	25	$29,08 \pm 1,97$	31,53	32,77
P1	27	$35 \pm 6,02$	34,47	38,19
P2	16	$26,67 \pm 7,93$	22,4	25,85
P3	14	$50 \pm 21,45$	20	20
P4	12	$32,25 \pm 13,98$	18	20,67

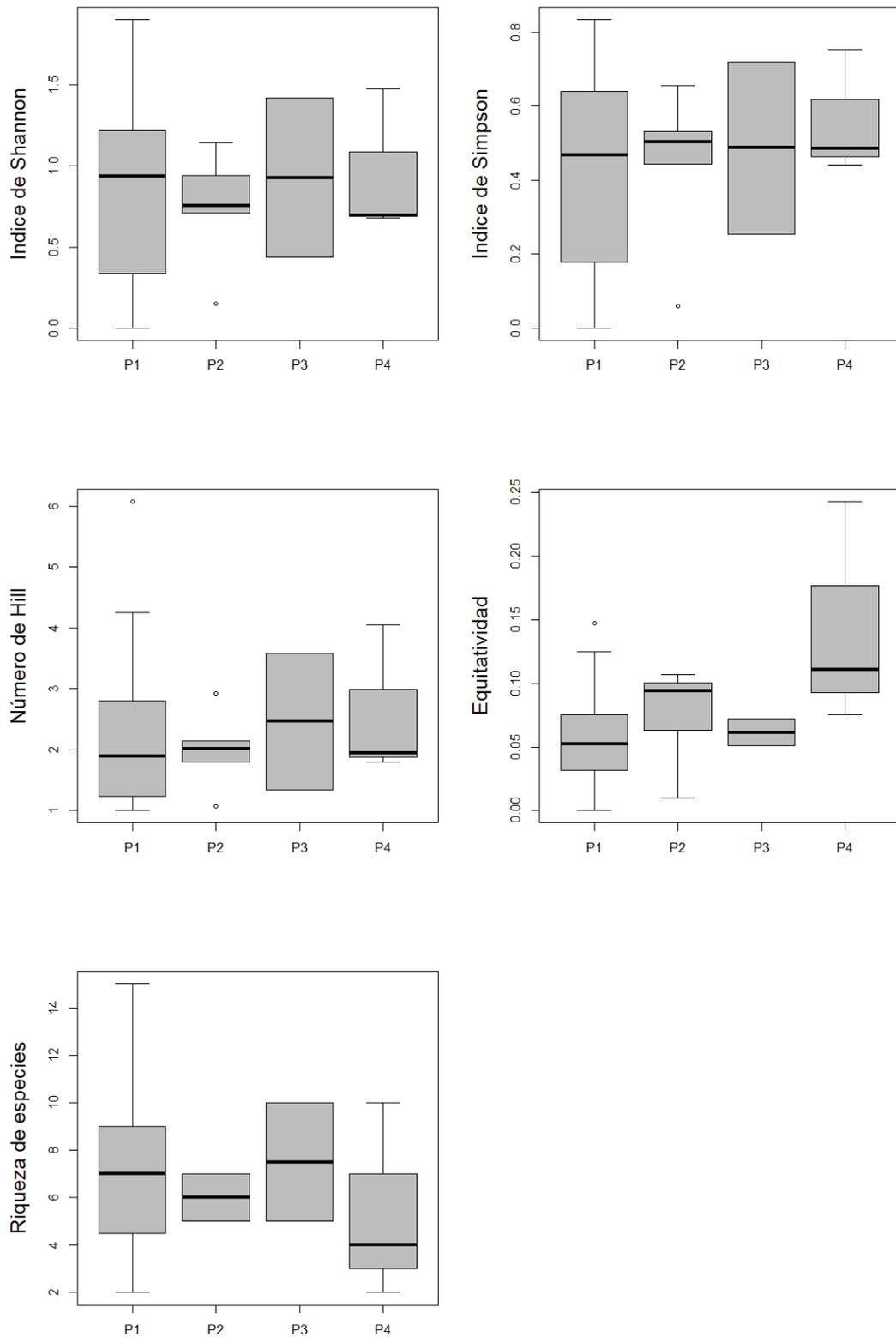


Figura 2. 17. Índices de diversidad, valores de equitatividad, número de Hill y riqueza de especies para las lagunas de los distintos patrones temporales de lagunas del pulso 2017. No hay diferencias significativas para ninguna de estas variables entre patrones temporales.

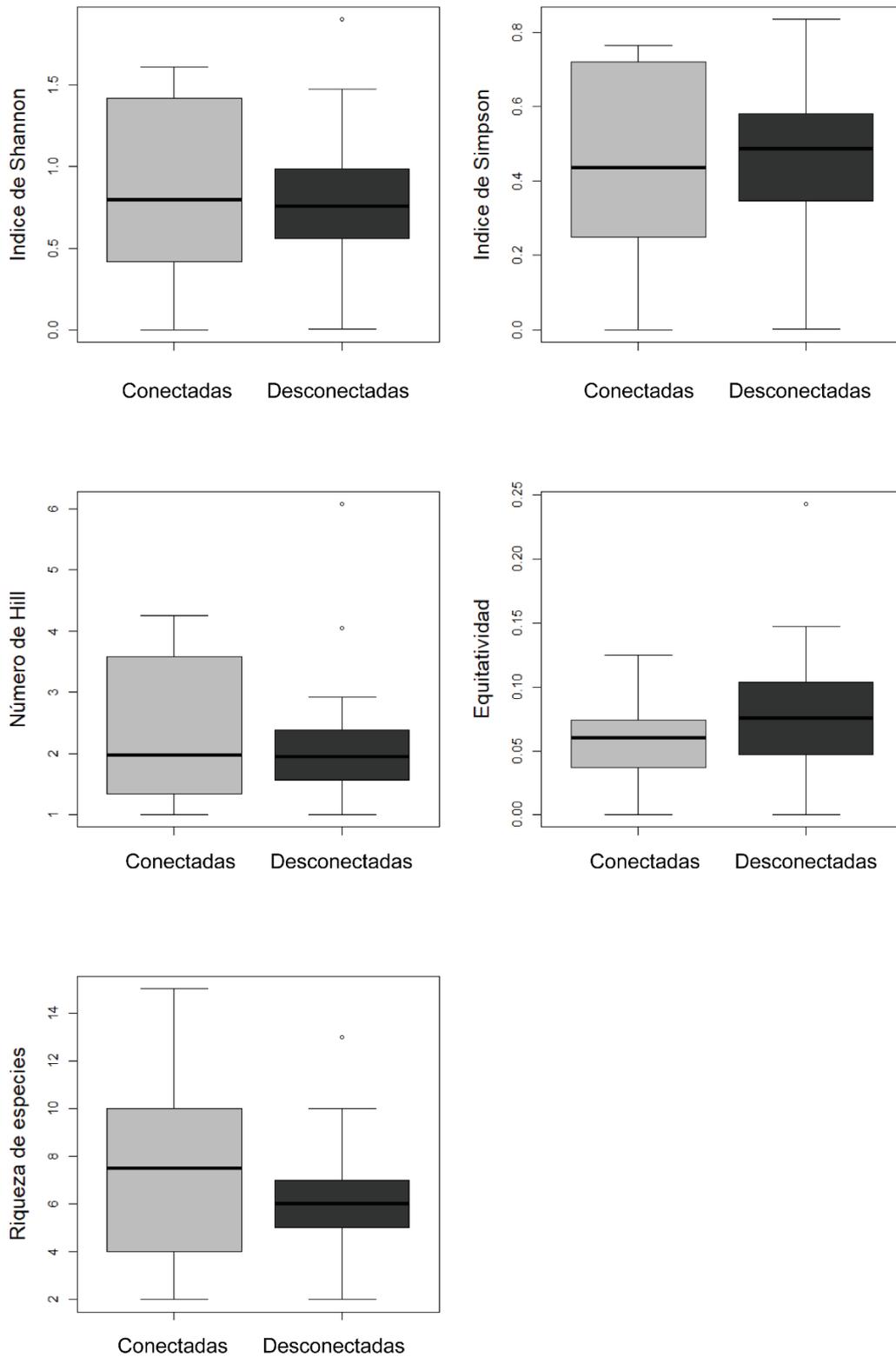


Figura 2. 18. Índices de diversidad, valores de equitatividad, número de Hill y riqueza de especies para las lagunas conectadas (gris claro) y desconectadas (gris oscuro). No hay diferencias significativas para ninguna de estas variables entre lagunas con diferente conectividad.

Las especies que ocurrieron en al menos tres de los sitios y que tuvieron una cobertura mayor o igual al 5 % fueron 14. De esas especies, seis son flotantes libres y ocho son arraigadas. En el ordenamiento de las lagunas en función de la cobertura de todas las especies los dos primeros CP explicaron el 39,7 % de la varianza total (CP 1: 20,8 %; CP 2: 18,9 %) (Figura 2.19). Las especies que tuvieron una mayor relevancia en el ordenamiento fueron *Azolla filiculoides* (hacia valores negativos del CP 2), *Echinochloa polystachya* (hacia valores positivos del CP 1), *Ludwigia elegans* (hacia valores negativos del CP 1 y CP 2), *Paspalum repens* (hacia valores positivos del CP 2) *Salvinia biloba* (hacia valores negativos del CP 1).

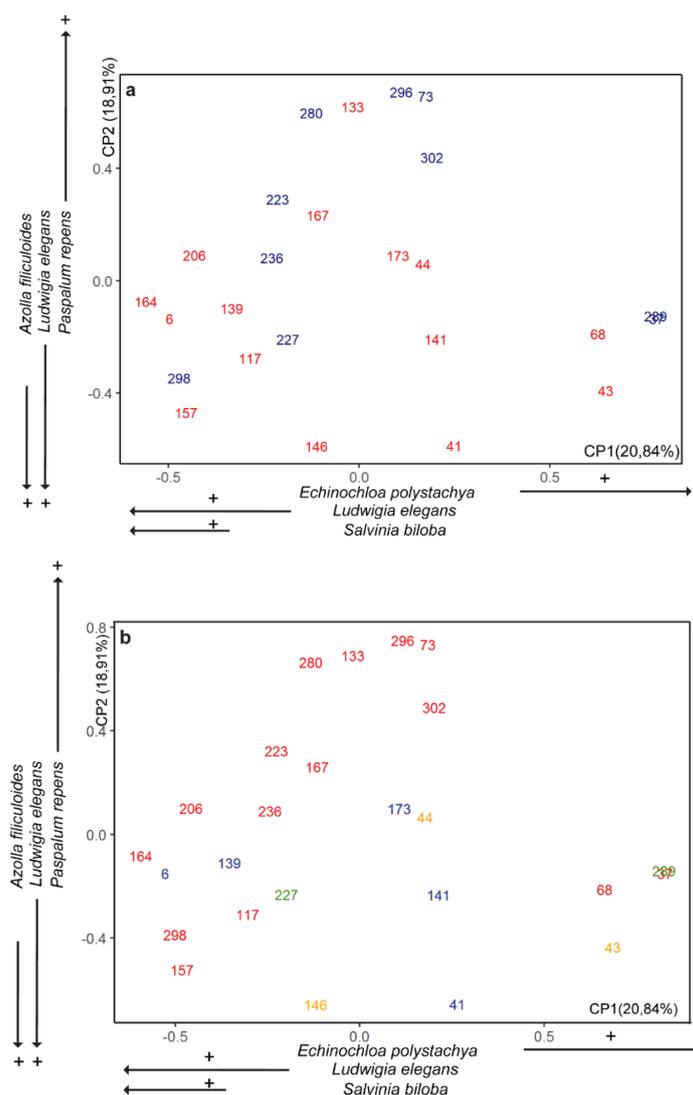


Figura 2. 19. Ordenamiento de las lagunas en relación con la cobertura de todas las especies producto del Análisis de Componentes Principales. **a.** Lagunas en distinto color de acuerdo con si están o no conectadas (Azul = conectadas, Rojo = desconectadas) **b.** Lagunas en distinto color de acuerdo con el patrón temporal del pulso 2017 (P1, P2, P3, P4).

De acuerdo con el ANOVA, los valores del CP 1 y el CP 2 no difirieron significativamente entre los patrones de cobertura de lagunas del año 2017 ($p = 0,467$ y $p = 0,113$) (Figura 2.20). Los valores del CP 1 no difirieron significativamente entre lagunas conectadas y desconectadas ($p = 0,418$) (Figura 2.20), mientras que los valores del CP 2 sí difirieron significativamente ($p = 0,0348$). Las lagunas conectadas tuvieron mayores valores del CP 2, vinculados a la mayor cobertura de *Paspalum repens* y menor cobertura o ausencia de *Azolla filiculoides* y *Ludwigia elegans*.

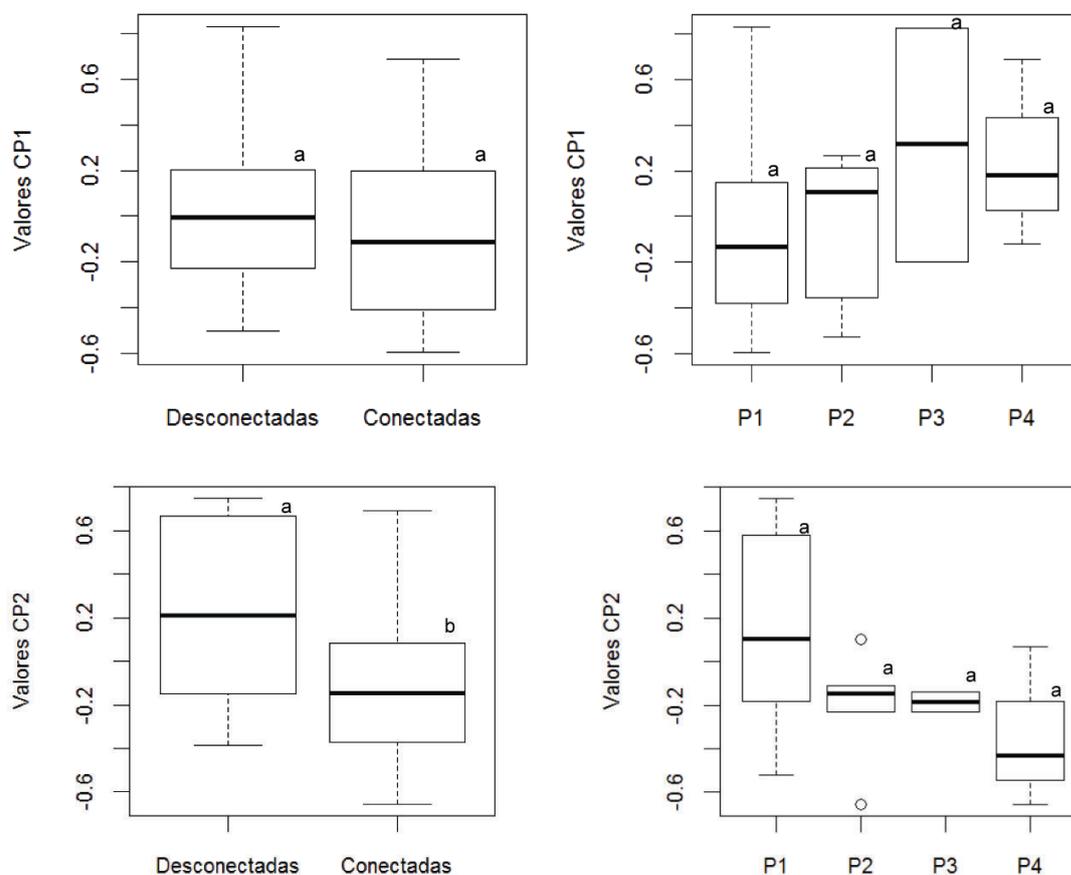


Figura 2. 20. Distribución de los valores de los componentes principales (CP 1 y CP 2) a partir de las coberturas de todas las especies para lagunas conectadas y desconectadas y para los patrones temporales de lagunas del pulso 2017. Distintas letras minúsculas indican diferencias significativas a un nivel de significancia de 0,05 (ANOVA seguido de test de Tukey).

En el ordenamiento de las lagunas en función de la cobertura de especies flotantes, los dos primeros CP explicaron el 65,03 % de la varianza total (CP 1: 38,72 %; CP 2: 26,31 %) (Figura 2.21). Las especies que tuvieron una mayor relevancia en el ordenamiento fueron *Azolla filiculoides* (hacia valores negativos del CP 2 y valores positivos del CP 1),

Salvinia biloba (hacia valores negativos del CP 1 y CP 2) y *Pistia stratiotes* (hacia valores positivos del CP 2). Las lagunas se ordenaron principalmente según la abundancia relativa de estas tres especies. Se distingue un grupo de lagunas con mayor cobertura de *Azolla filiculoides* (lagunas 41, 43, 141, 146), otro grupo con mayor cobertura de *Salvinia biloba* (lagunas 6, 44, 164, 167, 206, 223, 280), un grupo de lagunas con mayor cobertura de *Pistia stratiotes* (lagunas 139, 173, 227, 296, 298, 302) y un grupo sin presencia de especies flotantes (lagunas 37, 73, 117, 289). Por otro lado, la laguna 133 tuvo similares coberturas de *Pistia stratiotes* y *Salvinia biloba* y la laguna 236 similares coberturas de *Azolla filiculoides* y *Salvinia biloba*.

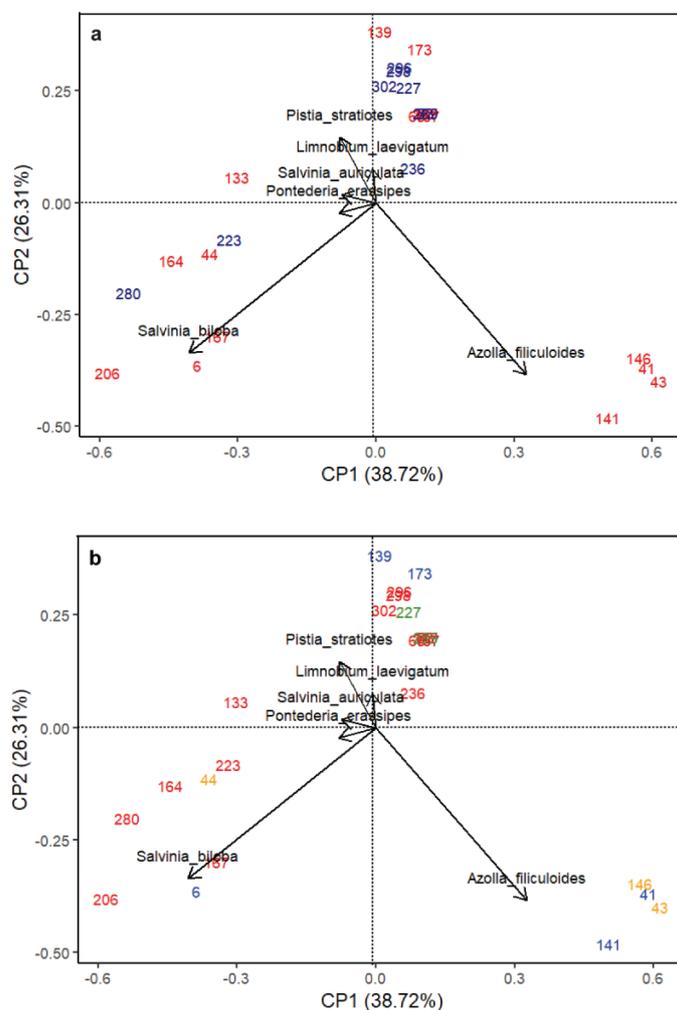


Figura 2. 21. Ordenamiento de las lagunas en relación con la cobertura de las especies flotantes producto del Análisis de Componentes Principales. **a.** Lagunas en distinto color de acuerdo con si están o no conectadas (Azul = conectadas, Rojo = desconectadas) **b.** Lagunas en distinto color de acuerdo con el patrón temporal del pulso 2017 (P1, P2, P3, P4).

De acuerdo con el ANOVA, los valores del CP 1 y el CP 2 no difirieron significativamente entre los patrones de cobertura de lagunas del año 2017 ($p = 0,151$ y $p = 0,122$) (Figura 2.22). Los valores del CP 1 no difirieron significativamente entre lagunas conectadas y desconectadas ($p = 0,727$) (Figura 2.22), y los valores del CP 2 difirieron significativamente ($p = 0,0237$). Las lagunas conectadas tuvieron mayores valores del CP 2, vinculados a la mayor cobertura de *Pistia stratiotes* que las lagunas desconectadas, y menor cobertura o ausencia de *Azolla filiculoides* y *Salvinia biloba*.

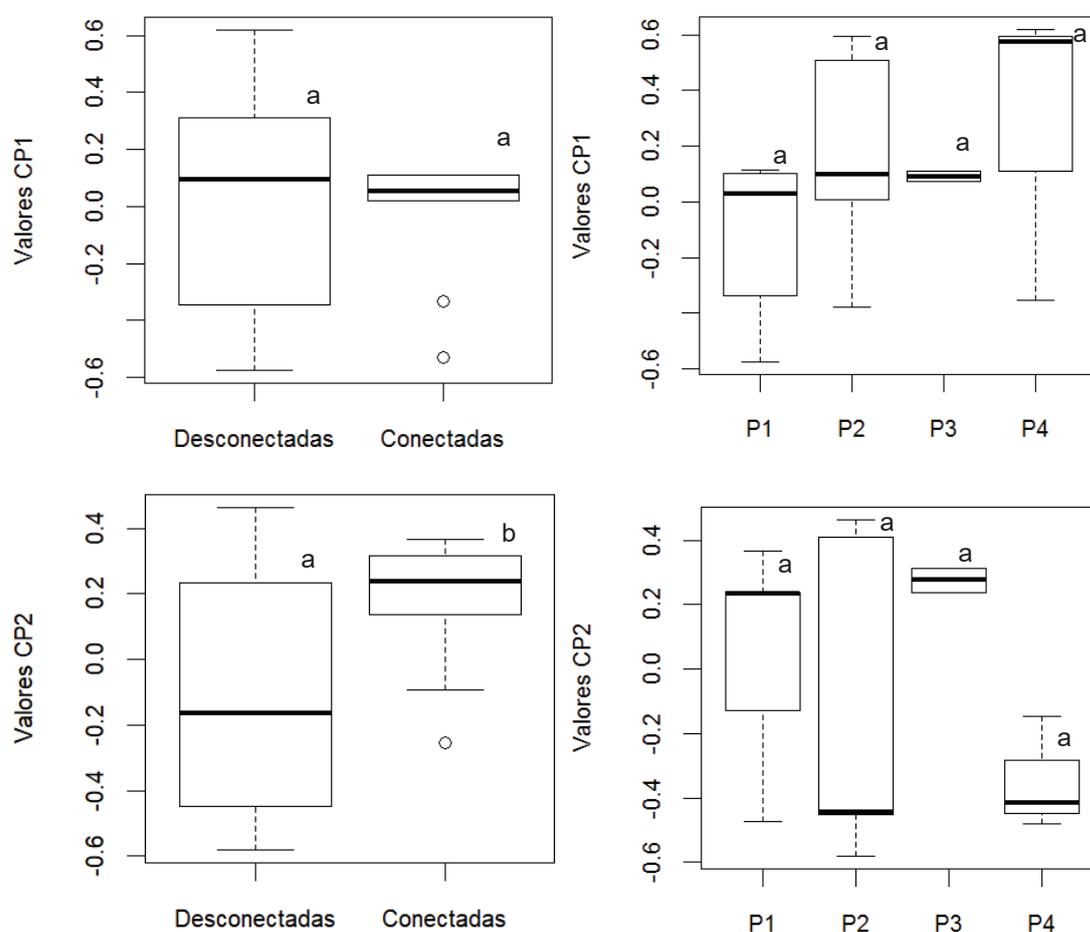


Figura 2. 22. Distribución de los valores de los componentes principales (CP 1 y CP 2) a partir de las coberturas de las especies flotantes para lagunas conectadas y desconectadas y para los patrones temporales de lagunas del pulso 2017. Distintas letras minúsculas indican diferencias significativas a un nivel de significancia de 0,05 (ANOVA seguido de test de Tukey).

En el ordenamiento de las lagunas en función de la cobertura de especies arraigadas, los dos primeros CP explicaron el 59,62 % de la varianza total (CP 1: 32,52 %; CP 2: 27,10

%) (Figura 2.23). Las especies que tuvieron una mayor relevancia en el ordenamiento fueron *Ludwigia elegans* (hacia valores negativos del CP 1), *Echinochloa polystachya* (hacia valores positivos del CP 1 y negativos del CP 2) y *Paspalum repens* (hacia valores positivos del CP 1 y del CP 2). Es decir que las lagunas se ordenaron principalmente según la abundancia relativa de estas tres especies. Se distingue un grupo de lagunas con mayor cobertura de *Echinochloa polystachya* (lagunas 37, 43, 44, 68, 289), otro grupo con mayor cobertura de *Paspalum repens* (lagunas 73, 133, 280, 296, 302) y un con mayor cobertura de *Ludwigia elegans* (lagunas 6, 117, 139, 146, 157, 164, 206, 298, 227). Por otro lado, la laguna 236 tuvo similares coberturas de *Paspalum repens* y *Ludwigia elegans* y la laguna 41, similares coberturas de *Echinochloa polystachya* y de *Ludwigia elegans*. Las lagunas 141, 167, 173 y 223 no tuvieron dominancia clara de ninguna de estas especies.

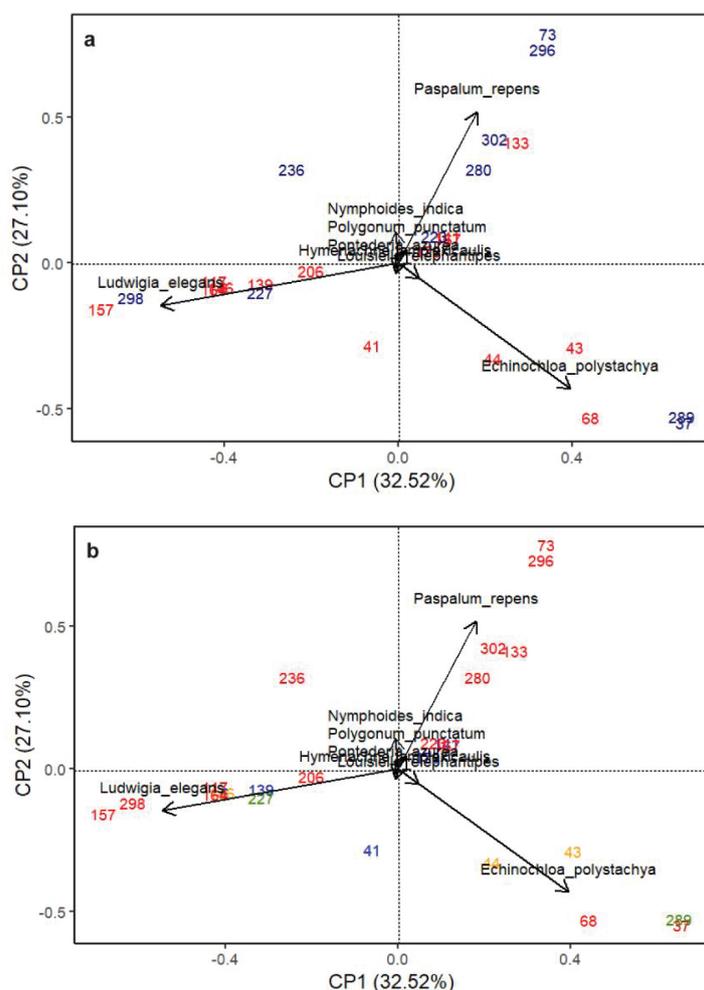


Figura 2. 23. Ordenamiento de las lagunas en relación con la cobertura de las especies arraigadas producto del Análisis de Componentes Principales. **a.** Lagunas en distinto color de acuerdo con si están o no conectadas (Azul = conectadas, Rojo = desconectadas) **b.** Lagunas en distinto color de acuerdo con el patrón temporal del pulso 2017 (P1, P2, P3, P4).

De acuerdo con el ANOVA, los valores del CP 1 y el CP 2 no difirieron significativamente entre los patrones de cobertura de lagunas del año 2017 ($p = 0,83$ y $p = 0,231$), ni entre las lagunas conectadas y desconectadas ($p = 0,17$, $p = 0,119$) (Figura 2.24). Es decir que no difirieron significativamente en cuanto a la cobertura de las especies arraigadas.

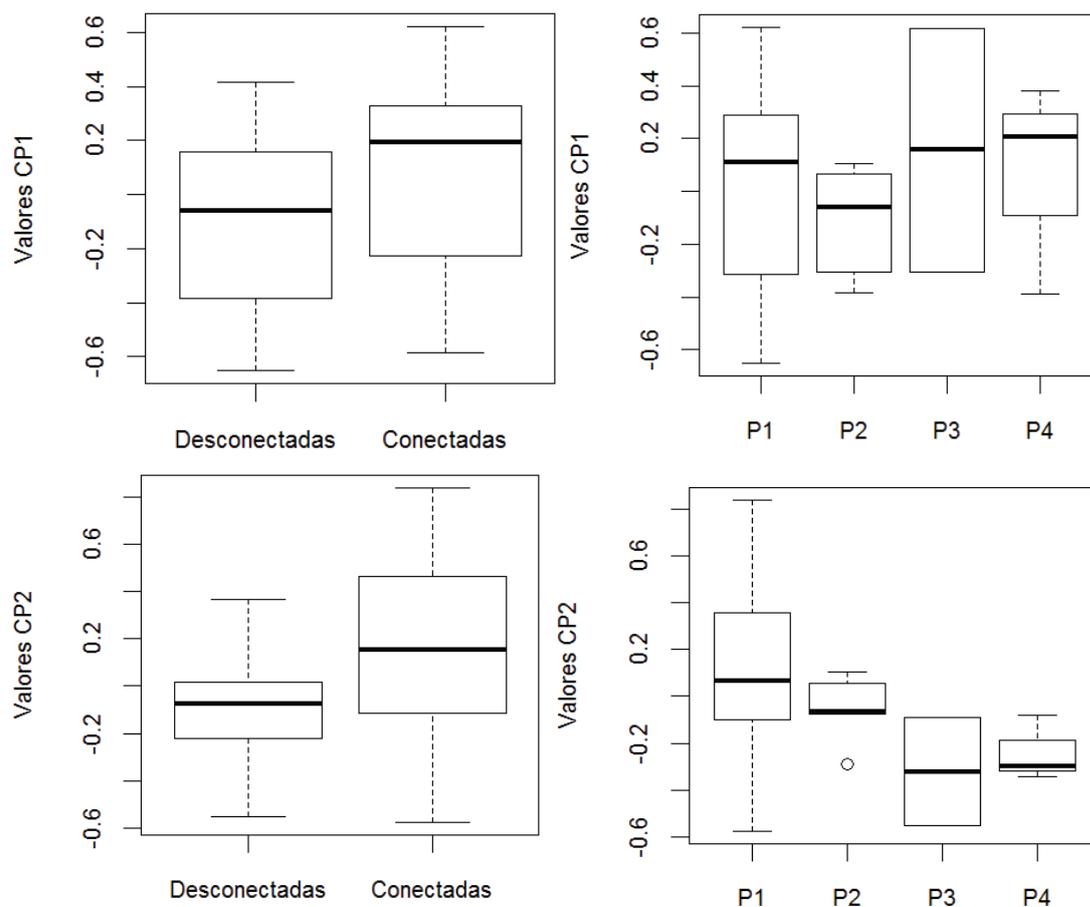


Figura 2. 24. Distribución de los valores de los componentes principales (CP 1 y CP 2) a partir de las coberturas de las especies arraigadas para lagunas conectadas y desconectadas y para los patrones temporales de lagunas del pulso 2017. No hay diferencias significativas para los valores de los componentes para lagunas conectadas y desconectadas ni para los diferentes patrones temporales del pulso 2017.

2.3.4. Comunidades de herbáceas y especies indicadoras

El método de ligamiento elegido para agrupar a las lagunas en tipos de comunidades vegetales fue el de aglomeramiento promedio, ya que tuvo la mayor correlación cofenética ($r = 0,88$, $p < 0,0001$). El nivel de corte óptimo $k = 8$ tenía un ancho de silueta promedio

máximo de 0,3628 (Figura 2.25). Se identificaron 3 especies como indicadoras de comunidades ($p < 0,05$). La especificidad de las especies indicadoras fue entre 0,8105 y 0,9925 y la fidelidad fue siempre de 1, es decir que la especie indicadora de un dado grupo estaba presente en todos los sitios que pertenecían al grupo.

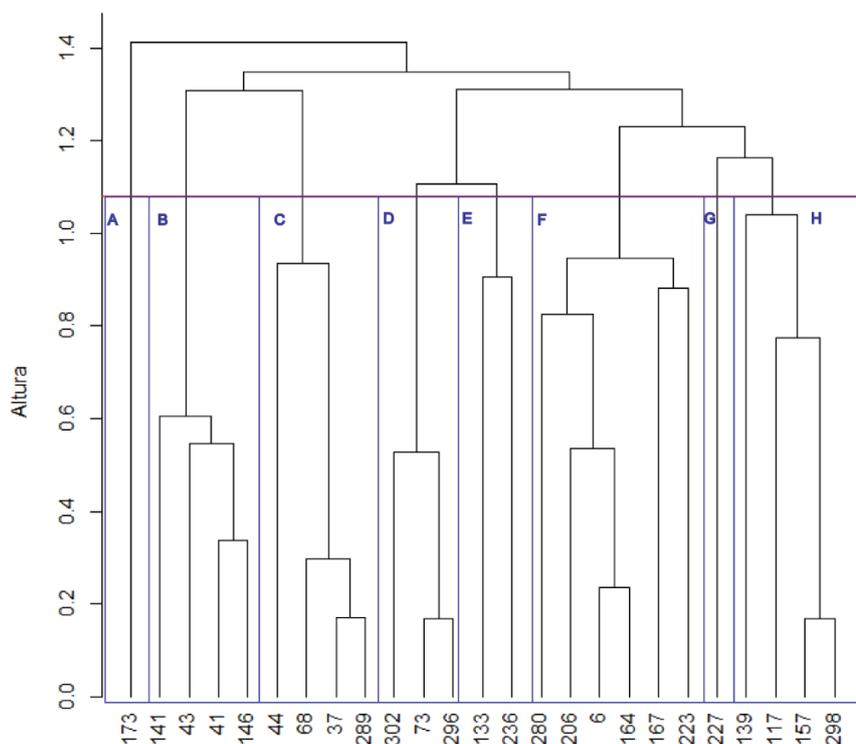


Figura 2. 25. Agrupamiento de las lagunas en comunidades vegetales a partir de un ordenamiento jerárquico realizado por el método de aglomeramiento promedio.

La comunidad A corresponde a herbáceas latifoliadas flotantes y tiene como especie indicadora a *Limnobium laevigatum* (presente en una laguna). La comunidad B corresponde a una fisonomía mixta de herbáceas flotantes, arraigadas y herbáceas gramíneas que tiene como especie dominante a *Azolla filiculoides* (presente en 4 lagunas). La comunidad C corresponde a pastizales de mediana altura que tienen como especie indicadora a *Echinochloa polystachya*, (presente en cuatro lagunas). La comunidad D corresponde a pastizales de mediana altura dominados por *Paspalum repens* (presente en 3 lagunas). La comunidad E, corresponde a una fisonomía mixta de especies gramíneas y latifoliadas flotantes, tiene como especie indicadora a *Nymphoides indica* (presente en dos lagunas). La comunidad F corresponde a praderas de herbáceas latifoliadas flotantes dominadas por *Salvinia biloba* (presente en 6 lagunas). La comunidad G, corresponde a una fisonomía mixta de especies gramíneas y latifoliadas flotantes y arraigadas, dominada por

Hymenachne amplexicaulis y *Echinochloa helodes* (presente en una laguna). La comunidad H corresponde a herbáceas latifoliadas arraigadas y flotantes dominadas por *Ludwigia elegans* (presente en cuatro lagunas). En la Figura 2.26 se presenta una imagen representativa de cada comunidad.



Comunidad A. Herbáceas latifoliadas flotantes.
Especie indicadora: *Limnobium laevigatum*.



Comunidad B. Fisonomía mixta. Especie dominante: *Azolla filiculoides*.



Comunidad C. Pastizales de mediana altura.
Especie indicadora: *Echinochloa polystachya*.



Comunidad D. Pastizales de mediana altura.
Especie dominante: *Paspalum repens*.



Comunidad E. Fisonomía mixta. Especie indicadora: *Nymphoides indica*.



Comunidad F. Herbáceas flotantes. Especie indicadora: *Salvinia biloba*.



Comunidad G. Fisonomía mixta. Especies dominantes: *Hymenachne amplexicaulis* y *Echinochloa helodes*.



Comunidad H. Herbáceas latifoliadas flotantes y arraigadas. Especie dominante: *Ludwigia elegans*.

Figura 2. 26. Fotos representativas de los tipos de comunidades vegetales definidas a partir del ordenamiento jerárquico.

2.3.5. Relación entre la vegetación, las condiciones ambientales y los patrones temporales de las lagunas

En el Análisis de Redundancia (RDA) de las especies de plantas flotantes se seleccionaron las siguientes variables ambientales: conductividad eléctrica, conexiones/perímetro y porcentaje de la laguna regularmente inundado (I_40) (Figura 2.27). El análisis RDA mostró una asociación significativa entre los ensambles de macrófitas y las variables ambientales. El primer eje (RDA 1) se encontró asociado positivamente con el número de conexiones/perímetro y negativamente con la conductividad y el porcentaje de

la laguna regularmente inundado (I_40) y el segundo eje (RDA 2) estuvo asociado positivamente con la conductividad eléctrica del agua y negativamente con el porcentaje de la laguna regularmente inundado (I_40). Las especies de macrófitas tuvieron diferente asociación con estos ejes. *Salvinia biloba* fue más abundante en sitios con alta conductividad eléctrica y menor conexiones/perímetro, *Azolla filiculoides* en sitios con mayor porcentaje de la laguna regularmente inundado (I_40) y menor relación conexiones/perímetro, *Nymphoides indica* en sitios con menor conductividad eléctrica.

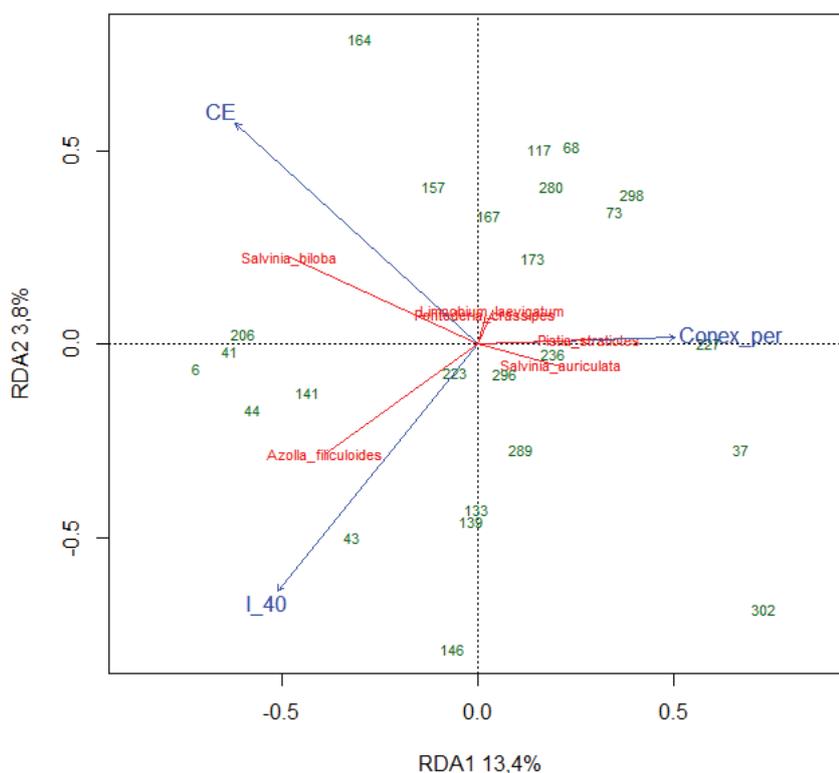


Figura 2. 27. RDA. Triplot de los datos de abundancia de especies flotantes transformados mediante transformación de Hellinger, restringidos por variables ambientales en la escala 2. Los números corresponden a lagunas, las flechas azules a las variables ambientales del agua y las flechas rojas a las especies flotantes.

Para el RDA de las especies de plantas arraigadas se seleccionaron las siguientes variables ambientales: potencial redox, número de conexiones, clorofila y perímetro (Figura 2.28). El análisis RDA mostró una asociación significativa entre los ensambles de macrófitas arraigadas y las variables ambientales. El primer eje (RDA 1) se encontró asociado negativamente con el número de conexiones, el perímetro y el potencial redox y el segundo eje (RDA 2) estuvo asociado positivamente con la clorofila, el número de conexiones y el

perímetro y negativamente con el potencial redox. Las especies de macrófitas tuvieron diferente asociación con estos ejes. *Paspalum repens* fue más abundante en lagunas con mayor perímetro y número de conexiones, *Polygonum punctatum* en lagunas con mayor potencial redox, *Echinochloa polystachya* en lagunas con mayor contenido de clorofila, *Ludwigia elegans* en lagunas con menor potencial redox, menor perímetro y número de conexiones y *Pontederia azurea* en lagunas con menor perímetro y número de conexiones.

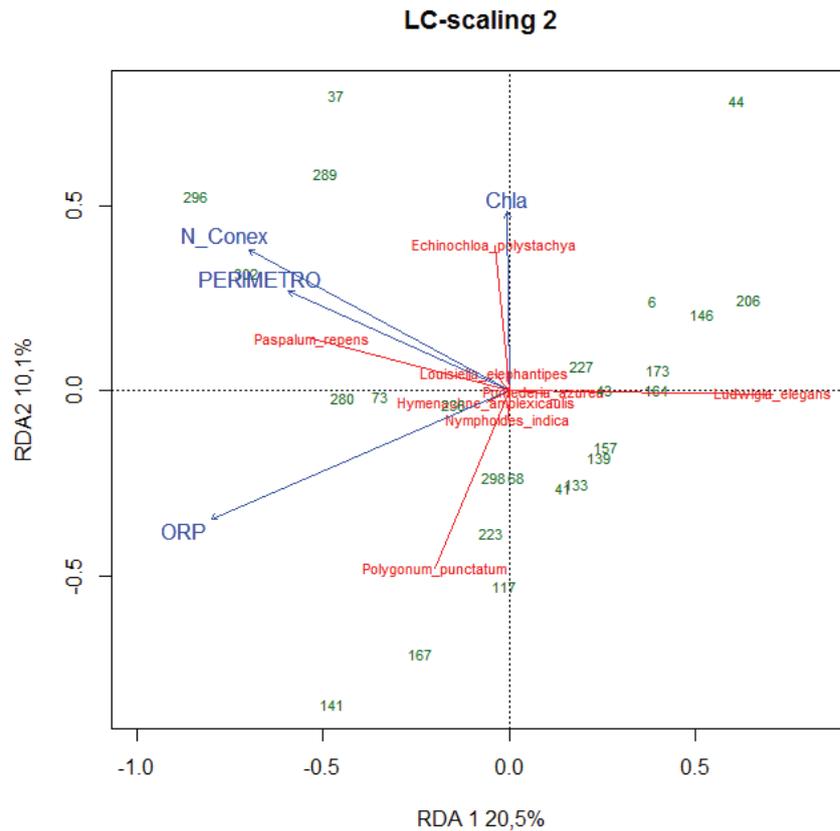


Figura 2. 28. RDA. Triplot de los datos de abundancia de especies arraigadas transformados mediante transformación de Hellinger, restringidos por variables ambientales en la escala 2. Los números corresponden a lagunas, las flechas azules a las variables ambientales del agua y las flechas rojas a las especies flotantes.

En la Tabla 2.6 se resumen los resultados de los mejores modelos lineales generalizados para los diferentes tipos de cobertura de la imagen del 15 de marzo de 2018, la más cercana a las fechas de muestreo. Los modelos que resultaron significativos explicaron entre un 30 % y un 47 % de la variabilidad en la presencia de las especies (índice Kappa, Tabla 2.6). La cobertura de vegetación total estuvo asociada en forma positiva con el porcentaje de la laguna regularmente inundado, la vegetación verde densa estuvo

asociada en forma negativa con el porcentaje de la laguna usualmente inundado y la vegetación verde y agua, estuvo asociada en forma negativa con el porcentaje de la laguna permanentemente inundado. La cobertura de agua libre turbia estuvo asociada en forma positiva con el número de conexiones y en forma negativa con el porcentaje de la laguna regularmente inundado, mientras que la cobertura de agua libre clara estuvo asociada en forma negativa con estas dos variables.

Tabla 2. 6. Modelos lineales generalizados para la cobertura de las lagunas a partir de variables morfométricas.

Cobertura	Variables explicativas	Kappa	P valor
Vegetación total	Porcentaje de la laguna regularmente inundado (+)	0,30	<0,0001
Vegetación verde densa	Porcentaje de la laguna usualmente inundado (-)	0,13	0,0321
Vegetación verde y agua	Porcentaje de la laguna permanentemente inundado (-)	0,47	0,02380
Agua libre turbia	Porcentaje de la laguna regularmente inundado (-) + Conexiones (+)	0,26	<0,0001 0,08710
Agua libre clara	Porcentaje de la laguna regularmente inundado (-) + Conexiones (-)	0,24	0,00476 0,02201

En la Tabla 2.7 se resumen los resultados de los mejores modelos lineales generalizados (en su mayoría univariados) para la presencia de las especies *Azolla filiculoides*, *Ludwigia elegans*, *Paspalum repens*, *Polygonum punctatum* y *Salvinia biloba*. Para las especies *Echinochloa polystachya*, *Pistia stratiotes*, *Pontederia azurea* y *Salvinia auriculata* las variables explicativas medidas en este estudio no permitieron explicar significativamente su presencia. Los modelos que resultaron significativos para el resto de las especies explicaron entre un 50 % y un 68 % de la variabilidad en la presencia de las especies (índice Kappa, Tabla 2.7). La conductividad eléctrica del agua tuvo un aporte significativo positivo y la materia orgánica un aporte negativo en la presencia de *Azolla filiculoides*. El contenido de nitrato en agua, el potencial redox y la profundidad del agua estuvieron asociadas positivamente con la presencia de *Paspalum repens*, mientras que el nitrato del suelo y el amonio del agua estuvieron asociados negativamente. El potencial redox estuvo asociado negativamente con la presencia de *Ludwigia elegans* y la conductividad eléctrica estuvo asociada positivamente con la presencia de *Salvinia biloba*.

El patrón del pulso 2017 no aportó de forma significativa a ninguno de los modelos presentados en la Tabla 2.7.

Tabla 2. 7. Modelos lineales generalizados para la presencia de especies a partir de variables ambientales.

Especie	Variables explicatorias	Kappa	P valor
<i>Azolla filiculoides</i>	MO sedimento (-) + CE agua (+)	68%	0,0311 0,0333
<i>Echinochloa polystachya</i>	-	-	-
<i>Ludwigia elegans</i>	ORP (-)	65%	0,0288
<i>Paspalum repens</i>	NO ₃ ⁻ agua (+). ORP(+). NH ₄ ⁺ agua (-). NO ₃ ⁻ sedimento (-). Altura agua (+).	68% 61% 59% 58% 54%	0,0265 0,0278 0,0434 0,0418 0,0269
<i>Pistia stratiotes</i>	-	-	-
<i>Polygonum punctatum</i>	-	-	-
<i>Pontederia azurea</i>	-	-	-
<i>Salvinia auriculata</i>	-	-	-
<i>Salvinia biloba</i>	CE agua (+)	50%	0,0436

2.4. Discusión

Se encontraron dos grupos principales de lagunas en función de las características del agua: lagunas turbias y lagunas claras. La mayoría de las lagunas claras se encuentran desconectadas de los cursos de agua y por el contrario las lagunas turbias se encuentran conectadas a los mismos. Esto es esperable porque ingresa el agua desde los cauces principales con altas concentraciones de sedimentos en suspensión (Drago, 2007). Sin embargo, se observa también la existencia de un continuo de diferentes estados de laguna dentro de cada grupo. Todas las lagunas turbias relevadas tuvieron turbidez inorgánica. En las campañas realizadas no se encontraron lagunas turbias orgánicas (con presencia dominante de fitoplancton) aunque en relevamientos extensivos posteriores sí se observó una laguna de dichas características. La falta de lagunas dominadas por fitoplancton es esperable ya que por un lado la turbidez no es favorable para el crecimiento del fitoplancton (Zalocar de Domitrovic et al., 2007) y por el otro lado en las lagunas vegetadas se establece una competencia por la luz y nutrientes con las macrófitas, que no favorece el desarrollo

del fitoplancton (Scheffer et al., 1993). Los diferentes patrones de cobertura de las lagunas no presentaron diferencias claras en cuanto a las condiciones fisicoquímicas del agua y los sedimentos. Solo el patrón 3, en el que la vegetación fue la cobertura dominante durante todo el pulso, difirió significativamente en algunas de sus condiciones fisicoquímicas respecto de los demás patrones.

De acuerdo con las conductividades y los sólidos totales disueltos, en todos los casos menores a $0,5 \text{ mS.cm}^{-1}$ y 500 mg.l^{-1} respectivamente, todas las lagunas se consideran sistemas de agua dulce (Hammer, 1981). El rango en el que se encontraron las conductividades ($0,08\text{-}0,133 \text{ mS.cm}^{-1}$) fue similar al encontrado dentro de la planicie de inundación en el Bajo Delta ($0,110\text{-}0,145 \text{ mS.cm}^{-1}$) (Villar et al., 1998) y levemente menor al encontrado en una laguna del Bajo Delta ($0,137 \pm 22 \text{ mS.cm}^{-1}$) (Villar et al., 1996). Considerando sólo la concentración de clorofila como criterio para clasificar el estado trófico (OECD, 1982) la mayor parte de las lagunas (16) fueron ultraoligotróficas a mesotróficas, 6 las lagunas fueron eutróficas y 3 fueron hipertróficas. Estos valores son similares a los encontrados en otros estudios en lagunas en el Bajo Río Paraná, donde las lagunas fueron mesotróficas (Izaguirre et al., 2001) y en el Paraná Medio donde las lagunas fueron de oligotróficas a mesotróficas (Mayora et al., 2013).

Las lagunas turbias presentaron mayores concentraciones de nitrato, de oxígeno disuelto, de sólidos en suspensión y mayor potencial redox. La mayoría de estas lagunas presentaron al menos una conexión permanente con un curso de agua. La entrada de agua permanente aportaría elevados contenidos de material en suspensión y nutrientes y elevaría los valores de oxígeno disuelto, generando condiciones oxidantes (mayor potencial redox) y una mayor presencia del nitrógeno en forma nitrato (forma oxidada del nitrógeno). Los elevados contenidos de sólidos en suspensión estarían asociados a las entradas de aguas del río Paraná, que tienen alta concentración de material suspendido debido principalmente a las contribuciones del río Bermejo (Amsler et al., 2007). Además, los ríos pueden funcionar como fuente de nutrientes, lo que explica la alta productividad dentro de las planicies de inundación (Junk et al., 1989; Maine et al., 2004).

Las lagunas claras, en cambio, presentaron mayores contenidos de amonio, menor potencial redox, menores concentraciones de oxígeno disuelto, de nitrato y de sólidos en suspensión y menores valores de pH que las lagunas turbias. La mayoría de estas lagunas estuvieron desconectadas de los cursos de agua. Algunas de estas características coinciden con lo encontrado por Villar et al. (1996,1998) y Maine et al. (2004) en humedales

de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná y del Paraná Medio respectivamente. Estos autores reportan una disminución desde el agua del río hacia la planicie de la concentración de nitrato en agua, del oxígeno, del pH y del material en suspensión.

La disminución del material en suspensión indica importantes tasas de sedimentación. El material en suspensión puede quedar atrapado por el sistema de raíces de las macrófitas o quedar depositado en el fondo de las lagunas (Bonetto et al., 1994). La disminución del oxígeno y del pH en las lagunas claras puede deberse a las altas tasas de metabolismo heterotrófico asociadas a la presencia de macrófitas, a la disminución en el intercambio agua-aire producto de la cobertura de vegetación y a los procesos de descomposición de la vegetación (Villar et al., 1998; Maine et al., 2004). En relación con el oxígeno disuelto, la productividad neta de las algas y las plantas vasculares sumergidas debe ser baja en comparación con la suma de los procesos que lo consumen. La disminución del oxígeno se produce principalmente en la limnofase y en el comienzo de la fase de inundación (Ezcurra de Drago et al., 2007). Respecto al pH, la respiración de las raíces de las macrófitas emergentes provee un 40 % del CO₂ disuelto en el agua, lo que lleva a una acidificación en la misma (Hamilton et al., 1995). Además, en la descomposición anóxica de la materia orgánica se liberan ácidos orgánicos que pueden contribuir a la disminución del pH observada.

Por otro lado, en las lagunas desconectadas los fenómenos de degradación de la materia orgánica vegetal aportarían a la liberación de nitrógeno en forma de amonio y a la generación de condiciones reductoras (bajos valores de potencial redox). Altas concentraciones de amonio y bajas concentraciones de nitratos han sido reportadas para una laguna en el Bajo Río Paraná en el momento en que las aguas se tornan de color oscuro (Bonetto et al., 1994), lo que puede deberse a la liberación del amonio producto de la mineralización de la materia orgánica. Finalmente, al igual que lo encontrado por Maine et al. (2004) no se observó el enriquecimiento en el contenido de fósforo en el agua reportado por otros autores en lagunas someras asociado a la liberación del fósforo del sedimento adsorbido a las fracciones de óxidos de hierro, del fósforo unido al calcio y del fósforo asociado a las fracciones más lábiles de la materia orgánica. (Villar et al., 1996, 1998; Søndergaard et al., 2001). Esto podría deberse a que en estas lagunas no había una completa depleción del oxígeno disuelto en el momento del muestreo.

Los sedimentos de todas las lagunas presentaron valores de pH ligeramente ácidos (pH ~ 4,9), texturas principalmente franco-arcillo-limosas y valores de materia orgánica

cercanos al 2%. Las características fisicoquímicas de los sedimentos de las lagunas conectadas se diferenciaron significativamente de las lagunas desconectadas. El pH fue mayor en las lagunas conectadas y el nitrato fue menor. El mayor contenido de nitrato en los sedimentos de las lagunas desconectadas estaría asociado con los ciclos sucesivos de producción y descomposición de la materia orgánica, que causarían una retención de nitrógeno a largo plazo en el material del fondo y una disminución de la concentración de nitrógeno en el agua (Villar et al., 2001). Se ha encontrado que, en humedales vegetados del Bajo Río Paraná, el nitrógeno en los sedimentos es cuatro veces mayor que el que carga el material suspendido en el río (Bonetto et al., 1994). Las lagunas de la planicie entonces pueden funcionar como trampas o sumideros de nutrientes a largo plazo.

Con respecto a las características granulométricas del sedimento se observa un predominio de las fracciones de limo y la arcilla en todas las lagunas, sin diferencias entre lagunas conectadas y desconectadas ni entre patrones temporales del pulso 2017. Las inundaciones en el Bajo Río Paraná son muy lentas, el nivel del agua sube pocos centímetros por día y las aguas transportan una gran cantidad de sedimentos finos en suspensión (principalmente arcillas y coloides) (Iriondo, 2004). Estas condiciones de baja energía favorecen la decantación de partículas finas (Marcomini et al., 2018). No se observaron las diferencias en la composición granulométrica de los sedimentos de lagunas con diferente tipo de conexión reportadas por Ezcurra de Drago et al. (2007) en lagunas del Paraná Medio y los porcentajes de arena en las lagunas fueron muchos menores que los hallados en esos sistemas.

El patrón 3 de cobertura del año 2017 difirió significativamente en cuanto a las características fisicoquímicas del agua y del sedimento de los demás patrones analizados. En este patrón las lagunas permanecieron cubiertas de vegetación a lo largo de todo el pulso y a su vez tuvieron una importante cobertura de vegetación seca. La vegetación seca podría representar al área periférica de la laguna que permanece sin agua libre. Las lagunas con este patrón tuvieron mayores concentraciones de sólidos suspendidos totales y nitrato en agua y mayores valores de pH y concentraciones de fósforo en los sedimentos que las lagunas de los demás patrones. Cabe señalar que las lagunas con este patrón se encuentran conectadas con un curso de agua que sale desde el río Paraná, en una posición particular en la curva de este río que sugiere una facilitación en la entrada de agua, lo cual podría explicar sus características distintivas de las lagunas de los demás patrones.

Con respecto a la composición de especies de macrófitas, los ensamblajes relevados fueron, en general, similares a los registrados en lagunas del Paraná Medio (Sabattini et al., 1983; Schneider et al., 2015). La vegetación en las lagunas del área de estudio tuvo una baja diversidad específica (diversidad alfa), dada tanto por una baja riqueza como por la dominancia de una o pocas especies en cada laguna (el número de especies dominantes por sitio fue de acuerdo con el número de Hill de $2,3 \pm 1,3$). El número máximo de especies por laguna (15 especies) fue menor al encontrado por Schneider et al. (2015) en 23 lagunas del Paraná Medio (23 especies) así como el total de especies registradas en todas las lagunas (diversidad gamma) (34 vs 67 especies). Cabe destacar en el trabajo de Schneider et al. (2015) el número de censos de vegetación realizados por laguna fue mayor que en esta tesis. Dada la difícil accesibilidad a las lagunas de la zona de estudio en la presente tesis no fue posible realizar un mayor número de censos por laguna. En futuros estudios sería interesante aumentar la cantidad de censos distribuidos en diferentes áreas de la laguna o utilizar otras alternativas, como vehículos aéreos no tripulados, para tener un mejor conocimiento de la vegetación de las lagunas.

La fuerte dominancia de pocas especies por laguna coincide con lo descrito para las comunidades de la planicie de inundación en el Paraná Medio (Franceschi et al., 1985) y en el Bajo Río Paraná (Morandeira & Kandus, 2015). Algunas de las especies más comunes en el área de estudio como *Ludwigia elegans*, *Salvinia biloba* y *Echinochloa polystachya* suelen ocurrir en stands monoespecíficos (Day & Davies, 1986; Gallardo et al., 2017). No se observaron diferencias entre grados de conectividad ni entre patrones del pulso 2017 en la riqueza y diversidad de especies. Schneider et al. (2015) tampoco encontraron una relación entre la conectividad y la riqueza de especies, aunque encontraron una cierta tendencia a un menor número de especies en canales secundarios en comparación con lagunas, que atribuyen a una mayor velocidad del agua en los canales.

La diversidad beta en general es intermedia. En general las lagunas de la zona de estudio tienen muchas restricciones, por las inundaciones periódicas, por las bajas concentraciones de oxígeno en aquellas lagunas desconectadas, por la velocidad de la corriente en las conectadas, entre otras. Por ello, las especies que pueden pasar los filtros ambientales son pocas y, de acuerdo a la teoría de las reglas de ensamble y respuesta de Keddy (1992) no es esperable un recambio completo de especies en las lagunas dentro de un paisaje de humedales. Sin embargo, la diversidad beta entre lagunas conectadas y

desconectadas fue mayor que la diversidad beta dentro de las lagunas desconectadas y dentro de las lagunas conectadas (aunque esta última no significativa).

La abundancia de las especies flotantes y arraigadas difirió entre lagunas conectadas y desconectadas y no difirió entre lagunas con diferente patrón temporal. Lagunas con el mismo patrón pueden ser colonizadas con diferentes comunidades de vegetación. Las especies flotantes *Salvinia biloba* y *Azolla filiculoides* fueron más abundantes en lagunas desconectadas y *Pistia stratiotes* en lagunas conectadas. La abundancia de especies arraigadas entre lagunas conectadas y desconectadas difirió en el caso de *Paspalum repens*, que fue mayor para lagunas conectadas, y de *Ludwigia elegans*, que fue mayor en las desconectadas.

Si bien hay una similitud en la composición del ensamble de especies presentes en lagunas conectadas y no conectadas, se observa que algunas de las especies “raras” (presentes en menos de tres lagunas) estuvieron presentes solo en lagunas conectadas o desconectadas. Por ejemplo, las especies *Victoria cruziana* (irupé), de gran importancia paisajística, y *Luziola peruviana*, una gramínea importante en la dieta del ganado (Pereira et al., 2003), estuvieron presentes sólo en lagunas desconectadas. Muchas especies raras son especialistas y requieren condiciones particulares para poder desarrollarse (Spitale, 2012), por ello tanto las lagunas desconectadas como conectadas, con sus características particulares, podrían contribuir favorablemente al establecimiento de estas especies.

Para explicar la abundancia de las especies arraigadas y de especies flotantes hicieron falta diferentes combinaciones de variables. Las variables porcentaje de la laguna regularmente inundado, conductividad eléctrica y el número de conexiones/ perímetro fueron determinantes en la composición de las especies flotantes, mientras que el número de conexiones, el perímetro, la concentración de clorofila y el potencial redox lo fueron para las especies arraigadas. Las variables del sedimento no parecieron factores determinantes para la composición del ensamble de macrófitas. La gran cantidad de variabilidad que no fue explicada en los datos de abundancia y presencia de especies puede deberse a la alta plasticidad de muchas de las macrófitas, que produce una amplia superposición de nichos (Trempe, 2007).

En relación con el estudio de las variables particulares que determinan la presencia de las especies, se observa que *Azolla filiculoides* está asociada a lagunas con mayor conductividad eléctrica y menor porcentaje de materia orgánica en el sedimento y que es más abundante en lagunas desconectadas y con mayor porcentaje de la laguna

regularmente inundado (es decir en lagunas con una mayor área que no está inundada de forma permanente). Esta es una especie flotante libre con una amplia distribución geográfica, que habita por lo general aguas tranquilas con poca corriente. Marchetti y Scarabotti (2016), reportaron una cobertura máxima de esta especie durante el período de aislamiento de las lagunas (limnofase), donde detectaron un aumento en la conductividad asociado a una disminución del tamaño de las lagunas. Además, esta especie puede asociarse en forma simbiótica con la bacteria fijadora de N₂ *Anabaena azollae*, lo que permitiría a esta especie crecer en hábitats nutricionalmente pobres en los que otras especies no podrían establecerse.

La presencia de *Salvinia biloba* también estuvo asociada positivamente con la conductividad eléctrica y fue más abundante en lagunas desconectadas. Monção et al. (2012) encontraron en lagunas del Paraná Superior que las especies del género *Salvinia* estaban presentes principalmente en lagunas desconectadas, en efecto, es la única especie flotante libre que encontraron estos autores en este tipo de lagunas. Marchetti y Scarabotti (2016), por el contrario, encuentran una mayor asociación de esta especie con una menor conductividad y con el período de conexión de las lagunas en el Paraná Medio.

Paspalum repens, estuvo presente en lagunas de mayor perímetro y número de conexiones y fue más abundante en sitios con mayor altura del agua, mayores contenidos de nitrato en agua, mayores valores de potencial redox, menores concentraciones de amonio en agua y menores concentraciones de nitrato en sedimentos. Es decir que la especie estuvo presente en lagunas turbias, conectadas y de mayor tamaño. Esta es una especie que suele crecer en las márgenes de las lagunas, arroyos y ríos y que puede formar extensas masas vegetales flotantes (Sabattini, 1985; Malvárez, 1997), y como ya fue mencionado suele ser indicadora de conectividad (dos Santos & Thomaz, 2007; Schneider et al., 2015).

La presencia de *Ludwigia elegans* estuvo asociada a un menor potencial redox del agua y su cobertura fue mayor en lagunas con un menor número de conexiones. Las especies del género *Ludwigia* crecen favorablemente en aguas estancadas o con baja velocidad de corriente (Hussner, 2010).

2.5. Conclusiones

Las lagunas estudiadas fueron heterogéneas en las características fisicoquímicas del agua, de los sedimentos, los aspectos morfométricos y en el patrón de coberturas del pulso 2017. La conectividad de las lagunas a los cursos de agua tiene una alta importancia en la determinación de las características fisicoquímicas de las aguas y sus sedimentos, así como en la ocurrencia y dominancia de algunas de las especies, pero no en los distintos componentes de la diversidad (**H2**) (e.g. *Azolla filiculoides*, *Ludwigia elegans* y *Salvinia biloba* fueron más abundantes en lagunas desconectadas, y *Paspalum repens*, en lagunas conectadas). La forma en la que las coberturas de las lagunas cambian a lo largo de todo el pulso no fue determinante de las características fisicoquímicas ni de la composición y abundancia de las especies de las comunidades presentes en ellas (**H1**). Solo un grupo de lagunas, aquellas que permanecieron vegetadas a lo largo de todo el pulso anterior y que se encuentran conectadas con un curso de agua que sale desde el río Paraná y en una posición particular en la curva de este río que sugiere una facilitación en la entrada de agua, presentaron condiciones fisicoquímicas diferentes.

Las lagunas claras, cuando las aguas del río no están en fase de desborde y el agua circula encauzada en los cursos de agua, responderían principalmente a una dinámica de ciclado interno de nutrientes. Las lagunas turbias, conectadas a cursos de agua en forma permanente, están sujetas a cambios más drásticos, sobre todo en las características fisicoquímicas del agua, y se encuentran afectadas por el aporte regular de nutrientes y material en suspensión de los cursos de agua. Además del grado de conectividad, los factores abióticos más importantes asociados con la composición de los ensamblajes de macrófitas fueron la conductividad eléctrica, la concentración de clorofila, el potencial redox del agua, el grado de permanencia del agua en la laguna y el perímetro. En este trabajo se hizo énfasis en la heterogeneidad ambiental en el espacio en condiciones de relativa homogeneidad geomorfológica, pero en próximos estudios sería interesante monitorear la dinámica de la vegetación a lo largo de todo el pulso y en pulsos de diferente intensidad, así como también contrastar la dinámica en lagunas pertenecientes a diferentes contextos geomorfológicos.

Capítulo 3. Rasgos funcionales de las plantas en las lagunas someras de la planicie de inundación y condiciones ambientales en que se desarrollan

En este capítulo se clasifican los tipos funcionales de plantas de las 25 lagunas muestreadas. Para esto se midieron y recopilaron diez rasgos funcionales en las poblaciones de plantas dominantes de cada laguna. Se describen los tipos funcionales de plantas y se analiza su presencia y abundancia en relación con las condiciones ambientales de cada laguna. Se describe la variabilidad interespecífica e intraespecífica para cada rasgo. Para cada laguna también se presenta la diversidad funcional y los promedios ponderados de los rasgos funcionales continuos y la relación entre estos y las condiciones ambientales, la conectividad con cursos de agua y el patrón temporal de coberturas del pulso 2017.

3.1. Introducción

Un enfoque complementario al de la ecología de comunidades tradicional, en el que se describe una comunidad en términos de las poblaciones que la componen y sus abundancias, es el de las reglas de ensamble y respuesta desarrollado por Keddy (1992). Según el modelo de las reglas de ensamble el ambiente funciona como un filtro que selecciona qué conjunto de especies del pool regional va a ocurrir en un determinado ambiente de acuerdo con los rasgos de las especies. El ambiente selecciona aquellas especies con combinaciones de valores de rasgos que son aptas para las condiciones específicas de ese ambiente y elimina aquellas especies que no las tienen. Las reglas de ensamble especificarán qué conjunto de valores de rasgos (y por lo tanto de especies que los contengan) serán filtrados y cuáles sobrevivirán al filtro. Las reglas de respuesta especificarán cómo responderá un conjunto inicial de especies cuando una condición ambiental se modifique. En el caso de las reglas de respuesta, a diferencia de las reglas de ensamble, a partir del conjunto de especies presentes se podrá predecir cómo las especies responderán a la perturbación (por ejemplo, al fuego o a la inundación). El modelo de reglas de ensamble y respuesta permitiría realizar predicciones precisas de qué especies serían encontradas bajo un conjunto específico de condiciones ambientales y cuáles podrían ser los estados futuros de las comunidades. Este modelo es análogo en cierto punto a los procesos de evolución a través de la selección natural pero los filtros no operan sobre los genotipos sino sobre los rasgos.

Se define como rasgo (*trait* en inglés) a “cualquier carácter morfológico, fisiológico o fenológico que puede medirse a nivel de un individuo, ya sea en una célula o nivel de todo el organismo, sin referirse al ambiente o a cualquier otro nivel de organización” (Violle et

al., 2007). Estos autores también definen que un rasgo funcional es aquel que “impacte indirectamente en el fitness a través de sus efectos en el crecimiento, la reproducción y la supervivencia”. En relación con esto, una posible clasificación de los rasgos funcionales es en rasgos duros y rasgos blandos (Hodgson et al., 1999). Los rasgos duros son aquellos que capturan directamente una función de interés pero que son difíciles o caros de medir. En cambio, los rasgos blandos están relacionados con las funciones y son más fáciles y menos costosos para medir. Por ejemplo, la tasa potencial de crecimiento relativo (un rasgo duro) está relacionada positivamente con el área foliar específica (un rasgo blando). También es común la clasificación en rasgos de efecto y rasgos de respuesta. Los rasgos de respuesta son aquellos asociados con la respuesta de las plantas a factores ambientales como los recursos y las perturbaciones y los rasgos de efecto aquellos que determinan los efectos de las plantas en las funciones del ecosistema (Díaz & Cabido, 2001; Lavorel & Garnier, 2002). En particular los rasgos de las especies dominantes de una comunidad son los que tendrán un mayor efecto en los procesos ecosistémicos (Lepš et al., 2011). Los mejores rasgos para medir serán aquellos que aportan la mayor información posible desde el punto de vista ecológico, que pueden ser medidos fácilmente y a un costo bajo para un número representativo de individuos de acuerdo a los objetivos particulares de cada investigación (Cornelissen et al., 2003).

Para una misma especie los rasgos, ya sean continuos o categóricos, pueden mostrar diferentes valores o categorías a lo largo de un gradiente ambiental o a lo largo del tiempo. Incluso los rasgos que son considerados inherentes a una especie pueden modificarse con las condiciones ambientales (por ejemplo, la capacidad de fijar nitrógeno se inhibe a altas concentraciones de nitrógeno en el suelo) (Violle et al., 2007). La variabilidad intraespecífica puede estar dada por la variación genotípica y/o por la plasticidad fenotípica de las especies (Garnier et al., 2001). En la bibliografía a menudo se trabaja con un valor promedio por especie para cada rasgo, ignorando el componente de la variabilidad intraespecífica. Ello se sustenta bajo el supuesto y la evidencia de numerosos trabajos de que la variabilidad interespecífica en los valores de los rasgos es generalmente mayor que la variabilidad intraespecífica (Garnier et al., 2001; Kazakou et al., 2013; Morandeira & Kandus, 2016). Sin embargo, la importancia de la variabilidad intraespecífica para la respuesta a los disturbios y el funcionamiento del ecosistema ya ha sido ampliamente descrita y es de particular importancia para las plantas acuáticas (Cornwell & Ackerly, 2009; de Bello et al., 2011; Lepš et al., 2011; Carmona et al., 2016). Se considera que las plantas acuáticas tienen una capacidad muy alta para ajustar los valores de sus rasgos a las variaciones en el ambiente,

como consecuencia de las frecuentes fluctuaciones ambientales de los ambientes acuáticos (por ejemplo, en el nivel del agua) (Henriot et al., 2019).

No todas las combinaciones de valores de rasgos funcionales son posibles. Los valores que pueden tomar los rasgos, en particular los foliares, reflejan, por ejemplo, un compromiso entre una rápida adquisición de los recursos (alto contenido de nitrógeno foliar y alta área foliar específica) y la conservación de los recursos en tejidos bien protegidos (alto espesor y resistencia física foliar) (Grime et al., 1997; Díaz et al., 2004). Díaz et al. (2016) analizaron la variación conjunta de seis rasgos críticos para el crecimiento, la supervivencia y la reproducción en una base de datos de 46.085 plantas vasculares. Estos autores hallaron que la ocupación del espacio de los rasgos está fuertemente concentrada, lo que indica compromisos entre diferentes aspectos de la biología vegetal y que son pocas las combinaciones de rasgos que son evolutivamente viables en la biósfera terrestre actual. Wright et al., (2004) identificaron a una escala global el espectro de economía foliar (*leaf economics spectrum* es el término en inglés), que describe qué combinaciones de características químicas, estructurales y fisiológicas de las hojas son posibles. El espectro va desde especies con un retorno lento a rápido de las inversiones en nutrientes y materia seca en las hojas, y opera en forma bastante independiente de la forma de crecimiento, los biomas y los tipos funcionales de plantas. Esta generalidad reflejaría que la selección natural eventualmente erradica las estrategias de inversión de recursos en las hojas que no son económicamente competitivas.

Para caracterizar la diversidad funcional de la vegetación existen dos formas principales, compatibles entre sí (Casanoves et al., 2011): la distinción de tipos funcionales de plantas y el cálculo de índices de diversidad. La diversidad funcional es el valor y rango que toman los rasgos en un determinado ensamble de especies o en un ecosistema (Díaz & Cabido, 2001). Se encuentra estrechamente relacionada con los procesos ecosistémicos ya que afecta la dinámica de recursos en el ecosistema a corto plazo y la estabilidad del ecosistema a largo plazo (Díaz & Cabido, 2001). La diversidad funcional se considera incluso más importante que el número de especies presentes en un sitio para los procesos ecosistémicos. Los valores y modalidades de los rasgos que presentan las plantas más abundantes de un sitio reflejan claramente cuáles fueron los factores selectivos más importantes y determinan fuertemente la magnitud, tasa y dirección de los procesos ecosistémicos (Díaz et al., 2002). Por ejemplo, en ambientes con bajas concentraciones de nutrientes las especies dominantes tienen un crecimiento más lento, usan nutrientes en

forma conservadora y producen restos con muchos metabolitos secundarios, lo que disuade el ataque de herbívoros y descomponedores (Hobbie, 1992). Por todo ello, las tasas de ciclado de nutrientes serán mucho más lentas que en ambientes con altas concentraciones de nutrientes, donde dominan especies de crecimiento rápido. Además de caracterizar la diversidad funcional, tanto el enfoque de clasificación en tipos funcionales de plantas como el cálculo de índices de diversidad funcional se pueden utilizar para evaluar la respuesta de las plantas a las condiciones ambientales.

Para definir Tipos Funcionales de Plantas (TFP) se agrupan las especies en función de los valores o categorías de un conjunto de rasgos funcionales (Defries et al., 1994; Noble & Gitay, 1996; Ustin & Gamon, 2010). Los TFP pueden definirse como conjuntos de plantas que presentan similares respuestas a las condiciones ambientales y/o tienen similares efectos en los procesos ecosistémicos dominantes (Díaz & Cabido, 2001). Se han definido tipos funcionales de respuesta y tipos funcionales de efecto, de acuerdo a los rasgos (de respuesta o de efecto) que se use para clasificarlos (Lavorel & Garnier, 2002). Los tipos funcionales de respuesta son aquellos grupos de especies de plantas que responden de manera similar al ambiente y los tipos funcionales de efecto son aquellos grupos de plantas que tienen similares efectos en los procesos ecosistémicos dominantes. Algunas de las ventajas de la clasificación en TFPs es que se puede comparar entre floras y comunidades muy diferentes y resumir la diversidad de especies en un número menor de grupos con comportamiento más o menos predecible ante determinados factores ambientales (Boutin & Keddy, 1993). Su caracterización contribuye a entender las relaciones entre biodiversidad, factores abióticos y funciones ecosistémicas, de una manera que las clasificaciones taxonómica y filogenética por sí solas, no hacen (Díaz et al., 2002). Resulta importante destacar que, a diferencia de las clasificaciones taxonómicas o filogenéticas, en el enfoque funcional los organismos no se encuadran en categorías fijas, sino que estas varían de acuerdo con los objetivos de la investigación.

En relación con los índices de diversidad funcional, a diferencia del enfoque de identificación de TFPs, permiten expresar la diversidad funcional en forma continua. Entre los primeros índices usados en los primeros estudios de diversidad funcional están los índices de diversidad de atributos funcionales propuestos por Walker et al. (1999) y el índice de diversidad de diversidad funcional de Petchey y Gaston (2002). En forma posterior se han propuesto otros índices que miden diferentes propiedades de la diversidad funcional, que toman en cuenta la abundancia relativa de las especies de una comunidad y que

pueden estar basados en un solo rasgo o en múltiples rasgos (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Laliberté & Legendre, 2010).

El abordaje del componente funcional de la vegetación ha sido llevado a cabo principalmente en los sistemas terrestres y menos a menudo en ambientes de humedales o acuáticos. van der Valk (1981) identificó 12 tipos básicos de historia de vida en plantas de humedales de agua dulce a partir de tres rasgos funcionales clave (la vida útil de la planta, la longevidad del propágulo y los requisitos de establecimiento del propágulo) y desarrolló un modelo para predecir el estado futuro de las especies de las distintas estrategias frente a cambios en las condiciones ambientales. Kautsky (1988) evaluó la teoría C-S-R (Grime, 1977) en macrófitas y propuso un nuevo esquema de estrategias cuadrado, donde además de ruderales y competidoras hay dos tipos diferentes de tolerantes al estrés (atrofiadas y acumuladoras de biomasa). En relación con la germinación y el establecimiento de las plantas de humedal Shipley y Parent (1991) estudiaron los atributos de germinación (tiempo de retraso, tasa de germinación máxima y proporción de germinación final) y su relación con tres rasgos funcionales (tamaño de las semillas, tasa de crecimiento relativo de las plántulas y tiempo mínimo de reproducción) en 64 especies de plantas herbáceas de humedales. Con respecto a la plasticidad fenotípica de las macrófitas, Puijalon et al. (2008) evaluaron la respuesta de cuatro especies de plantas al estrés mecánico (velocidad del agua) y Henriot et al. (2019) estudiaron la variabilidad en los rasgos funcionales de la especie *Nuphar lutea* en relación con el contenido de nutrientes del agua y los sedimentos.

Uno de los trabajos clásicos de clasificación en TFPs en plantas de humedales es el realizado por Boutin y Keddy (1993). En ese estudio clasificaron 43 especies de humedales del Este de América del Norte a partir de una matriz de 27 rasgos, con el fin de desarrollar herramientas para conocer el estado de conservación de los humedales y desarrollar modelos predictivos. Encontraron un total de siete grupos con tres estrategias principales: ruderales (plantas anuales obligadas y anuales facultativas), de matriz (clonales dominantes y clonales tolerantes al estrés), e intersticiales (perennes intersticiales). Ali (2003) identificó seis TFPs a lo largo de un gradiente de elevación en la costa del lago Nubia y Dronova et al. (2012) mapearon TFPs en el lago Poyang utilizando herramientas de teledetección.

En el río Paraná, los trabajos en los que se midieron rasgos funcionales o se identificaron TFPs son escasos. Monção et al., (2012) clasificaron los ensamblajes de

macrófitas y evaluaron las asociaciones entre los rasgos funcionales y las características del ambiente en siete lagunas del río Paraná Superior. Identificaron cuatro TFPs de los cuales solo uno estuvo asociado a características ambientales particulares, el resto podía ocurrir en ambientes con características abióticas disímiles. Morandeira y Kandus (2016) evaluaron las asociaciones entre rasgos funcionales y TFPs en humedales de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná. Clasificaron 95 poblaciones pertenecientes a 44 especies en diez TFPs, de los cuales ocho estaban asociados con características ambientales particulares. Identificaron un compromiso entre la adquisición y la conservación de recursos o la asignación en tejidos que permiten tolerancia al estrés y un compromiso entre crecimiento rápido e interceptación de la luz. Morandeira et al. (2016) mapearon TFPs en el Bajo Río Paraná mediante clasificaciones no supervisadas en imágenes RADARSAT-2 y obtuvieron exactitudes de hasta un 61,5%. El objetivo de estos autores era desarrollar herramientas para predecir la respuesta de la vegetación a las inundaciones, a los impactos antrópicos y al cambio climático. Finalmente, Morandeira y Kandus (2017) evaluaron la asociación entre la diversidad α taxonómica, filogenética y funcional de los ensamblajes de macrófitas y las condiciones hidrogeomórficas y las propiedades del suelo y entre la diversidad β y las distancias geográficas y ambientales. Con respecto a la diversidad funcional α , encontraron que el número de tipos funcionales de plantas respondió a las características ambientales (al pH del suelo y a la posición topográfica) y con respecto a las particiones de la diversidad β , encontraron que se hallaron mejor asociadas con las características ambientales que con las distancias geográficas.

En síntesis, la respuesta de la vegetación a las condiciones ambientales, a los disturbios y a las interacciones bióticas, así como sus efectos en los procesos ecosistémicos están determinados por sus rasgos funcionales. Dada la necesidad de incrementar la comprensión del funcionamiento ecosistémico en estos humedales complejos y en forma complementaria al análisis de la relación entre la vegetación y el ambiente descrita en el Capítulo 2, en este capítulo se abordará el componente funcional de la vegetación. El objetivo general entonces es identificar Tipos Funcionales de Plantas y analizar su vinculación con las condiciones ambientales de los sitios donde se desarrollan.

Objetivos particulares:

En lagunas de un sector de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná se propuso:

- 1) Identificar Tipos Funcionales de Plantas en base a la similitud en los valores o categorías de un conjunto de rasgos funcionales.

- 2) Analizar la variabilidad intraespecífica e interespecífica de los rasgos funcionales.
- 3) Caracterizar a los ensambles de especies por distintos componentes de la diversidad funcional.
- 4) Analizar la vinculación entre las condiciones ambientales de las lagunas y la presencia de los TFP, los valores de diversidad funcional y los valores de los rasgos funcionales.

Hipótesis y predicción

Las especies de plantas que comparten una determinada combinación de un conjunto de valores o categorías de rasgos funcionales tienen una respuesta similar a las condiciones ambientales. Estos grupos de especies tienen un nicho de condiciones ambientales en los que pueden ocurrir.

Hipótesis 1. Los tipos funcionales de plantas macrófitas en las lagunas de la planicie de inundación dan cuenta de la variabilidad ambiental (físicoquímica y morfométrica).

Predicción 1. Áreas con diferentes condiciones físicoquímicas del agua y los sedimentos y características morfométricas presentarán diferentes tipos funcionales de plantas.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Relevamiento de rasgos funcionales de las plantas

En cada una de las 25 lagunas muestreadas en el Capítulo 2 se identificaron las poblaciones dominantes (entre una y tres especies por sitio) y se midió un conjunto de rasgos funcionales (en un total de 36 poblaciones). Para seleccionar las especies dominantes el criterio fue que la cobertura estimada según la escala de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974) fuera máxima entre las especies que ocurrieran en el censo. Además, se buscó que las poblaciones medidas acumularan al menos el 80 % de la biomasa verde aérea total (Pakeman & Quested, 2007; Morandeira, 2014). Para verificar que el criterio de selección *in situ* del número de especies dominantes fuera acertado, se lo comparó con el número de Hill (Hill, 1973). El relevamiento de los rasgos funcionales se realizó de acuerdo a las metodologías descriptas por Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

Los muestreos se realizaron en las campañas de enero y marzo de 2018. Los rasgos funcionales se eligieron en función de la experiencia previa de la tesis doctoral de la Dra. Natalia Morandeira (Morandeira, 2014). Los rasgos elegidos se presentan en la Tabla 3.1. En el campo se midieron los rasgos altura de la planta, espesor foliar y resistencia física foliar. En el laboratorio con el material recolectado en el campo se midieron el contenido de materia seca foliar y el contenido de nitrógeno foliar. Los tipos morfoecológicos, tamaño de semillas, ciclo de vida y vía fotosintética fueron recopilados de la bibliografía, principalmente de la Flora de la Provincia de Entre Ríos (Burkart, 1969, 1974, 1979, 1987; Burkart & Bacigalupo, 2005) y de la página Web del instituto de Botánica Darwinion (Instituto de Botánica Darwinion, 2020). A continuación, se describe cómo se midieron los rasgos que no fueron obtenidos de bibliografía (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

- Altura de la planta (cm): para medir el rasgo altura y para poder comparar entre plantas arraigadas y flotantes se midió la altura emergente de cinco individuos (o ramets) con un metro rígido desde el pelo del agua hasta la altura máxima (excluyendo las estructuras reproductivas si las había).

- Área foliar específica (AFE) ($\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$): es el área unilateral de una hoja fresca, dividida por su masa seca en estufa. Se midió este rasgo en 10 hojas con sus pecíolos (2 hojas por individuo en 5 individuos o ramets). Se recolectaron varias hojas que fueron conservadas en oscuridad en bolsas de plástico herméticas hasta llegar al laboratorio. Para la mejor conservación de las hojas se exhaló dentro de la bolsa para aumentar la concentración de CO_2 y la humedad. En el laboratorio se descartaron las hojas que no estaban en buen estado de conservación. Se escanearon las 10 hojas junto con una superficie de área conocida. Con el software libre ImageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>) se calculó el área de cada hoja de un solo lado. Luego cada hoja correctamente rotulada se secó en estufa a 70°C por al menos 72 h. Finalmente se pesó cada hoja en una balanza analítica. Para cada hoja se calculó el AFE como el cociente entre el área foliar y el peso seco de la hoja.

- Espesor foliar (mm): se midió en 10 hojas (2 hojas por individuo en 5 individuos). Se midió el espesor de cada hoja con un calibre digital (precisión 0,01 mm). El calibre se colocó en dirección transversal a las hojas y se evitó la nervadura principal. Este rasgo se midió en el campo.

- Concentración de nitrógeno foliar (%): es la cantidad de nitrógeno por unidad de masa de hoja seca. Se midió una réplica para cada población. Se recolectó una gran cantidad de hojas que luego fueron secadas a 70°C por al menos 72 h y posteriormente

fueron molidas. El material molido fue sometido a una digestión ácida y luego se cuantificó el nitrógeno mediante el método Kjeldhal. Los análisis fueron realizados en la Cátedra de Química Inorgánica y Analítica de la Facultad de Agronomía de la UBA.

- Contenido de materia seca foliar (CMSF) (mg.g^{-1}): es el peso seco al horno de la hoja dividido por su peso fresco (hoja saturada de agua). Se midió una réplica por cada población. Se recolectaron 10 hojas (2 por individuo en 5 individuos), que fueron pesadas en el campo y luego se secaron en laboratorio a $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ por 72 h.

- Resistencia física foliar (RFF) (N.mm^{-1}): la resistencia de la hoja se midió como la fuerza necesaria para perforarla. Para su medición se confeccionó un dispositivo que consta de dos placas de acrílico con pequeños agujeros. La hoja se colocó entre las dos capas y se utilizó una balanza de resorte que tiene incorporado un punzón de punta plana para penetrar la hoja a través de las dos capas de acrílico. Se registró la cantidad de gramos necesarios para romper la hoja. Luego se calculó la fuerza por unidad de longitud fraccionada en N.mm^{-1} mediante el siguiente cálculo:

$$\text{RFF} = \frac{KG * 9,81}{P} \quad (3.1)$$

Ecuación 3.1. Cálculo para transformar los gramos en unidades de fuerza por longitud.

Donde KG es la fuerza registrada en la balanza (en kg) y P es el perímetro de la punta chata del punzón. El factor 9,81 permite transformar los gramos en unidad de fuerza ($1\text{kg} = 9,81\text{ N}$).

Tabla 3. 1. Rasgos funcionales relevados, cómo se midieron o recopilaron, número de réplicas y unidades o categorías. Se listan también las funciones asociadas a los rasgos de acuerdo con la literatura (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Rasgo funcional	Medición y réplicas	Unidades o categorías	Funciones
Tipo morfoecológico	Recopilación bibliográfica	Emergentes latifoliadas/ graminoides/ flotantes libres/ arraigadas de hoja flotante	Adaptaciones ecofisiológicas de las plantas, refugio ante condiciones climáticas severas, resistencia a la herbivoría.
Tamaño de semillas	Recopilación bibliográfica	mm	Supervivencia y establecimiento de las plántulas, semillas más pequeñas tienen mayor supervivencia en el banco de semillas.
Ciclo de vida	Recopilación bibliográfica	Perenne/anual o bianual	Persistencia de la población, tolerancia al estrés ambiental y a disturbios, dispersión, supervivencia de las semillas.
Vía fotosintética	Recopilación bibliográfica	C3/C4	Temperatura óptima de la fotosíntesis, eficiencia en el uso del agua y los nutrientes, capacidad de respuesta a alta concentración de CO ₂ .
Altura emergente de la planta	5 individuos o ramets	cm	Posición de la especie en el gradiente vertical de la luz, vigor competitivo, tamaño reproductivo, fecundidad de toda la planta, longevidad potencial.
Área foliar específica	10 hojas (2 hojas x 5 individuos)	m ² .kg ⁻¹	Tasa de crecimiento relativo potencial, tasa fotosintética en saturación de luz, disminuye con la vida útil de la hoja, es mayor en ambientes con altos recursos.
Concentración de nitrógeno foliar	Todas las hojas recolectadas de la población (1 réplica)	%	Máxima tasa fotosintética, calidad nutricional para los consumidores.
Resistencia física foliar	10 hojas (2 hojas x 5 individuos)	N.mm ⁻¹	Protección contra el daño mecánico, vida útil de las hojas, protección estructural del tejido fotosintético, baja calidad de la hojarasca
Espesor foliar	10 hojas (2 hojas x 5 individuos)	mm	Vida útil de las hojas, tolerancia en ambientes soleados, secos y poco fértiles
Contenido de materia seca foliar	10 hojas (2 hojas x 5 individuos)	mg.g ⁻¹	Vida útil de las hojas, resistencia al daño físico

3.2.2. Clasificación de las poblaciones en Tipos Funcionales de Plantas

Se clasificaron las poblaciones de plantas relevadas en Tipos Funcionales de Plantas (TFP) independientemente de su taxonomía. Para la clasificación, se utilizó el conjunto de rasgos funcionales que pudo ser medido o recopilado en todas las poblaciones. Previamente se analizaron las correlaciones y asociaciones entre rasgos continuos y categóricos, respectivamente. Se cuantificaron las asociaciones entre los rasgos continuos por medio de correlaciones de Pearson entre pares de rasgos y se consideró que la relación era significativa si tenía un valor $p < 0,01$ y una asociación mayor o igual al 65 % ($|r| \geq 0,65$). Para evaluar la relación entre variables cualitativas (tres rasgos del tipo binario o categórico) se realizaron tests χ^2 (tablas de contingencia) entre los pares de rasgos y se consideró que existía una relación cuando $p < 0,01$ (el valor p fue obtenido tras 2000 simulaciones de Monte Carlo). Para evaluar la relación entre los rasgos cualitativos y cuantitativos se realizaron regresiones logísticas. Se consideraron significativas las regresiones logísticas con un valor $p < 0,05$. Debido a que las regresiones logísticas requieren variables binarias, no se utilizó el rasgo tipo morfoecológico sino se generó la variable binaria derivada "Flotante" (Herbáceas arraigadas vs herbáceas flotantes).

Con los rasgos no redundantes, se construyó una matriz de rasgos x poblaciones. Cuando dos rasgos estuvieron relacionados entre sí, se prefirieron a los rasgos medidos respecto de los obtenidos de la bibliografía. A partir de la matriz de rasgos x poblaciones, se construyó una matriz de distancias de Gower generalizada (Pavoine et al., 2009). A partir de la matriz de distancias, se realizaron clasificaciones jerárquicas con los métodos de aglomeración simple, completo, promedio, centroide y Ward. Se calcularon las correlaciones cofenéticas de los dendrogramas realizados y se eligió el método de aglomeración cuyo dendrograma tenía mayor correlación cofenética. Para definir el nivel de corte sobre el dendrograma se utilizó el criterio del mayor ancho de siluetas. Luego se verificó si para el nivel de corte definido alguna de las poblaciones tenía un ancho de silueta negativo (en ese caso, esa población estaría probablemente mal clasificada). Para describir la relación entre las variables cuantitativas, se realizó además un Análisis de Componentes Principales (PCA) (Borcard et al., 2011)

En los rasgos continuos, se evaluó la magnitud de la variabilidad intraespecífica respecto a la variabilidad interespecífica, comparando el coeficiente de variación (CV, el desvío estándar sobre la media) interespecífico con el intraespecífico. Para ello, se tomó a las especies en las cuales se había medido más de una población y a los rasgos que fueron

relevados en todas las poblaciones (no se consideró el tamaño de semillas porque había un solo valor para cada especie). Para cada rasgo continuo, se calculó el coeficiente de variación entre las poblaciones de la misma especie y luego se promedió (“CV intraespecífico”). Luego, se calculó para cada especie el valor medio de cada rasgo. El “CV interespecífico” se obtuvo dividiendo la desviación estándar de los valores de cada rasgo entre especies por el promedio del valor de cada rasgo para todas las especies.

Los análisis descriptos se realizaron en el software R Project (R Core Team, 2019) con los paquetes *ade4* (Dray & Dufour, 2007), *vegan* (Oksanen et al., 2013), *labdsv* (Roberts, 2012), *ape* (Paradis et al., 2004), *cluster* (Maechler et al., 2013) y *FD* (Laliberté & Shipley, 2011). Para realizar los gráficos se utilizó el paquete *gclus* (Hurley, 2012).

3.2.3. Índices de diversidad funcional

Para cada laguna se calcularon los índices de diversidad funcional basados en múltiples rasgos y considerando la abundancia relativa de las especies en cada laguna. Se utilizaron dos matrices: una matriz de rasgos funcionales x especies y una matriz de abundancia de especies x lagunas. Para la construcción de la matriz de rasgos x especies, se supuso que la variabilidad intraespecífica es de menor relevancia que la interespecífica y se tomaron los siguientes criterios: si de una especie se había relevado más de una población, se calculó el promedio del valor de cada rasgo para la especie; si sólo se había medido una población se utilizaron esos valores de los rasgos funcionales para la especie. Se incluyeron los siguientes rasgos funcionales: área foliar específica, espesor foliar, resistencia física foliar, contenido de nitrógeno foliar, contenido de materia seca foliar, tamaño de semillas, altura de la planta, tipo morfoecológico y vía fotosintética. Por otro lado, la matriz de abundancia de especies x lagunas se adaptó del Capítulo 2, aunque se incluyeron sólo las especies para las cuales se habían relevado los rasgos (en al menos una población) y se eliminaron las lagunas que contenían menos de tres especies. Los estimadores de diversidad funcional multi-rasgo y ponderados por la abundancia de las especies operan utilizando las dos matrices

Mason et al. (2005) proponen que la diversidad funcional de un sitio puede separarse en tres componentes: la riqueza funcional, la equitatividad y la divergencia funcionales. Para medir los tres índices de diversidad se utilizó la metodología propuesta por Villéger et al. (2008). La riqueza funcional describe el volumen del espacio funcional que está ocupado

por el ensamble de especies del sitio. Para calcularla para múltiples rasgos, el algoritmo determina los puntos más extremos para cada rasgo, los une para formar una envoltura convexa y calcula el volumen dentro de esta.

La equitatividad funcional describe la regularidad con que la abundancia de las especies se distribuye en el volumen multidimensional de rasgos funcionales, puede tomar valores entre 0 y 1. Para estimarla se cuantifica la regularidad en la que el espacio de los rasgos está ocupado por las especies ponderadas por su abundancia. La equitatividad disminuye cuando la abundancia está distribuida menos equitativamente entre las especies y cuando las distancias funcionales entre las especies son menos regulares.

La divergencia funcional representa cómo está distribuida la abundancia a lo largo del espacio funcional, toma valores entre 0 y 1. Para estimarla se calcula el centro de gravedad de las especies en el espacio multidimensional (dG) y luego el promedio de las distancias euclidianas de cada especie al centro de gravedad (Δd). Luego se calcula la sumatoria, ponderada por la abundancia de las especies, de los desvíos de cada especie respecto del centro de gravedad. Finalmente se calcula la divergencia como $(\Delta d + dG)/(\Delta |d|) + dG$.

También se calculó el índice de entropía cuadrática (RaoQ), basado en la entropía cuadrática de Rao (Rao, 1982). El índice RaoQ es un índice de dispersión, que calcula la varianza, ponderada por la abundancia, de las disimilitudes entre todos los pares de especies. Este índice estima la distancia promedio de dos especies seleccionadas al azar (con reemplazo) (Botta-Dukát, 2005).

Se evaluaron las correlaciones lineales entre los estimadores e índices de diversidad específica descritos en el Capítulo 2 (número de especies, índice de Simpson, índice de Shannon-Wiener, Número de Hill y equitatividad específica) y los índices de diversidad funcional.

Los índices de diversidad funcional se calcularon en el software R Project (R Core Team, 2019) con el paquete *FD* (Laliberté & Shipley, 2011).

3.2.4. Relación entre los rasgos, los Tipos Funcionales de Plantas y la diversidad funcional con las variables ambientales

Para analizar la relación entre las variables ambientales y las características funcionales de las poblaciones de plantas relevadas se realizaron en primer lugar análisis

de componentes principales (PCA) para las variables de agua, sedimento y morfométricas, por separado, descritas en el Capítulo 2. Luego se analizó si los valores de los dos primeros componentes principales (CP) de cada PCA eran significativamente distintos entre los TFPs mediante ANOVAs por permutaciones y se compararon las medias mediante test de Tukey en aquellos ANOVA que resultaron significativos.

Se evaluó si las diferencias entre sitios en los valores de los rasgos en respuesta a las características ambientales se debían a la variabilidad intraespecífica o al recambio de especies. Para ello se siguió la metodología propuesta por Lepš et al. (2011). La metodología se basa en que para estudiar la respuesta de los valores de los rasgos de la comunidad a las condiciones ambientales, se debe tener en cuenta que los cambios en los promedios de los valores de los rasgos de una comunidad pueden ser causados por la variabilidad intraespecífica de los rasgos (e.g. la composición de especies es igual entre comunidades pero los individuos de la especie son más altos en determinado ambiente), por un cambio en la composición de especies, o por una combinación de estos dos efectos. Se calcularon para cada sitio y cada rasgo los promedios ponderados por la abundancia de las especies (CWM por sus siglas en inglés). Se calcularon el promedio ponderado fijo (CWM fijo por sus siglas en inglés), el promedio ponderado específico (CWM específico) y la variabilidad intraespecífica ponderada según las siguientes ecuaciones desarrolladas por Lepš et al. (2011):

$$CWM \text{ fijo} = \sum_{i=1}^S p_i X_i$$

Ecuación 3.2. Cálculo del promedio ponderado fijo

donde p_i es la proporción de la especie i en una comunidad, S es el número de especies en la comunidad y X_i es el valor medio fijo del rasgo de la especie i para todas las comunidades donde se midió esa especie;

$$CWM \text{ específico} = \sum_{i=1}^S p_i X_{i_laguna}$$

Ecuación 3.3. Cálculo del promedio ponderado específico

donde X_{i_laguna} es el valor medio específico del rasgo de la especie i , que es válido solo para una determinada laguna muestreada. Luego la variabilidad intraespecífica de cada sitio para cada rasgo se calculó como la diferencia entre el promedio específico y el

promedio fijo (Variabilidad intraespecífica = Promedio específico-Promedio fijo). El CWM fijo se calculó solo para los sitios que tuvieran al menos una especie para la que hubieran sido relevados los rasgos en más de una población.

Si la diferencia entre comunidades se da en los promedios fijos, entonces es causada por un cambio en la composición o abundancia de las especies. Si la diferencia se debe a diferencias en los promedios específicos, entonces puede ser causada por un cambio en la composición y abundancia de las especies, por diferencias intraespecíficas o por ambas. La diferencia entre los promedios fijos y los específicos es causada por la variabilidad intraespecífica. La variabilidad intraespecífica y el recambio de especies pueden estar correlacionados en forma positiva (por ejemplo, la misma especie será más alta en sitios dominados por especies genuinamente altas y más baja en sitios dominados por especies genuinamente bajas) o negativa (por ejemplo, la misma especie será más alta en sitios dominados por especies genuinamente bajas y más baja en sitios dominados por especies genuinamente altas).

Los efectos de la conectividad de las lagunas sobre los parámetros variabilidad intraespecífica, promedio ponderado fijo (recambio de especies), promedio ponderado específico (variabilidad total) y en los estimadores de diversidad funcional se evaluaron mediante ANOVAs por permutaciones. El rechazo de la hipótesis nula indicaría que la conectividad tiene un efecto en los parámetros analizados. También se evaluó si la variabilidad intraespecífica covaría con el recambio de especies. Los análisis se realizaron en el software libre R utilizando las funciones provistas en el material suplementario del trabajo de Lepš et al. (2011).

Para describir la asociación entre los promedios ponderados de los rasgos, los TFP y los estimadores de diversidad funcional con las características ambientales se realizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) (Zuur et al., 2009). Se modeló la presencia/ausencia de los TFP para todos los sitios donde ocurría el TFP y para los sitios donde el TFP era dominante. En ambos casos, solo se consideraron los TFPs que estaban presentes en al menos 5 sitios. Es decir que, por un lado, se consideró que en un sitio estaba presente un TFP si se hallaba al menos una de las especies que conforman el TFP. Por otro lado, se consideró que en un sitio estaba presente un TFP si alguna de las poblaciones que conforman el TFP había sido relevada en ese sitio, y por lo tanto la especie era dominante en ese sitio. También se modeló la abundancia de los TFP. La cobertura de cada TFP en un sitio se calculó sumando la cobertura de las especies del sitio

pertenecientes a cada TFP (considerando todas las especies presentes en el sitio no solo las dominantes).

Las variables explicativas utilizadas fueron las de agua, sedimento, morfométricas, la conectividad (conectada vs desconectada) y el patrón del pulso 2017, cuyas determinaciones fueron descritas con detalle en el Capítulo 2 de esta tesis. Las variables cuantitativas se centraron y estandarizaron. En primer lugar, se ajustaron modelos univariados para cada variable explicativa, que se compararon con el modelo nulo correspondiente para observar su aporte. Para medir la bondad de ajuste se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC). Luego se seleccionaron aquellos univariados con mayor porcentaje de explicación. Se utilizó un procedimiento hacia adelante, es decir que se fueron agregando variables de a una, utilizando como criterio para agregar una variable que el AIC disminuya en al menos dos unidades. Una vez seleccionados los modelos se verificaron los Factores de Inflado de la Varianza (VIF) y la normalidad de los residuos. Se realizaron iteraciones de los modelos seleccionados para obtener los intervalos de confianza de los parámetros del modelo seleccionado. Si alguno de los parámetros incluía al cero en su intervalo de confianza se eliminó la variable ya que no sería significativa. Para el modelado de los promedios ponderados de los rasgos contenido de materia seca foliar, resistencia física foliar, espesor y área foliar específica se consideraron distribuciones de tipo gaussianas. Para el modelado de los promedios ponderados de los rasgos altura y tamaño de semillas se utilizaron distribuciones del tipo binomial negativa para evitar la sobredispersión. Para el modelado de los promedios ponderados del porcentaje de nitrógeno foliar y de la presencia/ausencia de los TFP se consideraron distribuciones de tipo binomial. Para los índices de equitatividad y divergencia funcional se consideraron distribuciones binomiales, para el índice RaoQ y la riqueza funcional, distribuciones gaussianas.

Para estimar la concordancia entre los valores predichos por los modelos y los datos observados se calculó para los modelos binomiales el índice Kappa, cuyo valor indica cuánto mejor que el azar clasifica el modelo elegido. Para los modelos de tipo gaussianos se calculó la razón de desviaciones ($\text{Desviación nula} - \text{Desviación residual} / \text{Desviación Nula}$).

Los análisis descriptos se realizaron en el software R Project (R Core Team, 2019). Para los GLM se utilizaron los paquetes lme4 (Bates et al., 2015), para calcular VIF el paquete car (Fox & Weisberg, 2019), para realizar iteraciones se utilizó el paquete boot (Canty & Ripley, 2019).

3.3. Resultados

3.3.1. Descripción general de los rasgos funcionales relevados

Se relevaron en total 36 poblaciones pertenecientes a 12 especies y a 7 familias (Tabla 3.2). Se relevaron entre una y nueve poblaciones de cada especie. Los tipos morfoecológicos relevados fueron herbáceas emergentes latifoliadas (38,9 % de las poblaciones relevadas), herbáceas emergentes gramínoideas (36,1 % de las poblaciones), herbáceas arraigadas de hoja flotante (13,9 % de las poblaciones) y herbáceas flotantes libres (11,1 % de las poblaciones). La vía fotosintética fue predominantemente C3 (69,4 % de las poblaciones). Casi todas las poblaciones relevadas tienen un ciclo de vida perenne (excepto las poblaciones de *Polygonum punctatum*, con un ciclo anual o bianual). La Figura 3.1 muestra la variación de los valores de los rasgos continuos en las poblaciones.

Tabla 3. 2. Poblaciones de plantas relevadas en las 25 lagunas muestreadas. Se muestra la especie y la familia a la que pertenecen, el nombre abreviado y la cantidad de poblaciones relevadas de esa especie.

Familia	Especie	Nombre abreviado	Cantidad de poblaciones
Araceae	<i>Pistia stratiotes</i>	PIS_STRA	1
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i>	LIM_L	1
Menyanthaceae	<i>Nymphoides indica</i>	NYM	2
Onagraceae	<i>Ludwigia elegans</i>	LUD_EL	9
Poaceae	<i>Echinochloa polystachya</i>	ECH_POLYST	6
	<i>Hymenachne amplexicaulis</i>	HYM	1
	<i>Luziola peruviana</i>	LUZ_PER	1
Polygonaceae	<i>Paspalum repens</i>	PAS_RE	5
	<i>Polygonum acuminatum</i>	POL_A	2
	<i>Polygonum punctatum</i>	POL_P	3
Pontederiaceae	<i>Pontederia azurea</i>	PON_A	3
	<i>Pontederia crassipes</i>	PON_C	2

En la Figura 3.2 se muestra para cada rasgo funcional continuo relevado el CV entre especies (CV interespecífico, n = 13) y el promedio del CV entre las poblaciones de la misma especie (CV intraespecífico, n = 8). Los rasgos con mayor variabilidad interespecífica fueron el espesor foliar (CV = 0,59), la altura de las plantas (CV = 0,56) y la resistencia física foliar (CV = 0,46). Los rasgos que tuvieron mayor diferencia entre el CV interespecífico y el

intraespecífico fueron el espesor foliar de las hojas y la altura. No se realizó este análisis para tamaño de semillas ya que fue un rasgo relevado de la bibliografía.

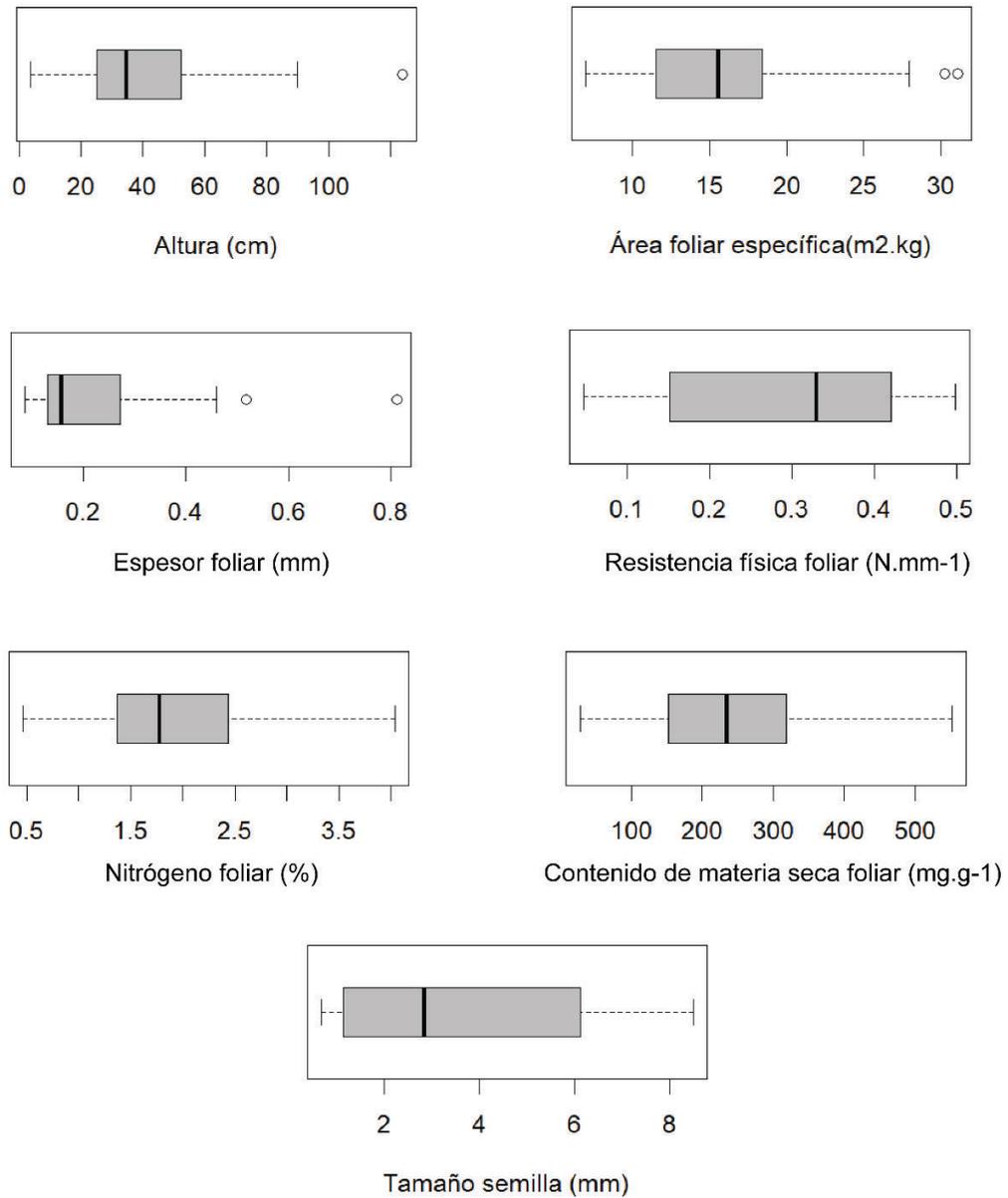


Figura 3. 1. Rasgos funcionales continuos relevados. Se muestra para cada rasgo la dispersión de los valores de los rasgos funcionales para las 36 poblaciones.

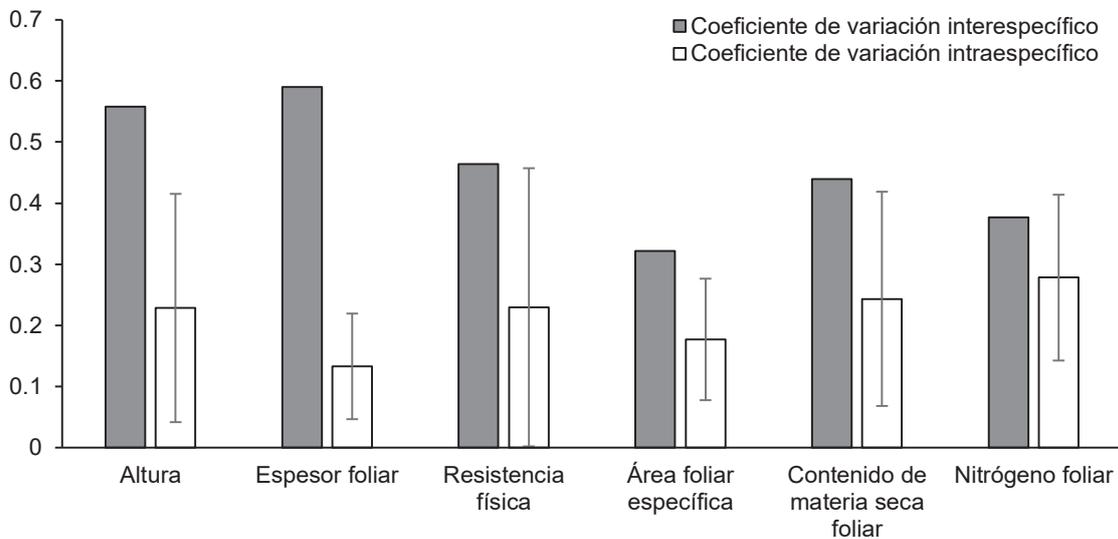


Figura 3. 2. Coeficiente de variación de los rasgos funcionales continuos relevados. Se muestran el coeficiente de variación intraespecífico y el interespecífico.

Ninguna de los pares de variables continuas tuvo una correlación mayor a $|0,65|$. Entre las variables categóricas, estuvieron asociadas entre sí el tipo morfoecológico y la vía fotosintética ($p < 0,0001$) (las poblaciones de vía fotosintética C4 fueron del tipo morfoecológico herbácea graminoide en mayor proporción que lo esperado por azar). Entre las variables categóricas y las continuas estuvieron relacionadas entre sí la vía fotosintética y la altura ($p = 0,0160$), el área foliar específica ($p = 0,0286$), la resistencia física foliar ($p = 0,0108$) y el tamaño de semillas ($p = 0,0121$) (Figura 3.3). Las plantas con vía fotosintética C4 tuvieron mayor altura, mayor resistencia física foliar, mayor área foliar específica y menor tamaño de semillas que aquellas con vía C3. El tipo morfoecológico estuvo relacionado con el espesor ($p = 0,0226$) (Figura 3.4). Las plantas flotantes tuvieron mayor espesor foliar que las plantas arraigadas. El ciclo de vida estuvo relacionado con el contenido de nitrógeno foliar ($p = 0,0262$) (Figura 3.5). Las plantas perennes tuvieron en promedio mayor contenido de nitrógeno foliar.

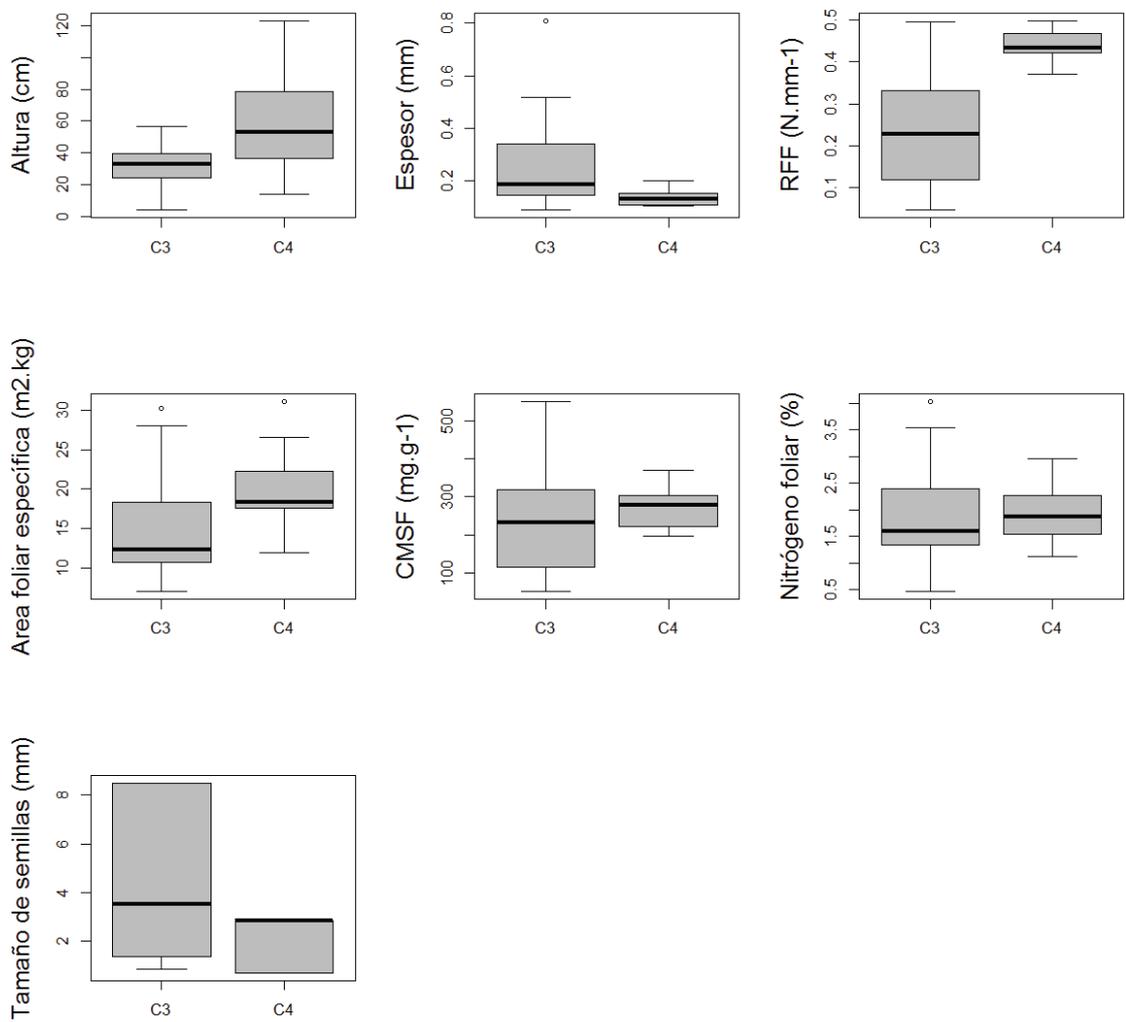


Figura 3. 3. Boxplots de las variables continuas en función de la vía fotosintética. RFF = resistencia física foliar, CMSF = contenido de materia seca foliar.

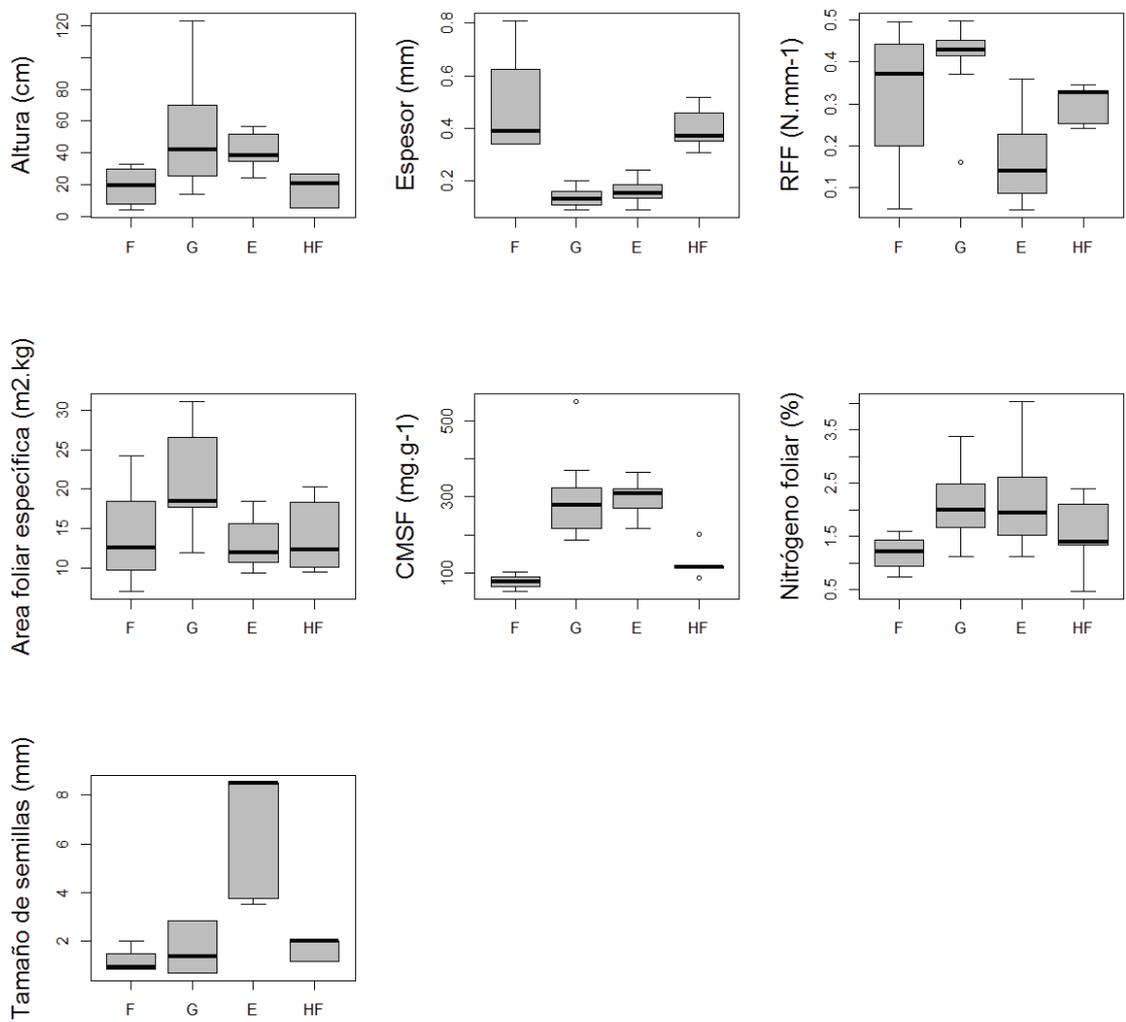


Figura 3. 4. Boxplots de las variables continuas en función del tipo morfoecológico. RFF= resistencia física foliar, CMSF = contenido de materia seca foliar. F = flotantes libres, G = herbáceas emergentes graminoides, E = herbáceas emergentes latifoliadas, HF = herbáceas arraigadas de hoja flotante.

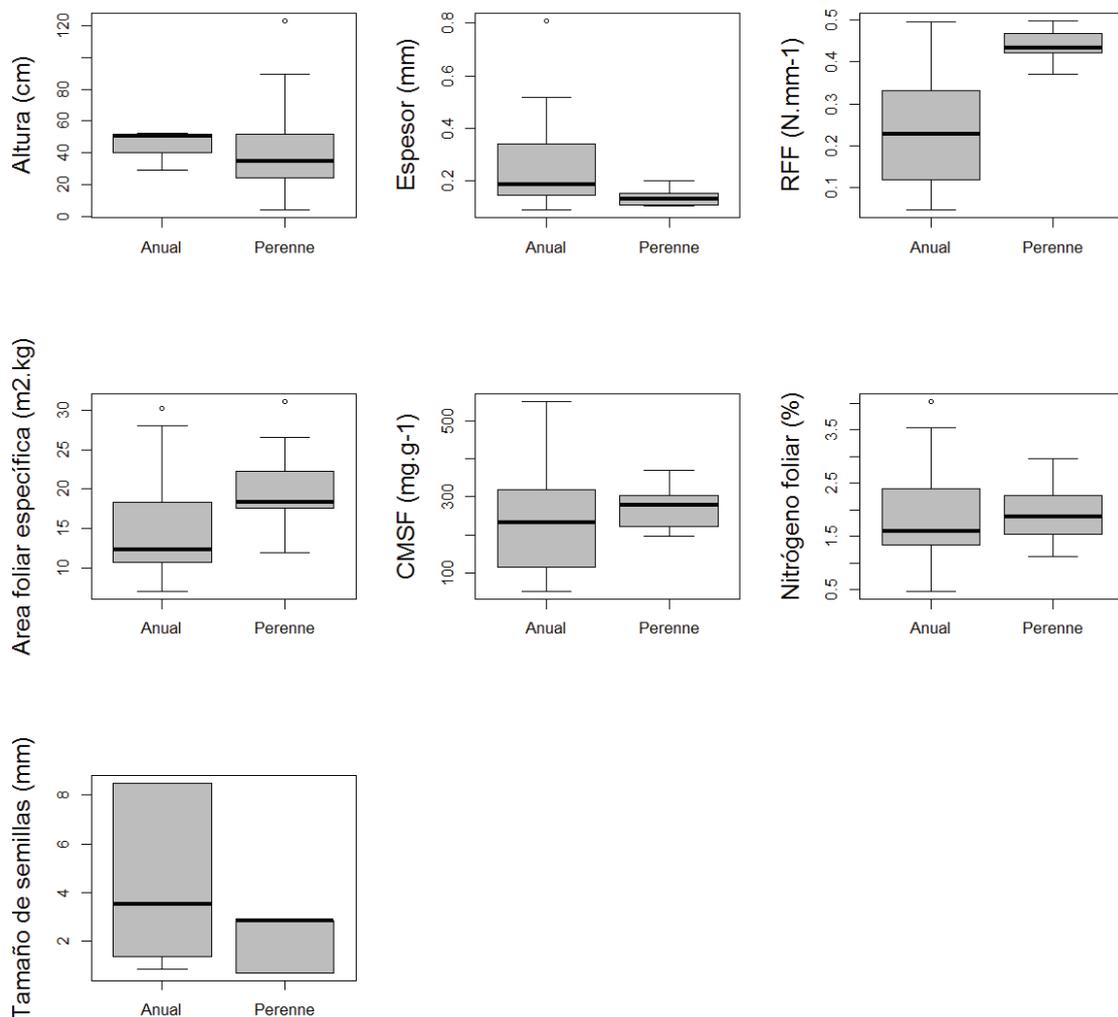


Figura 3. 5. Boxplots de las variables continuas en función del ciclo de vida. RFF = resistencia física foliar, CMSF = contenido de materia seca foliar.

Los dos primeros componentes del ordenamiento (CP) para la matriz de las 36 poblaciones y los 7 rasgos cuantitativos relevados explicaron el 59,83 % de la varianza total (CP 1: 35,5 %, CP 2: 24,4) (Figura 3.6). Las poblaciones con mayor espesor de las hojas, y resistencia física foliar se ubicaron hacia valores negativos del CP 1; mientras que aquellas con mayor concentración de nitrógeno foliar, mayor contenido de materia seca foliar y mayor altura y mayor tamaño de semillas se ubicaron hacia valores positivos del CP 1. En relación con el CP 2, hacia valores positivos se ubicaron las poblaciones de mayor área foliar específica y mayor concentración de nitrógeno foliar y hacia valores negativos

aquellas con mayor tamaño de semillas. Las herbáceas gramínoideas se ordenaron principalmente hacia valores positivos del segundo eje (mayor área foliar específica, contenido de nitrógeno y resistencia física foliar) y las herbáceas flotantes libres y las arraigadas de hoja flotante, hacia valores negativos del primer eje (mayor espesor de las hojas y resistencia física foliar). Las herbáceas emergentes latifoliadas se ubicaron principalmente hacia positivos del primer eje (mayor contenido de nitrógeno, materia seca tamaño de semillas y altura).

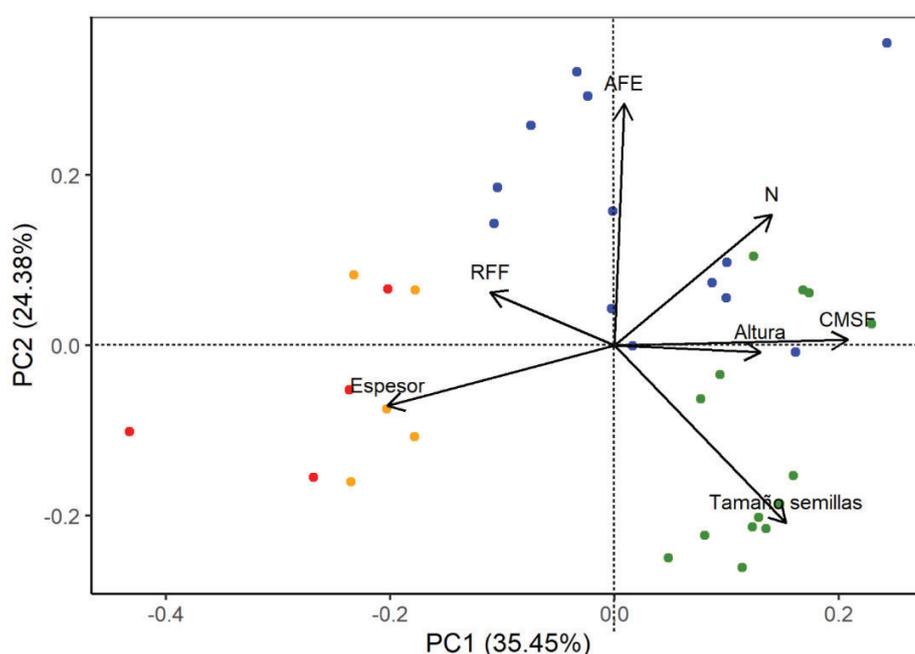


Figura 3. 6. Ordenamiento de las poblaciones en relación con los valores de los rasgos continuos. Las poblaciones ($n = 36$) están representados con puntos y las variables con flechas. Las variables son: espesor foliar (“Espesor”), área foliar específica (“AFE”), nitrógeno foliar (“N”), resistencia física foliar (“RFF”), contenido de materia seca foliar (“CMSF”) y altura de la planta (“Altura”). Los colores de los puntos indican el tipo morfoecológico: azul = herbáceas emergentes gramínoideas, verde = herbáceas emergentes latifoliadas, rojo = flotantes libres, naranja = herbáceas arraigadas de hoja flotante.

3.3.2. Clasificación de las poblaciones en Tipos Funcionales de Plantas

Los rasgos cualitativos estuvieron relacionados con uno o más rasgos medidos en el campo, por ello se eliminaron de la matriz final y en la clasificación de las poblaciones en Tipos funcionales de Plantas (TFP) se retuvieron los 7 rasgos continuos. En la clasificación jerárquica de la matriz de 36 poblaciones x 7 rasgos funcionales, el método de aglomeración

promedio de la clasificación jerárquica fue el que presentó mayor correlación cofenética (0,78). El nivel de corte en 4 clases fue aquel que maximizó el promedio del ancho de las siluetas. La Figura 3.7 muestra el dendrograma de la clasificación final, en el cual se recuadran los cuatro TFP definidos. Todas las especies que tuvieron más de una población fueron incluidas en el mismo TFP, excepto una población de *Polygonum acuminatum*. Esta población se diferenció por su alta resistencia física foliar. En la Figura 3.8 se muestra mediante boxplots la distribución de las variables continuas para cada TFP. Un resumen de las principales características de los TFP se muestra en la Tabla 3.3 y una foto representativa de cada uno se presenta en la figura 3.9.

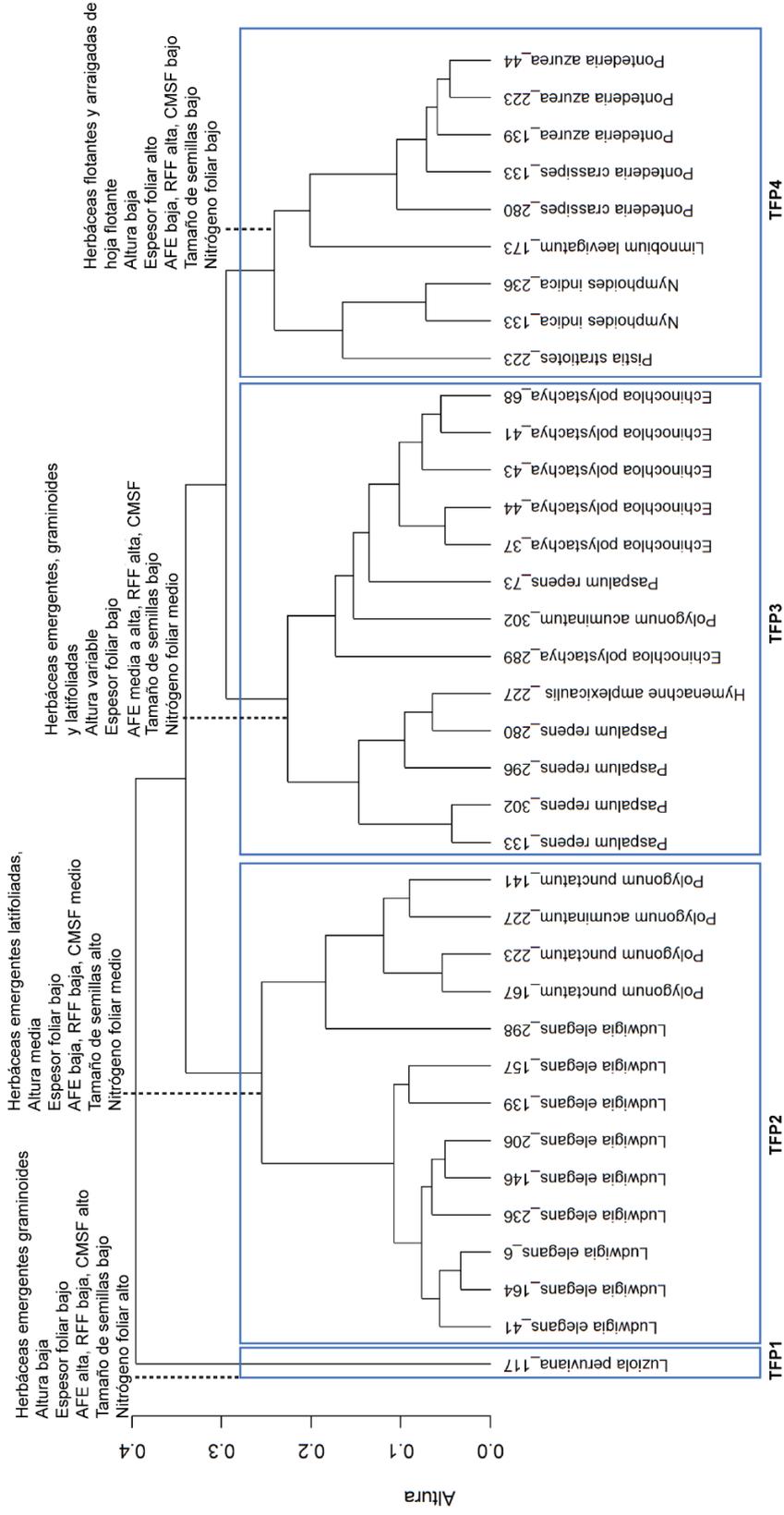


Figura 3. 7. Dendrograma de la clasificación jerárquica de las 36 poblaciones de plantas dominantes, con distancia de Gower y método de aglomeración promedio, a partir de la matriz de 7 rasgos funcionales continuos. Se recuadran los 4 Tipos Funcionales de Plantas (TFP). AFE = área foliar específica, CMSF = contenido de materia seca foliar, RFF = resistencia física foliar.

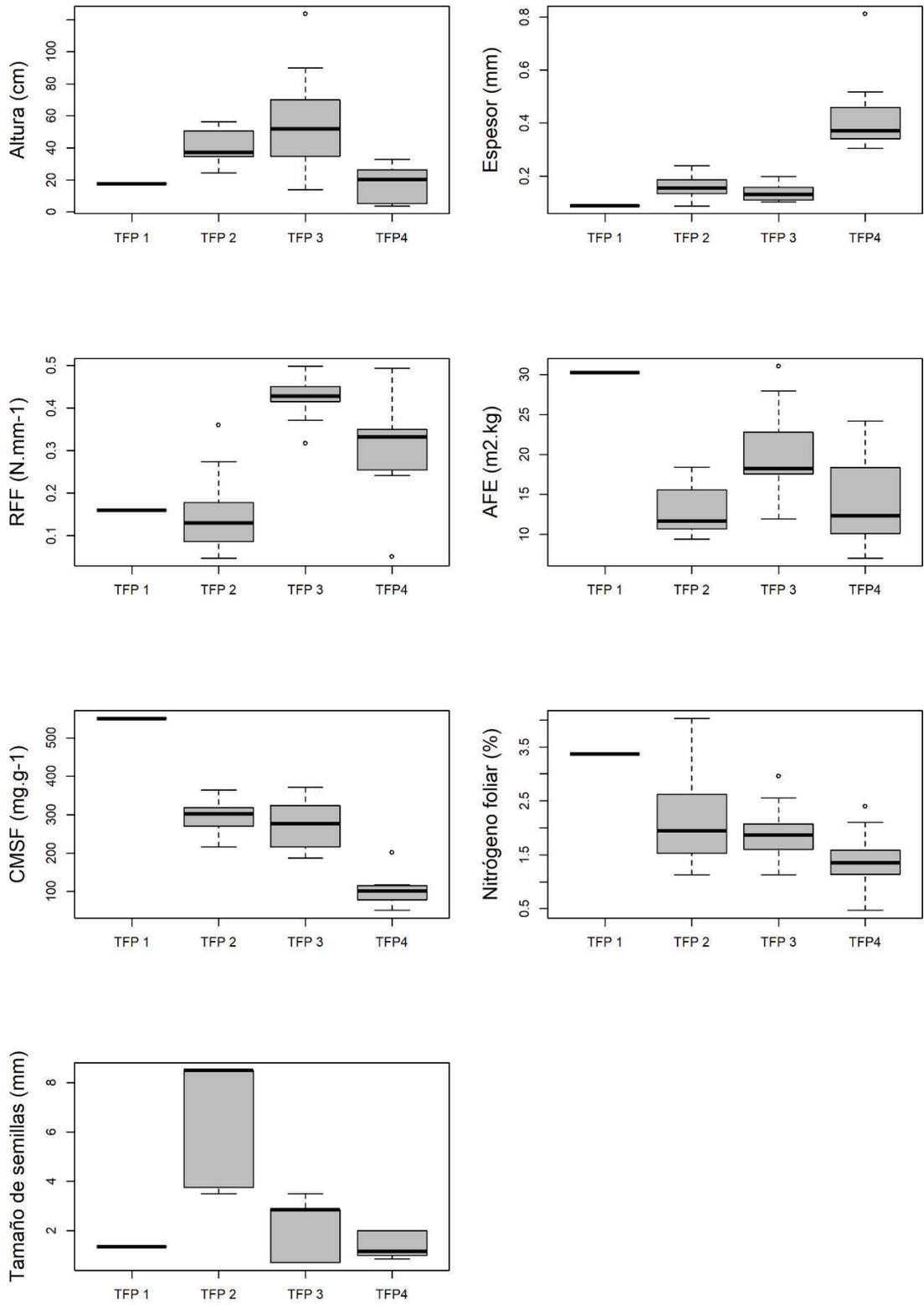


Figura 3. 8. Boxplots de variables continuas para cada tipo funcional de plantas (TFP) definido. AFE = área foliar específica, RFF = resistencia física foliar, CMSF = contenido de materia seca foliar.

Tabla 3. 3. Características de los cuatro tipos funcionales de plantas (TFP) definidos.

TFP	N° de poblaciones	Poblaciones	Planta	Hojas	Vía fotosintética	Ciclo de vida y reproducción
TFP 1	1	<i>Luziola peruviana</i> (x1)	Herbáceas gramínoideas, altura de la planta baja (17,6 cm).	Área foliar específica alta, espesor foliar bajo, resistencia física foliar baja, contenido de materia seca foliar alto, contenido de nitrógeno foliar alto.	C4	Perenne, tamaño de semillas bajo.
TFP 2	13	<i>Ludwigia elegans</i> (x9), <i>Polygonum punctatum</i> (x3), <i>Polygonum acuminatum</i> (x1)	Herbáceas emergentes latifoliadas, mayoría altura de la planta media (24 a 56 cm).	Área foliar específica baja, espesor foliar bajo, resistencia física foliar baja, contenido de materia seca foliar medio, contenido de nitrógeno foliar medio.	C3	Mayoría perenne, tamaño de semillas alto.
TFP 3	13	<i>Echinochloa polystachya</i> (x6), <i>Paspalum repens</i> (x5), <i>Hymenachne amplexicaulis</i> (x1), <i>Polygonum acuminatum</i> (x1)	Herbáceas emergentes, mayoría gramínoideas, altura de la planta variable (14 cm a 124 cm), mayoría media.	Área foliar específica media a alta, espesor foliar bajo, resistencia física foliar alta, contenido de materia seca foliar medio, contenido de nitrógeno foliar medio.	Mayoría con vía C4	Perenne, tamaño de semillas bajo.
TFP 4	9	<i>Limnobium laevigatum</i> (x1), <i>Nymphoides indica</i> (x2), <i>Pontederia crassipes</i> (x2), <i>Pontederia azurea</i> (x3) <i>Pistia stratiotes</i> (x1)	Herbáceas flotantes libres y herbáceas arraigadas de hojas flotantes, altura de la planta baja (<33 cm).	Área foliar específica baja, espesor foliar alto, resistencia física foliar alta, contenido de materia seca foliar bajo, contenido de nitrógeno foliar bajo.	C3	Perenne, tamaño de semillas bajo.



TFP 1. *Luziola peruviana*



TFP 2. Verdolagal de *Ludwigia elegans*



TFP 3. Pastizal de *Echinochloa polystachya*



TFP 4. *Nymphoides indica*

Figura 3. 9. Fotos representativas de las poblaciones de cada Tipo Funcional de Plantas.

3.3.3. Relación entre los rasgos y los Tipos Funcionales de Plantas con las variables ambientales

Los dos primeros componentes (CP) del ordenamiento de las poblaciones en función de las variables de agua no redundantes explicaron el 46,5 % de la varianza total (CP 1: 28,4 %; CP 2: 18,2, Figura 3.10). Las poblaciones en sitios con mayor profundidad del disco de Secchi y mayor contenido de amonio se ubicaron hacia valores positivos del CP 1, mientras que aquellas con mayores concentraciones de nitratos, de oxígeno disuelto y de sólidos en suspensión se ubicaron hacia valores negativos. En relación con el CP 2, las poblaciones de sitios con mayor contenido de sólidos disueltos y conductividad se ubicaron hacia valores positivos del CP 2 y aquellas en sitios con mayor contenido de fosfatos, hacia valores negativos.

En la Figura 3.10 se observa que la población perteneciente al TFP 1 se ubicó hacia valores positivos y bajos del CP 1 y del CP 2, es decir en un sitio con alto contenido de amonio y profundidad de Secchi. Las poblaciones pertenecientes al TFP 2 y TFP 4 y las poblaciones de *Echinochloa polystachya* del TFP 3, se ubicaron por lo general hacia valores positivos del CP 1, es decir en lagunas con mayores contenidos de amonio y profundidad de Secchi, menores concentraciones de nitrato, de sólidos en suspensión y de oxígeno disuelto. Las poblaciones pertenecientes al TFP 3, en su conjunto, no se encontraron preferencialmente en ningún tipo particular de condiciones ambientales. Los resultados del ANOVA por permutaciones muestran que los valores del CP 1 y del CP 2 no difirieron significativamente entre los diferentes TFP ($p = 0,646$, $p = 0,647$ respectivamente).

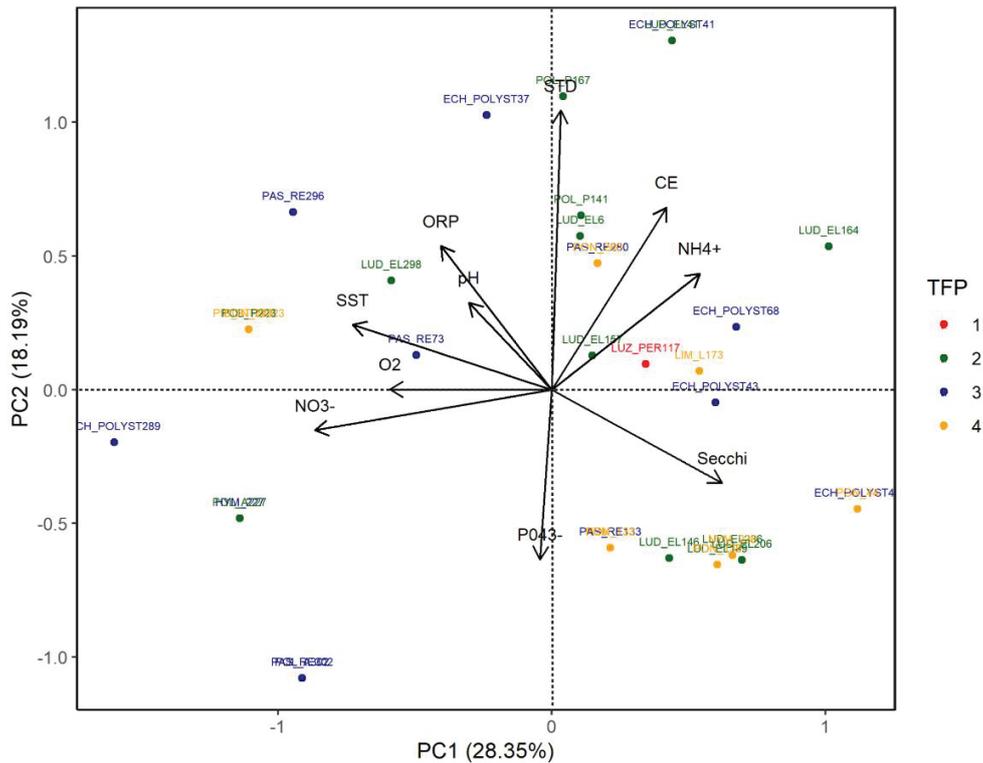


Figura 3. 10. Ordenamiento de las poblaciones en relación con las variables de agua producto del Análisis de Componentes Principales. Las poblaciones (n = 36) están representados con nombre y puntos, los diferentes colores representan a los cuatro TFP. Las variables son: amonio (“NH4+”), fosfato (“PO43-”), nitrato (“NO3-”), oxígeno disuelto (“O2”), sólidos totales disueltos (“STD”), sólidos suspendidos totales (“SST”), conductividad eléctrica (“CE”), pH (“ph”), profundidad de Secchi (“Secchi”), potencial redox (“ORP”). Las abreviaturas de las especies se indican en la Tabla 3.2, en esta figura se le agrega a la abreviatura el número de la laguna a la que pertenece.

Los dos primeros componentes (CP) del ordenamiento de las poblaciones en función de las variables del sedimento no redundantes explicaron el 52,69 % de la varianza total (CP 1: 31,15 %; CP 2: 21,54 %) (Figura 3.11). Las poblaciones en sitios con mayor concentración de nitratos se ubicaron hacia valores positivos del CP 1, mientras que aquellas con mayor pH, arena y fósforo se ubicaron hacia valores negativos. En relación con el CP 2, las poblaciones de sitios con mayor contenido de materia orgánica, de arcilla y conductividad eléctrica se ubicaron hacia valores positivos y aquellas con mayores contenidos de arena, hacia valores negativos.

En la Figura 3.11 se observa que la población perteneciente al TFP 1 se ubicó hacia valores positivos del CP 1 y CP 2, en un sitio con alto contenido de arcilla, materia orgánica y nitrato. Las poblaciones del TFP 2 y del TFP 4 se encontraron preferencialmente hacia valores positivos del CP 1, en sitios con mayor contenido de nitratos. Las poblaciones

pertenecientes al TFP 3 se ubicaron preferentemente hacia valores negativos del CP 2, en sitios con menor arcilla y materia orgánica. Los resultados del ANOVA por permutaciones muestran que los valores del CP 1 y del CP 2 no difirieron significativamente entre los diferentes TFPs ($p = 0,117$, $p = 0,851$ respectivamente).

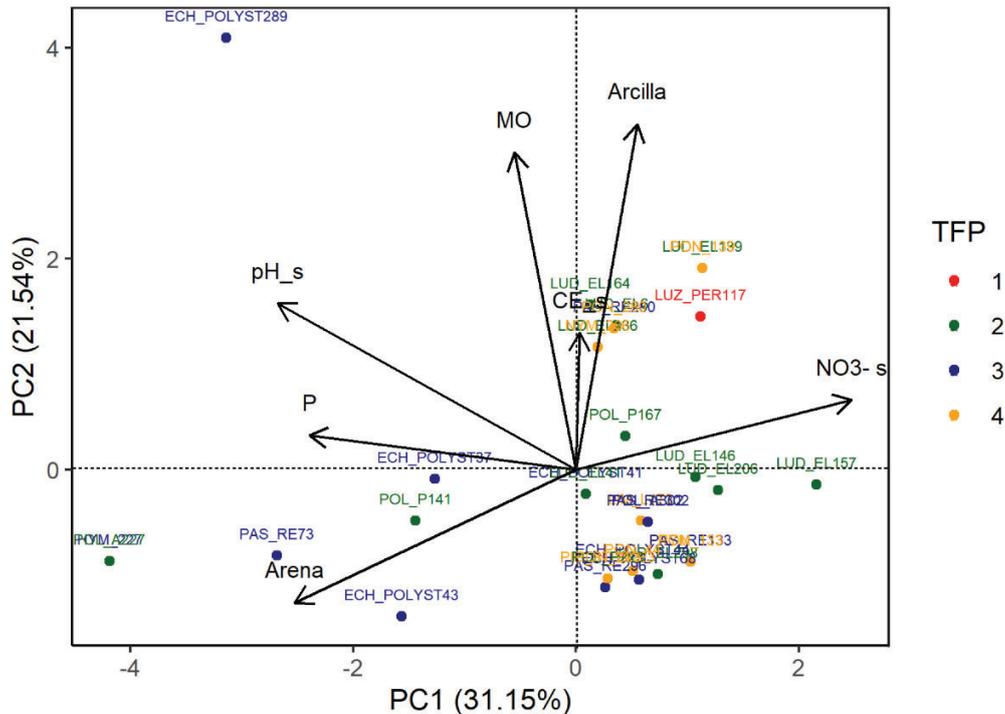


Figura 3. 11. Ordenamiento de las poblaciones en relación con las variables del sedimento producto del Análisis de Componentes Principales. Las poblaciones ($n = 36$) están representados con nombre y puntos, los diferentes colores representan a los cuatro TFP. Las variables son: fósforo reactivo soluble (“P”), nitrato (“NO₃-s”), arcilla (“Arcilla”), arena (“Arena”), conductividad eléctrica (“CE_S”), pH (“pH_s”) y materia orgánica (“MO”).

En el PCA en función de las variables morfométricas, los dos primeros ejes explicaron el 74 % de la variabilidad total (CP 1: 43,7 %, CP 2: 30,3 %) (Figura 3.12). Hacia valores positivos del CP 1 se ubicaron las poblaciones en lagunas de mayor porcentaje de inundación 40 y hacia valores negativos, aquellas con mayor área y número de conexiones/perímetro. En relación con el CP 2 hacia valores positivos se ubicaron las poblaciones en lagunas con mayor área y hacia valores negativos con mayor número de conexiones/perímetro. No hubo una ubicación preferencial de las poblaciones de los TFP 2, TFP 3 y TFP 4. El TFP 1 se ubicó en una laguna con alta área, bajo porcentaje de la laguna regularmente inundado y bajo número de conexiones/perímetro. Los resultados del ANOVA muestran que los valores del CP 1 y del CP 2 no difirieron significativamente entre los diferentes TFP ($p = 0,236$, $p = 0,848$ respectivamente).

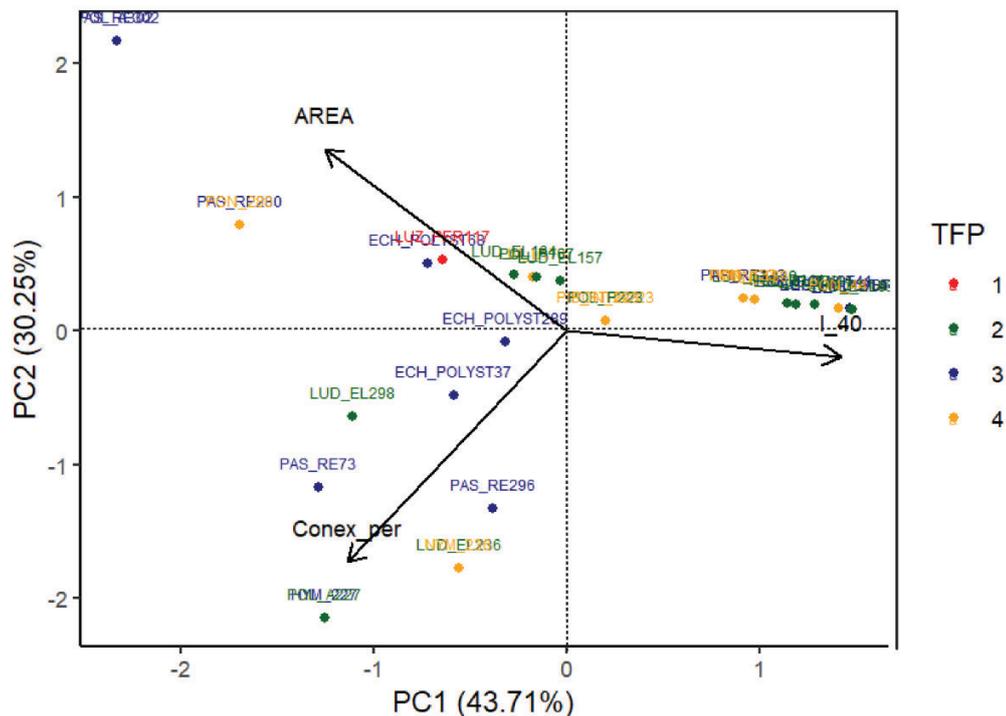


Figura 3. 12. Ordenamiento de las poblaciones en relación con las variables morfométricas. Las poblaciones (n = 36) están representados con nombre y puntos, los diferentes colores representan a los cuatro TFP. Las variables son: número de conexiones/perímetro (“Conex_per”), área (“AREA”), y porcentaje de la laguna regularmente inundado (I_40).

En las Tablas 3.4 y 3.5 se resumen los resultados de los mejores modelos lineales generalizados para la presencia de los TFP en los sitios donde se midieron los rasgos y en los sitios donde aparecía al menos una de las especies pertenecientes a los TFP, respectivamente. Los modelos fueron significativos ($p < 0,05$). El TFP 1 no se encuentra en las tablas porque estuvo presente sólo en una laguna.

Las especies de plantas pertenecientes al TFP 2 (*Ludwigia elegans*, *Polygonum punctatum* y *Polygonum acuminatum*) fueron las más constantes (presentes en 22 de las 25 lagunas, dominantes en 13 lagunas), seguidas de aquellas especies pertenecientes al TFP 3 (*Echinochloa polystachya*, *Paspalum repens*, *Hymenachne amplexicaulis*, y una población de *Polygonum acuminatum*) (presentes en 18 de las 25 lagunas, dominantes en 12 lagunas). En el caso del modelado de la presencia de los TFP considerando solo los sitios donde se midieron los rasgos, la presencia del TFP 3 estuvo asociada en forma negativa con la concentración de nitratos en los sedimentos (Figura 3.13). Los TFP 2 y TFP 4 no estuvieron asociados con ninguna de las variables ambientales relevadas en este trabajo.

Para el modelado de la presencia considerando todos los sitios donde ocurrió alguna de las especies que conforman el TFP, el TFP 3 estuvo presente en sitios con menor concentración de nitrato en los sedimentos y mayor potencial redox del agua (Figura 3.14). La presencia de las especies de los TFP 2 y TFP 4 no estuvo asociada con ninguna de las variables ambientales relevadas en este trabajo. No se encontró ningún modelo que explicara la abundancia-cobertura de los TFP.

Tabla 3. 4. Modelos lineales generalizados para la presencia/ausencia de los Tipos Funcionales de Plantas (TFP) que ocurrieron en más de 5 sitios. Se considera que el TFP estuvo presente en un determinado sitio sólo si fue dominante en el mismo y se relevaron sus rasgos. El efecto positivo se indica con (+) y el efecto negativo con (-). STD = Sólidos totales disueltos, NO_3^- = nitrato.

TFP	Modelo de presencia /ausencia		
	N° sitios	Variables explicativas	Kappa
TFP 2	13	-	-
TFP 3	12	NO_3^- sedimento (-)	39,9%
TFP 4	7	-	-

Tabla 3. 5. Modelos lineales generalizados para la presencia/ausencia y abundancia/cobertura de los Tipos Funcionales de Plantas (TFP) que ocurrieron en más de 5 sitios. Se considera que el TFP estuvo presente en un determinado sitio si alguna de las especies que conforman el TFP estuvo presente. El efecto positivo se indica con (+) y el efecto negativo con (-).

TFP	Modelo de presencia /ausencia			Modelo de abundancia/ cobertura	
	N° sitios	Variables explicativas	Kappa	Variables explicativas	Kappa
TFP 2	22	-	-	-	-
TFP 3	18	NO_3^- sedimento (-), ORP (+)	71,5% 73,7%	-	-
TFP 4	18	-	-	-	-

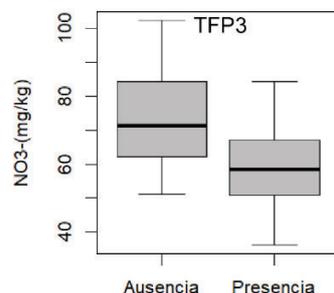


Figura 3. 13. Distribución de los valores de la variable nitrato del sedimento “NO3-” para presencia/ausencia del TFP 3, considerando los sitios donde dominó el TFP.

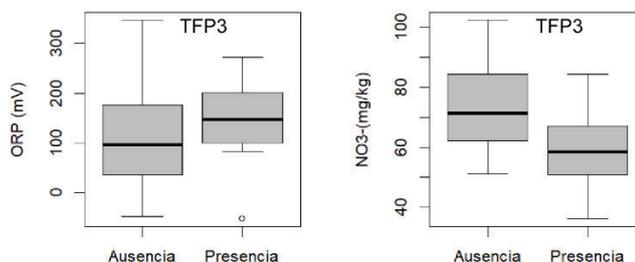


Figura 3. 14. Distribución de los valores de la variable nitrato del sedimento “NO3-” y potencial redox del agua “ORP” para presencia/ausencia del TFP 3, considerando todos los sitios donde se encontró alguna de las especies que conforman el TFP.

Los mejores modelos lineares generalizados para los promedios ponderados de los rasgos (CWM) en relación con las variables ambientales se presentan en las Tablas 3.6, 3.7 y 3.8. En las tablas solo se presentan los rasgos para los que hubo modelos significativos. El CWM fijo del tamaño de semillas estuvo asociado negativamente con el número de conexiones con cursos de agua. En relación con el CWM específico, la resistencia física foliar (RFF) estuvo asociada positivamente con el número de conexiones de la laguna y con el amonio del agua. La altura de las plantas estuvo asociada con el Patrón temporal del pulso 2017 (las lagunas del patrón 3 tuvieron mayor altura que las del patrón 4, y ambas mayores alturas que las de los patrones 1 y 2) y con los sólidos totales disueltos. Con respecto a la variabilidad intraespecífica, la RFF estuvo positivamente asociada con el potasio de los sedimentos.

Tabla 3. 6. Modelos lineales generalizados para los promedios ponderados fijos (CWM) de los rasgos. El efecto positivo se indica con (+) y el efecto negativo con (-). NConex = número de conexiones.

CWM	VARIABLES explicativas	% Explicado	P valor
Tamaño de semillas	Nconex (-)	20,7%	0,0204

Tabla 3. 7. Modelos lineales generalizados para los promedios ponderados específicos (CWM) de los rasgos. El efecto positivo se indica con (+) y el efecto negativo con (-). CE = conductividad eléctrica, NH⁴⁺(agua) = concentración de amonio en el agua, NConex = número de conexiones, RFF = resistencia física foliar.

CWM	VARIABLES explicativas	% Explicado	P valor
RFF	NConex (+) y	31,7%	0,0068
	NH ⁴⁺ (agua) (+)		0,0381
Altura	Patrón 3 pulso 2017 (+)	42,6%	0,0005
	Patrón 4 pulso 2017 (+) y		0,0061
	STD (+)		0,0053

Tabla 3. 8. Modelos lineales generalizados para la variabilidad intraespecífica. El efecto positivo se indica con (+) y el efecto negativo con (-). K = concentración de potasio en el sedimento, NO₃⁻(sed) = concentración de nitrato en el sedimento, RFF = resistencia física foliar.

CWM	VARIABLES explicativas	% Explicado	P valor
RFF	K (+)	19,9%	0,0255

La conectividad de las lagunas con cursos de agua tuvo un efecto más importante sobre el recambio de especies que sobre la variabilidad intraespecífica, para todos los rasgos excepto la altura de la planta y el nitrógeno foliar (Figura 3.15, Conexión). El efecto de la conectividad fue significativo sobre el promedio específico del rasgo área foliar específica ($p = 0,03$) (Figura 3.16), sobre el promedio fijo del área foliar específica ($p = 0,02569$) (Figura 3.17), el promedio fijo de la resistencia física foliar ($p = 0,04736$) (Figura 3.17) y el promedio fijo del tamaño de semillas ($p = 0,04348$) (Figura 3.17) y sobre la variabilidad intraespecífica del rasgo altura ($p = 0,04328$) (Figura 3.18). Es decir que para los rasgos área foliar específica y resistencia física foliar la relación con la conectividad estuvo dada por el recambio de especies entre sitios con diferente conectividad y no por una mayor variabilidad intraespecífica de las especies (Figura 3.15, Conexión). Las lagunas

conectadas tuvieron especies con mayor área foliar específica y mayor resistencia física foliar. El tamaño de semillas también estuvo asociado con la conectividad debido al recambio de especies, las lagunas conectadas tuvieron especies con menor tamaño de semilla. Para este rasgo no se pudo evaluar la variabilidad intraespecífica porque fue tomado de bibliografía (se consideró un solo valor por especie). Para el rasgo altura, la diferencia entre lagunas conectadas y desconectadas estuvo dada por la variabilidad intraespecífica y no por el recambio de especies. Los individuos de una misma especie son más altos en lagunas conectadas que en desconectadas. A pesar de la relación observada entre la conectividad y los valores de los rasgos, un alto porcentaje de la variabilidad permanece sin explicar (Figura 3.15, Error). En todos los rasgos, a excepción del nitrógeno foliar, el recambio de especies comprendió la mayor parte de la variabilidad total entre los sitios (Figura 3.15, Total). Para el área foliar específica la variabilidad total entre los sitios estuvo fuertemente afectada por una covariación negativa entre el recambio de especies y la variabilidad específica.

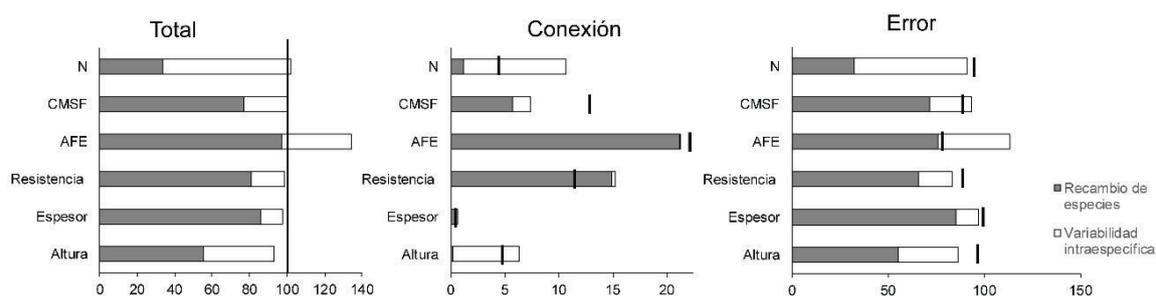


Figura 3. 15. Descomposición de la variabilidad total (%) de los rasgos estudiados y efecto de la conectividad sobre los seis rasgos medidos en las 36 poblaciones. Total: descomposición de la variabilidad total entre sitios para los rasgos evaluados. Conexión: efecto de la conectividad sobre los diferentes componentes de la variabilidad. Error: % de la variabilidad que no se explica por la conectividad. La parte gris de las columnas corresponde al recambio de especies y la parte blanca a los efectos de la variabilidad intraespecífica. Las barras negras indican la variación total. El espacio entre la columna y la barra corresponde al efecto de la covariación. Si la barra está separada de la columna, la covariación es positiva, si está sobre la columna la covariación es negativa. Los valores están estandarizados por la variación total en promedios específicos.

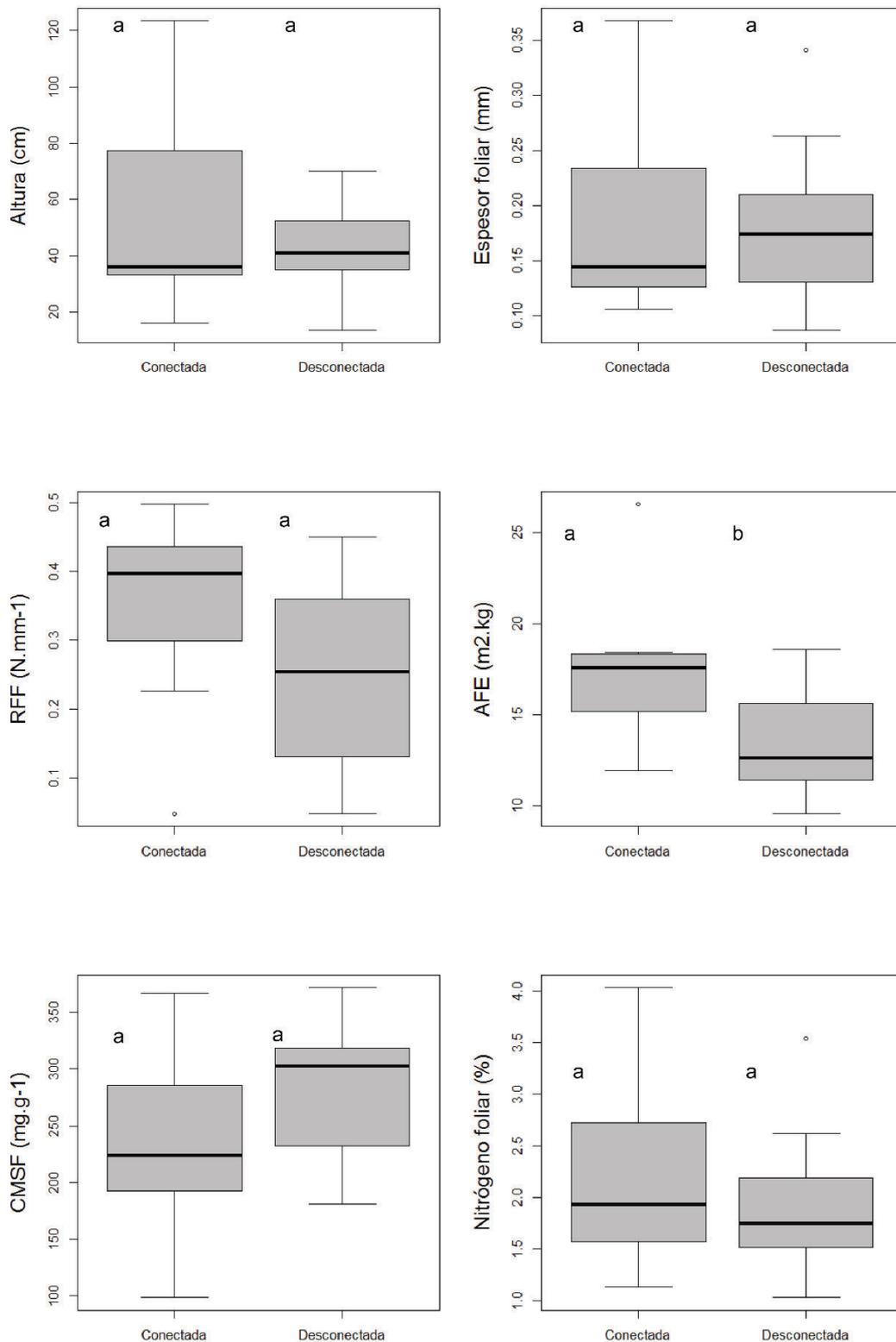


Figura 3. 16. Valores de los promedios específicos ponderados de los rasgos continuos en lagunas conectadas y desconectadas. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) en un contraste a posteriori (test de Tukey) realizado después de un ANOVA por permutaciones.

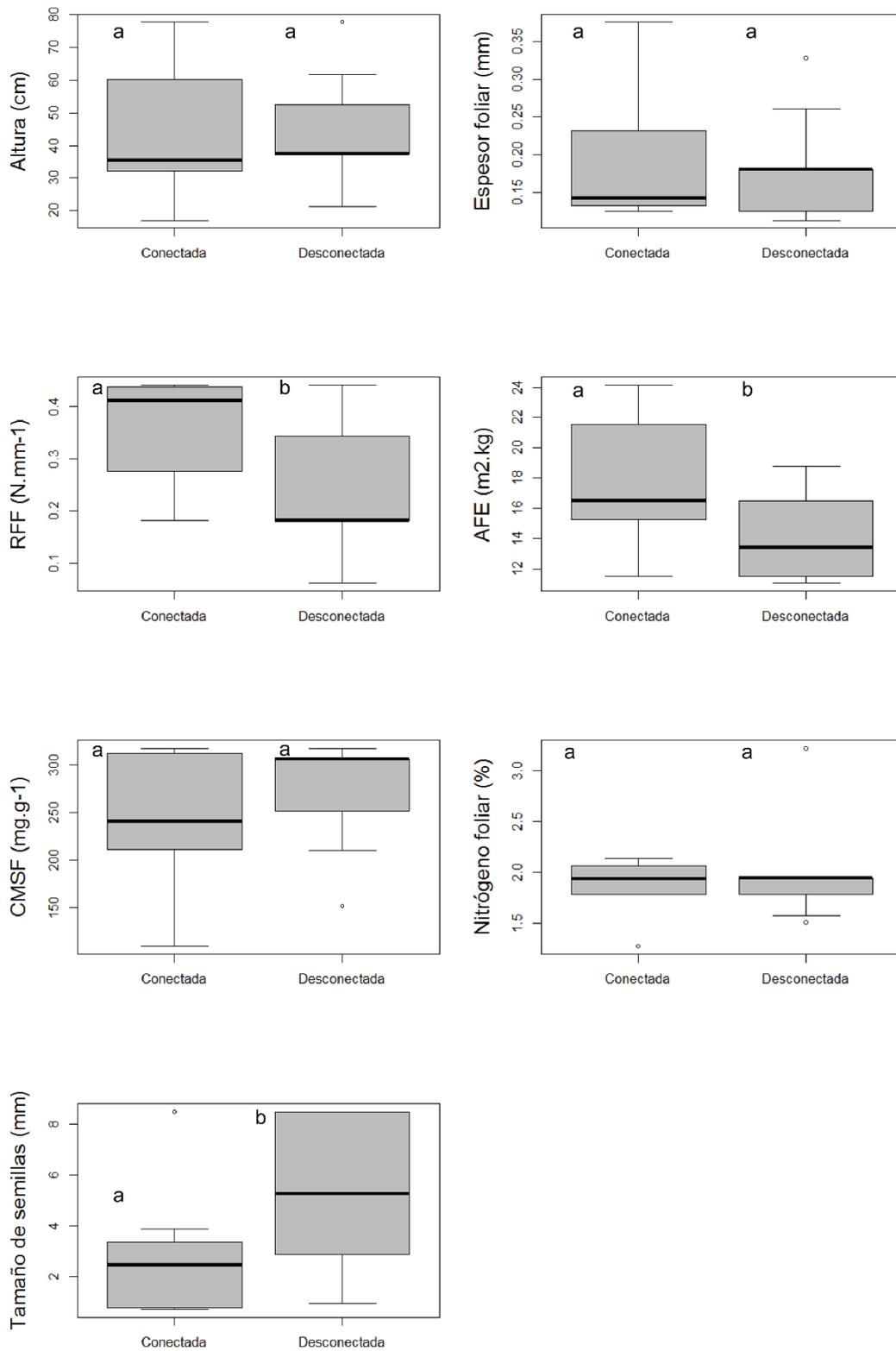


Figura 3. 17. Valores de los promedios fijos ponderados de los rasgos continuos en lagunas conectadas y desconectadas. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) en un contraste a posteriori (test de Tukey) realizado después de un ANOVA por permutaciones.

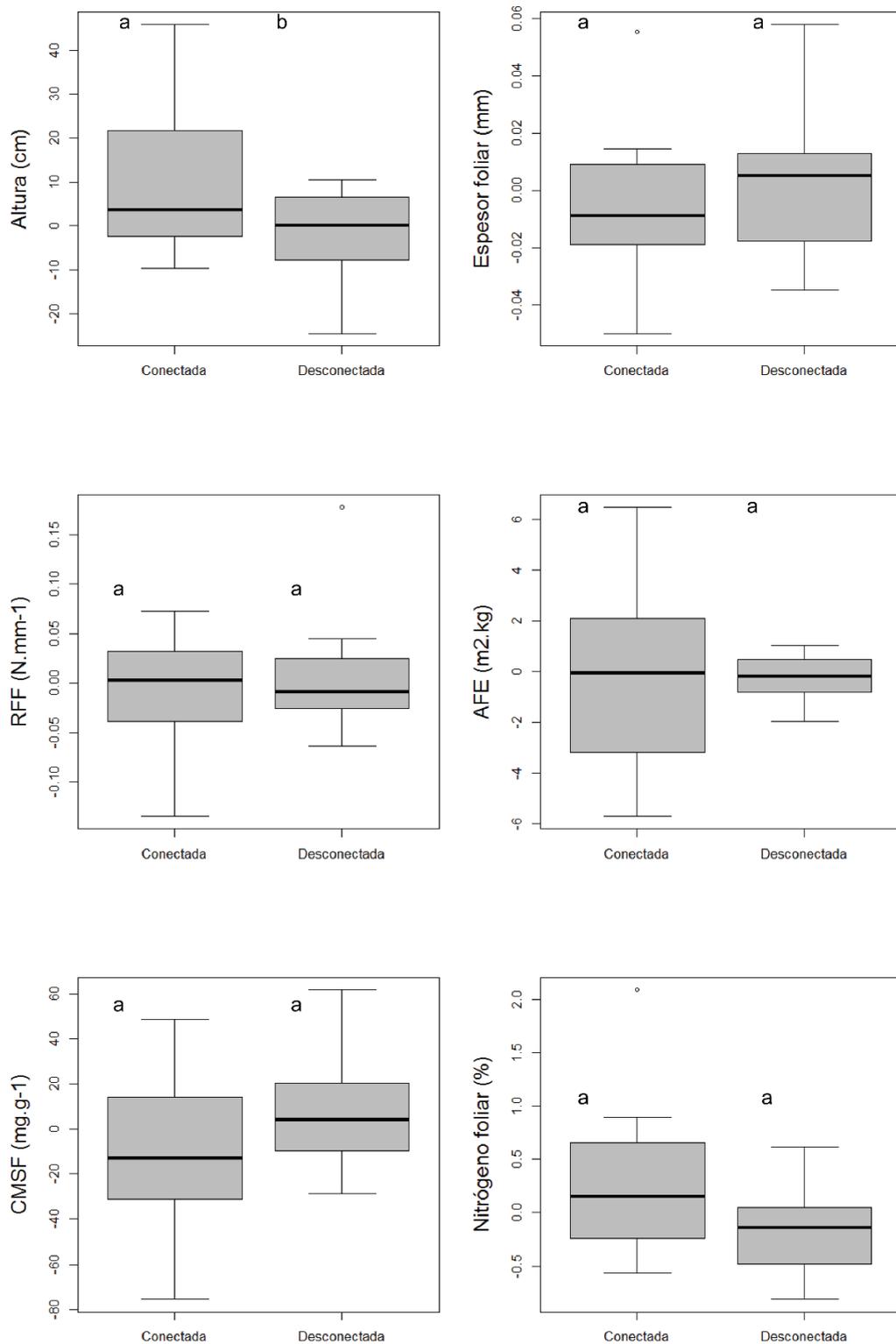


Figura 3. 18. Valores de la variabilidad intraespecífica de los rasgos continuos en lagunas conectadas y desconectadas. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) en un contraste a posteriori (test de Tukey) realizado después de un ANOVA por permutaciones.

3.3.4. Diversidad funcional

La Riqueza Funcional estuvo negativamente asociada con el porcentaje de materia orgánica del sedimento y positivamente asociada con el potencial redox (Tabla 3.9). Los modelos lineales generalizables para el resto de los estimadores de diversidad funcional no resultaron significativos. Los valores de los índices no difirieron significativamente entre lagunas conectadas y desconectadas (Figura 3.19). Los índices de diversidad no difirieron en relación con la conectividad.

Tabla 3. 9. Modelos lineales generalizados para los estimadores de diversidad funcional. El efecto positivo se indica con (+) y el efecto negativo con (-). MO = % de materia orgánica del sedimento, ORP = potencial redox del sedimento, PO_4^{3-} = concentración de fosfatos del agua.

Estimador	Variables explicativas	% Explicado	P valor
Riqueza funcional	MO (-)	71,9%	0,0018
	y ORP (+)		0,0043

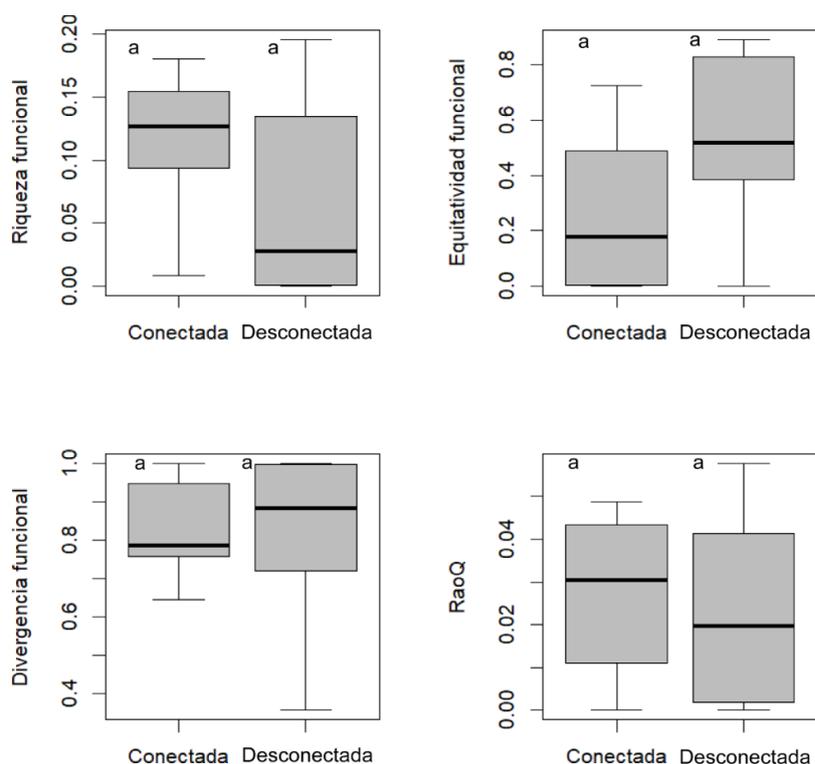


Figura 3. 19. Índices de diversidad funcional en lagunas conectadas y desconectadas. Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) en un contraste a posteriori (test de Tukey) realizado después de un ANOVA por permutaciones.

En cuanto a la relación entre los índices de diversidad funcional y los índices de diversidad específica, los sitios con mayor riqueza funcional tenían a su vez mayor diversidad específica según los índices de Shannon-Wiener y de Simpson ($r = 0,42$ y $r = 0,32$, $p = 0,0039$ y $p = 0,0139$ respectivamente), mayor número de Hill ($r = 0,41$, $p = 0,00425$) y número de especies ($r = 0,53$, $p = 0,0006$). Los sitios con mayor índice RaoQ (dispersión funcional) tuvieron mayor diversidad específica según los índices de Shannon-Wiener y de Simpson ($r = 0,86$ y $r = 0,84$ respectivamente, $p < 0,00001$), mayor equitatividad funcional ($r = 0,3714$, $p = 0,0007$), número de Hill ($r = 0,8156$, $p < 0,00001$) y número de especies ($r = 0,6039$, $p < 0,00001$). La equitatividad y la divergencia funcionales no estuvieron correlacionadas con ninguno de los índices de diversidad específica.

3.4. Discusión

La mayor parte de las lagunas estudiadas tuvieron dominancia de especies perennes, con vía fotosintética C3. Las especies perennes mantienen estructuras reproductivas entre estaciones y eventos de inundación, por lo que este ciclo de vida parece adecuado para las lagunas de la planicie que son periódicamente disturbadas por el pulso. El espesor foliar y la altura de la planta fueron los rasgos relevados con mayor variabilidad entre especies. La variabilidad intraespecífica para todos los rasgos continuos relevados fue menor que la variabilidad interespecífica, lo que coincide con lo reportado en otros estudios (Garnier et al., 2001; Kazakou et al., 2013; Morandeira & Kandus, 2016). Los distintos tipos morfoecológicos encontrados (herbáceas emergentes graminoides, emergentes latifoliadas, arraigadas de hoja flotante y flotantes libres) ocupan sectores del “espacio de los rasgos” diferentes entre sí. En términos generales, las poblaciones de especies emergentes graminoides tuvieron mayor resistencia física foliar, área foliar específica y contenido de nitrógeno foliar, las herbáceas flotantes libres y las arraigadas de hoja flotante tuvieron alto espesor foliar y las herbáceas emergentes latifoliadas tuvieron alto contenido de materia seca foliar y tamaño de semillas.

Con respecto a las relaciones entre los rasgos funcionales, algunas fueron similares a las descritas en la bibliografía (Westoby, 1998; Shipley & Lechowicz, 2000; Wright et al., 2004; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Morandeira, 2014; Díaz et al., 2016). El área foliar específica estuvo asociada positivamente con el contenido de nitrógeno foliar, ambos rasgos relacionados con la tasa fotosintética máxima (Reich et al., 1998). El tipo morfoecológico estuvo asociado con la vía fotosintética, lo cual es esperable ya que la

mayor parte de las plantas C4 son graminoides. El espesor estuvo asociado negativamente con el área foliar específica y con el nitrógeno foliar, aunque estas relaciones fueron más débiles que las señaladas en otros estudios (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). En cuanto a las relaciones que no coinciden con lo observado empíricamente en otros estudios se encuentran: la relación negativa encontrada entre la altura de las plantas y el espesor foliar y la ausencia de relación (positiva) entre el tamaño de las semillas y la altura de la planta. Tampoco se halló una relación negativa entre el área foliar específica y el contenido de materia seca foliar. La diferencia entre las relaciones encontradas por Morandeira (2014) en humedales de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná podría deberse a que la autora tomó datos en distintas posiciones topográficas, en cambio en este estudio el foco estuvo solo en la vegetación de las lagunas. En efecto, los rangos de los valores de todos los rasgos (excepto el tamaño de semillas) fueron mayores en el trabajo de Morandeira (2014).

Los modelos lineales generalizados no permitieron explicar la abundancia de ninguno de los TFPs. La variabilidad que no pudo ser explicada por los modelos puede estar relacionada con variables ambientales fisicoquímicas que no fueron medidas en este estudio (tasa de sedimentación, velocidad del agua, fetch, etc.), a los procesos bióticos, o a la estocasticidad en la colonización, establecimiento y persistencia de la vegetación (Keddy, 2010a).

Se identificaron parcialmente los compromisos en el diseño de las plantas descritos por Grime et al. (1997) y Díaz et al. (2004) en relación a la captura, utilización y liberación de recursos. Estos autores describen la existencia de un compromiso entre la rápida adquisición de recursos y la conservación de recursos en tejidos bien protegidos, es decir entre una estrategia adquisitiva y una estrategia conservadora, respectivamente. Este compromiso estaría representado en el primer eje del PCA (Figura 3.6), donde las poblaciones de plantas con una estrategia adquisitiva se encuentran hacia valores positivos del eje (altos contenidos de nitrógeno foliar) y aquellas con una estrategia conservadora hacia valores negativos del eje (alto espesor y resistencia física foliar).

Las especies que adquieren rápidamente los recursos tienen una estrategia ruderal. Pueden aprovechar los ambientes que se generan tras un disturbio o los ambientes muy productivos, como lagunas conectadas donde la entrada de nutrientes es continua. La población del TFP 1 (*Luziola peruviana*) (ubicada hacia valores positivos del eje 1 del PCA, Figura 3.6) tendría una estrategia adquisitiva, dada por una alta área foliar específica y

nitrógeno foliar, y un bajo espesor y resistencia física foliar. El nitrógeno y el área foliar específica se asocian con la tasa fotosintética máxima y son rasgos que confieren habilidad para la rápida adquisición de recursos (Morandeira & Kandus, 2016) y el crecimiento rápido en ambientes productivos (Grime et al., 1997). A su vez, el área foliar específica suele encontrarse negativamente asociada con la longevidad de la hoja (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), esto es esperable en la estrategia adquisitiva ya que los mecanismos que permiten altas tasas de adquisición de recursos tienen asociadas también altas tasas de pérdida de recursos. La población perteneciente al TFP 1 (*Luziola peruviana*) se encontró en un sitio con muy alto contenido de nitratos en el sedimento, por lo que se favorecería su estrategia adquisitiva. A su vez, esta población fue dominante sólo en una laguna donde sus alrededores habían sido recientemente quemados (Figura 3.20). La quema se realiza como una práctica de manejo en el Delta del Río Paraná, para la eliminación de especies con poco valor forrajero y para favorecer el crecimiento de especies de mayor palatabilidad (Salvia et al., 2012). En el campo donde se realizaron los muestreos, es una práctica que se realiza en forma muy acotada en parches de poca extensión. En este ambiente recientemente disturbado y con parches recientemente creados, se favorecería una estrategia oportunista como la de *Luziola peruviana*.



Figura 3. 20. Márgenes de la laguna 117, donde se observa la quema de vegetación. Esta quema fue intencional y se realizó para favorecer el crecimiento de plántulas con mayor palatabilidad para el ganado.

El TFP 3, formado en su mayoría por herbáceas gramínoideas, tiene características adquisitivas (área foliar media a alta, nitrógeno foliar medio y bajo espesor), una alta resistencia física foliar, atributo que se encuentra más asociado a una estrategia

conservadora y una altura media (las poblaciones de este TFP se ubican hacia valores positivos del eje 2 del PCA, Figura 3.6). Las poblaciones de *Echinochloa polystachya* del TFP 3 ocurrieron principalmente en lagunas desconectadas de los cursos de agua, con altos contenidos de amonio en agua, mientras que las de *Paspalum repens*, *Hymenachne amplexicaulis* y *Polygonum punctatum*, en lagunas conectadas con altos contenidos de nitrato. Para *E. polystachya* fue descrito que puede permanecer arraigada durante la fase de inundación del río y sostener una muy alta toma de nutrientes durante la misma (Piedade et al., 1997), lo que coincidiría con una estrategia adquisitiva. Por otro lado, *E. polystachya* puede funcionar como un reservorio de nutrientes durante los períodos en que las lagunas están aisladas y posteriormente como una fuente de nutrientes hacia el agua (Piedade et al., 1997). Esta liberación de nutrientes podría explicar los elevados contenidos de amonio observados en los sitios donde domina *E. polystachya*. Para las demás poblaciones de este TFP, la conexión permanente con cursos de agua aportaría elevados contenidos de nutrientes, por lo que se beneficiaría una estrategia de rápida adquisición de recursos. De acuerdo con los Modelos Lineales Generalizados (GLM) el TFP 3 domina en sitios con menor contenido de nitratos en el sedimento y está presente en lagunas con mayor potencial redox, características que han sido descritas en el Capítulo 2 como típicas de lagunas conectadas.

En relación a la alta resistencia física foliar del TFP 3, este rasgo está asociado positivamente con la resistencia al daño mecánico (herbivoría, viento, fuerza del agua, etc.) (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Para las poblaciones del TFP 3 que ocurrieron en lagunas conectadas, la resistencia física foliar tendría una función importante en la prevención del daño mecánico debido al movimiento del agua (Bornette et al., 2008; Onoda et al., 2008; Schneider et al., 2015). A su vez, se observó que la resistencia física foliar fue mayor a medida que aumentaba el número de conexiones. En los ambientes con movimiento del agua también se favorece el establecimiento de plantas más flexibles, que modifican su forma y de esta manera se logra disminuir el arrastre (Sand-Jensen, 2003; Bornette et al., 2008). *P. repens* es una especie que puede sufrir variaciones en su porte de acuerdo a la altura del agua, siendo más erecto cuando el agua sube y más rastrero cuando el agua baja (Sabattini, 1985). Por otro lado, la alta resistencia física foliar de las poblaciones del TFP 3 que ocurrieron en lagunas desconectadas (poblaciones de *E. polystachya*) permitiría una mejor conservación de los recursos en tejidos bien protegidos, en los períodos en que las lagunas se encuentran aisladas de los cursos de agua.

Las poblaciones pertenecientes al TFP 4, plantas flotantes libres y arraigadas de hoja flotante tendrían una estrategia conservadora (alta resistencia física foliar, gran espesor y baja área foliar específica y nitrógeno foliar) (se ubicaron hacia valores negativos del eje 1, Figura 3.6). El alto espesor y la alta resistencia física foliar permiten una mejor conservación de los recursos, están asociados a hojas con una mayor vida útil y son características típicas de plantas en ambientes con menor disponibilidad de recursos (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). El TFP 4 dominó principalmente en lagunas con mayor profundidad de Secchi y contenido de amonio, menor contenido de oxígeno, de sólidos suspendidos totales, y de nitratos en el agua y mayor contenido de nitrato en el sedimento. Sin embargo, la población de *Pistia stratiotes* y una de las poblaciones de *Pontederia azurea* de este TFP se encontraron en lagunas conectadas, con elevada turbidez.

Las condiciones asociadas a la presencia de este TFP coinciden con las descritas en el Capítulo 2 para las lagunas claras, por lo general desconectadas de los cuerpos de agua. Estas tendrían aporte de recursos del río sólo durante los eventos de inundación y su disponibilidad de nutrientes dependería principalmente de los procesos internos que ocurren en la laguna (Villar et al., 1998), por lo que se favorecería una estrategia conservadora de los recursos. A su vez, ha sido reportado que la disponibilidad de luz estimula la germinación y el desarrollo de plantas arraigadas de hoja flotante (Huang et al., 2014; Schneider et al., 2018).

Las poblaciones del TFP 2, herbáceas emergentes latifoliadas, tuvieron algunas características típicas de la estrategia adquisitiva (bajo espesor, baja resistencia física foliar y nitrógeno foliar medio), aunque tuvieron una baja área foliar específica que no se condice con esa estrategia (se ubicaron hacia valores positivos del eje 1 del PCA, Figura 3.6). Tuvieron también un gran tamaño de semillas. El TFP 2 fue dominante principalmente en lagunas con condiciones similares a las descritas para el TFP 4, aunque algunas poblaciones de este TFP se encontraron en lagunas turbias conectadas con cuerpos de agua. Ha sido descrito que las herbáceas emergentes latifoliadas suelen carecer de rasgos que les permitan reducir las fuerzas hidrodinámicas o aumentar la resistencia mecánica a la ruptura y al desarraigo (Schneider et al., 2018), por lo que se favorecería su dominancia en ambientes desconectados. Algunas especies del género *Ludwigia* crecen favorablemente en aguas estancadas o con baja velocidad de corriente (Hussner, 2010). El mayor tamaño de semillas permitiría una mayor supervivencia de las plántulas a la escasez de nutrientes minerales, ya que las semillas más grandes tienden a retener mayor cantidad

de reservas metabólicas durante un período mayor que las semillas más chicas (Westoby, 1998). En el momento del muestreo no se observó una escasez de nutrientes, pero dado que la entrada de recursos en estos ambientes es intermitente, se favorecería un tamaño de semillas mayor ante un posible escenario de escasez.

Algunos de los TFP con estrategia de vida similar se ubicaron en posiciones similares del gradiente. Las poblaciones del TFP 1 y del TFP 2 (con estrategia adquisitiva) ocurrieron en lagunas con características similares (e.g. claras, desconectadas, con alto nitrato en el sedimento y alto amonio en el agua). Sin embargo, muchas de las poblaciones del TFP 3 (estrategia adquisitiva) ocurrieron en lagunas con características diferentes al TFP 1 y TFP 2 (e.g. turbias, conectadas, con alto contenido de nitrato en agua). Además, las lagunas donde ocurrió el TFP 4 (estrategia conservadora) tuvieron características similares a aquellas donde dominaron los TFP 1 y 2. La presencia de TFPs con estrategias de vida contrastantes en las lagunas claras indicaría que las especies pueden utilizar los recursos y responder al ambiente de distinta manera. Esta mayor diversidad funcional permitiría una mayor complementariedad de nichos y contribuiría al mantenimiento del funcionamiento del ecosistema a largo plazo en un contexto de cambio ambiental (Díaz & Cabido, 2001).

Se esperaba que los filtros ambientales seleccionaran determinados rasgos, y por lo tanto cada TFP estuviera asociado a condiciones ambientales particulares. A pesar de que en términos generales las poblaciones de cada TFP estuvieron asociadas a un conjunto particular de condiciones ambientales, en algunos TFPs se observó que las poblaciones que lo conformaban se encontraban en ambientes con condiciones ambientales disímiles. Por ejemplo, en el TFP 3 las poblaciones de *E. polystachya* se encontraban en sitios diferentes a las demás poblaciones. Esto puede deberse a que hay rasgos que están siendo filtrados por el ambiente y que no fueron relevados en este estudio (por ejemplo, flexibilidad del tallo, tipo de dispersión, resistencia al arrastre, etc.).

Los resultados obtenidos a partir del análisis de la relación entre los promedios ponderados de los rasgos de cada comunidad (CWM) y las condiciones ambientales fueron consistentes con lo descrito anteriormente en la caracterización de los TFPs. Se observó un marcado efecto de la conectividad en los valores de los rasgos, en particular en la altura de la planta, el área foliar específica, el tamaño de semillas y la resistencia física foliar. La conectividad, en términos generales, tuvo un efecto más marcado sobre el recambio de especies (en su composición y abundancia) que sobre la variabilidad intraespecífica. Las lagunas conectadas favorecerían el establecimiento y desarrollo de especies con mayor

área foliar específica y resistencia física foliar y menor tamaño de semillas y además los individuos de una misma especie serían más altos en lagunas conectadas que en desconectadas. Por ejemplo, en lagunas conectadas fue abundante la especie *P. repens* que tiene una alta área foliar específica, mientras que en lagunas desconectadas fue abundante *L. elegans* que tiene una baja área foliar específica. Por otro lado, el nitrógeno foliar fue el único rasgo donde la variabilidad entre sitios estuvo más asociada a la variabilidad intraespecífica, lo que coincide con lo descrito en otros estudios (Garnier et al., 2001; Kazakou et al., 2013). Estos autores encontraron que los rasgos de los componentes químicos de las hojas eran los rasgos con mayor variabilidad intraespecífica, en el caso del nitrógeno foliar es un rasgo sensible a la disponibilidad de nitrógeno en el suelo.

El CWM específico de la altura se asoció con los patrones temporales de lagunas 3 y 4 del pulso del año 2017 y con los sólidos totales disueltos. En estos patrones temporales la cobertura de vegetación fue máxima durante todo el pulso (Figura 2.4, Capítulo 2), por lo que habría una competencia por la luz. Una mayor cobertura de vegetación en la laguna podría inducir un alargamiento del tallo, lo que permite optimizar la captura de la luz (Fonseca & Kenworthy, 1987). A su vez, la aún mayor altura de las plantas del patrón 3 (lagunas conectadas con un curso de agua que sale desde el río Paraná) puede estar asociada con una muy alta disponibilidad de nutrientes (muy alto contenido de nitratos en el agua y de fósforo en el sedimento) y con la velocidad del agua (Puijalon et al., 2007). Los procesos metabólicos pueden reducirse en aguas quietas debido a que se limita el flujo químico a través de la “capa límite de difusión” de las hojas. El movimiento del agua puede aumentar el flujo químico a través de la capa límite, favoreciendo los procesos metabólicos y el crecimiento de las plantas (Koch, 1994; Puijalon et al., 2007, 2008). Además, las plantas más altas pueden permanecer emergidas durante las inundaciones y por lo tanto tienen mayor probabilidad de tolerar una sumersión de largo tiempo (Bornette et al., 2008).

Los índices de diversidad funcional estuvieron fuertemente relacionados con los de diversidad específica. Los sitios con mayor índice RaoQ y riqueza funcional estuvieron asociados a una mayor riqueza y diversidad de especies (de acuerdo con los índices de Simpson y de Shannon-Wiener). La diversidad funcional aumentó con la diversidad de especies, es decir que a una mayor diversidad de especies hay una mayor variedad de estrategias funcionales para la utilización de los recursos y las respuestas al ambiente.

La mayoría de los índices de diversidad funcional no estuvieron asociados con las características ambientales de las lagunas. La riqueza funcional se asoció negativamente con el contenido de materia orgánica y positivamente con el potencial redox del agua, características asociadas principalmente a lagunas turbias por lo general conectadas a los cuerpos de agua. Es decir que en lagunas con estas características el volumen del espacio funcional ocupado por el ensamble de especies es mayor. La mayor riqueza funcional estaría asociada con la mayor riqueza específica en lagunas conectadas (Figura 2.18, Número de especies, Capítulo 2) y podría deberse a que este tipo de lagunas constantemente reciben materiales alóctonos (incluyendo semillas y propágulos) de los cursos de agua (Lewis et al., 2000; Monção et al., 2012).

3.5. Conclusiones

Los tipos morfoecológicos relevados en las lagunas del Bajo Río Paraná fueron herbáceas emergentes latifoliadas, herbáceas emergentes graminoides, herbáceas flotantes y herbáceas arraigadas de hoja flotante. Los distintos tipos morfoecológicos ocuparon sectores del “espacio de los rasgos” diferentes entre sí. Además, se identificaron dos estrategias de vida contrastantes: plantas con estrategia adquisitiva, con atributos que le confieren habilidad para la rápida adquisición de recursos, y plantas con estrategia conservadora, con tejidos de mayor longevidad y con mayor resistencia al daño mecánico.

Se identificaron cuatro tipos funcionales (TFP) de plantas, que coincidieron en su mayoría con los tipos morfoecológicos relevados (excepto una población de *Polygonum acuminatum*, asignada al TFP 3 y la población de *Luziola peruviana*, asignada al TFP 1). Los TFP 1, 2 y 3 tienen combinaciones de valores de rasgos que indicarían una estrategia adquisitiva, mientras que el TFP 4 tendría una estrategia conservadora. Cada TFP estuvo asociado en términos generales con un determinado conjunto de condiciones ambientales (**H1**), por lo que no se rechaza la hipótesis de trabajo. Se observó, sin embargo, que algunas poblaciones de cada TFP se encontraron en ambientes con condiciones ambientales disímiles. En futuros estudios sería importante relevar rasgos que no fueron considerados en la presente tesis y que podrían ser seleccionados por el ambiente (por ejemplo, flexibilidad del tallo, tipo de dispersión, resistencia al arrastre). Cabe destacar que para esta tesis se midió el aerénquima de las raíces de las plantas, pero los resultados no se incluyen porque no pudo medirse en todas las especies relevadas.

Los TFP 1 (herbáceas emergentes graminoides, adquisitivas), 2 (herbáceas emergentes latifoliadas, adquisitivas) y 4 (herbáceas flotantes y arraigadas de hojas flotante, conservadoras) ocurrieron principalmente en lagunas claras, desconectadas de los cursos de agua. Mientras que la mayor parte de las poblaciones del TFP 3 (mayoría de herbáceas emergentes graminoides, adquisitivas) ocurrieron en lagunas turbias, conectadas a los cursos de agua, con altas concentraciones de nitratos. Sin embargo, las poblaciones de *Echinochloa polystachya* del TFP 3 ocurrieron en lagunas claras. La ocurrencia de especies con estrategias de vida contrastantes en las lagunas claras indicaría una complementariedad en la utilización de los recursos, proveyendo oportunidades para una utilización más eficiente de los recursos en un ambiente variable.

Entre el conjunto de factores abióticos analizados y en concordancia con lo descrito en el Capítulo 2, la conectividad de las lagunas con los cursos de agua fue uno de los principales factores asociados con la ocurrencia de los TFPs y con los valores de los rasgos. El efecto de la conectividad sobre los valores de los rasgos de cada comunidad estuvo asociado principalmente con un recambio en la composición y abundancia de las especies más que con la variabilidad intraespecífica de las especies, excepto para los rasgos altura de la planta y nitrógeno foliar. A su vez, los patrones temporales de coberturas identificados en el Capítulo 2, tuvieron un efecto significativo sobre la altura de la vegetación. El patrón 3 es el que presentó plantas de mayor altura, seguido por el patrón 4, y luego por los patrones 1 y 2 (sin diferencias entre estos últimos). Este efecto sobre la altura podría deberse a una mayor competencia por luz en los patrones 3 y 4, por la presencia de mayor cobertura de vegetación durante todo el pulso. A su vez, la conexión permanente con el río Paraná de las lagunas del patrón 3 favorecería un aumento en la altura de la vegetación debido al movimiento del agua y a la gran disponibilidad de nutrientes. Los patrones temporales de cobertura de las lagunas serían útiles para predecir la altura de la vegetación.

Conclusiones generales y reflexiones finales

Los resultados obtenidos en esta tesis constituyen un aporte al conocimiento de las lagunas someras del Bajo Río Paraná, en particular en cuanto a su dinámica temporal y a las características de la vegetación que en ellas se desarrolla (tanto en términos de su composición florística como de sus rasgos funcionales). A su vez, son una contribución concreta para entender el funcionamiento de las planicies de inundación y para establecer criterios para el monitoreo de los humedales en el marco de los actuales procesos de cambio de uso de la tierra y cambio climático. La vinculación encontrada entre los patrones ecológicos y la conectividad, dan cuenta de la importancia de considerar esta última en la gestión de la planicie y en la habilitación y distribución espacial de los usos.

La serie multitemporal de imágenes Landsat resultó adecuada para delimitar las lagunas someras de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná y para identificar sus principales coberturas. Mediante el análisis de estas coberturas en siete pulsos del río se identificaron y describieron seis patrones temporales de coberturas típicos que caracterizaron la mayor parte de la superficie de lagunas. Los patrones temporales constituyen una forma de representar la evolución de las lagunas a lo largo de los pulsos. No fue posible establecer qué patrón tendrán las lagunas en el próximo pulso de acuerdo con sus características morfométricas.

Se analizaron las diferencias en los patrones para los períodos históricos identificados como seco y húmedo (Puig et al., 2016). Dentro del período húmedo (1973-1999) las lagunas estuvieron principalmente cubiertas de agua libre con alta turbidez inorgánica durante la mayor parte del pulso y se observó también un crecimiento de la vegetación a medida que avanza el mismo. Por el contrario, durante el período seco (2000-2015) la diversidad de patrones temporales y también la cobertura de vegetación de las lagunas fueron mayores. Como era esperable, los eventos ENSO de gran magnitud tuvieron un marcado efecto en la cobertura de las lagunas. En los pulsos afectados por ese tipo de eventos el agua libre con alta turbidez inorgánica dominó durante todo el pulso, lo que sugiere una demora en la recuperación de la vegetación luego de inundaciones extremas. Por otro lado, en el pulso analizado correspondiente al año 2017 se observó también la dominancia del agua libre con alta turbidez inorgánica y el crecimiento gradual de la vegetación. Por ello este pulso presenta similitudes a los pulsos descriptos para el período húmedo. El período 2015-2017 no ha sido analizado todavía, por lo que no se puede definir si continúa el período seco o si ha iniciado un período húmedo. Las características que presentan las lagunas en el pulso 2017 podrían deberse a que se trata de un período de

transición hacia un período húmedo, a que ya ha iniciado un período húmedo o a que el pulso viene luego de un año con un evento ENSO de gran magnitud. De hecho, el pulso 2017 presenta características similares al pulso del año 2001-2002, que sucede luego de un evento ENSO importante y que por estar al comienzo del período seco podría ser definido como de transición.

Los patrones identificados aportan al conocimiento sobre la dinámica de las lagunas asociada a los pulsos del río en el tiempo y en el espacio en una planicie de inundación compleja. Se pudo observar el contraste con lo descrito en la teoría de los estados de equilibrio alternativos de las lagunas (Scheffer et al., 1993). Las lagunas someras de la planicie de inundación son muy dinámicas y a diferencia de las descritas en la teoría clásica, no se encuentran en equilibrio y bajo condiciones de cambio lento o constante. Ello refuerza la idea de que para explicar y entender el funcionamiento de los sistemas río-planicie de inundación es necesario utilizar un enfoque distinto a los paradigmas limnológicos tradicionales usados en sistemas lóticos o lénticos (Neiff, 1990).

En el segundo y tercer capítulo de esta tesis, a otra escala de análisis, se analizó si los patrones temporales de cobertura de laguna y la conectividad entre lagunas y cursos de agua podrían utilizarse como condicionantes o predictores de las condiciones fisicoquímicas y de la vegetación de las lagunas. También se estudió la relación entre la vegetación y las condiciones fisicoquímicas del agua y los sedimentos. El estudio de la vegetación se hizo desde dos enfoques complementarios: se estudió por un lado la composición y abundancia de especies de los ensambles de macrófitas y por otro lado se estudió el componente funcional de la vegetación.

El efecto de los patrones temporales del pulso anterior al muestreo no fue tan marcado como se esperaba, es decir que la forma en la que las coberturas de las lagunas cambian a lo largo de todo el pulso no fue determinante de las características fisicoquímicas ni de la composición y abundancia de las especies de las comunidades presentes en ellas. Solo un grupo de lagunas, aquellas que permanecieron vegetadas a lo largo de todo el pulso anterior, presentaron condiciones fisicoquímicas significativamente diferentes. Por el contrario, la conectividad de las lagunas con los cursos de agua tuvo una gran importancia en la determinación de las características fisicoquímicas, así como en la dominancia de algunas de las especies de plantas. Se observó que *Azolla filiculoides*, *Ludwigia elegans* y *Salvinia biloba* fueron más abundantes en lagunas desconectadas, y *Paspalum repens*, en lagunas conectadas. Además del grado de conectividad, los factores abióticos más

importantes asociados con la composición de los ensambles de macrófitas fueron la conductividad eléctrica, la concentración de clorofila, el potencial redox del agua, el grado de permanencia del agua en la laguna y el perímetro.

Se encontraron dos grupos principales de lagunas en función de las características del agua: lagunas turbias y lagunas claras. La mayoría de las lagunas claras se encuentran desconectadas de los cursos de agua y las lagunas turbias se encuentran conectadas. En cuanto a la dinámica de los nutrientes se observó que las lagunas claras responderían principalmente a una dinámica de ciclado interno de nutrientes. Las lagunas turbias, en cambio, están sujetas a cambios más drásticos ya que se encuentran afectadas por el aporte regular de nutrientes y material en suspensión de los cursos de agua.

En relación con el estudio del componente funcional de la vegetación este fue complementario al análisis realizado a nivel de especies y permitió comprender en algunos casos por qué la conectividad de las lagunas favorecía el establecimiento de determinadas especies. En concordancia con lo descrito anteriormente sobre la relación entre la vegetación y las condiciones ambientales, la conectividad de las lagunas con los cursos de agua fue un factor importante en relación con los valores de los rasgos y con la dominancia de los Tipos Funcionales de Plantas (TFP). A su vez, los patrones temporales de coberturas tuvieron un efecto significativo sobre la altura de la vegetación por lo que serían útiles para predecir o modelar el valor de este rasgo. Se identificaron cuatro TFP que coincidieron en su mayoría con los tipos morfoecológicos relevados (herbáceas emergentes graminoides, herbáceas emergentes latifoliadas, herbáceas arraigadas de hoja flotante y flotantes libres). Tres de los TFP (1, 2 y 3) identificados tendrían una estrategia adquisitiva, es decir que tienen combinaciones de valores de rasgos que les confieren habilidad para la rápida adquisición de los recursos. El TFP restante (TFP 4) tendría una estrategia conservadora, posee rasgos que le permiten conservar los recursos en tejidos bien protegidos del daño. El hecho de que la mayor parte de las poblaciones dominantes hayan sido asignadas a TFP adquisitivos es consistente con la fuerte influencia de los pulsos en las lagunas de la planicie de inundación. Los pulsos modifican las condiciones ambientales de las lagunas y por lo tanto crean nuevos hábitats que pueden ser ocupados por especies de crecimiento rápido. La dominancia de este tipo de estrategia permitiría que, por ejemplo, luego de retirarse una inundación, el sistema se recupere relativamente rápido. Esto es consistente con lo que se observa en los patrones temporales de cobertura.

Cada uno de los TFP estuvo asociado en términos generales a un determinado conjunto de condiciones ambientales. Se observó, sin embargo, que algunas poblaciones de cada TFP se encontraron en ambientes con condiciones ambientales disímiles. En futuros estudios sería importante relevar rasgos que no fueron considerados en la presente tesis y que podrían estar siendo seleccionados por el ambiente (por ejemplo, flexibilidad del tallo, tipo de dispersión, resistencia al arrastre, etc.). El TFP 3 (formado en su mayoría por herbáceas emergentes graminoides), con estrategia adquisitiva, fue el único cuyo nicho estuvo asociado a las lagunas conectadas. Los otros TFPs se encontraron preferentemente en lagunas desconectadas. Las lagunas conectadas tendrían condiciones más restrictivas para el establecimiento de la vegetación. La ocurrencia de especies con estrategias de vida contrastantes en las lagunas claras indicaría una complementariedad en la utilización de los recursos, proveyendo oportunidades para una utilización más eficiente de ellos en un ambiente variable.

El estudio de la relación entre las características ambientales y la composición de las comunidades de macrófitas en términos de los tipos funcionales que las componen (o de los valores de sus rasgos) puede ser una herramienta útil para predecir los cambios en los procesos del ecosistema frente a posibles escenarios futuros. Por ejemplo, en relación al cambio climático se espera un aumento en el número de eventos ENSO de gran magnitud y de eventos climáticos extremos asociados (Cai et al., 2018) y un aumento de la temperatura global en superficie (Stocker et al., 2013). En relación con el aumento de la temperatura, Díaz y Cabido (1997) proponen que frente a una mayor temperatura podría haber un aumento en la tasa de establecimiento en nuevos sitios de TFPs con alta área foliar específica y vía fotosintética C4. Por otro lado, dado que estos TFPs se encontrarían favorecidos, a nivel de ecosistema se esperaría una mayor productividad y mayores tasas de ciclado de nutrientes. En esta tesis los TFPs con características similares a las mencionadas (alta área foliar específicas y vía C4) que podrían verse favorecidos en ese escenario son los TFP 1 y 4. En relación con el aumento en la frecuencia de los eventos ENSO de gran magnitud, se favorecerían los TFPs de estrategia adquisitiva (TFP 1, 2 y 3) que pueden aprovechar los nuevos hábitats que se generan luego de una inundación y se verían desfavorecidos los TFPs de estrategia conservadora (TFP 4).

En esta tesis se trabajó en una gran cantidad de lagunas, pero en próximos estudios sería interesante monitorear la dinámica de la vegetación (en cuanto a la composición y abundancia de las especies y a la diversidad funcional) a lo largo de todo un pulso del río y

en pulsos de diferente intensidad. A su vez, en próximos trabajos podría acotarse el número de lagunas estudiadas y aumentar el número de censos por laguna, o utilizar vehículos aéreos no tripulados (drones) para relevar la vegetación. De esta manera se podría tener un mayor conocimiento de la vegetación de las lagunas. También sería de interés analizar la vegetación en lagunas correspondientes a diferentes unidades geomorfológicas dentro de la planicie de inundación. Además, es recomendable evaluar otros rasgos que pueden estar siendo seleccionados por el ambiente y que permitirían una mejor comprensión de los filtros ambientales. En relación con la teledetección, para el monitoreo de paisajes de planicies de inundación resulta fundamental incorporar los aspectos funcionales de la vegetación. La vinculación de las características morfofisiológicas de los TFP de la vegetación local dominante con la señal registrada por sensores remotos facilita la clasificación a partir de observaciones satelitales. A su vez, la incorporación del componente funcional en los protocolos de monitoreo mediante teledetección permitiría no solo describir las cubiertas vegetales instantáneas, sino también predecir la respuesta de la vegetación al ambiente y su posible efecto sobre el funcionamiento ecosistémico a escala de paisaje.

En relación a las implicancias de la tesis para el uso o gestión de los humedales, una recomendación posible de manejo es no incentivar las obstrucciones de cursos de agua, práctica que se realiza para mitigar los efectos de las inundaciones. Si bien esta práctica es poco frecuente en la zona superior de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná, se han reportado algunos casos (Quintana et al., 2014). La obstrucción de los cursos afectaría al aporte de nutrientes, de semillas y otros materiales y como se describe en la tesis, al establecimiento de determinadas especies de plantas y de estrategias de vida. Para conservar la diversidad resulta importante mantener la heterogeneidad espacial y temporal (Bó, et al 2010). Por otro lado, dada la importancia del pulso en el establecimiento y desarrollo de la vegetación y en el funcionamiento de la planicie en general, no se deben fomentar las grandes obras de infraestructura para el manejo del agua que alteren el régimen hidrológico. A su vez, el campo Barrancas Coloradas, donde realizamos parte de los muestreos dada su gran diversidad y belleza paisajística representa una oportunidad para usos del suelo menos intensivos que la ganadería.

ANEXO I

Tabla Anexo 1.1. Set de imágenes Landsat utilizado para la delimitación de lagunas en la zona de estudio. Se indica también la altura del agua en el puerto de Diamante y el satélite y sensor con el que fueron tomadas las imágenes.

Fecha de la imagen	Altura del agua (cm)	Satélite y sensor
26/03/1987	421	Landsat 5-TM
29/05/1987	490	Landsat 5-TM
24/01/1988	357	Landsat 5-TM
27/02/1989	436	Landsat 5-TM
05/05/1990	446	Landsat 5-TM
21/05/1990	468	Landsat 5-TM
27/07/1991	396	Landsat 5-TM
16/11/1991	295	Landsat 5-TM
04/02/1992	383	Landsat 5-TM
27/06/1992	680	Landsat 5-TM
01/10/1992	422	Landsat 5-TM
21/01/1993	504	Landsat 5-TM
22/02/1993	482	Landsat 5-TM
30/06/1993	386	Landsat 5-TM
02/09/1993	258	Landsat 5-TM
04/08/1994	439	Landsat 5-TM
10/12/1994	338	Landsat 5-TM
26/12/1994	344	Landsat 5-TM
01/04/1995	575	Landsat 5-TM
17/04/1995	519	Landsat 5-TM
19/05/1995	456	Landsat 5-TM
20/06/1995	366	Landsat 5-TM
06/07/1995	326	Landsat 5-TM
07/08/1995	334	Landsat 5-TM
24/09/1995	258	Landsat 5-TM
02/03/1996	433	Landsat 5-TM
18/03/1996	402	Landsat 5-TM
05/05/1996	486	Landsat 5-TM
10/09/1996	229	Landsat 5-TM
13/11/1996	498	Landsat 5-TM
01/02/1997	470	Landsat 5-TM
24/05/1997	278	Landsat 5-TM
13/09/1997	380	Landsat 5-TM
28/06/1998	541	Landsat 5-TM
14/07/1998	489	Landsat 5-TM
16/09/1998	495	Landsat 5-TM
19/11/1998	533	Landsat 5-TM
06/01/1999	320	Landsat 5-TM
02/08/1999	436	Landsat 5-TM
19/09/1999	247	Landsat 5-TM
06/11/1999	208	Landsat 5-TM
08/12/1999	185	Landsat 5-TM
25/01/2000	216	Landsat 5-TM
21/09/2000	319	Landsat 5-TM
11/01/2001	316	Landsat 5-TM
28/02/2001	432	Landsat 5-TM
01/04/2001	440	Landsat 5-TM
20/06/2001	290	Landsat 5-TM
08/09/2001	158	Landsat 5-TM
12/07/2003	244	Landsat 5-TM
29/08/2003	220	Landsat 5-TM
25/01/2006	302	Landsat 5-TM
18/04/2007	480	Landsat 5-TM
20/05/2007	439	Landsat 5-TM
16/02/2008	261	Landsat 5-TM
14/11/2008	366	Landsat 5-TM
16/12/2008	248	Landsat 5-TM
18/02/2009	230	Landsat 5-TM
07/04/2009	249	Landsat 5-TM
29/08/2009	323	Landsat 5-TM
14/09/2009	291	Landsat 5-TM

20/01/2010	558	Landsat 5-TM
10/04/2010	489	Landsat 5-TM
03/10/2010	236	Landsat 5-TM
19/10/2010	300	Landsat 5-TM
06/12/2010	217	Landsat 5-TM
22/12/2010	346	Landsat 8-OLI
23/01/2011	304	Landsat 8-OLI
28/03/2011	470	Landsat 8-OLI
13/04/2011	496	Landsat 8-OLI
21/06/2013	381	Landsat 8-OLI
27/10/2013	298	Landsat 8-OLI
12/11/2013	348	Landsat 8-OLI
14/12/2013	322	Landsat 8-OLI
30/12/2013	284	Landsat 8-OLI
15/01/2014	276	Landsat 8-OLI
15/11/2014	371	Landsat 8-OLI
02/01/2015	384	Landsat 8-OLI
07/03/2015	424	Landsat 8-OLI
23/03/2015	403	Landsat 8-OLI
08/04/2015	358	Landsat 8-OLI
24/04/2015	300	Landsat 8-OLI
30/08/2015	474	Landsat 8-OLI

Referencias Bibliográficas

- Aceñolaza, P. G., A. Manzano, E. Rodríguez, L. Sánchez, A. L. Ronchi, E. Gimenez, D. Demonte, & Z. Y. Marchetti, 2008. Biodiversidad de la región superior del Complejo Deltaico del Río Paraná In Aceñolaza, F. G. (ed), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino III. Miscelánea INSUGEO*, San Miguel de Tucumán: 293–308.
- Alarcón, J., R. Szupiany, M. Montagnini, H. E. Gaudin, H. H. Prendes, & M. L. Amsler, 2003. Evaluación del transporte de sedimentos en el tramo medio del río Paraná. *Primer Simposio Regional sobre Hidráulica de Ríos*. Buenos Aires, Argentina.
- Alcântara, E., C. Barbosa, J. Stech, E. Novo, & Y. Shimabukuro, 2009. Improving the spectral unmixing algorithm to map water turbidity Distributions. *Environmental Modelling and Software* 24: 1051–1061.
- Ali, M. M., 2003. Plant functional types in Lake Nubia in relation to physicogeographic factors. *Limnologica*.
- Amoros, C., & G. Bornette, 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology* 47: 761–776.
- Amsler, M. L., E. C. Drago, & A. R. Paira, 2007. Fluvial Sediments: Main Channel and Floodplain Interrelationships In Iriondo, M. H., J. C. Paggi, & M. J. Parma (eds), *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*. Springer Berlin Heidelberg, New York: 123–142.
- APHA, 2017. 2540 SOLIDS (2017) Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater.
- Azzella, M., R. Bolpagni, & A. Oggioni, 2014. A preliminary evaluation of lake morphometric traits influence on the maximum growing depth of macrophytes. *Journal of limnology* 73: 400–406.
- Baigún, C. R. M. M., 2013. *Manual para la gestión ambiental de la pesca artesanal y las buenas prácticas pesqueras en la cuenca del Río Paraná*. Fundación Humedales / Wetlands International., Buenos Aires, Argentina.
- Baigún, C. R. M. M., A. Puig, P. G. Minotti, P. Kandus, R. D. Quintana, R. L. Vicari, R. F. Bó, N. O. Oldani, & J. A. Nestler, 2008. Resource use in the Parana River Delta (Argentina): moving away from an ecohydrological approach? *Ecohydrology & Hydrobiology* 8: 245–262.
- Bates, D., M. Maechler, B. M. Bolker, & S. Walker, 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.
- Bó, R.F., Quintana, R.D., Courtalón, P., Astrada, E., Bolkovic, M.L., Lo Coco, G., Magnano, A., 2010. Efectos de los cambios en el régimen hidrológico por las actividades humanas sobre la vegetación y la fauna silvestre del Delta del Río Paraná, en: Blanco, D.E., Méndez, F.M. (Eds.), *Endicamientos y Terraplenes En El Delta Del Paraná*. Fundación Humedales / Wetlands International.
- Böhme, B., F. Steinbruch, R. Gloaguen, H. Heilmeyer, & B. Merkel, 2006. Geomorphology, hydrology, and ecology of Lake Urema, central Mozambique, with focus on lake extent changes. *Physics and Chemistry of the Earth* 31: 745–752.
- Bonetto, C. A., L. Decabo, N. A. Gabellone, A. Vinocur, J. L. Donadelli, & F. Unrein, 1994. Nutrient Dynamics in the Deltaic Floodplain of the Lower Parana River. *Archiv Für Hydrobiologie* 131: 277–295.
- Borcard, D., F. Gillet, & P. Legendre, 2011. *Numerical ecology with R*. Springer, New York, United States.
- Bornette, G., & C. Amoros, 1996. Disturbance regimes and vegetation dynamics: role of floods in riverine wetlands. *Journal of Vegetation Science* 7: 615–622.
- Bornette, G., H. Piegay, A. Citterio, C. Amoros, & V. Godreau, 2001. Aquatic plant diversity in four river floodplains: a comparison at two hierarchical levels. *Biodiversity & Conservation* 10: 1683–1701.
- Bornette, G., & S. Puijalon, 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences* 73: 1–14.
- Bornette, G., E. Tabacchi, C. Hupp, S. Puijalon, & J. C. Rostan, 2008. A model of plant strategies in fluvial hydrosystems. *Freshwater Biology* 53: 1692–1705.

- Borro, M. M., N. S. Morandeira, P. Kandus, M. M. Salvia, P. G. Minotti, & P. Perna, 2014. Mapping shallow lakes in a large South American floodplain: a frequency approach on multitemporal Landsat TM/ETM data. *Journal of Hydrology* 512: 39–52.
- Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533–540.
- Boutin, C., & P. A. Keddy, 1993. A functional classification of wetland plants. *Journal of Vegetation Science* 4: 591–600.
- Bovolo, F., L. Bruzzone, & R. L. King, 2013. Introduction to the special issue on analysis of multitemporal remote sensing data. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 51: 1867–1869.
- Bray, R. H., & L. T. Kurtz, 1945. Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59: 39–46.
- Brinson, M. M., & A. I. Malvárez, 2002. Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental Conservation* 29: 115–133.
- Burkart, A., 1957. Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Río Parana. *Darwiniana* 11: 457–561.
- Burkart, A., 1969. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Tomo VI, Parte II. Gramíneas. La familia botánica de los pastos. Colección Científica del I.N.T.A., Buenos Aires, Argentina.
- Burkart, A., 1974. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Tomo VI, Parte VI. Dicotiledóneas Metaclamídeas (Gamopétalas) B: Rubiales, Cucurbitales, Campanulales (incluso Compuestas). Colección Científica del I.N.T.A., Buenos Aires, Argentina.
- Burkart, A., 1979. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Tomo VI, Parte V. Dicotiledóneas Metaclamídeas (Gamopétalas). A: Primulales, Plumbaginales, Ebenales, Contortales, Tubiflorales, Callitrichales, Plantaginales. Colección Científica del I.N.T.A., Buenos Aires, Argentina.
- Burkart, A., 1987. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Tomo VI, Parte III. Dicotiledóneas Arquiclamídeas. A: Salicales a Rosales (incluso Leguminosas). Colección Científica del I.N.T.A., Buenos Aires, Argentina.
- Burkart, A., & N. M. Bacigalupo, 2005. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Tomo VI, Parte IV. Dicotiledóneas arquiclamídeas. B: Geraniales a Umbelliflorales. Colección Científica del I.N.T.A., Buenos Aires, Argentina.
- Caccavari, M. A., & G. A. Fagúndez, 2010. Pollen spectra of honeys from the Middle Delta of the Paraná River (Argentina) and their environmental relationship. *Spanish Journal of Agricultural Research* 8: 42–52.
- Cai, W., Wang, G., Dewitte, B., Wu, L., Santoso, A., Takahashi, K., Yang, Y., Carréric, A., McPhaden, M.J., 2018. Increased variability of eastern Pacific El Niño under greenhouse warming. *Nature* 564, 201–206.
- Canty, A., & B. Ripley, 2019. Boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-11.
- Carignan, R., & J. J. Neiff, 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River dominated by the water hyacinth *Eichornia crassipes*. *Biogeochemistry* 17: 85–121.
- Carmona, C. P., F. de Bello, N. W. H. Mason, & J. Lepš, 2016. Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. *Trends in Ecology and Evolution* 31: 382–394.
- Casanova, M. T., & M. A. Brock, 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147: 237–250.
- Casanoves, F., L. Pla, & J. A. Di Rienzo, 2011. Validación y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. CATIE. Serie Técnica no. 384, Turrialba, Costa Rica.
- Cavallotto, J. L., & R. A. Violante, 2005. Evolución y cambios ambientales de la llanura costera de la cabecera del río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60: 353–367.

- Chacón-Moreno, E., M. E. Naranjo, & D. Acevedo, 2004. Direct and indirect vegetation-environment relationships in the flooding savanna of Venezuela. *Ecotrópicos* 17: 25–37.
- Chen, J., J. Chen, A. Liao, X. Cao, L. Chen, X. Chen, C. He, G. Han, S. Peng, M. Lu, W. Zhang, X. Tong, & J. Mills, 2015. Global land cover mapping at 30 m resolution: A POK-based operational approach. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 103: 7–27.
- Cohen, J. A., 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20: 213–220.
- Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Coops, H., & G. J. van Geest, 2003. Extreme water-level fluctuations determine aquatic vegetation in modified large-river floodplains. *River Systems* 15: 261–274.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas, & H. Poorter, 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Cornwell, W. K., & D. D. Ackerly, 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.
- Cózar, A., C. M. García, J. A. Gálvez, S. A. Loiselle, L. Bracchini, & A. Cognetta, 2005. Remote sensing imagery analysis of the lacustrine system of Ibera wetland (Argentina). *Ecological Modelling* 186: 29–41.
- Cushing, C. E., & J. D. Allan, 2001. *Streams: Their Ecology and Life*. Academic Press, San Diego, USA.
- Davidson, N. C., E. Fluet-Chouinard, & C. M. Finlayson, 2018. Global extent and distribution of wetlands: trends and issues. *Marine and Freshwater Research* 69: 620–627.
- Day, J. A., & B. R. Davies, 1986. The Amazon river System In Davies, B. R., & K. F. Walker (eds), *The ecology of river systems*. Springer Netherlands: 289–351.
- de Bello, F., S. Lavorel, C. H. Albert, W. Thuiller, K. Grigulis, J. Dolezal, Š. Janeček, & J. Lepš, 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 163–174.
- De Cáceres, M., & P. Legendre, 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90: 3566–3574.
- de Moraes Novo, E. M. L. ., C. C. de Farias Barbosa, R. M. . Freitas, Y. E. Shimabukuro, J. M. Melack, & W. P. Filho, 2006. Seasonal changes in chlorophyll distributions in Amazon floodplain lakes derived from MODIS images. *Limnology* 7: 153–161.
- De Wilde, M., S. Pujalon, & G. Bornette, 2017. Sediment type rules the response of aquatic plant communities to dewatering in wetlands. *Journal of Vegetation Science* 28: 172–183.
- Defries, R., C. Field, I. Fung, C. O. Justice, S. Los, P. A. Matson, E. Matthews, H. A. Mooney, C. Potter, K. Prentice, P. Sellers, J. Townshend, C. J. Tucker, S. Ustin, & P. M. Vitousek, 1994. Mapping the land surface for global atmosphere-biosphere models: Toward continuous distributions of vegetation's functional properties. *Journal of Geophysical Research* 100: 820–867.
- Díaz, S., & M. Cabido, 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8: 463–474.
- Díaz, S., & M. Cabido, 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646–655.
- Díaz, S., D. E. Gurvich, N. Pérez-Harguindeguy, & M. Cabido, 2002. ¿Quién necesita tipos funcionales de plantas?. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37: 135–140.
- Díaz, S., J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Díez, G. Funes, B. Hamzehee,

- M. Khoshnevi, N. Pérez-Harguindeguy, M. C. Pérez-Rontomé, F. A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martínez, A. Romo-Díez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador, & M. R. Zak, 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295–304.
- Díaz, S., J. Kattge, J. H. C. Cornelissen, I. J. Wright, S. Lavorel, S. Dray, B. Reu, M. Kleyer, C. Wirth, I. Colin Prentice, E. Garnier, G. Bönsch, M. Westoby, H. Poorter, P. B. Reich, A. T. Moles, J. Dickie, A. N. Gillison, A. E. Zanne, J. Chave, S. Joseph Wright, S. N. Sheremet'ev, H. Jactel, C. Baraloto, B. Cerabolini, S. Pierce, B. Shipley, D. Kirkup, F. Casanoves, J. S. Joswig, A. Günther, V. Falczuk, N. Rüger, M. D. Mahecha, & L. D. Gorné, 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* Nature Publishing Group, a division of Macmillan Publishers Limited. All Rights Reserved. 529: 167.
- dos Santos, A. M., & S. M. Thomaz, 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: The role of connectivity and water level. *Austral Ecology* 32: 177–190.
- Drago, E. C., 2007. The Physical Dynamics of the River–Lake Floodplain System In Iriondo, M. H., J. Paggi, & M. Parma (eds), *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer Berlin Heidelberg: 83–123.
- Dray, S., & A. B. Dufour, 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1–20.
- Dronova, I., P. Gong, N. E. Clinton, L. Wang, W. Fu, S. Qi, & Y. Liu, 2012. Landscape analysis of wetland plant functional types: The effects of image segmentation scale, vegetation classes and classification methods. *Remote Sensing of Environment* 127: 357–369.
- Dronova, I., P. Gong, L. Wang, & L. Zhong, 2015. Mapping dynamic cover types in a large seasonally flooded wetland using extended principal component analysis and object-based classification. *Remote Sensing of Environment* 158: 193–206.
- Dufrêne, M., & P. Legendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345–366.
- Enrique, C., 2009. Relevamiento y caracterización florística y espectral de los bosques de la Región del Delta del Paraná a partir de imágenes satelitales. Tesis de grado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. .
- Ensign, S. H., & M. W. Doyle, 2006. Nutrient spiraling in streams and river networks. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 111.
- Ezcurra de Drago, I., M. Marchese, & L. Montalto, 2007. Benthic Invertebrates In Iriondo, M. H., J. C. Paggi, & M. J. Parma (eds), *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*. Springer: 251–275.
- Fluet-Chouinard, E., B. Lehner, L.-M. Rebelo, F. Papa, & S. K. Hamilton, 2015. Development of a global inundation map at high spatial resolution from topographic downscaling of coarse-scale remote sensing data. *Remote Sensing of Environment* 158: 348–361.
- Fonseca, M. S., & W. J. Kenworthy, 1987. Effects of current on photosynthesis and distribution of seagrasses. *Aquatic Botany* 27: 59–78.
- Fox, J., & S. S. Weisberg, 2019. *An R companion to applied regression*. Sage, Thousand Oaks, California, United States.
- Franceschi, E. A., D. E. Prado, & J. P. Lewis, 1985. Comunidades vegetales y mapa de vegetación. Reserva “El Rico” e Islas Aledañs. Provincia de Santa Fe, República Argentina. Servicio de Publicaciones de la Universidad Nacional de Rosario, Rosario, Argentina.
- Franceschi, E. A., P. S. Torres, & J. P. Lewis, 2010. Diversidad de la vegetación durante su recuperación tras una creciente extraordinaria del Río Paraná Medio (Argentina). *Revista de Biología Tropical* 58: 707–716.

- Franceschi, E. A., P. S. Torres, D. E. Prado, & J. P. Lewis, 2000. Disturbance, sucesion and stability: a ten year study of temporal variation of species composition after a catastrophic flood in the river Paraná, Argentina. *Community Ecology* 1: 205–214.
- Furtado, L. F. de A., T. S. F. Silva, P. J. F. Fernandes, & E. M. L. de M. Novo, 2015. Land cover classification of Lago Grande de Curuai floodplain (Amazon, Brazil) using multi-sensor and image fusion techniques. *Acta Amazonica* 45: 195–202.
- Gallardo, L. I., R. P. Carnevali, E. A. Porcel, & A. S. G. Poi, 2017. Does the effect of aquatic plant types on invertebrate assemblages change across seasons in a subtropical wetland?. *Limnetica* 36: 87–98.
- Garnier, E., G. Laurent, A. Bellmann, S. Debain, P. Berthelier, B. Ducout, C. Roumet, & M.-L. Navas, 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152: 69–83.
- Grime, J. P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 247–344.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169–1194.
- Grime, J. P., K. Thompson, R. Hunt, J. G. Hodgson, J. H. C. Cornelissen, I. H. Rorison, G. A. F. Hendry, T. W. Ashenden, A. P. Askew, S. R. Band, R. E. Booth, C. C. Bossard, B. D. Campbell, J. E. L. Cooper, A. W. Davison, P. L. Gupta, W. Hall, D. W. Hand, M. A. Hannah, S. H. Hillier, D. J. Hodgkinson, A. Jalili, Z. Liu, J. M. L. Mackey, N. Matthews, M. A. Mowforth, A. M. Neal, R. J. Reader, K. Reiling, W. Ross-Fraser, R. E. Spencer, F. Sutton, D. E. Tasker, P. C. Thorpe, & J. Whitehouse, 1997. Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Oikos* 79: 259–281.
- Hamilton, S. K., J. Kellndorfer, B. Lehner, & M. Tobler, 2007. Remote sensing of floodplain geomorphology as a surrogate for biodiversity in a tropical river system (Madre de Dios, Peru). *Geomorphology* 89: 23–38.
- Hamilton, S. K., S. J. Sippel, & J. M. Melack, 1995. Oxygen depletion and carbon dioxide and methane production in waters of the Pantanal wetland of Brazil. *Biogeochemistry* 30: 115–141.
- Henriot, C., Q. Cuenot, L.-H. Levrey, C. Loup, L. Chiarello, H. Masclaux, & G. Bornette, 2019. Relationships between key functional traits of the waterlily *Nuphar lutea* and wetland nutrient content. *PeerJ Life & Environment* PeerJ 7:e7861.
- Hess, L. L., J. M. Melack, A. G. Affonso, C. Barbosa, M. Gastil-Buhl, & E. M. L. M. Novo, 2015. Wetlands of the Lowland Amazon Basin: Extent, Vegetative Cover, and Dual-season Inundated Area as Mapped with JERS-1 Synthetic Aperture Radar. *Wetlands* 35: 745–756.
- Hess, L. L., J. M. Melack, E. M. L. M. Novo, C. C. F. Barbosa, & M. Gastil, 2003. Dual-season mapping of wetland inundation and vegetation for the central Amazon basin. *Remote Sensing of Environment* 87: 404–428.
- Hill, M. O., 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54: 427–432.
- Hobbie, S. E., 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 7: 336–339.
- Hodgson, J. G., P. J. Wilson, R. Hunt, J. P. Grime, & K. Thompson, 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85: 282–294.
- Huang, W., K. Chen, X. Shi, K. Ren, & W. Li, 2014. The contribution of seeds to the recruitment of a *Nymphoides peltata* population. *Limnologica* 44: 1–8.
- Hurley, C., 2012. *gclus: Clustering Graphics*. R package version 1.3.1.
- Hussner, A., 2010. Growth response and root system development of the invasive *Ludwigia grandiflora* and *Ludwigia peploides* to nutrient availability and water level. *Archiv für Hydrobiologie* 177: 189–196.
- Instituto de Botánica Darwinion, 2020. Flora Argentina y del Cono Sur. , <http://www.floraargentina.edu.ar/>.
- Instituto Geográfico Nacional, 2000. SIG 250. SIG 250. , <http://www.ign.gov.ar/sig#descarga>.

- IPCC, 2007. Summary for Policymakers in Solomon, S., D. Qin, M. Manning, M. Marquis, K. Averyt, M. M. B. Tignor, H. LeRoy Miller Jr., & Z. Chen (eds), *Climate change 2007: The physical. Contribution of Working Group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom; New York, United States: 1–18.
- Iriondo, M. H., 1972. Mapa geomorfológico de la llanura aluvial del Río Paraná desde Helvecia hasta San Nicolás República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 27:155-160
- Iriondo, M. H., 2004. The littoral complex at the Paraná mouth. *Quaternary International* 114: 143–154.
- Iriondo, M. H., 2007. *Introducción a la geología*. Editorial Brujas.
- Iriondo, M. H., & E. Scotta, 1979. The evolution of the Paraná River delta. *Proceedings of the 1978 International Symposium on Coastal Evolution in the Quaternary* 405–418.
- Izaguirre, I., I. O'Farrell, & G. Tell, 2001. Variation in phytoplankton composition and limnological features in a water–water ecotone of the Lower Paraná Basin (Argentina). *Freshwater Biology* 46: 63–74.
- Jaime, P. R., & Á. N. Menéndez, 2002. Análisis del Regimen Hidrológico de los ríos Paraná y Uruguay.
- Jampeetong, A., & H. Brix, 2009. Effects of NH₄⁺ concentration on growth, morphology and NH₄⁺ uptake kinetics of *Salvinia natans*. *Ecological Engineering* 35: 695–702.
- Jensen, J. R., 1996. *Thematic Information Extraction: Image Classification Introductory Digital Image Processing. A remote sensing perspective*. Prentice Hall, New Jersey, United States: 197–256.
- Jones, H. G., & R. A. Vaughan, 2010. *Remote Sensing of Vegetation*. Oxford University Press, New York, United States.
- Junk, W. J., 2013. Current state of knowledge regarding South America wetlands and their future under global climate change. *Aquatic Sciences* 75: 113–131.
- Junk, W. J., P. B. Bayley, & R. E. Sparks, 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 110–127.
- Kandus, P., & A. I. Malvárez, 2004. Vegetation patterns and change analysis in the lower delta islands of the Paraná River (Argentina). *Wetlands* 24: 620–632.
- Kandus, P., P. G. Minotti, N. S. Morandeira, R. Grimson, G. G. Trilla, E. B. González, L. San Martín, & M. P. Gayol, 2018. Remote sensing of wetlands in South America: Status and challenges. *International Journal of Remote Sensing* 39: 993–1016.
- Kandus, P., N. S. Morandeira, & F. Schivo (eds), 2010a. *Bienes y Servicios Ecosistémicos de los Humedales del Delta del Paraná*. Fundación Humedales / Wetlands International.
- Kandus, P., R. Quintana, P. G. Minotti, J. del Pilar Oddi, C. Baigún, G. Gonzalez Trilla, & D. Ceballos, 2010b. Ecosistemas de humedal y una perspectiva hidrogeomórfica como marco para la valoración ecológica de sus bienes y servicios In Laterra, P., E. Jobbágy, & J. Paruelo (eds), *Valoración de servicios ecosistémicos. Conceptos, herramientas y aplicaciones para el ordenamiento territorial*. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires, Argentina: 265–290.
- Kautsky, L., 1988. Life strategies of aquatic soft bottom macrophytes. *Oikos* 53: 126–135.
- Kazakou, E., C. Violle, C. Roumet, M.-L. Navas, D. Vile, J. Kattge, & E. Garnier, 2013. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science* 25: 235–247.
- Keddy, P. A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Keddy, P. A., 2010a. *Wetland ecology: principles and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Keddy, P. A., 2010b. *Zonation: shorelines as a prism Wetland Ecology. Principles and Conservation*. Cambridge University Press, United Kingdom: 269–299.

- Khanna, S., M. J. Santos, S. L. Ustin, & P. J. Haverkamp, 2011. An integrated approach to a biophysically based classification of floating aquatic macrophytes. *International Journal of Remote Sensing* 32: 1067–1094.
- Koch, E. W., 1994. Hydrodynamics, diffusion-boundary layers and photosynthesis of the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Cymodocea nodosa*. *Marine Biology* 118: 767–776.
- Laliberté, E., & P. Legendre, 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- Laliberté, E., & B. Shipley, 2011. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11.
- Landis, J. R., & G. G. Koch, 1977. The Measurement of Observer Agreement for Categorical Data. *Biometrics [Wiley, International Biometric Society]* 33: 159–174.
- Lavorel, S., & E. Garnier, 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, & T. D. A. Forbes, 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 474–478.
- Lehner, B., & P. Döll, 2004. Development and validation of a global database of lakes, reservoirs and wetlands. *Journal of Hydrology* 296: 1–22.
- Lepš, J., F. de Bello, P. Šmilauer, & J. Doležal, 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* 34: 856–863.
- Lewis, W. M., S. K. Hamilton, M. A. Lasi, M. Rodríguez, & J. F. Saunders III, 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* 50: 681–692.
- Liu, X., Z. Yang, S. Yuan, & H. Wang, 2017. A novel methodology for the assessment of water level requirements in shallow lakes. *Ecological Engineering* 102: 31–38.
- Long, C. M., & T. M. Pavelsky, 2013. Remote sensing of suspended sediment concentration and hydrologic connectivity in a complex wetland environment. *Remote Sensing of Environment* 129: 197–209.
- Lorenzen, C. J., 1967. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography* 12: 343–346.
- Lyons, E. A., & Y. Sheng, 2018. LakeTime: Automated Seasonal Scene Selection for Global Lake Mapping Using Landsat ETM+ and OLI. *Remote Sensing* 10: 1–13.
- Maechler, M., P. Rousseeuw, A. Struyf, M. Hubert, & K. Hornik, 2013. cluster: cluster analysis basics and extensions. R package version 1.14.4. , <http://cran.r-project.org/package=cluster>.
- Magnano, A., R. Vicari, & R. D. Quintana, 2014. La exclusión ganadera y sus efectos sobre un ecosistema del Delta del Paraná In Penedo, C., & D. Blanco (eds), *Lineamientos para una ganadería ambientalmente sustentable en el Delta del Paraná*. Fundación Humedales / Wetlands International, Buenos Aires: 14–15.
- Magurran, A. E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Malden, Massachusetts, United States.
- Maine, M. A., N. L. Suñe, & C. Bonetto, 2004. Nutrient concentrations in the Middle Paraná River: effect of the floodplain lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 160: 85–103.
- Maltchik, L., A. S. Rolon, & P. Schott, 2007. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology* 8: 23–28.
- Malvárez, A. I., 1997. *Las comunidades vegetales del Delta del Río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones de paisaje*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

- Manolaki, P., G. Kun, C. Vieira, E. Papastergiadou, & T. Riis, 2019. Hydromorphology as a controlling factor of macrophytes assemblage structure and functional traits in the semi-arid European Mediterranean streams. *Science of The Total Environment* 134658.
- Marban, D., 1989. Adaptación de un método espectrofotométrico reductivo para la determinación de nitratos. *Boletín de la Asociación Argentina de Ciencias del Suelo* 58: 3–8.
- Marchetti, Z., & P. A. Scarabotti, 2016. Macrophyte assemblages in relation to environmental, temporal and spatial variations in lakes of a subtropical floodplain-river system, Argentina. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 225: 82–91.
- Marchetti, Z. Y., & P. G. Aceñolaza, 2012. Pulse regime and vegetation communities in fluvial systems: The case of the Parana River floodplain, Argentina. *Flora* 207: 795–804.
- Marchetti, Z. Y., P. G. Minotti, C. G. Ramonell, F. Schivo, & P. Kandus, 2016. NDVI patterns as indicator of morphodynamic activity in the middle Paraná River floodplain. *Geomorphology* 253: 146–158.
- Marcomini, S., A. Tripaldi, P. Leal, R. López, P. L. Alonso, María Susana Ciccioli, A. Quesada, & P. Bunicontro, 2018. Morfodinámica y sedimentación de un sector del frente deltaico del Paraná entre los años 1933 y 2016, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 75: 01–16.
- Marker, A. F. H., E. A. Nusch, H. Rai, & B. Riemann, 1980. The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardisation of methods: conclusions and recommendations. *Arch. Hydrobiol.* 14: 91–106.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, & J. B. Wilson, 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- Mayora, G., M. Devercelli, & F. Giri, 2013. Spatial variability of chlorophyll-a and abiotic variables in a river–floodplain system during different hydrological phases. *Hydrobiologia* 717: 51–56.
- Melack, J. M., E. M. L. M. Novo, B. R. Forsberg, M. T. F. Piedade, & L. Maurice, 2009. Floodplain Ecosystem Processes Amazonia and Global Change. : 525–541.
- Mertes, L. A. K., T. Dunne, & L. A. Martinelli, 1996a. Channel-floodplain geomorphology along the Solimões–Amazon River, Brazil. *Geological Society of America Bulletin* 108: 1089–1107.
- Mertes, L. A. K., E. M. L. de M. Novo, D. L. Daniel, Y. E. Shimabukuro, J. E. Richey, & T. Krug, 1996b. Classification of Rios Solimões–Amazonas Wetlands through Application of Spectral Mixture Analysis to Landsat Thematic Mapper Data. *Anais VIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto*: 199–203.
- Mitsch, W. J., & J. G. Gosselink, 2007. *Wetlands*. John Wiley & Sons, New Jersey, United States.
- Monção, F. S., A. M. dos Santos, & L. M. Bini, 2012. Aquatic macrophyte traits and habitat utilization in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Aquatic Botany* 102: 50–55.
- Morandeira, N. S., 2014. Tipos funcionales de plantas en humedales de la planicie de inundación del Bajo Río Paraná (Entre Ríos, Argentina) y su observación con datos polarimétricos de radar. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Air. , 278pp.
- Morandeira, N. S., F. Grings, C. Facchinetti, & P. Kandus, 2016. Mapping plant functional types in floodplain wetlands: An analysis of C-band polarimetric SAR data from RADARSAT-2. *Remote Sensing* 8: 174 (1–17).
- Morandeira, N. S., & P. Kandus, 2015. Multi-scale analysis of environmental constraints on macrophyte distribution, floristic groups and plant diversity in the Lower Paraná River floodplain. *Aquatic Botany* 123: 1–25.
- Morandeira, N. S., & P. Kandus, 2016. Plant functional types and trait values in the Paraná River floodplain: Modelling their association with environmental features. *Flora* 220: 63–73.

- Morandeira, N. S., & P. Kandus, 2017. Do taxonomic, phylogenetic and functional plant α - and β -diversity reflect environmental patterns in the Lower Paraná River floodplain? *Plant Ecology & Diversity* 10: 153–165.
- Morello, J., 1949. Las comunidades vegetales de las islas cercanas al puerto de Rosario. Thesis No. 133. Museo de La Plata.
- Mueller-Dombois, D., & H. Ellenberg, 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley, New York, United States.
- Neiff, J. J., 1979. Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná Medio. *Physis* 38: 41–53.
- Neiff, J. J., 1982. Esquema sucesional de la vegetación en islas flotantes del chaco Argentino. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 21: 325–341.
- Neiff, J. J., 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15: 424–441.
- Neiff, J. J., 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 26: 167–180.
- Neiff, J. J., 1999. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica In Malvárez, A. I. (ed), *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. UNESCO, Montevideo, Uruguay: 99–150.
- Noble, I. R., & H. Gitay, 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7: 329–336.
- Oakley, L., D. E. Prado, & J. M. Adámoli, 2005. Aspectos biogeográficos del Corredor fluvial Paraguay-Paraná. *INSUGEO, Miscelánea* 14: 245–258.
- OECD (Organization for Economic Cooperation and Development), 1982. *Eutrophication of Waters. Monitoring, Assessment and Control. Final Report*. París, Francia.
- Oksanen, J., F. Guillaume Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. Henry, H. Stevens, & H. Wagner, 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7.
- Onoda, Y., F. Schieving, & N. P. R. Anten, 2008. Effects of light and nutrient availability on leaf mechanical properties of *Plantago major*: a conceptual approach. *Annals of botany* 101: 727–736.
- Padial, A. A., P. Carvalho, S. M. Thomaz, M. S. Boschilia, R. Becker Rodrigues, & J. T. Kobayashi, 2009. The role of an extreme flood disturbance on macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain. *Aquatic Sciences* 71: 389.
- Pakeman, R. J., & H. M. Quested, 2007. Sampling plant functional traits: what proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10: 91–96.
- Paradis, E., J. Claude, & K. Strimmer, 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289–290.
- Park, E., & E. M. Latrubesse, 2017. The hydro-geomorphologic complexity of the lower Amazon River floodplain and hydrological connectivity assessed by remote sensing and field control. *Remote Sensing of Environment* 198: 321–332.
- Parsons, M., C. A. McLoughlin, K. A. Kotschy, K. H. Rogers, & M. W. Rountree, 2005. The effects of extreme floods on the biophysical heterogeneity of river landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3: 487–494.
- Pavelsky, T. M., & L. C. Smith, 2009. Remote sensing of suspended sediment concentration, flow velocity, and lake recharge in the Peace-Athabasca Delta, Canada. *Water Resources Research* 45:1-16.
- Pavoine, S., J. Vallet, A.-B. Dufour, S. Gachet, & H. Daniel, 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118: 391–402.

- Pereira, J. A., R. D. Quintana, & S. Monge, 2003. Diets of plains vizcacha, greater rhea and cattle in Argentina. *J. Range Manage.* 56: 13–20.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, & J. H. C. Cornelissen, 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167–234.
- Petchey, O. L., & K. J. Gaston, 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402–411.
- Piedade, M. T. F., W. J. Junk, & S. P. Long, 1997. Nutrient dynamics of the highly productive C4 macrophyte *Echinochloa polystachya* on the Amazon floodplain. *Functional Ecology* 11: 60–65.
- Puig, A., H. F. Olguin Salinas, & J. A. Borús, 2016. Recent changes (1973-2014 versus 1903-1972) in the flow regime of the Lower Paraná River and current fluvial pollution warnings in its Delta Biosphere Reserve. *Environmental Science and Pollution Research* 23: 11471–11492.
- Puijalon, S., J.-P. Lena, & G. Bornette, 2007. Interactive Effects of Nutrient and Mechanical Stresses on Plant Morphology. *Annals of Botany* 100: 1297–1305.
- Puijalon, S., J.-P. Léna, N. Rivière, J.-Y. Champagne, J.-C. Rostan, & G. Bornette, 2008. Phenotypic plasticity in response to mechanical stress: hydrodynamic performance and fitness of four aquatic plant species. *New Phytologist* 177: 907–917.
- QGIS Development Team, 2018. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Quintana, R. D., R. F. Bó, E. Astrada, & C. Reeves, 2014. Lineamientos para una ganadería ambientalmente sustentable en el Delta del Paraná. Fundación Humedales / Wetlands International LAC, Buenos Aires, Argentina.
- Quirós, R., M. B. Boveri, C. A. Petracchi, A. M. Rennella, J. J. Rosso, A. Sosnovsky, & H. Von Bernard, 2006. The Effects of the Pampa Wetlands Agriculturization on Shallow Lakes Eutrophication In Tundis, J. G., T. Matsumura-Tundis, & C. S. Galli (eds), *Eutrofização na América do Sul: Causas, conseqüências e tecnologias de gerenciamento e controle*. International Institute of Ecology, Sao Carlos: 1–16.
- Quirós, R., & S. Cuch, 1989. The fisheries and limnology of the lower Plata Basin. In Dodge, D. P. (ed), *Proceedings of the International Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. : 429–443.
- R Core Team, 2019. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.r-project.org/>.
- Ramonell, C. G., P. Kandus, P. G. Minotti, M. M. Borro, & N. S. Morandera, 2012. Nueva interpretación geomorfológica del Complejo Fluvial del Río Paraná en su desembocadura. V Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología. Río Cuarto, Córdoba, Argentina.
- Rao, C. R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24–43.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, & M. B. Walters, 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology* 12: 948–958.
- Ripley, B., 2019. *tree: Classification and Regression Trees*.
- Roberts, D. W., 2012. *labdsv: Ordination and multivariate analysis for ecology*. R package version 1.5-0..

- Robertson, A. I., P. Bacon, & G. Heagney, 2001. The responses of floodplain primary production to flood frequency and timing. *Journal of Applied Ecology* 38: 126–136.
- Sabattini, R. A., 1985. Dinamica y productividad de *PASPALUM REPENS* Bergius (“canutillo”) en un ambiente lenítico del valle aluvial del río Paraná. *Revue d’Hydrobiologie Tropicale* 18: 3–11.
- Sabattini, R. A., V. H. Lallana, & M. C. Marta, 1983. Inventario y biomasa de plantas acuáticas en un tramo del valle aluvial del río Paraná Medio. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 14: 179–191.
- Salvia, M. M., 2010. Aporte de la teledetección al estudio del funcionamiento del macrosistema Delta del Paraná: Análisis de series de tiempo y eventos extremos. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Salvia, M. M., D. S. Ceballos, F. M. Grings, H. Karszenbaum, & P. Kandus, 2012. Post-fire effects in wetland environments: landscape assessment of plant coverage and soil recovery in the Paraná River Delta marshes, Argentina. *Fire Ecology* 8: 17–37.
- Sand-Jensen, K., 2003. Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 48: 271–283.
- Scheffer, M., 1998. Ecology of shallow lakes. .
- Scheffer, M., S. H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss, & E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 275–279.
- Schneider, B., E. R. Cunha, M. Marchese, & S. M. Thomaz, 2015. Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. *Aquatic Botany* 121: 67–75.
- Schneider, B., E. R. Cunha, M. Marchese, & S. M. Thomaz, 2018. Associations between macrophyte life forms and environmental and morphometric factors in a large sub-tropical floodplain. *Frontiers in Plant Science* 9: 1–10.
- Sheng, L., Z. Xiu-Ping, L. Rong-Fang, X. Xiao-Hua, & F. Qun, 2011. Analysis the changes of annual for Poyang Lake wetland vegetation based on MODIS monitoring. *Procedia Environmental Sciences* 10: 1841–1846.
- Shipley, B., & M. J. Lechowicz, 2000. The functional co-ordination of leaf morphology, nitrogen concentration, and gas exchange in 40 wetland species. *Ecoscience* 7: 183–194.
- Shipley, B., & M. Parent, 1991. Germination Responses of 64 Wetland Species in Relation to Seed Size, Minimum Time to Reproduction and Seedlings Relative Growth Rte. *Functional Ecology* 5.:
- Silva, T. S. F., M. P. F. Costa, & J. M. Melack, 2010. Spatial and temporal variability of macrophyte cover and productivity in the eastern Amazon floodplain: a remote sensing approach. *Remote Sensing of Environment* 114: 1998–2010.
- Silva, T. S. F., M. P. F. Costa, J. M. Melack, & E. M. L. M. Novo, 2008. Remote sensing of aquatic vegetation: theory and applications. *Environmental Monitoring and Assessment* 140: 131–145.
- Silva, T. S. F., J. M. b Melack, & E. M. L. M. Novo, 2013. Responses of aquatic macrophyte cover and productivity to flooding variability on the Amazon floodplain. *Global Change Biology* 19: 3379–3389.
- Sippel, S. J., S. K. Hamilton, & J. M. Melack, 1992. Inundation area and morphometry of lakes on the Amazon River floodplain, Brazil. *Archiv fur Hydrobiologie* 123: 385–400.
- Søndergaard, M., J. P. Jensen, & E. Jeppesen, 2001. Retention and internal loading of phosphorus in shallow, eutrophic lakes. *The Scientific World* 1: 427–442.
- Søndergaard, M., J. P. Jensen, & E. Jeppesen, 2003. Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiologia* 506: 135–145.
- Spitale, D., 2012. A Comparative Study of Common and Rare Species in Spring Habitats. *Ecoscience Centre d’études nordiques, Université Laval* 19: 80–88.

- Stevaux, J. C., D. P. Martins, & M. Meurer, 2009. Changes in a large regulated tropical river: The Paraná River downstream from the Porto Primavera Dam, Brazil. *Geomorphology* 113: 230–238.
- Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nau, A. (Eds.), 2013. IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Stumpf, R. P., 1992. Remote sensing of water clarity and suspended sediments in coastal waters: needs and solutions for pollution monitoring, control, and abatement. *Proceedings of the 1st Thematic Conference on Remote Sensing for Marine and Coastal Environments*. : 293–305.
- Sverlij, S., J. Liotta, P. G. Minotti, F. Brancolini, C. R. M. M. Baigún, & F. Firpo Lacoste, 2013. Los peces del Corredor Fluvial Paraná-Paraguay Inventario de los Humedales de Argentina. *Sistemas de paisajes de humedales del Corredor Fluvial Paraná-Paraguay*. : 341–356.
- Terborgh, J. W., L. C. Davenport, A. U. Belcon, G. Katul, J. J. Swenson, S. C. Fritz, & P. A. Baker, 2017. Twenty-three-year timeline of ecological stable states and regime shifts in upper Amazon oxbow lakes. *Hydrobiologia* 807: 99–111.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini, & R. L. Bozelli, 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1–13.
- Thomaz, S. M., F. A. Esteves, K. J. Murphy, A. M. dos Santos, A. Caliman, & R. D. Guariento, 2008. Aquatic macrophytes in the tropics: ecology of populations and communities, impacts of invasions and use by man *Encyclopedia of lifecosystem support (eolss)*. UNESCO: 1252–1280.
- Thomaz, S. M., D. Souza, & L. M. Bini, 2003. Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia* 505: 119–128.
- Tockner, K., M. Pusch, D. Borchardt, & M. S. Lorang, 2010. Multiple stressors in coupled river–floodplain ecosystems. *Freshwater Biology* 55: 135–151.
- Tremp, H., 2007. Spatial and environmental effects on hydrophytic macrophyte occurrence in the Upper Rhine floodplain (Germany). *Hydrobiologia* 586: 167–177.
- Ustin, S. L., & J. A. Gamon, 2010. Remote sensing of plant functional types. *New Phytologist* 186: 795–816.
- van der Valk, A. G., 1981. Succession in wetlands: a gleasonian approach. *Ecology* 62: 688–693.
- Van Geest, G. J., H. Coops, M. Scheffer, & E. H. van Nes, 2007. Long Transients Near the Ghost of a Stable State in Eutrophic Shallow Lakes with Fluctuating Water Levels. *Ecosystems* 10: 37–47.
- Villar, C., L. de Cabo, P. Vaithyanathan, & C. Bonetto, 2001. Litter decomposition of emergent macrophytes in a floodplain marsh of the Lower Paraná River. *Aquatic Botany* 70: 105–116.
- Villar, C. A. C. A., L. de Cabo, & C. A. C. A. Bonetto, 1996. Macrophytic primary production and nutrient concentrations in a deltaic floodplain marsh of the Lower Paraná River. *Hydrobiologia* 330: 59–66.
- Villar, C. A., L. de Cabo, P. Vaithyanathan, & C. Bonetto, 1998. River-floodplain interactions: nutrient concentrations in the Lower Paraná River. *Archiv für Hydrobiologie* 142: 433–450.
- Villéger, S., N. W. H. Mason, & D. Mouillot, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, & E. Garnier, 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116: 882–892.
- Vizia, C., E. Spiaggi, E. Stancich, G. Donadille, J. Postma, L. Prol, M. Romano, P. Kandus, P. G. Minotti, M. M. Borro, & N. S. Morandera, 2010. Humedales del Paraná. *Biodiversidad, usos y amenazas en el Delta Medio*. Taller Ecologista, Rosario, Argentina.

- Walker, B., A. Kinzig, & J. Langridge, 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95–113.
- Walkley, A., & A. Black., 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37: 29–38.
- Wang, L., I. Dronova, P. Gong, W. Yang, Y. Li, & Q. Liu, 2012. A new time series vegetation-water index of phenological-hydrological trait across species and functional types for Poyang Lake wetland ecosystem. *Remote Sensing of Environment* 125: 49–63.
- Wassen, M. J., W. H. M. Peeters, & H. O. Venterink, 2002. Patterns in vegetation, hydrology, and nutrient availability in an undisturbed river floodplain in Poland. *Plant Ecology* 165: 27–43.
- Webster, J. R., & B. C. Patten, 1979. Effects of Watershed Perturbation on Stream Potassium and Calcium Dynamics. *Ecological Monographs Ecological Society of America* 49: 51–72.
- Wehmann, A., & D. Liu, 2015. A spatial–temporal contextual Markovian kernel method for multi-temporal land cover mapping. *{ISPRS} Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 107: 77–89.
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.
- Wisheu, I., & P. A. Keddy, 1992. Competition and centrifugal organization of plant communities: theory and tests. *Journal of Vegetation Science* 3: 147–156.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.-L. Navas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, & R. Villar, 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- Zalocar de Domitrovic, Y., M. Devercelli, & M. O. García de Emiliani, 2007. Phytoplankton. *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. : 177–203.
- Zhao, X., A. Stein, & X. L. Chen, 2011. Monitoring the dynamics of wetland inundation by random sets on multi-temporal images. *Remote Sensing of Environment* 115: 2390–2401.
- Zimba, H., B. Kawawa, A. Chabala, W. Phiri, P. Selsam, M. Meinhardt, & I. Nyambe, 2018. Assessment of trends in inundation extent in the Barotse Floodplain, upper Zambezi River Basin: A remote sensing-based approach. *Journal of Hydrology: Regional Studies* 15: 149–170.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, & G. M. Smith, 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, US.