INVESTIGACION PRELIMINAR DE LA ESTRUCTURA BASICA DE LAS ASOCIACIONES DE LA MICRO Y MESO FAUNA DE LAS RAICES DE LAS PLANTAS FLOTANTES

Por Walter Dioni

SUMMARY

The author makes a preliminary approach to the structure, trophic meaning, and "standing crop" measurement, of meso and microfauna from the roots of four floating plants (Salvinia, Pistia, Azolla, Eichhornia) which in the middle Paraná River build up enormous uni-or plurispecific floating blankets, a characteristic habitat called "the Pleuston".

The employed methodology and its limitations are detailed.

Presence, relative abundance, mean number and range, are recorded for 80 systematic categories.

The existence of a hierarchical ordination between the different groups are shown; protozoans are numerically dominant, but volumetric dominance is achieved by mollusks and amphipods.

The pyramids of numbers and biomass, ordered by size, showed dependence of a logarithmic law, and, making due allowance for the methodological limitations that impose a subestimation of values for the smallest animals, they agree with theoretical expectations.

Concordance in structure between samples from the four plants is very high, suggesting that studied community is highly independent from taxonomic status (and probably also from morphology, of the substratum.

Meso and microfauna integrate two trophic levels: a) consummers of bacteria, fungi and detritus; b) predators of the first level.

The recorded data give support to the hypothesis of an animal community different from the planktonic or benthonic ones of the same order of size in the studied area, and similar in all searched plants; capable of acting as a mineralizing "short circuit", disposing of excess production of floating macrophytes, and as an intermediate link for the immediate utilization of a minor part of its production.

INTRODUCCIÓN

En un detenido estudio de las comunidades del ecosistema de agua dulce, Ringuelet (1962, pág. 22) incluye en el "Pleuston", considerado como una comunidad, no sólo las plantas flotantes libres, sino también los organismos convivientes con las mismas.

Para el estudioso de los ambientes acuáticos tropicales y templados, tal comunidad, independientemente de matices de definición, es un hecho de aprehensión casi inmediata, un verdadero impacto visual, por la extensión y el volumen que alcanzan los "mantos" flotantes que forman ciertas hidrófitas. Su influencia sobre el medio ambiente es indudablemente muy grande, definiendo en cierto grado, las características de la productividad en las masas de agua consideradas.

Tal influencia se hace sentir por acción de presencia (grandes áreas sombreadas por ejemplo) o por modificación del ambiente biótico con grandes aportes de detritus, exacción de nutrientes, etc.

El consumo directo de las macrófitas acuáticas parece ser escaso (Gajewskaja, 1958; Smirnov, 1958, 1961). El consumo indirecto en cambio, parece, por lo menos en nuestra zona, dar base a las grandes comunidades de peces que subsisten por la iliofagia y/o detritofagia de los primeros eslabones (Bonetto y Cordiviola, 1965; Bonetto, Oliveros y Bayo, 1966). De la producción al consumo aparece así un gran hiatus durante el cual se produce la mineralización de parte de la materia vegetal (su "acondicionamiento") con vistas al consumo.

La mineralización espontánea es aparentemente muy larga, aún con la concurrencia de bacterias (Burkholder y Bornside, 1957). Puede plantearse, pues, la existencia de un ciclo "acondicionador" vehiculizado a través de una comunidad consumidora intermediaria.

Papel importante le cabría en este aspecto a la fauna que convive en las raíces de las plantas flotantes y que alcanza un número muy elevado de individuos por unidad de área (Ringuelet, 1962; Dioni, 1966).

De ser así podría postularse "a priori" la existencia de una verdadera estructura comunitaria en esta fauna, así como una gran similitud en las comunidades relacionadas con cualquier planta flotante, independientemente de su situación sistemática y hasta cierto punto de su estructura morfológica.

El presente trabajo es una puesta a prueba, preliminar y a nivel básico, de la existencia de tal estructura e independencia, así como del valor que puede alcanzar la biomasa de tales agrupaciones animales.

Había sido programado como la primera etapa de un estudio de 12 meses de duración que incluía otros aspectos del citado habitat, inclu-

yendo ciertos factores bioquímicos, correlaciones ambientales, y aspectos de la dinámica de las poblaciones dominantes.

La gran inundación que alcanzó en 1965 alturas prácticamente el doble de las normales en los últimos 60 años, interrumpió tal trabajo, lavando totalmente la cuenca en estudio y arrastrando las comunidades vegetales muestreadas. Tratándose de un medio ambiente poco estudiado consideramos sin embargo de interés la comunicación de los resultados hasta ahora obtenidos, tan provisorios como ellos puedan ser, como base para futuras profundizaciones del tema, o comparaciones con otras circunstancias, localidades o ambientes.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se eligió como lugar de trabajo la "Laguna Redonda" formada en el extremo sur del "Madrejón Don Felipe". La situación geográfica y características topográficas así como la vegetación de tal cuerpo de agua han sido dadas en otras publicaciones (Bonetto, Pignalberi y Cordiviola, 1965).

En el momento considerado la laguna tenía una profundidad máxima de alrededor de 3 m, presentándose profusamente vegetada en sus márgenes y lecho, y con extensos "mantos" flotantes de hidrófitas.

Los mismos estaban compuestos por cantidades variables de Salvinia, Azolla, Pistia y Eichhornia con lemnáceas en menor proporción y Paspalum y Ludwigia que contribuían con sus guías arraigadas a dar estabilidad a la distribución. Grandes manchones monoespecíficos permitían muestrear independientemente cada una de las hidrófitas consideradas, salvo la inclusión de una mínima proporción de Spirodella, absolutamente ubicua.

De cada "stand" seleccionado al azar, se tomaron dos muestras, obtenidas deslizando una bandeja de 500 cm² de superficie y 5 cm de profundidad bajo Azolla, Pistia o Salvinia. Por consideraciones que se aclarará más adelante se muestreó Eichhornia en plantas de pequeño porte (longitud de las raíces aprox. 15 cm) con un recipiente de 15 por 13 por 13 cm, lo que proporcionaba un volumen de agua y raíces similar al de las plantas menores (2500 ml). Se procesaron en total ocho unidades de muestreo.

Las muestras fueron posteriormente lavadas por agitación en recipientes de plástico, practicándose tres lavados sucesivos y filtrando el total por tamices de malla de 2500-770-400-220 y 59 μ de lado, con ayuda de agua y un vibrador de tamices. El material retenido por el filtro de

W. DIONI, Investigación preliminar de la estructura básica...

115

 $2500~\mu$ no fue considerado en el presente trabajo. Se examinaron siempre muestras de raicillas lavadas a fin de verificar la eficacia del lavado. El mismo desprende incluso una elevadísima proporción de las especies sésiles y salvo uno que otro ejemplar de oligoqueto, y ejs. de *Pyxiola* se consideró sumamente eficaz el proceso seguido.

Para el material del filtro de 770 μ el recuento se hizo en forma total, bajo lupa.

El material de los filtros de 400 y 220 μ fue evaluado ajastando su contenido al volumen standard de 50 ml y promediando 5 alícuotas de 1 ml. El alto contenido de detritus de tamaño similar a los animales contados y la alta densidad de estos últimos obligó, para mantener el costo y la eficacia de recuento, a diluir el contenido del tamiz 59 μ en 100 ml.

Las alícuotas se retiraban con una pipeta de 7 mm de diámetro de boca, comunicada con una jeringa aspirante calibrada a 1 ml, luego de prolongada agitación manual con la misma pipeta, en forma irregular, a fin de evitar la formación de gradientes de densidad, y antes de que comenzase la precipitación del material suspendido.

Los recuentos se hicieron en cámara de Sedgewick-Rafter, a 200 X en microscopio Nikon con platina mecánica. Los resultados se refirieron al litro de volumen abarcado. En oligoquetos, que se fraccionan durante la filtración, se contaron solamente aquellos fragmentos que tenían el prostomio. La aplicación de un test de X² indicó concordancia de los resultados de los submuestreos con una distribución al azar.

Para recuentos de más de 100 individuos por lt la media acusó un % de variación promedio de 20-25 % que, a los fines presentes, se consideró adecuada (Nelson y Scott, 1962; Allanson y Kerrich, 1961). Recuentos menores acusan errores proporcionalmente mayores que pueden llegar al 100 y 200 %; por el contrario, en recuentos de mayor número de individuos se alcanzó un coeficiente de variación del 10-12 %.

Tales errores de recuento son inevitables en trabajos de tan amplia gama de cobertura y son acentuados en comunidades del tipo que nos ocupa por el amplio porcentaje de detritus que acompaña a la recolección. Métodos de separación que fueron eficaces y no selectivos no pudieron ser hallados por el autor.

Una mejor estimación numérica exige limitación de la investigación a un solo grupo sistemático, preferiblemente de fisiología o morfología muy uniforme o el uso de una metodología múltiple adaptada a cada grupo considerado (incluyendo el muestreo de áreas diferenciales según la densidad).

El enfoque y fines del presente trabajo no permitía elegir ni una ni otra salida.

Una discusión más extensa de un problema similar (macrofauna, relacionada con vegetación arraigada) puede encontrarse en Allanson y Kerrich (1961) o Andrews y Hasler (1944).

Los valores determinados para las medias de cada recuento se expresan redondeados de acuerdo a su error respectivo. Cada muestra está representada así por 5 estratos de tamaño (tamices), cuatro de los cuales se evalúan con 5 recuentos como mínimo, por lo que en total cada muestra implica 21 recuentos independientes sobre 12 categorías sistemáticas. De la segunda muestra se recontó sólo el tamiz 400 μ que aporta la mayor biomasa y cuya diversidad alta asegura una buena comparación (número de taxones 35; casi ½ del total de los 5 tamices y 4 plantas).

Las identificaciones sistemáticas pudieron llevarse hasta niveles muy distintos según los grupos considerados.

Las condiciones de trabajo hacen que adquieran especial preponderancia en el recuento aquellas especies fáciles de identificar formoladas. Así solamente se ha tomado en cuenta los rotíferos tecados o con habitáculo característico y aquellos protozoarios que como los tecamebianos, algunos ciliados tecados y algunos flagelados de película relativamente rígida, son fácilmente identificables.

El análisis, por lo tanto y fuera de todo otro defecto de diseño, subestima fuertemente Rotíferos y Protozoos. En los oligoquetos ciertos grupos como los Aeolosomatidae, no se conservaron o lo hicieron en forma
muy deficiente para su recuento, aunque la observación en vivo demuestra
la frecuente existencia de A. evelinae y A. travancorense. Del mismo
modo tampoco pudieron incluirse en los recuentos los Catenulida de los
cuales Stenostomum (leucops, tauricum, simplex, hemisphericum) son representantes altamente frecuentes.

Conversiones volumétricas

En casos en que no es posible realizar la evaluación directa del volumen de un animal, se recurre a un cálculo indirecto basado en las medidas de un cierto número de ejemplares típicos de cada especie, y en su forma tipo geométrica. El método pese a su evidente inexactitud es ampliamente usado, por su relativa facilidad, la casi inexistencia de métodos generales más precisos y por el hecho de que en este tipo de prospección interesa más una idea general del orden de magnitudes involucrado, que una evaluación precisa de la biomasa real. Hemos recurrido con propósitos

comparativos a este sistema. Los datos obtenidos se resumen en el cuadro I columna 9.

Puesto que están calculados sobre la base de un valor "standard" sobreestiman el valor de aquellas especies (caso de Hyalella por ejemplo) con una gama de tamaños muy amplia y gran número de ejemplares pequeños. No se consideró necesario, sin embargo, a los fines del presente trabajo, un proceso más exacto pero de un enorme consumo de tiempo, como el establecimiento de curvas de correlación talla-volumen, y el recuento individual o por intervalo de talla. El interés en nuestro caso era obtener una idea primaria de las magnitudes implicadas, y el método reseñado lo permite.

Unidad de muestreo

La extensión, distribución, profundidad y morfología de las raíces estructuran el ambiente. Puede definirse así un volumen de agua "abarcado" por las raíces, determinado por las máximas extensiones (laterales y vertical), que alcanzan las mismas. Dentro de este volumen puede distinguirse el "volumen real" de agua, cantidad de agua eficaz para la vida de la comunidad, resultante de restar al volumen abarcado el "volumen radicular" propiamente dicho.

Datos preliminares indican una relación porcentual relativamente constante, oscilando alrededor del 3 %, entre el volumen radicular y el volumen abarcado, cualesquiera sea la planta estudiada, dentro de la gama de tamaños muestreada.

Por descontado, el volumen concreto de agua cubierta o abarcada depende, por unidad de superficie, de la amplitud y profundidad de las raíces. Será mucho mayor en plantas de gran porte que en las plantas pequeñas.

Así, la densidad de población, por unidad de superficie, debería estar en relación directa (puesto que el índice radicular es igual) con el porte de la planta. Del mismo modo, volúmenes similares deberían proporcionar densidades similares.

Razones mecánicas y conveniencias teóricas aconsejaron probar este criterio, que se aplicó al muestreo descripto, según se indicó más arriba. La concordancia de los hechos con la hipótesis se demuestra en la similitud de las densidades referidas para las cuatro plantas, independientemente del porte 10 veces mayor de las Eichhornias muestreadas, con respecto a las otras tres plantas (cuadro II).

RESULTADOS OBTENIDOS

a) El medio ambiente:

La laguna considerada tenía en el momento del muestreo una área aproximada a los 70.000 m² con una profundidad media de alrededor de 3 m. Tales valores corresponden a un período de aguas altas, teniendo normalmente la laguna sólo 1 m o menos de profundidad. Cerca del 50 % del total del área indicada estaba ocupada por densos manchones de vegetación flotante en la que predominaba Salvinia. Grandes zonas de Azolla, Eichhornia, o Pistia, formaban manchones aislados entre o en la periferia de Salvinia. Tales manchones eran prácticamente monoespecíficos, si se hace abstracción de las lemnáceas (pequeñas y ubicuas).

El agua estaba próxima a la neutralidad (entre pH 6,25, mínimo valor nocturno y 6,75, valor máximo diurno).

La conductividad osciló entre 90 y 93 micromhos, con temperaturas que oscilaron alrededor de los 26°C. El color del agua (medido en muestras transportadas al laboratorio) correspondió a 80 unidades APHA sin filtrar y a 40 U.APHA una vez filtrada; con una turbiedad natural de 19 U.APHA. El Disco de Secchi era visible hasta los 50 cm.

A fin de caracterizar, por lo menos superficialmente, el ambiente estudiado, se realizaron varias series paralelas de medidas de ciertos parámetros químicos (pH, CO² libre, O² disuelto, conductividad y temperatura) en agua abierta y en zona cubierta por la vegetación flotante, a mediodía y a las tres de la mañana, a varias profundidades. Los valores obtenidos sugieren los siguientes comentarios:

Temperatura: fue determinada con termómetro a termistores, con escala legible a 0,05°C. Durante la noche no se encontró diferencia entre las temperaturas de superficie y profundidad en las estaciones consideradas. La situación varió durante el día. Al mediodía en agua abierta las temperaturas eran también muy similares, aunque entre la mayor profundidad y la superficie podía detectarse una diferencia de 2 a 3/10°C en favor de la superficie. Por el contrario, en el manto vegetal se acusaron pronunciadas diferencias (Azolla 30,7° en superficie; 26,0 a 2 m); Salvinia 28,1° en superficie; 24,4 a 2,20 m.

Bonetto y Ezcurra, (comunicación verbal) midieron el 24/1/63, temperaturas de 40°C y más dentro de un manto de Salvinia excepcionalmente denso y extenso, la que se reducía a 27° a los 30 cm de profundidad. Nuestros datos confirman los de los citados investigadores.

Las diferencias de temperaturas entre el agua abierta y el manto, que como vemos eran muy altas en superficie, disminuían gradualmente con

la profundidad, de modo que a aproximadamente 1,60 m ambas alcanzaban el mismo valor.

pH: fue determinado en campaña con peachímetro Photovolt 125. Durante la mañana no se encontraron diferencias entre superficie y profundidad, aunque se midió un pH levemente mayor entre la vegetación (6,75 contra 6,50 en superficie descubierta).

En el agua abierta, el pH diurno y el nocturno eran prácticamente iguales. Pero bajo el manto las relaciones fueron distintas: a las 12 hs se registró un pH de 6,75 tanto en superficie como en profundidad, a las 3 hs por el contrario, el pH superficial era de sólo 6,25, registrándose 6,40 a 1,6 m.

Anhidrido carbónico libre: sus valores fueron determinados por nomograma, a partir de los datos de pH, y de alcalinidad titulada en campaña. En el agua libre, el CO² era de 21 mg/l por la mañana y 19 mg/l por la noche, valores que con la clásica baja precisión de esta determinación deben considerarse prácticamente iguales. En el manto de Salvinia había una concentración de 12 mg/l a las 12 horas, y de 36 mg/l a las 3 horas.

Oxígeno: la concentración de oxígeno fue obtenida por medio de un determinador galvánico, obteniéndose perfiles detallados tanto en agua abierta como bajo el manto vegetal. Bajo las condiciones de calma prevalecientes se registraron descensos graduales de la concentración de oxígeno disuelto correlativas con la profundidad. Al mediodía el O² alcanzó en agua abierta concentraciones de 3,60 mg/l; entre la Salvinia, tal concentración era en ese momento de 4,70 mg/l. Por la noche las relaciones se invirtieron, subiendo en agua abierta hasta 4,05 mg/l y descendiendo entre la Salvinia a 3,72 mg/l. La diferencia diurna a favor del agua superficial ubicada entre las plantas, con respecto al agua abierta, ha sido verificada por nosotros en otras ocasiones.

En resumen: el medio ambiente radicular estudiado, se caracterizó desde el punto de vista físico por ciertas diferencias de comportamiento con respecto al agua abierta. Soportó mayores variaciones de temperaturas, con máximas elevadas. Del mismo modo se registraron mayores variaciones de pH entre las raíces. El O² disuelto, pese a la mayor temperatura, acusa un aumento diurno importante. La variación mayor la acusó sin embargo el CO² libre, que triplicó por la noche su valor diurno. Un análisis del significado ecológico de tales caracteres es prematuro mientras no se disponga de series abundantes de datos semejantes, aunque no puede dejar de insinuarse la necesidad de que la fauna posea una mayor resistencia a los cambios ambientales de ciclo corto (o mecanismos adaptativos migratorios), así como el carácter compensador que, de con-

firmarse su generalidad, podría adquirir el aumento de la concentración de oxígeno registrado, frente a la mayor exigencia metabólica impuesta por un mayor aumento de temperatura.

b) Análisis de la fauna

El cuadro I condensa, en forma de presencias, ausencias e índices de endemismo los resultados obtenidos para cada categoría sistemática.

El examen de las primeras 5 columnas del cuadro I permite suponer que las diferencias de distribución pueden deberse al azar de muestreo. Ello parece justificarse más aún si se traza con los valores obtenidos una curva presumiendo una ley logarítmica del crecimiento del número de especies frente al número de individuos (fig. 1). El buen ajuste de los valores empíricos a la curva teórica hace suponer que todas las muestras pueden haber sido tomadas de un ambiente homogéneo (Odum et all. 1960).

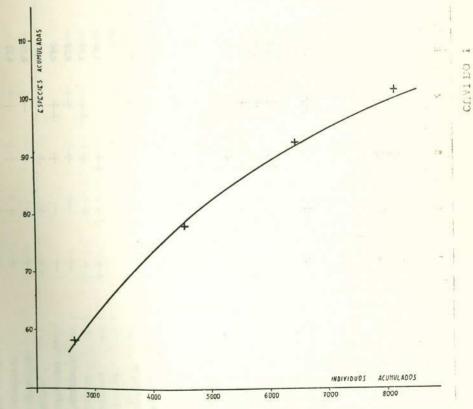


Figura 1. — Curva calculada y valores empíricos para el aumento del número de especies registradas, al aumentar los valores totales de recuento.

6	Volumen mm3	004	004	24	4	9.0	3,2		7.2	4	8,0	6,0	0,48		9	1,4	0,1	. 2	0,12	0,4	8'0	1.0
8	Unidad	0		0.04	0,01	90,0	0,004		80.0	0,05	0,04	60'0	900'0		0,01	0,01	0,01	0,02	0,002	0,02	0,02	0.01
7	Promedio	160		009	400	10	800		900	80	20	10	80		009	140	10	100	09	20	40	10
9	Amplitud	20- 400		200-1000	200-800	1-40	200-1600		140-2000	10-160	8- 40	0- 40	0- 160		1-1000	40 - 280	0 20	0- 400	0-160		08 -0	
2	Ēq	1,00		1,00	1,00	1,00	1,00		1,00	1,00	1,00	0,25	0,75		1,00	1,00	0,50	0,50	0,75	0,75	0,75	0,50
4	Eichhornia	++		+	+	+	‡		+	+	+ -	+ -	+	-	+ :	+-	+ :	+	1	1 -	+-	+
က	silozA	+		++	+	+-	+		+	+ -	+	l -	+			+ -	+ -	+-	+ -	+ -	+	Ī
22	Pistia	+		+:	+	+ -	+		+-	+ -	+	-		+		+	ı	1 -	- -	 - -	-	+
г.	sinivis	# #4		+:	‡-	+ -	 -		+-	 - -	+ 1	ı		+		- I		- -	 		1	1
		CRUSTACEOS Amphipoda Hyalella curvispina	Copepoda	Ciclópidos	Colonoldos	Nauplins	Octorondos	Ostracoaos	Metacypris	Hernetocynnis	Chlamidotheca	Inmaduros	Cladoceros	Chidorus	Alonella	Pleuroxus	Latonopsis	Simosa	Ceriodanhnia	Ilvocryptus	Moina	

9,0	9,0	60'0															900'0							0,24	0,021	0,24	0,012	90'0	0.03
0,01	0,015	0,015		0,005	0,002	0,00005	0,00005	0,004	0,0016	0,00005	0,004	0,00009	0,004	0,003	9000000	0,00002	0,00005	ć	0,00005	9000000	0,00009	0,00012		0,0003	0,0003	9000'0	9000'0	900'0	0.0005
09	40	9	-	4800	3800	09	360	200	ıo	300	200	200	10	200	2000	09	120	10	40	140	12	40		800	70	400	20	100	40
0- 180	02 -9	0- 24	HEROTE .	1400-8000	3000-2000	0- 200	008 -0	40- 600	0- 20	009 -0	400-1200	40- 500	0- 40	0- 200	400-3000	0-100	0- 160	0- 40	09 -0	6- 280	0- 36	0- 140		400-1400	0- 160	40-1000	0- 40	0- 240	0- 200
0,75	1,00	0,25		1,00	1,00	0,25	0,50	1,00	0,25	0,50	1,00	1,00	0,50	0,75	1,00	0,75	0,75	0,25	0,75	1,00	0,50	0,25		1,00	0,50	1,00	0,50	0,50	0.50
+	+	+		+	+	I	+	++	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	1	Ĺ		‡	+	+	+	‡	+
+	+	1		+	+	1	+	+	I	1	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	1	1		+	1	+	1	1	1
1	+	l		+	+	+	1	+	1	+	+	+	1	I	+	+	+	1	+	+	+]		+	Ī	‡	+	+	
+	++			+	+	1	ĺ	+	1	1	+	‡	1	+	+	1	+	Î	+	+	+	[-		+	1	+	1	1	+
Macrothrix	Oxyurella	Euryalona	PROTOZOARIOS	Centropyxis sp. 1	sp. 2	sp. 3	sp. 4	Diflugia corona	oblonga	cf. gramen	Nebella	Lesquereusia	Quadrulella	Heleopera	Arcella megastoma	vulgaris	Euglypha	Clathrulina	Pyxicola	Vaginicola	Foliculina	Platycola	ROTIFEROS	Limnias	Cephalosiphon	Floscularia	Ptygura	Sinantherina	Thestinding an T

	-	67	69	4	20	9	٦,	∞	6
	Salvinia	Pistia	slíozA	Elchhornia	<u> </u>	Amplitud	Promedio	Unidad	Volumen mm3
Brachionus	+	++	+	I	0,75	0- 400	140	0 0004	
Platyas	1	+	+	+	0,50		40	0,0004	0,56
Mytilina Tenedelle	+-	+ -	‡	+	1,00	140- 600	300	0,0006	0,02
Colums	+ -	+	+ -	‡	1,00	140 - 600	300	0,0001	0,03
Lecane en 1	-	1 -	+ -		0,50	0- 40	10	0,0001	0,001
sh of	+ -	 - -	+ -	‡	1,00	300-1200	009	0,0004	0.24
2 .de	+	+-	+	+	1,00	100- 600	400	0,0004	0,16
o de	1	+	1 -	1	0,25	0- 40	10	0,0004	0,004
Phoblonia	I	1 -	+-	1	0,25	1	-2	1	
Conhalodolla	1 -	+	+ -	+	0,75	09 -0	20	900000	0.012
Trichotria	 - -	Ì-	+	1	0,50	0- 20	20	6	0.
Pottmidae	+	+	1 =	1	0,50	0- 40	20	0,0002	0.004
Dierannhemidee	I	1 -	+ :	1	0,25	0- 40	00	0,0002	0,002
Edelloides	۱ -	+ -	+	1	0,50	091 -0	20	0,0002	0,01
panomea	+	t	+	+	1,00	40-2600	1100	0,004	4,4
GASTEROTRICOS		,							
Chaetonotus	1	+	1	+	0,50	0- 200	09+	0,0002	0,012
OLIGOQUETOS									
Pristina	+	‡	+	+	1,00	600-1200	009	0.19	114
Autophorus	+ :	1	‡	‡	0,75	0- 40	20	0,38	7.6
Dero	+	++	+	+	1,00	2 - 100	30	0,38	11.4
Chaetogaster	+	+	Ĩ	1		0- 140	02	0.01	100

Si se acepta el concepto de área mínima de Vestal (1949) veremos que nuestras cifras están muy por debajo de cubrir la misma y que por lo tanto sería necesario un número mucho mayor de muestras e individuos contados, para un catálago taxonómico aceptable de las especies representadas en la agrupación investigada. Lo cual no invalida sin embargo la conclusión precedente.

Con los datos del cuadro I puede establecerse un "Indice de similaridad" que revele el grado de similitud para cada par de plantas. Diversos índices de similaridad han sido establecidos. Bray y Curtis (1957), entre otros, discuten los distintos índices propuestos. Otras discusiones pueden hallarse en Williams (1951) o en Mac Fadyen (1957). Hemos adoptado la forma utilizada por Moraczewski (1962). El índice de similaridad, así determinado, varía entre O, para falta absoluta de especies comunes, y 100 para absoluta correspondencia de las especies de ambas muestras.

$$1\% = \frac{2 e 100}{a + b}$$

donde "a" es el número de especies de la primera muestra; "b" el correspondiente a la segunda, y "c" el número de especies comunes a ambas muestras.

El índice promedio de similaridad en nuestras 6 comparaciones es de 80 %. La mayor similaridad se muestra entre *Pistia* y *Salvinia*; la menor entre *Pistia* y *Azolla*.

Las comunidades existentes sobre los distintos sustratos son, pues, bastante coincidentes en estructura sistemática.

Tabla I

Matriz de Indices de Similaridad porcentual (el valor se redondeó a la unidad más próxima):

	Pistia	Azolla	Eichhornia
Salvinia	86	79	. 84
Pistia	_	74	77
Azolla	_	- 0 0	81

Un tratamiento primario común de las muestras de todos los sustratos parece así autorizado por los datos, considerando las diferencias de densidad encontradas como producto del azar de muestreo y del padrón de distribución particular de los distintos animales.

En el cuadro I (columnas 6 y 7) se detalla el promedio de ind./m² obtenido en esta forma, así como las amplitudes registradas.

CUADRO II

Resumen porcentual

the House	Salvinia	Pistia	Azolla	Eichhornia	Promedio	acu	
Protozoarios	55	46	69	51	55	51	
Rotiferos	9	23	16	29	20		
Crustáceos	28	19	10	14	18	93	%
Oligoquetos	5	6,5	0,9	0,3	3		
Turbelarios	0,7	0,7	2,4	1,8	1,5		
Nematodes	1,2	0,9	0,7	0,7	1	98,5	%
Acaros	0,9	0,1	0,6	0,17			
Celenterados	0,01	0,6	0,035	0,05			
Hirudineos	0,01	-	0,03	0,03			
Moluscos	_	19-3	0,04	1,2			
Insectos (larvas)	0,2	2,8	0,3	1,0			
Gasterôtricos	14 -	0,2		0,7		1,5	%
Individuos/litro	21.700	21.540	23.140	27.646		100	%
Taxones	53	58	61	61			

La similitud entre los sustratos considerados va aún más allá. En el cuadro II se ha reunido, reducidos a % del total correspondiente los valores obtenidos para cada phylum y los totales por litro para cada muestra. Asignando a cada phylum dentro de cada sustrato el valor jerárquico que le corresponde puede ponerse a prueba la significación de las diferencias en la estructura jerárquica de cada sustrato determinando un *Indice de concordancia*. Los cálculos están resumidos en el cuadro III. El valor del índice es de 0,84 lo que provee un valor de F de 15,75. El valor correspondiente a F₉₉ con 4g l es igual a 2,98, lo que indica la alta significación de la concordancia de las cuatro jerarquías estudiadas.

La jerarquía definitiva y el % correspondiente a la densidad promedio establecidos, se resume en la Tabla II a.

Como cada grupo muestra una estructura interna, es importante un examen detallado de cada uno:

CUADRO III

Cálculo del indice de concordancia jerárquica

	Salvinia	Pistia	Azolla	Eichhornia	Suma jerárquica	đ	d2
Protozoarios	1	1	1	1	4	22	484
Rotiferos	3	2	2	2	10	16	256
Crustáceos	2	3	3	3	11	15	225
Oligoquetos	4	4	5	9	22	9	81
Turbelarios	7	7	4	4	22	4	16
Nematodes	5	6	6	7,5	24,5	1,5	22,5
Acaros	6	10	7	10	33	7	49
Celenterados	10	8	11,5	11	40,5	14,5	210,25
Hirudineos	11	12	9	12	44	18	324
Insectos	8	5	8	6	27	1	1
Moluscos	9	11	10	5	34	8	64
Gasterotricos	12	9	11,5	7,5	40	14	196

$$S = 1928,75$$

m = 4 jerarquía promedio:
$$\frac{m(n+1)}{2} = \frac{4(12+1)}{2} = 26$$

n = 12 coeficiente de concordancia:

$$W = \frac{12 \text{ S}}{\text{m}^2 (\text{n}^3 - \text{n})} = \frac{12 \times 1928,75}{16(1728 - 12)} = 0,843$$

W corregido para continuidad = 0,842

$$F = \frac{(m-1)W}{1-W} = \frac{3 \times 0.842}{0.158} = 15.78^{+++} \frac{\text{gl. myr: } 10.5}{\text{gl. mnr: } 31.5} F_{1\%} = 2.98$$

TABLA: II

Resúmenes de la estructura básica

a) Densidad	ind/l.	1915	%	% ac
1. — Protozoarios	13.000		55	
2. — Rotiferos	4.600		20	
3. — Crustáceos	4.100		17,5	92,5
4. — Oligoquetos	700		3	
5. — Turbelarios	300		1,3	96,8
6. — Nematodes	250		1	
7. — Larvas de insectos	250		1	98,8
8. — Acaros	140		0,6	
9. — Moluscos	80		0,3	
10. — Gasterotricos	60			
11. — Celenterados	40		0,3	100,0
12. — Hirudineos	2			
	23.520			
The latest the same of the sam	- 10° -1.		gingar in	
b) Volúmenes	mm ³ /l	24	%	% ac.
1. — Moluscos	640	4,1	42	
2 — Crustáceos	602 2		39.5	81.5

b) Volúmenes	mm3/1	%	% ac.
1. — Moluscos	640	42	
2. — Crustáceos	602,2	39,5	81,5
3. — Oligoquetos	133,8	8,8	
4. — Larvas de insectos	105,6	6,7	97,0
5. — Protozoarios	19,6	1,3	
6. — Turbelarios	12,0	0,8	
7. — Rotíferos	6,1	0,4	Manage
8 a 12. — Otros	7,5	0,5	100,0
	1523,7		

1) Protozoarios

Este grupo representa por sí sólo más de la mitad de los números registrados, pese a que, como ya se aclaró, no han sido evaluados en absoluto los protozoos sin teca perdurable, ni se puso especial énfasis en el recuento de especies difíciles de diferenciar del sedimento como el caso de Diflugia rosea cuya caparazón cubierta de diatomeas y detritus resulta difícil de identificar con los aumentos usados y en las condiciones de trabajo de la cámara Sedgwick-Rafter. Sin contar los flagelados incoloros ni los abundantes rizópodos desnudos, los ciliados libres, por sí solos bas-

W. Dioni, Investigación preliminar de la estructura básica...

129

tarían para duplicar la densidad establecida. No es difícil suponer un número 8 o 10 veces mayor que el registrado.

Sin embargo sólo los tecamebianos pueden ser analizados con seriedad. La familia Diflugidae por sí sola aporta más de 10.000 ind/l (los 5/6 de la densidad total registrada para el grupo) de los cuales 9.000 corresponden a Centropyxis con 4 especies, Diflugia con otras 4 especies registradas (tenemos muchas más de la zona) aporta en este caso sólo 500 ind/l. Los otros géneros Nebella, Quadrullella, Heleopera, sólo presentaron una especie. Lesquereusia muestra dos especies (espiralis y modesta).

Si bien numéricamente los protozoos poseen una dominancia impresionante, su total como biomasa es realmente pobre, llegando apenas a 20 mm³.

Como para el cálculo se ha tenido en cuenta en los tecamebianos el volumen de la teca, debe considerarse el volumen protoplásmico como alrededor del 50 % del calculado.

Si su biomasa es escasa, su papel trófico en cambio es importante, alimentándose a base de bacterias, hongos y, en menor escala, algas del perifiton; estos protozoos forman evidentemente la primera etapa en el consumo de los descomponedores y los detritus por ellos elaborados.

2) Rotiferos

Al igual que en los protozoos, aunque con incidencia menor, su número es subestimado. En un esfuerzo por reducir el error inevitable, se ha contado los *Bdelloidea* en bloque.

Un análisis del cuadro correspondiente tiende a mostrar: que tres grupos principales dominan el ambiente. Los rotíferos sedentarios, vorticadores, que se alimentan de bacterias, nanoplancton y detritus finos, con 1.360 ind/l Los Bdelloidea, bacteriófagos y nanoplactófagos, con unos 1.000 ind/l y los Lecanidae y Brachionidae micrófagos, con unos 200 ind/l repartidos entre 10 especies; en nuestros recuentos aparecen pocos Rotíferos carniceros. Se podía esperar que su número fuese bastante menor que el de los vorticadores, pero el defecto parece excesivo.

Distribuídos por nivel trófico, los rotíferos aportan:

Micrófagos:

Flosculariacea — 1.600 ind/l — 7 especies

Bdelloidea — 1.200 ind/l — varias especies

Brachionidae y

Lecanidae — 2.000 ind/l — 12 especies

Carnívoros: — 100-200 ind/l — 4-6 especies

Pese a que los Colotecáceos son relativamente abundantes, su tamaño poco aventajado y su fragilidad impiden su registro.

3) Crustáceos

Desde el punto de vista numérico, los copépodos con un promedio de 1.800 ind/l son sin lugar a dudas el elemento dominante, y entre ellos corresponde el primer lugar a los ciclópidos. La abundancia de nauplius implica un momento dinámico del taxoceno considerando probablemente coincidente su ciclo con el ya comunicado para los copépodos planctónicos de la zona (Bonetto y M. de Ferrato, 1966).

Ostrácodos y Cladóceros comparten el segundo puesto con alrededor de 1.000 ind/l promedio cada uno.

Los Amphypodos (en el límite de separación entre nuestra mesofauna y la macro-fauna formada por decápodos gasterópodos, insectos, grandes hirudíneos, etc.) acusan una densidad relativa de 160 ind/l. Hyalella es herbívora, prefiriendo vegetales ya "acondicionados" por un cierto grado de descomposición.

Los Cladóceros y Ostrácodos son clásicamente detritívoros (Smirnov, 1961), aunque el papel de cada género puede tener distinto peso. Los 3 ostrácodos más abundantes tienen una frecuencia de 1,00. Chlamydotheca fue registrada sólo en Eichhornia, pero es probable que su escasa densidad sea la única responsable de ello. La diversidad es mucho mayor en los cladóceros, entre los que Chidorus y Alonella resultaron los géneros dominantes.

Salvo escasas referencias al papel de predatores de algunas especies, los copépodos son considerados herbívoros o detritívoros. No tenemos referencias concretas sobre las especies de la zona, pero intentos de cultivo de la señora A. M. de Ferrato indican como por lo menos bastante generalizado el hábito detritívoro. Por otra parte, el examen del aparato digestivo de los ejemplares fijados no hace más que confirmar tal hecho.

Separadas por orden, las biomasas correspondientes son de:

 Hyalella
 — 480 mm3/lt

 Copépodos
 — 40 mm3/lt

 Ostrácodos
 — 78 mm3/lt

 Cladóceros
 — 18 mm3/lt

4) Oligoquetos

Todos los géneros registrados pertenecen al extenso e interesante grupo de los naídidos. Los mismos son micrófagos omnívoros, engullendo detritus (incluso excrementos de otros animales) diatomeas, desmicleaceas clorofíceas, protozoos (Arcella) y no desdeñando (Marcus, 1943) los cadáveres de sus propios congéneres, e incluso cladóceros. Por sus hábitos y configuración son animales especialmente adaptados al ambiente considerado. Las especies del género Pristina son las más abundantes (promedio aproximado de 600 ind/l), siguiéndole Aulophorus, Dero y Chaetogaster, con densidad más o menos pareja pero que en conjunto no alcanza la 1/5 parte de Pristina. Salvo Chaetogaster, relativamente pequeño, y algunos grandes ejemplares de Dero y Aulophorus, el gran número es de porte mediano.

La biomasa total aportada por los oligoquetos alcanza a 30 mm³/l.

5) Turbelarios

Aparte de los Stenostomidae, (predadores y o bacteriófagos, según las especies y la oportunidad) que por los motivos ya explicados no pudieron evaluarse, forman parte de las muestras una especie de Dugesia, comó todos los de su género carnívoro (predatores o necrófagos) y 3 géneros de Rabdocélidos: Macrostomum, Gyratrix y Microdalyellia, probablemente omnívoros. En Macrostomum junto con detritus diversos aparecían tecas vacías de Lepadella.

Los turbelarios aportan a la biomasa del sistema aproximadamente $10~\mathrm{mm}^3/\mathrm{l}.$

6) Nematodes

Ambas especies citadas pueden ser predatoras, aunque Goodey señala en *Tobrilus*, aparte de la predación de ciliados y rotíferos, la alimentación con algas y diatomeas. *Actinolaimus* es el género más frecuente y numeroso.

En conjunto, los nematodes aportarían sólo alrededor de $0.6~\mathrm{m}^3/\mathrm{l}$ de biomasa.

7) Acaros

Aparte de algunas hidracarinas, la mayor parte de los registrados son oribátidos. Su papel, puede ser discutido pues no es difícil que 1 o 2 especies no sean realmente acuáticas, sino micro-componentes del epipleuston, capturados durante el lavado de los vegetales. Sus hábitos, por otra parte, son herbívoros, incluyendo en su dieta tejidos de macrofitas y hongos o bacterias. Su biomasa puede situarse en los 2 mm³/l.

8) Celenterados

Una especie del género Hydra (de ooteca muy similar a la de Hydra littoralis Hyman) aparece con regularidad en las muestras, aunque su densidad es innegablemente mayor en las que corresponden a Pistia. Los hábitos carnívoros de este género son ampliamente conocidos. Su biomasa llega al $1 \text{ mm}^3/1$.

9) Hirudineos

Pequeños ejemplares de Glossiphonidae. Su papel es evidentemente predator. Alcanza una biomasa de apenas unos 4 mm³/l.

10) Moluscos

Se ha registrado abundantes crías de *Planorbidae* (320 ind/l s/Ei-chhornia) con un promedio de 80 ind/l y una biomasa de 640 mm³/l.

Tal biomasa los convierte en la masa protoplasmática mayor de la mesofauna considerada.

Son herbívoros que pastan sobre el perifiton y tal vez sobre distintos vegetales "acondicionados" por hongos y bacterias.

11) Insectos

La biomasa de pequeñas larvas de insectos registrados alcanza a más de 100 mm³/l; de éstos, casi 90 corresponden a los *Tendipedidae*: herbívoros y o detritívoros, así como los *Stratyomidae* ubicados en las muestras de *Salvinia*. También en *Salvinia* se encontró con cierta abundancia una

larva de Ceratopogonidae del género Alluaudomya. El resto pertenece a larvas de Coleópteros y Odonatas.

12) Gasterotricos

El género Chaetonotus representado por lo menos por dos especies, se encontró en Pistia y Eichhornia, aunque, fuera de este muestreo, se ha ubicado en todas las plantas estudiadas. Su hábito bacteriofágico está bien establecido. Alcanza densidad de 200 y más ind/l y su biomasa promedio llega a 0,12 mm³/l.

Estructura de la biomasa

La biomasa está evidentemente organizada en forma diferente que la densidad. Un resumen de su distribución se ofrece en la Tabla II b junto con su participación porcentual en el total. Este último alcanza a los 1,524 ml/l. Si se acepta con diversos autores un valor de 1,1 aproximadamente para la densidad de los animales acuáticos inferiores, ello equivaldría a 1680 mg de peso húmedo por unidad de volumen y a algo así como unos 400 mg de peso seco.

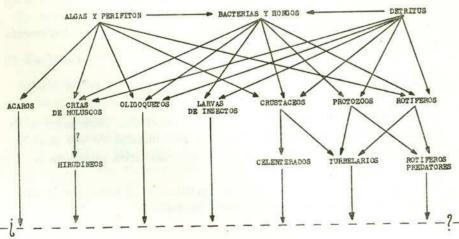


Figura 2. — Algunas relaciones tróficas de la fauna estudiada.

Estructura trófica

Los comentarios hechos sobre los hábitos alimentarios de cada grupo permiten establecer una red trófica hipotética (fig. 2) que basta para

nuestros fines. Eslabones superiores incluyen los Moluscos adultos, larvas de insectos de mayor tamaño, Decápodos (Paloemonidae) y crías de peces.

El examen de algunos contenidos gástricos de peces capturados con red de mano entre la vegetación, nos permitió comprobar que peces caracínidos de 30-35 mm de longitud total, se alimentaban con entomostráceos (copépodos y eladóceros) de este habitat, mientras que peces menores del mismo género (18-20 mm) ingerían como un todo el complejo de algas y detritus, bacterias y microfauna que acabamos de caracterizar.

El sustrato alimentario es previsto por la planta en descomposición o por su perifiton; hongos y bacterias descomponedoras forman el primer eslabón de una cadena, creando así 3 categorías alimentarias para la microfauna: a) perifiton (y pequeñas algas asimilables al nanoplaneton de aguas abiertas; b) bacterias y hongos y c) detritus vegetales (a los

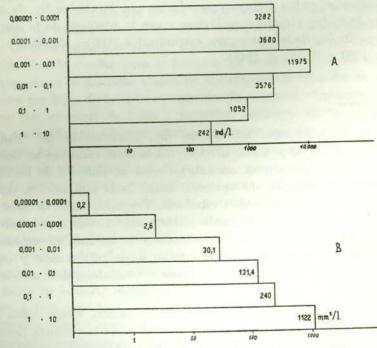


Figura 3. — Distribuciones generadas distribuyendo los valores poblacionales en escala dilogarítmica. Ordenadas: escala de volúmenes en mm³; abcisas: gráf. A: nº de individuos por litro correspondiente a los individuos comprendidos en cada categoría de volúmenes. En ambos gráficos se nota claramente la buena correspondencia de las respectivas distribuciones con una distribución dilog en las cuatro categorías de mayor volumen. Las otras dos categorías sufren un importante defecto de origen metodológico (ver texto). Las gráficas justificarían un cálculo teórico de los valores correspondientes a las jerarquías volumétricas afectadas.

134

que debe sumarse para algunas categorías detritus animales: cadáveres y excrementos). Como se muestra en el esquema, prácticamente todas las categorías utilizan más de una fuente alimentaria. Siendo raros los carnívoros puros como los celenterados e hirudíneos.

Si, independientemente de su ubicación sistemática, se dividen los animales registrados en clases de volúmenes sobre base logarítmica y se registran para cada categoría el número de individuos que la componen, o el volumen total que los mismos representan, se obtiene (Sanders, 1960) una versión de las clásicas pirámides ecológicas. Las figuras 3 a y b, son el resultado de este procedimiento.

Examinando la fig. 3 a, puede observarse una clara discontinuidad en la base. La misma encuentra su explicación inmediata en la metodología usada y sería completada seguramente con la inclusión de los valores correspondientes a Protozoos y Rotíferos no registrados. Con tal consideración, que puede hacerse extensiva a la fig. 3 b en sus escalones correspondientes, ambas figuras concordarían con la clásica ley de la inversión de ambas pirámides ecológicas y con la hipótesis de la distribución logarítmica de las jerarquías comunitarias (Odum, Cantlon y Kornicker, 1960 y Williams, 1944).

c) Discusión

Los datos consignados representan una investigación del "Sanding crop" animal (meso y micro niveles) del habitat considerado, durante el verano. Los conocimientos acumulados sobre la dinámica de los ecosistemas permiten suponer una variación anual de la composición, sino de la estructura, de la comunidad estudiada. Por otra parte, es claro que la misma sólo ha sido muestreada eficazmente en uno de sus niveles, aquél en que predominan los transformadores de detritus. El conocimiento total de la comunidad exige el estudio de la macrofauna y de las relaciones con las comunidades nectónicas y bentónicas, destinatarias de su producción.

El fin planteado, sin embargo, parece alcanzado. Como había sido previsto, los animales convivientes con las raíces de las plantas flotantes mostraron una estructura organizativa que permite considerarlos como parte de una comunidad, y esa comunidad, por lo menos en el período considerado, demostró no estar ligada al sustrato, taxonómicamente definido, sino como quiere Dice (1952, pág. 153) al alimento disponible, el cual sería básicamente protoplasma vegetal "acondicionado" por un sistema saprofítico. No se descarta posibles diferencias entre plantas.

Incluso puede proponerse varios mecanismos de diferenciación dinámica basados en diferencias de comportamiento del manto vegetal (mayor o menor cohesión sobre todo) y su influencia sobre aspectos físicos del ambiente, y de su fisiología (dinámica de población, velocidad de descomposición, bioquímica de la misma, etc.) o del medio ambiente (variaciones en la dilución salina, aportes de agua de inundación, etc.).

La comunidad definida integra, claro está, el Pleuston, definido por Ringuelet. Este debería, tal vez, dividirse en: epipleuston, comunidad abierta hacia el medio ambiente terrestre; e hipopleuston, relacionada fundamentalmente con el medio hídrico, aunque las larvas de insectos, por ejemplo, representan el nexo más definido entre ambas biotas.

El hipopleuston no es un perifiton, aunque éste tiene existencia y particularidades propias y lo integra. La mayor parte de los componentes de aquél es del tipo vagante, y sencillamente repta o se desliza por las superficies vegetales (hojas, rizomas, raíces) a su disposición, alimentándose con el perifiton y o los detritus de origen animal y vegetal, con su carga de hongos y bacterias. Estos detritus están simplemente detenidos en el entramado radicular. Un análisis detallado de los mismos no ha sido llevado a cabo, pero lo integran en abundancia restos vegetales con pigmentos en distintas etapas de descomposición reunidos en conglomerados por hifas de hongos; excrementos de moluscos, oligoquetos y crustáceos, con su carga de hifas y bacterias; cadáveres de los integrantes de la comunidad en diversos estados de descomposición; cianofíceas, clorococales, tetrasporales y diatomeas adheridas con su propia gelatina, o al mucus de otros materiales, etc.

Todo está a su vez, suspendido en el agua, que integra por lo tanto el ambiente y es el nexo de unión y vehículo en que nadan y hallan seguramente parte de su sustento, entomostráceos, rotíferos, gasterotricos, protozoos ciliados, flagelados verdes e incoloros, y algunos turbelarios.

La relación entre el agua y las raíces define el medio ambiente y lo estructura. Sobre las características de tal estructura, adelantamos algunas notas en la parte metodológica.

Los índices más bajos de similaridad corresponden a Azolla. La estructura radicular muy simple de esta planta, bien diferenciable del padrón más complejo de las otras tres, podría ser responsable de tales diferencias.

Una comparación de los datos aquí presentados con los ofrecidos para la misma zona por Ezcurra de Drago (1966) para el Bentos, y por Bonetto y Ferrato (1966) para el Plancton, permiten separar netamente la estructura de la comunidad estudiada de la correspondiente a las citadas, consideradas al mismo nivel de tamaño.

BIBLIOGRAFIA

- ALLANSON, B. R. y KERRICH, J. E. 1961. A statistical method for estimating the number of animals found in field samples drawn from polluted rivers. Verh. int. Ver. Limnol. 14: 491-494.
- Andrews, J. D. y Hasler, A. D. 1944. Fluctuations in the animal populations of the literal zone in Lake Mendota. Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett., 35: 175-186.
- Bonetto, A. A. y Cordiviola, Elly. 1965. Composición y dinámica de las poblaciones de peces del Paraná medio. III Congreso Latinoam. Zool. Chile, 1965 (en prensa).
- BONETTO, A. A. y FERRATO, ALICIA M. DE. 1966 Introducción al estudio del zooplancton de las cuencas isleñas del Paraná medio. Physis, 26 (en prensa).
- Bonetto, A. A., Oliveros, Olga y Bayo, V. 1966. Alimentación del "sábalo" (Prochilodus platensis Holm.) y los problemas ecológicos conexos (Pisces, Tetragonopteridae). 13 Jornadas Argentinas de Zoología, 1966. Tucumán (en prensa).
- Bonetto, A. A., Pignalberi, Clarice y Cordiviola, Elly. 1935. Contribución al conocimiento de las populaciones de peces de las lagunas isleñas en el Paraná medio.— Anais do II Congreso Latinoamericano de Zoología (S. Paulo, 1962) 2: 131-144.
- Burkholder, P. R. y Bornside, G. H. 1957. Decomposition of marsh grass by aerobic marine bacteria. Bull. Torrey bot. Cl. 84:366-383.
- Bray, J. R. y Curtis, J. T. 1957. An ordination of the Upland Forest communities of Southern Wisconsin. Ecol. Monogr. 27: 325-349.
- Brian, M. V. 1953. Species frequencies in random samples from animal populations.—
 J. Anim. Ecol. 22: 57-64.
- DARNELL, R. M. 1964. Organic detritus in relation to secondary production in aquatic communities. — Verh. int. Ver. Limnol. 15:462-470.
- DICE, L. R. 1952. Natural Communities. Univ. Mich. Press (3* impr., 1962).
- DIONI W. 1966. Notas sobre Rotiferos sociales. Physis, 26 (en prensa).
- Edmonson, W. T. 1961. Secondary production and decomposition. Verh. int. Ver. Limnol. 14: 316-339.
- Evans, Fr. C. 1952. The influence of size of quadrat on the distributional patterns of plant populations. Cont. Lab. Vertebr. Biol. Univ. Mich. 54:1-15.
- EZCURRA DE DRAGO, INÉS. 1966. Notas preliminares acerca de la fauna bentónica de diversas cuencas isleñas del Paraná medio. Physis, 26 (en prensa).
- GAJEWSKAJA, N. S. 1958. Le rôle des groupes principaux de la flore aquatique dans les cycles trophiques des différents bassins d'eau douce. — Verh. int. Ver. Limnol. 13: 350-362.
- ISAAC, P. C. G. y Albert, J. 1964. The bacterial ecology of trickling filters. Verh. int. Ver. Limnol. 15: 620-630.
- Krecker, F. H. 1939. A comparative study of the animal population of certain submerged aquatic plants. Ecology 20:553-562.
- LINDEMAN, L. R. 1941. Seasonal food-cycle dynamics in senescent Lakes. Amer. Midl. Nat. 26: 636-673.
- MacFadyen, A. 1957. Animal ecology. Aims and methods. Isaac Pitman and Sons. London.

- Marcus, E. 1943. Sobre Naididae do Brasil. Bol. Fac. Filos. Ciên. S. Paulo, 32, Zool. 7:3-247, pl. 1-33.
- Moraczewski, J. 1962. Différenciation écologique de la faune des Testacés du littoral peu profond du Lac Mamry.— Polsk. Arch. Hydrobiol. 10: 333-353.
- MORONEY, M. J. 1965. Hechos y estadísticas. Ed. Eudeba. B. Aires. Trad. de Facts from figures. 3^a ed., por V. Vázquez Presedo.
- Nelson, D. J. y Scott, D. C. 1962. Role of detritus in the productivity of a rock-outcrop community in a piedmont stream. — Limnol. Oceanogr. 7:396-413.
- ODUM, H. T., CANTLON, J. E. y KORNICKER, L. S. 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individual distribution, species entropy, ecosystem evolution, and the meaning of species-variety index. Ecology, 41: 395-399.
- RINGUELET, R. A. 1962. Ecología acuática continental. Ed. Eudeba. B. Aires.
- ROSINE, W. N. 1955. The distribuition of invertebrates on submerged aquatic plants surfaces in Muskee Lake, Colorado. Ecology 36:308-314.
- SANDERS, H. L. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay, III. The structure of the soft-bottom community. Limnol. Oceanogr. 5:138-153.
- SMIRNOV, N. N. 1958. Some data about the food consumption of plant production of bogs and fens by animals. Verh. int. Ver. Limnol. 13:363-368.
- SMIRNOV, N. N. 1961. Food cycles in Sphagnous Bogs. Hydrobiología 17: 175-182.
 SNEDECOR, G. W. 1964. Métodos estadísticos. Comp. ed. Continental, México. Trad.
 de Statistical Methods (5³ ed.), por A. Reynosa Fuller.
- VESTAL, A. G. 1949. Minimun areas for different vegetation. Their determination from species-area curves. III. Biol. Monogr. 20:1-129.
- Wieser, W. 1960. Benthic studies in Buzzard Bay. II. The meiofauna.—Limnol. Oceanogr. 5:121-137.
- WILLIAMS, C. B. 1951. Diversity as a measurable character of an animal or plant population. Ann. Biol. 27: 129-141.
- WILLIAMS, C. B. 1953. The relative abundance of different species in a wild animal population. J. Anim. Ecol. 22:14-31.