

## MESOZOOPLANCTON Y VARIACIÓN AMBIENTAL DURANTE EL EVENTO ENOS 2009-2010 EN LA COSTA NORTE DEL ESTUARIO DEL RÍO DE LA PLATA

Brugnoli, Ernesto<sup>1,2\*</sup>, Karina Sans<sup>1</sup>, Pablo Muniz<sup>1</sup>, Natalia Venturini<sup>3</sup>, Mónica Gómez<sup>1</sup> & Felipe García-Rodríguez<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Oceanografía y Ecología Marina-Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Udelar, Montevideo, Uruguay. <sup>2</sup>Estación Científica Coiba AIP, Clayton, Panamá, República de Panamá. <sup>3</sup>Laboratorio de Biogeoquímica Marina- Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Udelar, Montevideo, Uruguay. <sup>4</sup>Centro Universitario Regional Este, Udelar, Rocha, Uruguay. Dirección actual: Programa de Pós-Graduação em Oceanografia Física, Química e Geológica, Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, Brazil. \*Autor de correspondencia: ebo@fcien.edu.uy

**RESUMEN.** Se ha demostrado que los eventos climáticos a macro-escala como El Niño-Oscilación Sur (ENOS) ocasionan modificaciones en las condiciones meteorológicas e hidrológicas, promoviendo cambios físico-químicos en la columna de agua y en las comunidades bentónicas y pelágicas de zonas costeras y estuarinas en el Océano Atlántico. El Río de la Plata (RdIP) es uno de los principales estuarios de América del Sur, donde el evento ENOS es una forzante ambiental a macroescala. Se analizó la composición de especies, abundancia, variación temporal y horizontal del mesozooplankton en la costa norte del RdIP durante el ENOS 2009-2010. Se recolectaron muestras de zooplankton mediante arrastres sub-superficiales en quince estaciones durante once fechas. Se midieron parámetros físico-químicos y biológicos de la columna de agua (temperatura, salinidad, concentración de oxígeno disuelto, turbidez, contenido de clorofila *a*) y se relacionaron con los caudales del RdIP. El holoplankton estuvo dominado por copépodos estuarinos (*Acartia tonsa*), cladóceros dulceacuícolas (ej.: *Bosmina hagdmani*, *Ceriodaphnia dubia*, *Moina* sp.) y en el meroplankton las larvas de cirrípedos fueron los organismos más abundantes. La variabilidad temporal se reflejó en diferencias en la abundancia e índices ecológicos entre ambas fases del ENOS. La abundancia de copépodos mostró asociación con los caudales del RdIP, negativos durante la fase El Niño y positivos durante La Niña-Neutral. Durante El Niño (noviembre 2009-abril 2010) se observó una mayor riqueza de cladóceros típicos de agua dulce, ocasionando una heterogeneidad horizontal en la zona de estudio. Durante La Niña-Neutral (septiembre 2010-enero 2011) el zooplankton presentó menor riqueza de especies y estuvo dominado por copépodos típicos del RdIP (*Acartia tonsa*). Mediante un Análisis de Correspondencia Canónica se determinó que la salinidad, caudal del RdIP y concentración de la clorofila *a* explicaron el 88.4% de la varianza total de la relación especie-ambiente. El trabajo presenta información inédita sobre la respuesta de organismos zooplanctónicos a eventos climáticos e hidrológicos en el estuario del RdIP.

**Palabras claves:** Zooplankton, El Niño, caudales, salinidad, biodiversidad, Río de la Plata.

### Mesozooplankton and environmental variation during the 2009-2010 ENSO event on the north coast of the Río de la Plata estuary

**ABSTRACT.** Previous studies have demonstrated that macro-scale climatic events such as ENSO, cause changes in meteorological and hydrological conditions, inducing physicochemical changes in the water column, as well as in coastal and estuarine communities in the Atlantic Ocean. Rio de la Plata (RdIP) is the second largest estuary of South America, where ENSO is a macro-scale environmental driving force. In this paper, the species composition, abundance, as well as the temporal and horizontal variation of the mesozooplankton in the north coast of the RdIP during 2009-2010 ENSO were analyzed. Zooplankton samples were collected with sub-surface trawls in fifteen stations during eleven sampling surveys. Physico-chemical parameters of the water column (temperature, salinity, dissolved oxygen, turbidity, and chlorophyll *a*) were determined and related to the RdIP flows. The holoplankton was dominated by estuarine copepod (*Acartia tonsa*), freshwater cladocerans (*Bosmina hagdmani*, *Ceriodaphnia dubia*, *Moina* sp.), and in the meroplankton, barnacle larvae were the most abundant group. Temporal variability was reflected in abundance differences and ecological indexes between both ENSO phases. The copepods abundance showed a positive association with RdIP flow during El Niño (Nov 2009-Apr 2010), and negative during La Niña-Neutral (Sep 2010-Jan 2011). During El Niño months, the higher richness of typical freshwater cladocerans was observed, promoting a horizontal heterogeneity in the study area. During La Niña-Neutral, the zooplankton showed lower species richness and was dominated by copepods typical of the RdIP (*Acartia tonsa*). Canonical Correspondence Analysis showed that salinity, RdIP flow, and chlorophyll *a* explained 88.4% of the total variance of the species-environment relationships. This paper presents new information on zooplanktonic organisms' response to climatic and hydrological events in the RdIP estuary.

**Keywords:** Zooplankton, El Niño, river flow, salinity, biodiversity, Río de la Plata.

Brugnoli, E., K. Sans, P. Muniz, N. Venturini, M. Gómez & F. García-Rodríguez. 2019. Mesozooplankton y variación ambiental durante el evento ENOS 2009-2010 en la costa norte del estuario del Río de la Plata. *CICIMAR Océánides*, 34(1): 1-16.

### INTRODUCCIÓN

El evento El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) es un fenómeno a escala global relacionado con la interacción oceánica-atmosférica desarrollado en el Pacífico Ecuatorial. Presenta ciclos compuestos por una fase cálida (El Niño), períodos neutros (Neu-

tral) y una fase fría (La Niña) con una periodicidad de 3-7 años (McPhaden, 1999; Cane, 2004; Lee & McPhaden, 2010). Este evento promueve cambios en la circulación atmosférica general, produciendo modificaciones climáticas e hidrológicas en áreas continentales, costeras y zonas oceánicas tropicales y extra-tropicales del Océano Pacífico que pueden influir

Fecha de recepción: 13 de agosto de 2018

Fecha de aceptación: 09 de enero de 2019

incluso en el Océano Atlántico (Grimm *et al.*, 2000; Barros *et al.*, 2002; Fiedler, 2002; Cane, 2004; Gerreud *et al.*, 2009, Barreiro 2010). Estas alteraciones ocasionan cambios en las condiciones físico-químicas de los ecosistemas acuáticos a diferentes niveles organizacionales, afectando la composición y abundancia de las comunidades bentónicas, planctónicas y nectónicas (Lavaniegos *et al.*, 2002; Sellanes *et al.*, 2007; Ficke *et al.*, 2007).

En el RdIP, el evento ENOS es una forzante atmosférica a gran escala, ocasionando efectos en las descargas de los ríos, modificaciones en la dinámica físico-química, en la ubicación de los frentes de turbidez o salinidad, en la dinámica de los nutrientes y en el estado trófico del ambiente bentónico (Camilloni & Barros, 2000; Nagy *et al.*, 2002a, 2008, 2013; García-Rodríguez *et al.*, 2014; Pérez *et al.*, 2016; Brugnoli *et al.*, 2018).

La composición de las comunidades zooplanctónicas y su variación espacio-temporal difieren durante eventos climáticos a macro-escala como en ENOS, de acuerdo con las condiciones geográficas (tropicales y templados; Océano Atlántico o Pacífico), ambientales (ej.: temperatura del agua) o dinámicas del sistema a estudio (ej.: estuarios, manglares o costas expuestas). En diversas zonas estuarinas, durante fases de ENOS se encontraron variaciones interanuales en los patrones comunitarios zooplanctónicos (diversidad, riqueza, abundancia) debido a modificaciones en las descargas de agua dulce o ingresos de masas oceánicas asociados a las fases, positiva (El Niño) o negativa (La Niña) de ENOS (Kimmel & Roman, 2004; Andrade *et al.*, 2016). Durante El Niño (1983 y 1997-1998), en el norte de la Corriente de California (Pacífico Norte) los copépodos incrementaron su diversidad y presentaron una menor biomasa (McGowan *et al.*, 1998; Hooff & Petterson, 2006). Sin embargo, a lo largo de la costa de Baja California, se encontraron mayores biomásas zooplanctónicas durante El Niño y La Niña 1997-1998 (Lavaniegos *et al.*, 2002). Durante este evento en el Golfo de Nicoya (Pacífico Oriental Tropical, Costa Rica), se encontraron máximos de biomasa zooplanctónica y modificaciones en la dinámica del acople entre fitoplancton y zooplancton (Brugnoli & Morales, 2001, 2008). Durante el evento ENOS 2009-2010 en la costa de Ecuador se identificaron especies zooplanctónicas (Quetognatos, Pterópodos y Heterópodos) típicas de aguas cálidas y/o de mezcla, aunque no reflejando claramente la presencia de un calentamiento anómalo en esta región (Cruz *et al.*, 2011). Durante La Niña 2010-2011, en la región estuarina Atlántica de Taperaçú, Noreste de Brasil, se observó un incremento en la tasa de precipitación y modificación de los parámetros hidrológicos promoviendo cambios en la estructura de la comunidad de copépodos, con una reducción en la riqueza de especies y diversidad ocasionando cambios en la dinámica trófica de niveles tróficos superiores (Andrade *et al.*, 2016). Durante eventos ENOS en ecosistemas estuarinos de la costa Pacífica (Bollens *et al.*, 2011) o

Atlántica (Texeira-Amaral *et al.*, 2017), se observaron efectos sobre el comportamiento de la comunidad zooplanctónica relacionados mayormente con factores hidrológicos (ingreso de agua dulce u oceánica) que con el incremento de la temperatura superficial del océano.

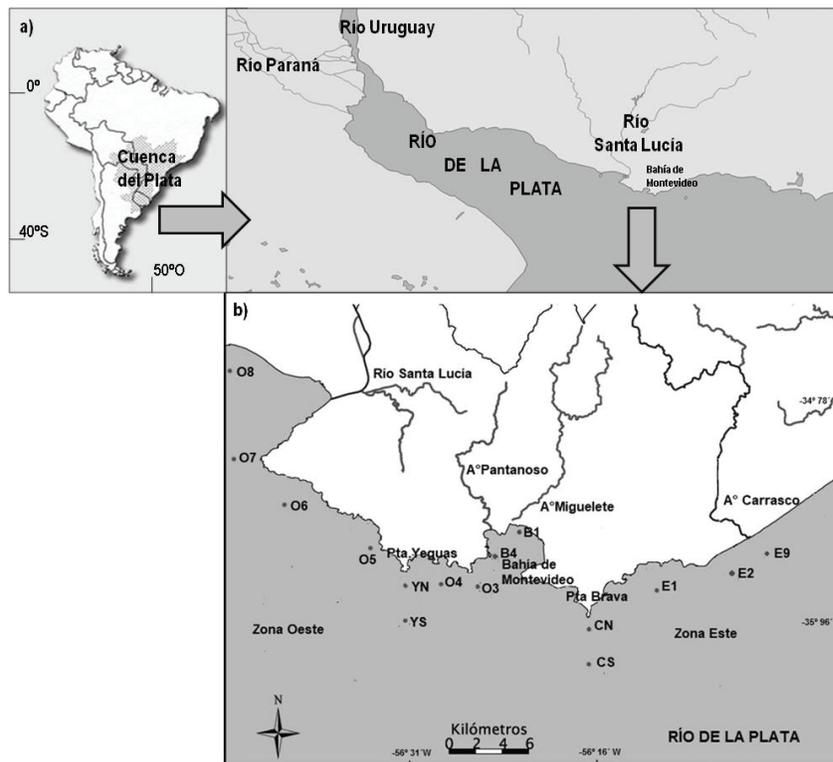
Los estudios zooplanctónicos en el estuario del RdIP son escasos especialmente para la costa norte. Se han realizado análisis taxonómicos y ecológicos, observando patrones de abundancia y distribución en respuesta a la variabilidad ambiental (Fernández *et al.*, 1994; Boltovskoy, 1999; Berasategui *et al.*, 2006; Cervetto *et al.*, 2006). Las asociaciones de especies de copépodos se caracterizan por presentar especies típicas de agua dulce (*Acanthocyclops robustus*, *Notodiaptomus incompositus*) ocupando la región fluvial, especies estuarinas (*Acartia tonsa*) y marinas (*Paracalanus parvus*), dominando la región estuarina (Berasategui *et al.*, 2006). Estos estudios reflejan una importante influencia de la hidrografía (Berasategui *et al.*, 2006) y salinidad (Cervetto *et al.*, 2006) en la distribución del plancton en la costa uruguaya. Otros estudios se han enfocado en análisis funcionales de *Acartia tonsa*, la especie zooplanctónica más abundante del sistema (Mianzan *et al.*, 2001; Calliari *et al.*, 2004; Derisio *et al.*, 2014). Recientes estudios analizan la variabilidad del mesozooplancton en un sitio de la costa norte del RdIP durante un ciclo anual (Paul *et al.*, 2017). A pesar de estos avances, se desconoce la variabilidad a escala interanual asociada a forzantes climáticas a macro-escala como ENOS sobre la composición y dinámica de la comunidad zooplanctónica en el RdIP (Acha *et al.*, 2009). En la costa norte del RdIP durante el evento El Niño 2009-2010 se reportaron precipitaciones máximas y valores mínimos de estrés del viento, incrementando los caudales del RdIP, condicionando la ubicación de los frentes de salinidad y turbiedad y las características físico-químicas de la columna de agua (Brugnoli *et al.*, 2018).

Los objetivos del presente trabajo fueron determinar la composición de especies y abundancia del mesozooplancton, e identificar sus patrones de distribución temporal y horizontal en la costa norte del RdIP durante el evento ENOS 2009-2010. Como hipótesis se postuló que los caudales diferenciales del RdIP observados durante ambas fases de ENOS, modifican la composición y distribución espacial del mesozooplancton, esperando un mayor número de especies de agua dulce y mayor heterogeneidad espacial en la distribución del zooplancton durante caudales elevados en la costa norte del RdIP.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de estudio

El RdIP es un estuario situado en el Sur-Oeste de América del Sur, de planicie costera inundada, con forma de embudo y una extensión total de 38,000 km<sup>2</sup>. Corresponde al cuerpo de agua de drenaje final de la cuenca del Plata, siendo los ríos Paraná y



**Figura 1.** a) Ubicación del estuario del Río de la Plata; b) Zona costera de Montevideo con zonas (Oeste, Bahía de Montevideo y Este) y estaciones de muestreo.

Uruguay los principales tributarios que aportan agua dulce (Fig. 1a). Presenta un régimen de cuña salina, baja variabilidad estacional en la descarga de los ríos, baja amplitud mareal (< 1 m), extensa y permanente conexión con el mar y una alta susceptibilidad a las forzantes atmosféricas debido a su gran extensión y poca profundidad (promedio= 10 m) (Guerrero *et al.*, 1997; Piola *et al.*, 2005). Es un sistema costero importante como zona de alimentación y cría de especies comerciales (Vizziano *et al.*, 2001), presentando impactos en la calidad del agua y presencia de especies invasoras (Nagy *et al.*, 2002a, 2002b, 2013) asociadas al desplazamiento espacio-temporal de su zona frontal y a la variabilidad estacional del caudal fluvial y el viento (Framiñan & Brown, 1996; Guerrero *et al.*, 1997; Nagy *et al.*, 2002a, 2013; Acha *et al.*, 2009).

La zona costera de Montevideo (ZCM) se ubica en la costa norte y zona media del RdIP en la unidad morfológica Canal Oriental, presenta profundidades entre 3-15 m y una línea de costa de aproximadamente 50 km (Fig. 1b). Dominan las playas arenosas, puntas rocosas y desembocaduras del Río Santa Lucía, arroyos Miguelete, Pantanos y Carrasco. En dicha zona se ubica el frente salino cuyo desplazamiento en dirección Este-Oeste depende de la dirección e intensidad del viento y el caudal fluvial (Nagy *et al.*, 2013). Estudios en la ZCM identifican un gradiente de sustancias y elementos contaminantes desde la zona interna de la Bahía de Montevideo (BM) hacia la zona

externa, con un descenso en la concentración de contaminantes hacia la zona costera adyacente Oeste y Este (Brugnoli *et al.*, 2007; Muniz *et al.*, 2011; 2019).

### Recolecta de muestras

La recolección del mesozooplancton y medición de parámetros físico-químicos se realizaron en once muestreos de la columna de agua durante noviembre y diciembre de 2009, enero, febrero, marzo, abril, septiembre y diciembre de 2010, enero, febrero y junio de 2011. Se visitó durante un día, quince estaciones situadas a 200 m de la costa. De acuerdo con el gradiente antrópico presente en la ZCM (Brugnoli *et al.*, 2007; Muniz *et al.*, 2011), las estaciones de muestreo se sectorizaron como zona Oeste (ZO: 8 estaciones), Bahía de Montevideo (BM: 2 estaciones) y zona Este (ZE: 5 estaciones) (Fig. 1b). El mesozooplancton se recolectó mediante arrastres diurnos oblicuos sub-superficiales (0-5 m) utilizando una red cilindro-cónica de 180  $\mu$ m de luz de malla, con un flujómetro digital (*General Oceanics 2030R*) instalado en el centro de la boca de la red (50 cm de diámetro). Las muestras se fijaron con solución de formaldehído al 4% neutralizado con borato de sodio y se transportaron al laboratorio para su análisis.

Los parámetros físico-químicos (temperatura, salinidad y oxígeno disuelto) se midieron *in situ* en superficie y en el fondo mediante un sensor multi-parámetros YSI (modelo *Pro plus*). Adicionalmente se

recolectaron muestras superficiales de agua con una botella tipo *Kemmerer* (2 L) para determinar la turbidez y concentración de clorofila *a* en el laboratorio. Los valores promedio del período 2009-2011 del caudal de los ríos Uruguay y Paraná fueron obtenidos del Instituto Nacional del Agua ([www.ina.gov.ar](http://www.ina.gov.ar)).

### Análisis de laboratorio

Según la concentración de zooplancton, las muestras se diluyeron en matraces aforados de fondo curvo (100-300 mL); se consideraron sub-muestras de 10 mL y se colocaron en cámaras Bogorov para su identificación y conteo en estereoscopio y microscopio (Olympus modelo IM). Para la identificación se utilizaron claves taxonómicas regionales (Newell & Newell, 1963; Boltovskoy, 1981, 1999; Elmoor-Loureiro, 1997; Paggi, 1995; Bradford-Grieve *et al.*, 1999). Los organismos se identificaron hasta la categoría taxonómica más precisa posible. Se cuantificó la totalidad de organismos presentes en las sub-muestras y con la estimación del volumen filtrado se calculó la abundancia de cada taxón ( $\text{ind. m}^{-3}$ ). La turbidez se cuantificó según el método nefelométrico 2130B (APHA, 2005) y se expresan en Unidades Nefelométricas de Turbidez (NTU). Las muestras para clorofila *a* fueron determinadas espectrofotométricamente de acuerdo con el Método 1200 H (APHA, 2005); alícuotas (200-500 mL) de las muestras se filtraron en filtros GF/F (47 mm) y los filtros se trataron con acetona: agua (90:10) a 4°C por 12 horas. Los resultados se expresan en  $\mu\text{g Cl } a \text{ L}^{-1}$ .

### Procesamiento de datos

Según el Ocean Niño Index (ONI, zona Niño 3.4; [www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis\\_monitoring/ensostuff/ONI\\_change.shtml](http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_change.shtml)), se identificó el desarrollo de un evento ENOS en el Pacífico tropical presentando una fase cálida (El Niño), durante julio 2009-abril 2010 y una fase fría (La Niña) entre junio 2010-abril 2011 y setiembre-diciembre 2011. Durante abril-junio 2009, abril-mayo 2010 y mayo-agosto 2011, se observaron condiciones neutrales. De acuerdo con la mencionada clasificación, los meses de muestreo se clasificaron como El Niño o La Niña-Neutral.

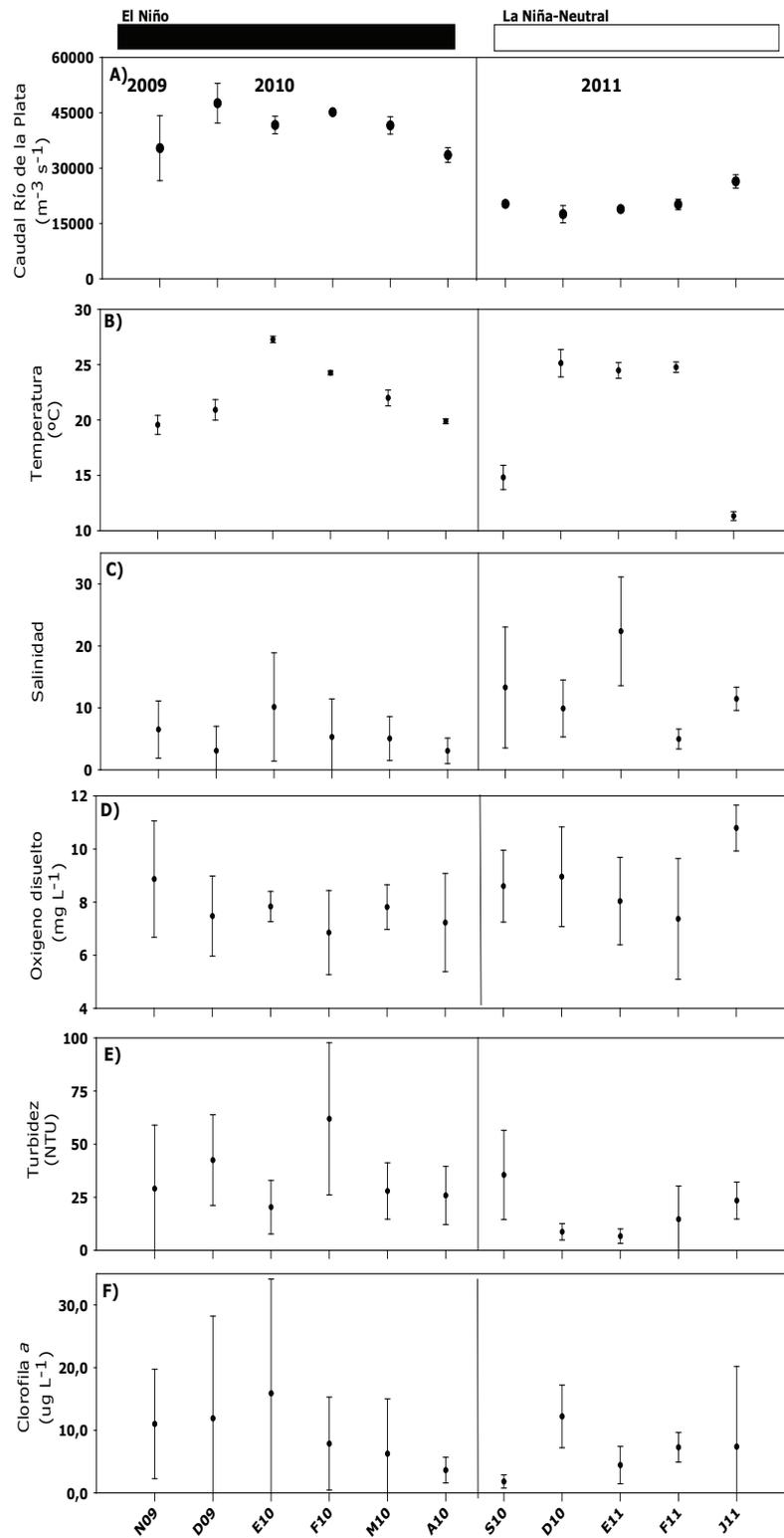
Se estimaron los índices ecológicos de la Clases Branchiopoda (cladóceros) y Maxillopoda (copépodos y cirrípedos), que fueron los organismos dominantes, excluyéndose estadios larvales de copépodos (nauplios y copepoditos) y de cirrípedos. Se determinó la abundancia, riqueza de especies (S), diversidad de Shannon:  $H'$  (Shannon & Weaver, 1949) y dominancia de especies: equitatividad  $J'$  (Pielou, 1966). Las variables analizadas (ambientales, abundancia e índices ecológicos) no se ajustaron a una distribución normal y no presentaron homocedasticidad de varianzas. Por esta razón se realizaron análisis no paramétricos (U de Mann-Whitney) a un nivel de significancia del 95 y 99% para identificar diferencias verticales (superficie-fondo), espaciales (ZE, ZO y BM) o tem-

porales (fases ENOS) en las variables ambientales (salinidad, temperatura, y concentración de oxígeno disuelto) y descriptores comunitarios zooplanctónicos. Se realizaron correlaciones (Rho de Spearman) para identificar asociaciones entre variables ambientales y abundancia de grupos (copépodos, cladóceros) o entre especies zooplanctónicas. Se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) considerando variables ambientales (temperatura, salinidad, turbidez, concentración de oxígeno disuelto, clorofila *a* y caudal del RdlP) y bióticas (abundancias relativas del zooplancton). Se utilizó la abundancia relativa de especies o grupos zooplanctónicos excluyendo los taxones que mostraron abundancias relativas  $\leq 1\%$  (*Metacyclops* sp., *Oithona* sp., Apendicularia, Decapoda y Chaetognatha) y estadios juveniles (nauplios y copepoditos). Se evaluó la significancia de ambos ejes canónicos mediante la prueba de permutaciones de Montecarlo ( $n=999$ ) y se realizó una selección de variables ambientales hacia adelante en relación a su nivel de correlación. Para describir el gradiente ambiental se realizó un análisis de gradientes con las variables abióticas significativas del ACC. Para los índices ecológicos se utilizó el programa Primer y para análisis multivariados el CANOCO en su versión Windows ver. 4.5 (ter Braak & Smilauer, 2002, 2012).

## RESULTADOS

### Variación ambiental

El caudal promedio mensual del RdlP tuvo una oscilación entre valores máximos en diciembre 2009 ( $47,565 \pm 5,377 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ;  $x \pm ds$ ) y mínimos ( $17,508 \pm 2,341 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) durante diciembre 2010 (Fig. 2A) mostrando diferencias significativas entre las fases El Niño y La Niña-Neutral (U Mann-Whitney:  $U=-12.17$ ;  $P<0.01$ ). El promedio de la temperatura del agua mostró un comportamiento estacional con valores mínimos en invierno (junio 2011:  $10.6 \pm 0.6 \text{ }^\circ\text{C}$ ) y máximos en verano (enero 2010:  $25.9 \pm 1.1 \text{ }^\circ\text{C}$ ) con bajos coeficientes de variación mensual (0.7% febrero 2010; 5% diciembre 2010) (Fig. 2B). La temperatura no mostró diferencias significativas (superficie-fondo o entre zonas de estudio). La salinidad promedio osciló entre  $3.1 \pm 4.0$  (diciembre 2009) y  $22.3 \pm 8.8$  (enero 2011) (Fig. 2C). No se observaron diferencias significativas entre las salinidades de superficie y fondo, excepto durante junio 2011 ( $U=-2.95$ ;  $P<0.01$ ). La concentración promedio del oxígeno disuelto fue  $8.3 \pm 2.0 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$  presentando variaciones espaciales. Las concentraciones mínimas de oxígeno disuelto se observaron en la zona interna de la BM ( $1.0 \pm 0.1 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ ; B1 durante febrero 2011) y los máximos en la ZÓ ( $12.4 \pm 0.1 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ ; O3 en junio 2011). Las concentraciones de oxígeno disuelto en superficie y fondo no presentaron diferencias significativas. Las concentraciones promedio de oxígeno disuelto tuvieron diferencias significativas entre fases de ENOS ( $U=3.26$ ;  $P<0.01$ ) y zonas de estudio (BM-ZO:  $U=-2.57$ ;  $P<0.05$  y BM-ZE:  $U=-3.19$ ;  $P<0.01$ ). El promedio de turbidez mostró una oscilación entre un mínimo



**Figura 2.** Promedios mensuales ( $\pm$  desviación estándar) de los caudales del Río de la Plata y parámetros físico-químicos (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, turbidez y clorofila *a*) registrados durante el período de estudio. Se indican las fases ENOS (El Niño y La Niña-Neutral).

( $5.6 \pm 3.3$  NTU) en enero 2011 y máximo en febrero 2010 ( $61.9 \pm 38.4$  NTU), con diferencias significativas entre fases de ENOS (El Niño:  $33.5 \pm 26.9$  NTU; La Niña-Neutral:  $20.0 \pm 19.1$  NTU;  $U=1.78$ ;  $P<0.01$ ) (Fig. 2D). El promedio de la concentración de clorofila *a* osciló entre un mínimo en junio 2011 ( $1.2 \pm 1.0$   $\mu\text{g Cl } a \text{ L}^{-1}$ ) y máximo en diciembre 2010 ( $15.9 \pm 9.6$   $\mu\text{g Cl } a \text{ L}^{-1}$ ) (Fig. 2F) con valores individuales que oscilaron entre  $0.5$   $\mu\text{g Cl } a \text{ L}^{-1}$  (setiembre 2010 y junio 2011, en BM) y  $69.40$   $\mu\text{g Cl } a \text{ L}^{-1}$  (enero 2010, ZO, fase El Niño).

### Composición y variación espacio-temporal del mesozooplankton

Se identificaron un total de 28 *taxa* mesozooplanktónicas (22 organismos holoplanktónicos y seis meroplanktónicos) (Tabla 1). En el holoplankton se destacan los crustáceos (10 especies de Cladóceros, nueve de Copépodos), nauplios, estadios juveniles (copepoditos) y otros tres grupos (Rotifera, Chaetognatha y Appendicularia). En el meroplankton se identificaron seis *taxa* pertenecientes a estadios larvales de Cirripedia, Decapoda, Bivalvia, Polychaeta y Osteichthyes, además de crustáceos de la familia Mysidae.

La abundancia total del mesozooplankton presentó valores extremos en la ZO, oscilando entre un mínimo de  $3$   $\text{ind.m}^{-3}$  (diciembre 2009, O4) y máximo de  $60,325$   $\text{ind.m}^{-3}$  (marzo 2010, O8). La abundancia (total y holoplanktónica) no presentaron diferencias significativas durante ambas fases de ENOS. Durante La Niña-Neutral se encontraron diferencias significativas entre las zonas de estudio (ZE con BM y ZO) (Tabla 2a). La abundancia de copépodos y cladóceros mostraron diferencias significativas entre ambas fases de ENOS (Tabla 2a), con mayor abundancia de cladóceros durante El Niño y una mayor abundancia de copépodos durante La Niña-Neutral (Fig. 3). La abundancia de copépodos y cladóceros presentaron diferencias espaciales en ambas fases de ENOS. Durante El Niño los cladóceros presentaron diferencias entre la ZO y ZE, mientras que durante La Niña-Neutral se encontraron diferencias significativas en los copépodos entre la ZE con BM y ZO, (Tabla 2a). La abundancia de los copépodos mostró una correlación negativa con los caudales del RdIP durante la fase El Niño (Rho:  $-0.392$ ,  $n=74$ ;  $P<0.01$ ) y positiva en la fase La Niña-Neutral (Rho:  $0.548$ ,  $n=47$ ;  $P<0.01$ ).

Los *taxa* mesozooplanktónicas más representativos fueron los copépodos calanoides *Acartia tonsa*, *Notodiaptomus incompositus*, *Argyrodiaptomus granulatus* y *Paracalanus parvus*, y los cladóceros *Diaphanosoma* sp., *Bosmina hagemanni*, *B. longirostris*, *Ceriodaphnia dubia*, *C. cornuta*, *Bosminopsis* sp. y *Moina* sp. La especie *A. tonsa* estuvo presente en el 96% de las muestras, pero ausente en estaciones de la ZO durante diciembre 2009, enero, febrero y diciembre 2010. La máxima abundancia de esta especie ( $28,710$   $\text{ind.m}^{-3}$ ) se observó durante junio 2011 en la ZE y su abundancia presentó diferencias significati-

vas entre fases de ENOS y entre las zonas de estudio durante La Niña-Neutral (Tabla 2a). El copépodo *N. incompositus* mostró máximos de abundancia de  $250$   $\text{ind.m}^{-3}$  (B1, junio 2011) y estuvo ausente durante varios meses del estudio. *Notodiaptomus incompositus* presentó asociaciones significativas con *Acanthocyclops robustus* (Rho:  $0.238$ ,  $n=121$ ;  $P<0.05$ ). La especie de cladóceros típica de agua dulce *Diaphanosoma* sp., presentó variaciones entre máximos de  $3,732$   $\text{ind.m}^{-3}$  (ZO abril 2010) y meses con su ausencia en la ZE durante noviembre 2009, enero y setiembre 2010 en la zona de estudio a partir de diciembre 2010; mostró asociaciones significativas con *Notodiaptomus incompositus* (Rho:  $0.363$ ,  $n=121$ ;  $P<0.01$ ). *Bosmina hagemanni* mostró el máximo de abundancia en abril 2010 en ZO ( $1,434$   $\text{ind.m}^{-3}$ ). La abundancia de ambas especies de cladóceros (*B. hagemanni* y *Diaphanosoma* sp.) presentó diferencias significativas entre fases del ENOS y zonas de estudio durante El Niño (Tabla 2a).

En el meroplankton destacaron las larvas de cirrípedos, con 20% de la abundancia relativa promedio y presencia en el 75% de las muestras de zooplankton. Durante El Niño, la abundancia de las larvas de cirrípedos presentó una correlación negativa con el caudal del RdIP (Rho:  $-0.378$ ,  $n=74$ ;  $P<0.01$ ). Las larvas de bivalvos destacaron durante marzo 2010 con un máximo en la estación O8 ( $40,680$   $\text{ind.m}^{-3}$ ).

Durante la fase El Niño se observaron los valores máximos de los índices ecológicos correspondientes a riqueza de especies (S) y diversidad específica (H'), mientras que los mínimos se presentaron durante La Niña-Neutral. La equitatividad (J') mostró un comportamiento con máximos durante febrero y abril 2010 y mínimos durante La Niña-Neutral (Fig. 4). Estos índices ecológicos presentaron diferencias significativas entre ambas fases de ENOS y zonas de estudio durante El Niño (Tabla 2b).

### Mesozooplankton y variación ambiental

Los dos primeros ejes canónicos de variación del ACC fueron significativos, con un auto-valor de  $0.414$  para el eje 1 ( $F=12.071$ ;  $P<0.01$ ), mostrando la suma de los tres ejes un auto-valor de  $0.575$  ( $F=5.820$ ;  $P<0.01$ ). Los primeros dos ejes explicaron el 88.4% de la varianza total de la relación especies-ambiente (Tabla 3a). En la figura 5 se presenta el diagrama de ordenación del ACC, con las estaciones durante meses de muestreo y las variables ambientales significativas ( $P<0.01$ ). Dichas variables correspondieron a la salinidad, caudal del RdIP y concentración de clorofila *a* (Tabla 3b). El eje 1 se interpreta como la variabilidad hidrológica (salinidad y caudal del RdIP) y el eje 2 corresponde a la variación de la biomasa del ecosistema (clorofila *a*). Se identifica en el eje 1 una heterogeneidad espacio-temporal, con estaciones de la ZO y BM durante El Niño (noviembre y diciembre 2009, enero, febrero, marzo y abril 2010), ubicándose en ambos cuadrantes de la derecha, en un gradiente creciente del caudal del RdIP. En estos cuadrantes se

**Tabla 1.** Listado taxonómico de los grupos de mesozooplancton identificados en la costa norte del Río de la Plata durante 2009–2011. Se resaltan los taxa de aguas continentales Neotropicales (\*) (Paggi, 2004), marinos (\*\*) y estadios larvales (\*\*\*). Clasificación propuesta por Boxshall (2014) para copépodos.

---

**HOLOPLANCTON**

Phylum Artropoda

Subphylum Crustacea Brunnich, 1772

Clase Branchiopoda Latreille, 1817

Subclase Phyllopoda Preuss, 1951

Orden Diplostraca Gerstecker, 1866

Suborden Onychocaudata Olsen & Richter, 2013

Infraorden Cladoceraomorpha (“Cladocera” Latreille, 1829) Ax, 1999

(\*) Parvorden Anomopoda Stebbine, 1902

Familia Bosminidae Sars, 1845

*Bosmina hagmanni* Stingelin, 1903

*Bosmina longirostris* (Müller, 1785)

*Bosminopsis* sp. Müller, 1785

Familia Daphniidae Straus, 1820

*Ceriodaphnia cornuta* Sars, 1885

*Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894

*Daphnia* sp. Müller, 1785

Familia Moinidae, Goulden, 1968

*Moina* sp. Bird, 1850

(\*) Parvorden Ctenopoda Sars, 1865

Familia Sididae Baird, 1850

*Diaphanosoma* sp. Fischer, 1854

(\*\*) Parvorden Gymnomera Sars, 1865

Familia Podoninidae Mordukhay-Boltovskoy, 1968

*Evadne* sp. Lovén, 1836

*Pleopsis polyphaemoides* (Leuckart, 1859)

Clase Maxillopoda

Subclase Copepoda

Infraclase Neocopepoda Huys & Boxshall 1991

Superorden Gymnoplea Giesbrecht, 1882

Orden Calanoida Sars, 1903

Familia Acartidae Sars, 1903

*Acartia tonsa* Dana, 1849

Familia Diaptomidae Baird, 1850

*Argyrodiaptomus granulosus* Brehm, 1933

*Notodiptomus incompositus* (Brian, 1925)

Familia Paracalanidae Giesbrecht, 1893

*Paracalanus parvus* (Claus, 1863)

Superorden Podoplea Giesbrecht, 1882

Orden Cyclopoida Burmeister, 1835

Familia Cyclopidae Rafinesque, 1815

*Acanthocyclops robustus* (Sars, 1863)

*Metacyclops mendocinus* (Wierzejski, 1892)

Familia Oithonidae Dana, 1853

*Oithona* sp. Baird, 1843

Orden Poecilostomatoida Burmeister, 1835

Familia Corycaeidae Dana, 1852

*Corycaeus* sp. Dana, 1845

Orden Harpacticoida Sars, 1903

Familia Euterpinidae Brian, 1921

*Euterpina acutifrons* (Dana, 1847)

Phylum Rotifera

Phylum Chaetognatha

Phylum Chordata

Subphylum Tunicata

Clase Appendicularia

---

ubicar especies de cladóceros de agua dulce (*Bosmina hagmanni*, *B. longirostris*, *Ceriodaphnia dubia*, *C. cornuta*, *Bosminopsis* sp., *Moina* sp., *Diaphanosoma* sp.) (Fig. 6). En el lado izquierdo del diagrama y a lo largo del gradiente de variabilidad del eje 1 se ubican las estaciones registradas durante los meses La Niña-Neutral en un gradiente de incremento salino. Las estaciones con mayores valores de clorofila *a* y menores valores del caudal del RdIP están asociadas

al eje 2. Las estaciones ubicadas en los cuadrantes de la izquierda corresponden a meses del periodo La Niña-Neutral (setiembre y diciembre 2010, enero, febrero y junio 2011) (Fig. 5). En estos cuadrantes se encuentran especies zooplanctónicas típicas de la zona media del RdIP (*A. tonsa*, *P. parvus*, *Corycaeus* sp.), cladóceros de aguas salobre-marina (*Evadne* sp.) y grupos del merozooplancton (larvas poliqueto, larvas de peces, y zoeas) (Fig.6).

Tabla 1.- Continuación

<b>MEROPLANCTON</b>
Phylum Artropoda
Subphylum Crustacea Brunnich, 1772
Clase Maxillopoda Dall, 1956
Subclase Thecostraca Gruvel 1905
(***) Infraclasse Cirripedia Burmeister, 1834
Clase Malacostraca Latreille, 1802
Subclase Eumalacostraca
Superorden Peracarida Calman 1904
Orden Mysida (Mysidacea) Hawort, 1825
Familia Mysidae Hawort, 1825
Superorden Eucarida Calman, 1904
Orden Decapoda Latreille, 1803
(***) Larva Zoea
Phylum Mollusca
(***) Clase Bivalvia Linnaeus, 1758
Phylum Annelida
(***) Clase Polychaeta Gurbe 1850
Phylum Chordata
Subphylum Vertebrata
Superclase Gnathostomata
(***) Superclase Pisces

**Tabla 2.** Valores de los estadísticos de U de Mann-Whitney ( $P < 0.01$ ) que presentaron diferencias significativas entre fases ENOS y zonas de estudio: a).- abundancia por grupos y especies zooplanctónicas dominantes, b).- índices ecológicos: Riqueza de especies (S), diversidad de Shannon-Weaver ( $H'$ ), equitatividad ( $J'$ ). El Niño: EN, La Niña-Neutral: LNN; zonas: Oeste y Este-Bahía Montevideo, BM; NS: No significativo.

a)	EN-LNN	EN		LNN		b)	EN-LNN	EN	
		Oeste-Este	Oeste-Este	BM-Este	Oeste-Este			Oeste-Este	
Total	NS	NS	1.71	1.77	S	1.75	NS		
Holoplancton	NS	NS	1.92	1.77	$H'$	2.21	NS		
Copépodos	1.65	NS	1.92	1.77	$J'$	2.08	1.68		
Cladóceros	3.04	1.68	NS	NS					
<i>Acartia tonsa</i>	1.65	NS	1.92	1.82					
<i>Bosmina hagmanii</i>	2.97	2.16	NS	NS					
<i>Diaphanosoma</i> sp.	2.54	1.75	NS	NS					

**Tabla 3.** a) Análisis de Correspondencia Canónica de las especies de mesozooplancton y variables ambientales; b) contribuciones al porcentaje de explicación de las variables ambientales ( $P < 0.01$ ) y correlaciones con los ejes canónicos.

a)	Ejes	Inercia total			b)	Variables	% explicado	F	Correlación
		1	2	3					
Autovalores:		0.414	0.094	0.067	4.430	Salinidad	0.40	11.75	-0.74 (eje 1)
Correl. ambiente-especies:		0.755	0.497	0.398		Caudal Río de la Plata	0.10	2.94	0.44 (eje 1)
Porcentaje acumulado de varianza:						Clorofila a	0.075	2.4	0.21 (eje 2)
Especies		9.4	11.5	13.0					
Relación especies-ambiente		72.0	88.4	100.0					

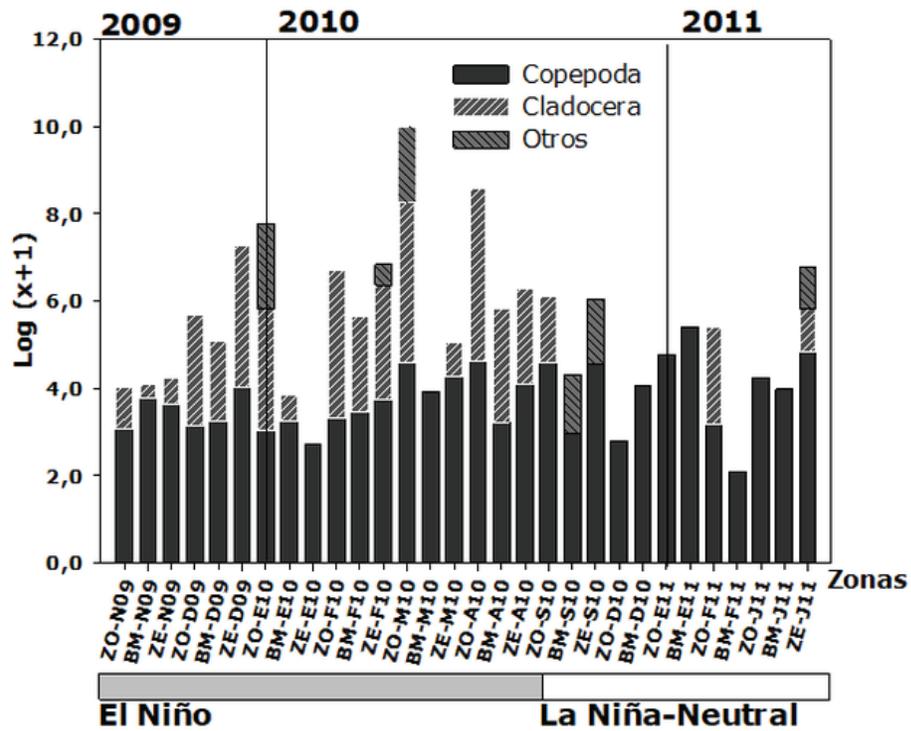


Figura 3. Abundancia (Log (x+1)) de los principales grupos del holoplancton durante el período de estudio; x= abundancia de organismos. Se indican fases del ENOS 2009-2010, zonas: ZO Zona Oeste; ZE Zona Este; BM Bahía Montevideo, inicial del mes y año de muestreo.

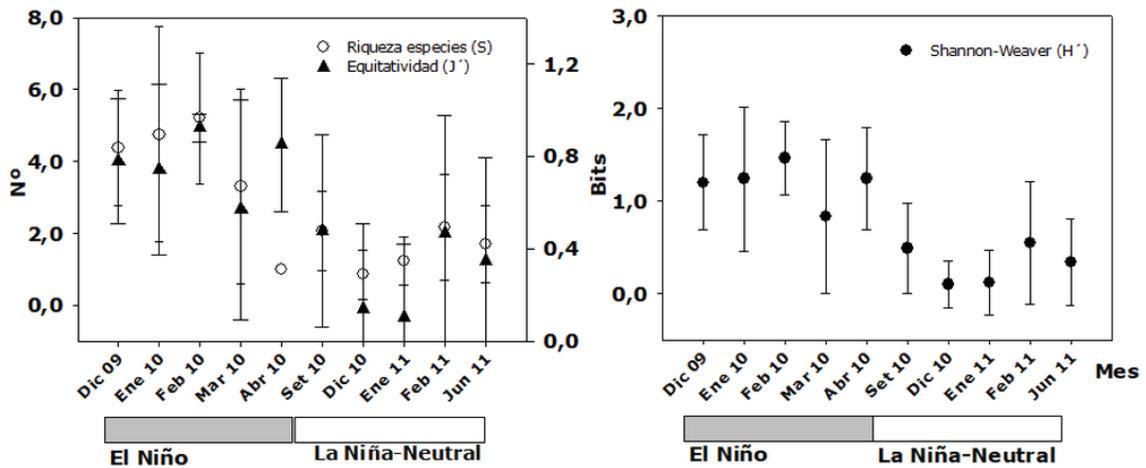
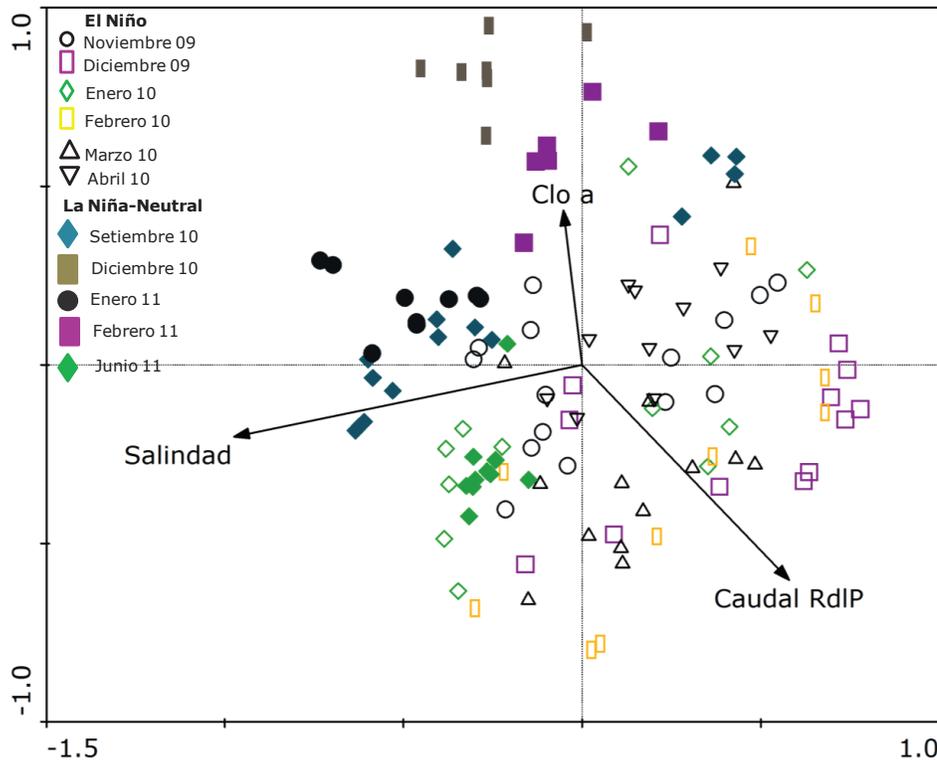


Figura 4. Promedio mensual de índices ecológicos (riqueza de especies, equitatividad, diversidad Shannon-Weaver) durante período de estudio. Se indican fases de ENOS 2009-2010.



**Figura 5.** Diagrama de ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica considerando estaciones de muestreo y variables ambientales significativas. Se indican meses correspondientes a El Niño y La Niña-Neutral.

Mediante el análisis de gradientes se observa que durante meses El Niño, el sistema presentó bajas salinidades (0.8-3), caudales del RdIP elevados ( $30,000-50,000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ ) y una comunidad caracterizada por especies de cladóceros (*B. haggmani*, *B. longirostris*, *C. dubia*, *C. cornuta*, *Bosminopsis* sp., *Moina* sp., *Diaphanosoma* sp., *Daphnia* sp.), copépodos de agua dulce (principalmente *N. incompositus* y *A. robustus*), larvas de bivalvos y rotíferos (Fig. 6 A-B). Durante los meses La Niña-Neutral, el ecosistema presentó mayores salinidades (6-25), caudales del RdIP  $< 26,500 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$  y valores mayores de clorofila *a* ( $7-18 \mu\text{g Cl a L}^{-1}$ ). El zooplancton estuvo dominado por *A. tonsa*, presencia de *P. parvus* y *Corycaeus* sp., grupos meroplánctónicos (Miscidacea, Harpacticoida, Cirripedia, larvas de crustáceos y poliquetos) y cladóceros de agua salobre-marina (*Evadne* sp.) (Fig. 6 A-C).

## DISCUSIÓN

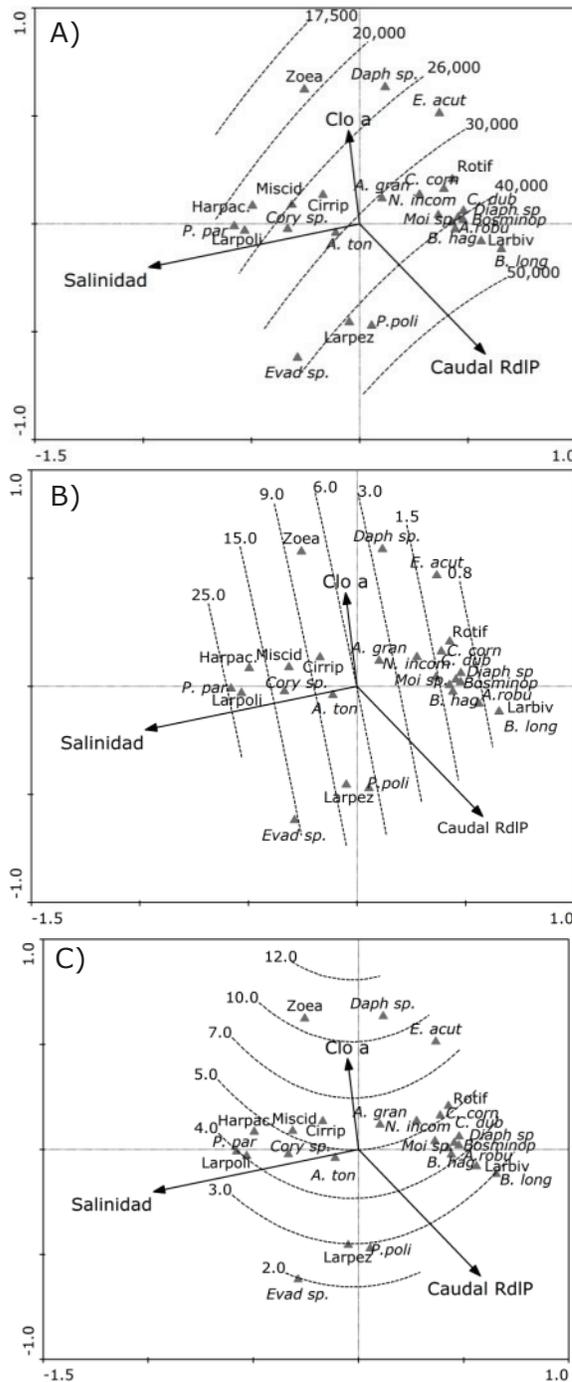
### Composición del mesozooplancton

La composición observada del mesozooplancton en la costa norte del estuario del RdIP es típica de ambientes estuarinos, presentando un bajo número de grupos taxonómicos y altas densidades. Las especies reportadas, coinciden con estudios previos para el estuario del RdIP (Fernández *et al.*, 1994; Marrari *et al.*, 2004; Berasategui *et al.*, 2006; Derisio *et al.*, 2014; Paul *et al.*, 2017). El número de grupos taxonómicos y rango de abundancia total es similar al encontrado

en sistemas acuáticos de la costa norte del RdIP (Punta Brava, Playa Buceo, Arroyo Solís Grande) (Calliari *et al.*, 2004; Cervetto *et al.*, 2006; Paul *et al.*, 2017).

Los valores mínimos de abundancia y variabilidad temporal del mesozooplancton estuvieron relacionados principalmente con la temperatura (estacionalidad de zonas templadas), así como con las condiciones hidrológicas que presentó la zona a estudio. José de Paggi & Paggi (2014), reportaron que las condiciones hidrológicas extremas (sequías o inundaciones) en los principales ríos de la cuenca del Plata, tienen efecto negativo en la densidad y riqueza del zooplancton.

El copépodo *A. tonsa* fue la especie dominante a lo largo de un amplio rango de salinidad 0.02–33 y temperatura 10.2–28.2 °C. Este comportamiento eurihalino y euritérico ya había sido reportado por Cervetto *et al.* (2006). *Acartia tonsa* es una especie típica de ambientes costeros y condiciones estuarinas (Ambler, 1986; Derisio *et al.*, 2014) con elevadas tasas de producción de huevos (Ambler 1986). Derisio *et al.* (2014), sugieren que *A. tonsa* se distribuye principalmente en la zona interna estuarina y el máximo de turbidez del RdIP. Las diferencias en abundancia de *A. tonsa* entre las fases de ENOS 2009–2010, así como entre zonas (La Niña-Neutral), reflejarían respuestas poblacionales a las condiciones ambientales predominantes (salinidad, turbidez y disponibilidad alimentaria).



**Figura 6.** Análisis de gradientes de especies y grupos meso-zooplancónicos con variables ambientales significativas del Análisis de Correspondencia Canónica; A).- Caudal Río de la Plata, B).- Salinidad, C).- Clorofila *a*.

Otras especies de copépodos reportadas corresponden a *P. parvus*, *E. acutifrons*, *Corycaeus* sp., *A. robustus* y *N. incompositus*. *Paracalanus parvus* se encontró en salinidades de  $22.1 \pm 6.2$  y temperaturas  $26.5 \pm 1.6$  °C, siendo una especie marina (Berasategui *et al.*, 2006). *Euterpina acutifrons* caracteriza a la asociación estuarino-costera de copépodos reportadas en primavera para el RdIP (Cepeda, 2006). Marrari *et al.* (2004), encontró en la costa norte del RdIP una asociación de copépodos compuesta por *A. tonsa* y *Corycaeus* sp., correspondiendo a especies costera-estuarinas. *Acanthocyclops robustus* y *N. incompositus* mostraron la mayor abundancia en la ZO durante El Niño y asociaciones significativas entre su abundancia durante el período de estudio. La disminución de la salinidad y aumento del caudal durante la fase El Niño, generaron condiciones favorables para la presencia de *A. robustus* y *N. incompositus* formando parte de una asociación típica del área fluvial del RdIP. Berasategui *et al.* (2006) indican que ambas especies corresponden a la asociación de copépodos de agua dulce del RdIP.

Estudios previos en el RdIP describen a los cladóceros como grupo bien representado en la comunidad zooplancónica, principalmente durante épocas de primavera-verano (Marrari *et al.*, 2004; Cepeda, 2006). Sin embargo, dichos estudios reportaron menores especies (4-5 spp.) que las observadas en el presente estudio (10 spp.). *Bosmina hagmanni*, *B. longirostris*, *C. dubia*, *C. cornuta*, *Moina* sp. y *Diaphanosoma* sp. fueron los cladóceros numéricamente dominantes. Estos son organismos típicos de la fauna del litoral Argentino. En el presente estudio se registraron especies de cuatro de las siete familias que conforman la diversidad de la fauna de cladóceros del litoral Argentino (Paggi, 2004). *Bosmina* y *Bosminopsis* sp. son los cladóceros más abundantes y frecuentes de los grandes ríos de la cuenca del Plata y en menor grado *Diaphanosoma*, *Ceriodaphnia* y *Daphnia* sp. (José de Paggi & Paggi, 2014). Las especies de cladóceros poco representadas en el presente estudio correspondieron a *Pleopsis polyphemoides* y *Evadne* sp.; *P. polyphemoides* fue reportada en estudios del RdIP (Marrari *et al.*, 2004; Cepeda, 2006) y se la considera como especie típica de zonas costeras-estuarinas. *Evadne* sp. se reportó durante febrero 2010 (ZE), asociada a salinidades y temperaturas medias (salinidad 9-15 y 21-25°C), correspondiendo a un género de aguas salobres-marinas (Cervetto *et al.*, 2006).

La presencia de especies de copépodos típicamente estuarinas (*A. tonsa* y *Corycaeus* sp.), estuarino-costero (*E. acutifrons*), marino (*P. parvus*) y dulceacuícolas (*A. robustus* y *N. incompositus*), así como cladóceros salobre-marinos (*Evadne* sp.) o típicamente dulceacuícolas (*B. hagmanni*, *C. dubia*, *Moina* sp. y *Diaphanosoma* sp.), reflejan las condiciones estuarinas de la costa norte del RdIP. Durante el presente estudio, destaca la variabilidad en las condiciones hidrológicas que modifican la salinidad, explicando la presencia de especies de copépodos y cladóceros

dulceacuólicas.

Los rangos de los índices de diversidad registrados se corresponden con la teoría del disturbio intermedio de Connell (1979), quien propuso que las situaciones de alta diversidad representan un estado intermedio de equilibrio en la sucesión de especies de un ecosistema, posterior a un disturbio ambiental cuando las poblaciones de algunas especies decrecen y otras incrementan su abundancia. En el presente estudio, la forzante que ocasiona el disturbio ambiental corresponde a los caudales anómalamente elevados registrados del RdIP durante la fase El Niño. Esto favoreció a las poblaciones de especies zooplanctónicas adaptadas a bajas salinidades (cladóceros Bosminidae, *Ceriodaphnia* y copépodos calanoides de agua dulce como *Notodiaptomus* y *Acanthocyclops*). Este incremento del caudal disminuyó la abundancia relativa de copépodos estuarinos típicos de la zona costera norte del RdIP como *A. tonsa*. El alto caudal reportado explica los patrones de diversidad observados en el mesozooplankton, con mayor riqueza específica y diversidad durante la fase El Niño y menor riqueza durante La Niña-Neutral; así como las diferencias significativas en la abundancia de los cladóceros registradas durante El Niño entre las ZO-ZE. Estos resultados coinciden con lo sugerido por Remane (1934) quien indica que los máximos de diversidad de invertebrados en una zona estuarina se encuentran en los extremos dulceacuícola y marino. Según Remane (1934), la zona estuarina (transicional) es la zona menos rica en especies. El extremo dulceacuícola del estuario corresponde a la ZCM durante los meses El Niño cuando se presentaron máximos de diversidad de cladóceros de agua dulce, mientras que durante los meses del periodo de La Niña-Neutral la ZCM se comportó como una típicamente estuarina, presentando mínimos de diversidad y dominancia numérica de *A. tonsa*.

En el meroplankton se identificaron organismos en fase larvaria y juvenil que se reclutan en comunidades bentónicas de sustratos consolidados (cirrípedos, bivalvos), no consolidados (crustáceos) o en comunidades nectónicas (peces) de la costa del RdIP (Vizziano *et al.*, 2001; Brazeiro & Borthagaray, 2006; Giménez, 2006). En el presente estudio se destacan larvas de cirrípedos por su alta frecuencia de aparición y larvas de bivalvos por su elevada abundancia. Las larvas de cirrípedos no pudieron ser identificadas a nivel de especie, aunque posiblemente pertenecerían a la especie exótica *Amphibalanus improvisus*, balano bentónico de la zona intermareal y submareal rocoso, ampliamente distribuido en la zona media y externa del RdIP (Giménez, 2006; Brazeiro & Borthagaray, 2006). Estudios recientes señalan a *A. improvisus* como la especie exótica incrustante más frecuente en sustratos consolidados (natural y artificial) de la Bahía de Montevideo (Machado, 2016). La mayor abundancia larval de bivalvo posiblemente sean de la especie de molusco exótico invasor *Limnoperna fortunei* (mejillón dorado). Esta especie de

bivalvo dulceacuícola, con tolerancias salinas de 3, presenta elevadas densidades larvales y máximos reproductivos durante fin del verano e inicios de otoño (Darrigran, 2002). Esto coincide con las épocas de mayor caudal y bajas salinidades observadas en el presente estudio. *Limnoperna fortunei* presenta el límite de distribución este en la zona de Punta Espinillo (Brugnoli *et al.*, 2005) coincidiendo con el sitio de mayor abundancia larval registrada en el presente estudio (ZO, O8). El frente de turbidez del RdIP localizado en la zona de estudio, es citado como área de alimentación y/o desove de especies de peces de importancia comercial (*Micropogonias furnieri*) con estadios de vida larval (Vizziano *et al.*, 2001), explicando la presencia de larvas de peces en el presente estudio. La variedad de organismos meroplanktónicos encontrada es característica de sistemas estuarinos y refleja la diversidad de ecosistemas costeros presentes en la ZCM (fondos blandos, puntas rocosas, sustratos consolidados artificiales, humedales costeros, frente de turbidez) con importancia ecológica y económica.

#### Variación ambiental y mesozooplankton

La salinidad, el caudal del RdIP y la concentración de la clorofila *a* explicaron la mayor parte de porcentaje de la relación especie-ambiente en el ACC. Durante el periodo de La Niña-Neutral, los indicadores ecológicos no presentaron diferencias entre las zonas de estudio, reflejando una menor diversidad y mayor equidad en la comunidad zooplanctónica, dominada espacial y temporalmente por *A. tonsa*. Esta especie se encuentra adaptada a condiciones variables (salinidad, turbidez, temperatura) del área de estudio correspondientes a la zona del frente de turbidez (Derisio *et al.*, 2014). Durante El Niño (2009–2010) se reportan elevadas descargas del Río Uruguay y Río Paraná y un incremento en el estado trófico (Brugnoli *et al.*, 2018; 2019). Durante esta fase, el aumento de caudal promovió un incremento en la abundancia y riqueza de cladóceros de agua dulce, originando una heterogeneidad espacial (abundancia y riqueza) del mesozooplankton en la ZCM. Paggi (1993), propuso que los grandes cursos de agua de la cuenca del Plata constituyen corredores de dispersión de especies de afinidad biogeográfica tropical hacia áreas climáticas subtropicales y templadas. El Río Paraná constituye una vía de dispersión hacia el sur de fauna acuática tropical y sub-tropical (José de Paggi & Paggi, 2014).

Los resultados del presente estudio coinciden con José de Paggi *et al.* (2014) quienes sugieren que durante la época de aguas bajas (sequías) y altas (inundaciones) en la región media del Río Paraná se observa un comportamiento diferencial de los indicadores ecológicos del zooplankton. Estas heterogeneidades hidrológicas son “ventanas de oportunidad ecológica para el zooplankton”. Condiciones extremas de inundaciones con disminución de salinidad ocasionan estrés a los organismos zooplanctónicos marinos disminuyendo la densidad de las poblaciones, alterando las interacciones inter-específicas de depredación y competencia. Durante periodos con niveles de aguas bajas

pueden existir cambios en las condiciones de calidad de agua (Lake, 2003). Las condiciones de estrés en el RdIP corresponden a elevados caudales (fase El Niño), con altos valores de turbidez y baja salinidad. Durante épocas de bajos caudales (fase La Niña-Neutral) se observaron los menores valores de turbidez y concentraciones intermedias a altas de clorofila *a*. Brugnoli *et al.* (2019) encontraron que durante El Niño, la zona presentó mayor estado trófico por incremento de los caudales del RdIP y concentraciones de nutrientes, mientras que durante La Niña-Neutral encontraron menor estado trófico, reflejando modificaciones en la calidad de agua durante ambas fases de ENOS 2009–2010.

La ZCM se ubica en la costa norte y zona media del RdIP y durante el evento ENOS 2009-2010 se identificaron cambios en las condiciones ambientales de la columna de agua, diferencias en el estado trófico del ambiente pelágico (Brugnoli *et al.*, 2019) y una variabilidad interanual en la geoquímica de los sedimentos superficiales (García-Rodríguez *et al.*, 2014) que sugieren procesos de acople bento-pelágico en la zona a estudio. En el presente estudio además se identificaron cambios en la composición, abundancia, patrones de distribución horizontal y diversidad de la comunidad zooplanctónica, frente a las condiciones hidrológicas, salinidad y clorofila *a* predominantes.

Frente a la variabilidad interanual identificada en los ambientes pelágicos y bentónicos por eventos ENOS en la ZCM del RdIP, destaca la importancia de realizar estudios a largo plazo que permitan comprender las fluctuaciones naturales de las poblaciones y su relación con factores ambientales (ej.: oceanográficos, hidrológicos, meteorológicos) o antrópicos (ej.: eutrofización). Para monitoreos de calidad de agua en la ZCM se recomienda considerar variables hidrológicas, ambientales (ambiente pelágico y bentónico) y bióticas (comunidades biológicas). Específicamente para el componente zooplanctónico deberían considerarse la variabilidad a escala interanual, presencia de heterogeneidades espaciales y temporales, especialmente bajo condiciones de elevados caudales del RdIP.

#### AGRADECIMIENTOS

El presente proyecto fue financiado por la Intendencia de Montevideo. A PECIBA-Biología, CSIC-Universidad de la República (Comisión Dedicación Total) por el financiamiento otorgado. Se agradece a colegas de Oceanografía y Ecología Marina, Facultad de Ciencias, Universidad de la República y las sugerencias de tres revisores anónimos que permitieron mejorar el presente documento.

#### REFERENCIAS

- Acha E.M., H. Mianzán, R. Guerrero, J. Carreto, D. Giberto, N. Montoya & M. Carignan. 2009. An overview of physical and ecological processes in the Río de la Plata Estuary. *Cont. Shelf Res.*, 28: 1579-1588. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.01.031>
- Ambler J.W. 1986. Effect of food quantity and quality on egg production of *Acartia tonsa* Dana from East Lagoon, Galveston, Texas. *Estuar., Coast. Shelf S.*, 23: 183-196. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(86\)90053-3](https://doi.org/10.1016/0272-7714(86)90053-3)
- Andrade M.P., A. Magalhães, L.C.C. Pereira, M.J. Flores-Montes, E.C. Pardo, T.P. Andrade & R.M. Costa. 2016. Effects of a La Niña event on hydrological patterns and copepod community structure in a shallow tropical estuary (Taperaçú, Northern Brazil). *J. Marine Sys.*, 164: 128–143. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.07.006>
- APHA (American Public Health Association). 2005. *Standard Methods for the Examination of Water and Waste Water*. 21st. Ed. USA.
- Barreiro, M. 2010. Influence of ENSO and the South Atlantic Ocean on climate predictability over Southeastern South America. *Climate Dynamics*, 35, 1493–1508. <https://doi.org/10.1007/s00382-009-0666-9>
- Barros V.R, A.M. Grimm & M.E. Doyle. 2002. Relationship between temperature and circulation in southeastern South America and its influence from El Niño and La Niña events. *J. Meteorol. Soc. Japan*, 80: 21–32. <https://doi.org/10.2151/jmsj.80.21>
- Berasategui A.D., S. Menu-Marque, M. Gómez-Erache, F.C. Ramírez, M.W. Mianzan & E. Acha. 2006. Copepod assemblages in a highly complex hydrographic region. *Estuar. Coast. Shelf S.*, 66: 483-492. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.09.014>
- Bollens S.M., J.K. Breckenridge, R.C. Vandenhoff & J.R. Cordell. 2011. Mesozooplankton of the lower San Francisco Estuary: spatio-temporal patterns, ENSO effects and the prevalence of non-indigenous species. *J. Plankton Res.*, 33(9): 1358-1377. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr034>
- Boltovskoy D. 1981. *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. 939 p. INIDEP, Mar del Plata.
- Boltovskoy D. 1999. *South Atlantic Zooplankton*. In: Boltovskoy D (Ed). General biological features of South Atlantic, pp 1-42. Backyus Publishers, Leiden.
- Boxshall G. 2014. *Calanoida*. In: Walter T.C. & G. Boxshall 2014. World of Copepods database. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1100>. (abril 2014).
- Bradford-Grieve J.M., E.L. Markhaseva, C.E.F. Rocha & B. Abiahy. 1999. *Copepoda*. In: Boltovskoy D. (Ed). South Atlantic Zooplankton, pp. 869-1089. Vol 2. Backhuys Publishers, Leiden.

- Brazeiro A. & A.I. Borthagaray. 2006. *Patrones geográficos de diversidad bentónica en el litoral rocoso de Uruguay*. En: Menafrá R., L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde (Eds). Bases para la Conservación y el manejo de la costa uruguaya, pp. 171-178. Vida Silvestre, Montevideo.
- Brugnoli E. & A. Morales. 2001. La comunidad fitoplánctica de Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 49: 11-17.
- Brugnoli E. & A. Morales. 2008. Trophic planktonic dynamics in a tropical estuary, Gulf of Nicoya, Pacific coast of Costa Rica during El Niño 1997 event. *Rev. Biol. Mar. Oceanog.*, 43(1): 75-89. <https://doi.org/10.4067/S0718-1957200800100008>
- Brugnoli E., P. Muniz, N. Venturini & L. Burone. 2007. *Environmental Perturbation and Coastal Benthic Biodiversity in Uruguay*. In: Willis I.C. (Ed). Progress in Environmental Research, pp. 75-126. Nova Publishers, New York.
- Brugnoli E., J. Clemente, L. Boccardi, A. Borthagaray & F. Scarabino. 2005. Update and prediction of golden mussel (*Limnoperna fortunei*): distribution in the principal hydrographic basin of Uruguay. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 77(2): 235-244. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652005000200004>
- Brugnoli E., J. Verocai, P. Muniz & F. García-Rodríguez. 2018. *Weather, hydrological and oceanographic conditions of the northern coast of the Río de la Plata estuary during ENSO 2009-2010*. In: Froneman W. (Ed). Estuary, pp. 19-38. In Tech Open, London. <https://doi.org/10.5772/intechopen.71808>
- Brugnoli, E., Muniz, P., Venturini, N., Brena, B., Rodríguez, A. & García-Rodríguez, F. 2019. Assessing multimetric trophic state variability during an ENSO event in a large regional estuary (Río de la Plata, South America). *Regional Studies in Marine Sciences*. In press. <https://doi.org/10.1016/j.rmsa.2019.100565>
- Camillioni I. & V. Barros. 2000. The Paraná river response to El Niño 1982-83 and 1997-98 events. *J. Hydrometeorol.*, 1: 412-430. [https://doi.org/10.1175/1525-7541\(2000\)001<0412:TPRRTE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1525-7541(2000)001<0412:TPRRTE>2.0.CO;2)
- Calliari D., Cervetto G. & R. Castiglioni. 2004. Summer herbivory and egg production by *Acartia tonsa* at the Montevideo coast-Río de la Plata. *Ophelia*, 58(2): 115-128. <https://doi.org/10.1080/00785326.2004.10410218>
- Cane M.A. 2004. The evolution of El Niño, past and future. *Earth and Planet. Sci. Lett.*, 164: 1-10.
- Cepeda G. 2006. *Variación espacial de la biodiversidad mesozooplancónica en un sector de la plataforma de la costa bonaerense (34°-41°S)*. Tesis de Grado. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, 44p.
- Cervetto G., D. Calliari, L. Rodríguez-Graña, G. Lacerot & R. Castiglioni. 2006. *Zooplankton de ambientes costeros de Uruguay: añadiendo piezas al rompecabezas*. En: Menafrá R., L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde (Eds). Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya, pp.105-112. Vida Silvestre, Montevideo.
- Connell J. 1979. Diversity in tropical rain forest and coral reef. *Science*, 199(4335): 1302-1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Cruz M., M.E. Tapia & C. Naranjo. 2011. Especies planctónicas marinas como bioindicadores de masas de agua frente a la costa ecuatoriana durante el evento El Niño 2009-2010. *Acta Oceanog. Pac.*, 16(1): 11-23.
- Darrigran G. 2002. Potential impact of filterfeeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biol. Invasions*, 4: 145-156. <https://doi.org/10.1023/A:1020521811416>
- Derisio C., M. Braverman, E. Gaitán, C. Hozbor, F. Ramírez, J. Carreto, F. Botto, D.A. Gagliardini, M. Acha & H. Mianzan. 2014. The turbidity front as habitat for *Acartia tonsa* (Copepoda) in the Río de la Plata, Argentina-Uruguay. *J. Sea Res.*, 85: 197-204. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.04.019>
- Elmoor-Loureiro L.M.A. 1997. *Manual de identificação de Cladóceros límnicos do Brasil*. 156 p. Editora Universa, Brasília.
- Fernández N.C., B.A. Santos & F.C. Ramírez. 1994. Análisis ecológico de la distribución de los copepodos planctónicos, de una campaña de primavera, en la zona común de pesca. *Frente Marítimo* 15: 133-140.
- Ficke A.D., C.A. Myrick & L.J. Hansen. 2007. Potential impacts of global climate change of freshwater fisheries. *Rev. Fish Biol. Fisher.*, 17: 581-613. <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9059-5>
- Fiedler P. 2002. Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 244: 265-283. <https://doi.org/10.3354/meps244265>
- Framiñan M. & O.B. Brown. 1996. Study of the Río de la Plata turbidity front, Part I: spatial and temporal distribution. *Cont. Shelf Res.*, 16(10): 1259-1282. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(95\)00071-2](https://doi.org/10.1016/0278-4343(95)00071-2)
- García-Rodríguez F., E. Brugnoli, P. Muniz, N. Venturini, L. Burone, M. Hutton, M. Rodríguez, A. Pita, N. Kandratavicius, L. Pérez & J. Verocai. 2014. Warm phase ENSO events modulate the continental freshwater input and the trophic state of estuarine sediments: an example from a large South American estuary. *Mar. Freshwater Res.*, 65(1): 1-11. <https://doi.org/10.1071/MF13077>
- Garreaud, R.D., M. Vuille, R. Compagnucci, R. & J. Marengo. 2009. Present-day South American climate. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 281 (3-4): 180-195. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.10.032>

- Giménez L. 2006. *Comunidades bentónicas estuarinas de la costa uruguaya*. En: Menafrá R., L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde (Eds), pp.: 179-188. Bases para la Conservación y el manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo.
- Grimm A., V.R. Barros & M.E. Doyle. 2000. Climate variability in Southern South America associated with El Niño and La Niña Events. *J. Climate*, 13: 35-58. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2000\)013<0035:CVISSA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2000)013<0035:CVISSA>2.0.CO;2)
- Guerrero R.A., E. Acha, M.B. Framiñan & C.A. Lasta. 1997. Physical oceanography of the Río de la Plata estuary, Argentina. *Cont. Shelf Res.*, 17(7): 727-742. [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(96\)00061-1](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(96)00061-1)
- Hooff R. & W. Peterson. 2006. Copepod biodiversity as an indicator of changes in ocean and climate conditions of the northern California current ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 51(6): 2607-2620. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.6.2607>
- José de Paggi S.B. & J.C. Paggi. 2014. El zooplankton de los grandes ríos sudamericanos con planicie de inundación. Trabajo de Revisión. *Revista FACIB*, 18: 166-194. <https://doi.org/10.14409/fabicib.v18i0.4853>
- José de Paggi S.B., Devercelli M. & F.R. Molina. 2014. Zooplankton and their driving factors in a large subtropical river during low water periods. *Fund. Appl. Limnol.*, 184(2): 125-139. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2014/0520>
- Kimmel D.G. & M.R. Roman. 2004. Long-term trends in mesozooplankton abundance in Chesapeake Bay, USA: influence of freshwater input. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 267: 71-83. <https://doi.org/10.3354/meps267071>
- Lake P.S. 2003. Ecological effects on perturbation by drought in flowing waters. *Freshwater Biol.*, 48: 1161-1172. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01086.x>
- Lavaniegos B.E., L.C. Jiménez-Pérez & G. Gaxiola-Castro. 2002. Plankton response to El Niño 1997-1998 and La Niña 1999 in the southern region of the California Current. *Progr. Oceanogr.*, 54: 33-58. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(02\)00042-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00042-3)
- Lee T., & M.J. McPhaden. 2010. Increasing intensity of El Niño in the central equatorial Pacific. *Geophys. Res. Lett.*, 37, L14603, <https://doi.org/10.1029/2010GL044007>
- Machado A.L. 2016. *Relevamiento de especies acuáticas incrustantes en la Bahía de Montevideo*. Tesis de Licenciatura Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 60p.
- Marrari M., M.D. Viñas, P. Martos & D. Hernández. 2004. Spatial patterns of mesozooplankton distribution in the Southwestern Atlantic Ocean during austral spring: relationship with the hydrographic conditions. *ICES J. Mar. Sci.*, 61: 667-679. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.03.025>
- McGowan J., D.R. Cayan & L.M. Dorman. 1998. Climate-ocean variability and ecosystem response in the northeast Pacific. *Science*, 281: 210-217. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.210>
- McPhaeden J. 1999. Genesis and evolution of the 1997-1998 El Niño. *Science*, 283: 950-954. <https://doi.org/10.1126/science.283.5404.950>
- Mianzan H.W., C.Lasta, E.M. Acha, R. Guerrero, G. Machi & C. Brevec. 2001. *The Río de la Plata Estuary, Argentina, Uruguay*. In: Seeliger U., L.D. de Lacerda, & B. Kjerfve (Eds). Ecological Studies: Coastal Marine Ecosystems of Latin America pp. 185-204. Springer, Berlin. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-04482-7\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-662-04482-7_14)
- Muniz P., N. Venturini, M. Hutton, N. Kandratavicius, A. Pita, E. Brugnoli, L. Burone, & F. García-Rodríguez. 2011. Ecosystem health of Montevideo coastal zone: a multi approach using some different benthic indicators to improve a ten-year-ago assessment. *J. Sea Res.*, 65: 38-50. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2010.07.001>
- Muniz, P., Venturini, N., Brugnoli, E., Gutiérrez, J.M. & A. Acuña. 2019. Environmental quality of the north coast of the Río de la Plata (Uruguay): historical aspects, land uses and status of biological communities. In: Shepard, Ch (Ed.) *World Seas An Environmental Evaluation*. Second Ed. Vol I, The Europe, Americas and West Africa, pp. 703-724. Elsevier, UK.
- Nagy G., M. Gómez-Erache, C. López & A. Perdomo. 2002a. Distribution patterns of nutrients and symptoms of eutrophication in the Río de la Plata river estuary system. *Hydrobiología*, 475/476: 125-139. <https://doi.org/10.1023/A:1020300906000>
- Nagy G., V. Pshennikov-Severova & P. Robatto. 2002b. *Monthly variation of salinity in the frontal zone of the Río de la Plata off Montevideo, in response to consecutive ENSO fluctuations and the flow of the Uruguay river (1998-2000)*. In: Vizziano D., P. Puig, C. Mesones & G. Nagy (Eds). The Río de la Plata Research to manage the environment, fish resources and the fishery in the saline front, pp. 21-30. Ecoplata Program, Montevideo.
- Nagy G., L. Seijo, J. Verocai, E. Brugnoli & M. Bidegain. 2013. Enfoque, conocimiento y medidas para enfrentar las amenazas del clima presente en la zona frontal del Río de la Plata, Uruguay. *Costas, Revista Iberoamericana de Manejo Costero Integrado*, 1(2): 69-87.
- Nagy G., D.N. Severov, V. Pshennikov, M. De los Santos, J.J. Lagomarsino, K. Sans & E.G. Mo-

- rozov. 2008. Río de la Plata estuarine system: relationship between river flow and frontal variability. *Adv. Space Res.*, 41: 1876-1881. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2007.11.027>
- Newell G.E. & R.C. Newell. 1963. *Marine Plankton, a practical guide*. 207 pp., 51 pl. Hutchinson Educational Ltd., London.
- Paggi J.C. 1993. *Análisis preliminar de la distribución geográfica de los cladóceros sudamericanos*. En: Boltovskoy A. & H.L. Lopez (Eds). Conferencias de Limnología, pp. 105-113. Instituto de Limnología Dr. Raul A. Ringuelet, La Plata.
- Paggi J.C. 1995. *Crustacea Cladóceros*. En: Lopretto E & G Tell (Eds). Ecosistemas de aguas continentales: Metodología para su estudio. pp. 909-951. Ediciones Sur, La Plata.
- Paggi J.C. 2004. Importancia de la fauna de "Cladóceros" (Crustácea, Branchiopoda) del Litoral Fluvial Argentino. *INSUGEO, Miscelánea* 12: 239-246.
- Paul S., R. Castiglioni, G. Cervetto & D. Calliari. 2017. Time variability of prevalent mesozooplankton at Montevideo coast, Río de la Plata, and its relationship with physico-chemical drivers. *Pan Am. J. Aqua. Sci.*, 12(4): 273-281.
- Pérez L., F. García-Rodríguez & T.J.J. Hanebuth. 2016. Variability in terrigenous sediment supply offshore of the Río de la Plata (Uruguay) recording the continental climatic history over the past 1200 years. *Clim. Past.*, 12: 623-634. <https://doi.org/10.5194/cp-12-623-2016>
- Pielou E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.*, 13: 131-144. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- Piola A., R.P. Matano, E.D. Palma, O.O. Möller & E.J.D. Campos. 2005. The influence of the Plata River discharge on the South Atlantic shelf. *Geophys. Res. Lett.*, 32 L01603, <https://doi.org/10.1029/2004GL021638>
- Remane A. 1934. Die Brackwasserfauna. *Zool Anz.*, 7: 34-74.
- Sellanes, J., E. Quiroga, Neira, P. & C. D. Gutiérrez. 2007. Changes of macrobenthos composition under different ENSO cycle conditions on the continental shelf off central Chile. *Cont. Shelf Res.*, 27:1002-1016. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.01.001>
- Shannon C.E. & W. Weaver. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*, pp. 19-27, 82-83, 104-107. The University of Illinois Press, Urbana, IL.
- ter Braak C.J.F. & P. Šmilauer. 2002. *Canoco reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- ter Braak C.J.F. & P. Smilauer. 2012. *Caonoco reference manual and user's guide: software for ordination, version 5.0*. 496p. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Teixeira-Amaral P., W.J. Appolinário-Amaral, D. Ortiz de Ortia, V. Ochi Agostini & E. Muxagata. 2017. The mesozooplankton of the Patos Lagoon estuary, Brazil: trends in community structure and secondary production. *Mar. Biol. Res.*, 1-14. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1248850>
- Vizziano D., G. Saona, J. Franco & G.J. Nagy. 2001. *Caracterización ambiental del área de desove de la corvina blanca *Micropogonias furnieri* en la zona frontal del Río de la Plata*. En: Vizziano D., P. Puig, C. Mesones & G. Nagy (Eds). El Río de la Plata. Investigación para la gestión del ambiente, los recursos pesqueros y la pesquería en el frente salino, pp. 115-128. Programa Ecoplata, Montevideo.

Copyright (c) 2019 Ernesto Brugnoli, Karina Sans, Pablo Muriz, Natalia Venturini, Mónica Gómez y Felipe García Rodríguez



Este texto está protegido por una licencia [Creative Commons 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Usted es libre para **Compartir** —copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato— y **Adaptar** el documento —remezclar, transformar y crear a partir del material— para cualquier propósito, incluso para fines comerciales, siempre que cumpla la condición de:

**Atribución:** Usted debe dar crédito a la obra original de manera adecuada, proporcionar un enlace a la licencia, e indicar si se han realizado cambios. Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que tiene el apoyo del licenciante o lo recibe por el uso que hace de la obra.

*[Resumen de licencia - Texto completo de la licencia](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)*