

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA**  
**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

---

**TESINA PARA OPTAR POR EL GRADO DE  
LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**DISTRIBUCION ESPACIAL DE *Campsurus violaceus*  
(EPHEMEROPTERA: POLYMITARCYIDAE) Y SU  
RELACION CON LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD  
DE MACROINVERTEBRADOS BENTONICOS  
DULCEACUÍCOLAS**



Alejandra Kröger Tringolo  
3.413.469.1

**ORIENTADORES:**  
Dr. Néstor Mazzeo Beyhaut  
M.Sc. Juan Clemente

Departamento de Ecología y Evolución, CURE-Facultad de Ciencias,  
Universidad de la República

# Índice

1. Resumen.....	3
2. Introducción .....	5
2.1 Rol de ingenieros ecosistémicos en los lagos someros.....	5
2.2 Modelo de estudio: <i>Campsurus</i> .....	6
3. Preguntas y objetivos .....	7
4. Materiales y métodos .....	8
4.1 Área de estudio .....	8
4.2 Diseño de muestreo, colecta y análisis de muestras .....	9
4.3 Análisis de datos.....	10
5. Resultados .....	11
5.1 Medio abiótico.....	11
5.2 Comunidad de macroinvertebrados .....	13
5.3 Distribución temporal y espacial de <i>Campsurus violaceus</i> .....	16
5.4 Interacción en la distribución espacio temporal de <i>Campsurus</i> y la estructura de la comunidad de macroinvertebrados .....	18
6. Discusión .....	19
6.1 Distribución temporal .....	19
6.2 Distribución espacial .....	20
6.3 Interacciones entre <i>Campsurus</i> y macroinvertebrados .....	22
7. Conclusiones .....	24
8. Bibliografía .....	25
9. Agradecimientos.....	30
10. Anexo.....	31

## Resumen

En un ecosistema los organismos crean, modifican o mantienen el hábitat alterando la disponibilidad de recursos para otros organismos. Los ingenieros ecosistémicos son organismos que directa o indirectamente modulan la disponibilidad de recursos para otras especies, modificando atributos bióticos y abióticos del entorno. La bioturbación es uno de los mecanismos de control generados por los ingenieros ecosistémicos, es un proceso de movilización de los sedimentos a la columna de agua y de re-estructuración del propio sedimento, causada por los macroinvertebrados bentónicos u otros grupos de organismos. Este proceso modifica el intercambio de gases y nutrientes en la interface agua-sedimento, entre otras propiedades, generando una mayor heterogeneidad espacial del sustrato. Estos efectos promovidos por estos organismos (por ej. *C. violaceus*) pueden condicionar al resto de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos.

La presente pasantía analiza los patrones de distribución espacial de *C. violaceus*, intenta determinar qué factores abióticos condicionan su distribución espacial así como, analizar sus efectos sobre la riqueza, la composición y abundancia de la comunidad macrobentónica. El estudio se llevó a cabo en el complejo Laguna del Sauce (**34° 43' S, 55° 13' W**) en el Departamento de Maldonado- Uruguay, sistema que presenta una considerable abundancia de *C. violaceus* y amplios gradientes espaciales de tipo de sedimento.

Los resultados obtenidos muestran que la distribución espacial de *C. violaceus* no está condicionada por el tipo de sedimento ni por el contenido de materia orgánica. La heterogeneidad espacial del sistema (generada por plantas sumergidas) y la protección frente a los vientos dominantes parecen ser controles relevantes en la distribución espacial de *C. violaceus* en Laguna del Sauce.

La abundancia total y la estructura comunitaria (composición y abundancia relativa) de los macroinvertebrados bentónicos se relacionó de forma directa con la presencia de *C. violaceus* en el sistema. La oferta de materia orgánica parece no ser un control clave en la congruencia de los patrones espaciales observados. Los resultados podrían ser explicados por tres mecanismos causales:

1. *C.violacues* incrementa el volumen de sedimento potencialmente utilizable por macroinvertebrados, aumentando la abundancia por unidad de superficie.
2. Los pellets de *C.violaceus* son utilizados por parte de la comunidad de macroinvertebrados como fuente de alimento.
3. La presión de depredación sobre la comunidad de macroinvertebrados en el sedimento condiciona (o determina) la sobre posición de los patrones espaciales de *C.violaceus* y resto de los macroinvertebrados bentónicos.

Nuevos estudios de campo y aproximaciones experimentales podrán dilucidar si los mecanismos hipotetizados, actuando individual o colectivamente, explican o determinan los patrones espaciales aquí descritos.

## 2. Introducción

Las interacciones entre organismos son un factor determinante para la distribución y abundancia de las especies. Los organismos crean, modifican o mantienen el hábitat alterando tanto la disponibilidad de recursos para otros organismos como el ambiente físico (Jones & Gutiérrez, 2007). La interacción entre organismos basada en la modificación física del hábitat ha tenido un rol importante en el desarrollo de los mecanismos causales de los procesos de sucesión (Krebs, 2001).

Los ingenieros ecosistémicos son organismos que directa o indirectamente modulan la disponibilidad de recursos para otras especies causando cambios en los componentes bióticos o abióticos de un ecosistema (Jones & Gutiérrez, 2007). El impacto que causan estos organismos depende de la escala espacial y temporal de sus acciones; tiempo de vida de los organismos; densidad poblacional; distribución espacial (local y regional) de la población; durabilidad de las construcciones y efectos en ausencia del ingeniero; el número y tipo de flujo de recursos que son modulados por las construcciones; el número de otras especies que dependen de estos flujos, entre otros (Jones *et al.*, 1994).

### 2.1 Rol de ingenieros ecosistémicos en los lagos someros

Los sedimentos de los ecosistemas acuáticos están ampliamente reconocidos como reservorios de nutrientes, compuestos orgánicos y una amplia variedad de solutos. (Scheffer, 1998). Varios elementos no están directamente disponibles para la mayoría de los organismos acuáticos y su biodisponibilidad depende tanto de procesos biogeoquímicos como de la actividad microbiana que movilizan estos elementos. En este sentido, el flujo de los nutrientes en la interface agua-sedimento es el resultado de procesos microbianos como la amonificación, nitrificación, desnitrificación, metanogénesis, fosforilación oxidativa y sulfato reducción (Leal *et al.*, 2003). En pocas palabras, en los sistemas acuáticos los procesos ecológicos como mineralización y recirculación de nutrientes están regulados por las actividades microbianas en la interfase agua-sedimento. Los macroinvertebrados bentónicos interactúan con los organismos microbianos condicionando las transformaciones biogeoquímicas (Leal *et al.* 2007).

La bioturbación es un proceso asociado a los organismos bentónicos, en muchos casos catalogados como ingenieros ecosistémicos. Este proceso se caracteriza por la

movilización de los sedimentos hacia la columna de agua y la re-estructuración del propio sedimento. Este proceso promueve el transporte de oxígeno al sedimento, regula el ciclo de los nutrientes y provoca cambios en la composición de la comunidad bentónica (Moore, 2006). Resumiendo, los bioturbadores cambian las condiciones físicas y químicas del hábitat removiendo el sedimento y/o produciendo tubos y galerías que afectan el flujo de recursos (ej. oxígeno disuelto) y las condiciones redox para los micro-organismos presentes en el sedimento.

No todos los bioturbadores actúan de la misma manera, esto va a depender no solo del modo de acción, sino también de las características del sedimento, entre otros factores. La resuspensión de solutos y partículas, la ingestión, digestión y la liberación de productos excretados, así como los cambios en las características del sedimento causados por los macroinvertebrados bentónicos, se han señalado como procesos cruciales en la dinámica de nutrientes como nitrógeno, fósforo y carbono, y en la recuperación de nutrientes desde el sedimento a la columna de agua (Leal *et al.*, 2003). Estas modificaciones de la composición física, química y biológica del sedimento influyen directamente sobre la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos (Cuddington, 2007).

Los animales que mezclan los primeros centímetros del sedimento aumentan ligeramente las tasas de los procesos biogeoquímicos, liberando por ejemplo nitrógeno del sedimento sin modificar significativamente el consumo de oxígeno. En contraste, los animales que producen tubos y galerías estimulan la actividad microbiana aeróbica y la liberación de nitrógeno, permitiendo el desarrollo de una comunidad microbiana en varios centímetros de profundidad modificando drásticamente el consumo de oxígeno (Leal *et al.*, 2003, Leal *et al.*, 2005, Leal *et al.*, 2007).

## 2.2 Modelo de estudio: *C.violaceus*

Dentro de los muchos taxa presentes dentro de la comunidad de macroinvertebrados, el orden Ephemeroptera se caracteriza por presentar estadios de desarrollo asociados al ambiente acuático, específicamente al compartimento bentónico. Uno de estos casos es el género *Campsurus*. Este género presenta una amplia distribución en América del Sur (Domínguez *et al.*, 1995) y es ampliamente utilizado en los programas de monitoreo de los sistemas acuáticos debido a la diversidad de hábitats en los cuáles ha sido colectado

y la sensibilidad de algunas especies a disturbios ecológicos (Leal & Esteves, 2000), por ejemplo los impactos generados por el aporte excesivo de materia orgánica.

Las hembras del género *C. violaceus* no mudan en las últimas fases de su desarrollo, el período entre la emergencia del individuo alado y su muerte es apenas de unas horas y ovipone como subimago en el atardecer o en la noche (Dominguez *et al.*, 1995). El lapso que transcurre entre la fecundación y la ovoposición es muy corto (minutos) (Dominguez *et al.*, 1995). El macho emerge y realiza un vuelo nupcial donde experimenta una muda, fecunda a la hembra y muere sin posarse nunca. La hembra deposita los huevos en la superficie del agua, que luego de unos minutos estos se aglomeran formando uno o dos agrupamientos (Merritt *et al.*, 2008). Las ninfas de *C. violaceus* forman tubos y galerías en el sedimento, presentando una alta capacidad de bioturbación.

La producción de galerías y tubos por estos organismos favorecen la penetración de oxígeno disuelto más profundamente en los sedimentos creando un suministro continuo de oxígeno (Leal *et al.*, 2005). La influencia en las condiciones de óxido-reducción estimula la actividad de bacterias aeróbicas. Además, provocan una disminución de la concentración de metano en el sedimento, probablemente por la oxidación y la liberación de metano a la columna de agua (Leal *et al.*, 2007). También condicionan la movilización de amonio desde el sedimento a la columna de agua con una correlación positiva con el consumo de oxígeno en el sedimento (Leal *et al.*, 2003).

A pesar de su amplia distribución y rol ecológico, son muy limitados los antecedentes científicos que analicen el papel de estos bioturbadores en la estructura poblacional de los macroinvertebrados bentónicos. En el caso de Uruguay no existen publicaciones científicas sobre este tema a pesar de la gran abundancia que alcanzan en algunos sistemas, como por ejemplo Laguna del Sauce (Clemente, 2008). Precisamente, este es el objetivo central de la presente pasantía.

### 3. Objetivos y preguntas

En el presente trabajo se plantearon y se procuró contestar las siguientes preguntas:

1 ¿Cuál es el patrón espacial y temporal de *C. violaceus* en la Laguna del Sauce? ¿Qué factores ambientales influyen?

2. ¿*C. violaceus* condiciona la estructura de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos asociados?

### Objetivos

Analizar qué factores ambientales pueden condicionar la distribución espacial y temporal de *C. violaceus*.

Analizar la relación entre la distribución espacial de *C. violaceus* y la estructura del ensamble de macroinvertebrados bentónicos asociados.

## 4. Materiales y métodos

### 4.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Laguna del Sauce (34° 43' S, 55° 13' W) en el Departamento de Maldonado, Uruguay (Fig. 1). El complejo Laguna del Sauce está integrado por tres cuerpos de agua someros conectados: Laguna del Potrero (441 ha), Laguna de los Cisnes (205 ha) y Laguna del Sauce (4050 ha), formando un espejo de agua de 4.666 ha. Este sistema presenta una profundidad media de 4,5 m con máximos de 7m. Los principales tributarios son: arroyo Pan de Azúcar, arroyo Sauce, cañadas Pedregosa y Mallorquina (Rodríguez *et al.*, 2010).

De acuerdo a Mazzeo *et al.* (2010) la Laguna del Sauce se encuentra en proceso de eutrofización acelerada. Las respuestas del sistema son básicamente de dos tipos: floraciones microalgales o de cianobacterias y crecimiento no controlado de plantas sumergidas. A finales del siglo XIX y principios del siglo XX, la cuenca fue forestada con pinos con el fin de detener el movimiento de arena en el sector sur, actualmente en el norte de la cuenca la actividad forestal de *Eucalyptus* ha aumentado. La construcción de la represa en 1947 para el aterrizaje de hidroaviones aceleró el proceso de eutrofización debido a los efectos en el tiempo de residencia del agua y en la disminución de la tasa de pérdida del fitoplancton. Laguna del Sauce recibe aportes de nutrientes de diversos orígenes entre los que se destacan la ganadería, efluentes domésticos y el uso de fertilizantes en actividades agrícolas de la cuenca de drenaje. En el pasado existieron otras actividades como la práctica de piscicultura, especialmente de

pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) y bagre negro (*Rhamdia quelen*) que también pueden haber influido en el proceso de eutrofización.

#### 4.2 Diseño de muestreo, colecta y análisis de muestras

Los muestreos se realizaron en verano del 2003- invierno 2004 y verano e invierno del 2008. Para la selección de los sitios de muestreo se utilizó el método de cuadrículas regulares de Håkanson & Jansson (1983), tanto para calcular el número de cuadrículas como su ubicación espacial. El número de celdas calculadas (en función de información morfométrica) fue de 15, de distinta longitud de lado según cada laguna. Se localizaron las cuadrículas correspondientes para cada laguna utilizándose un SIG (ver anexo 1) a efectos de ubicar el centro de cada una de ellas. Posteriormente se agregó un punto de muestreo adicional dentro de la Laguna del Sauce que resultaba de interés analizar por su posición geográfica (punto S0), obteniéndose un total de 16 puntos de muestreo (Fig. 1). De acuerdo a un diseño estratificado, en el centro del cuadrante se colectaron 3 muestras al azar mediante buceo autónomo usando un corer de 95 cm<sup>2</sup> de área.

Para el lavado de las muestras se utilizó un tamiz de 500 μm. Una vez lavadas las muestras (total por época: 48) fueron fijadas con alcohol 70% para su posterior cuantificación e identificación mediante la utilización de lupas binoculares y claves taxonómicas (Heckman, 2006, Heckman, 2008, Lopretto, & Tell, 1995, Roldán Pérez, 1988). El material fue depositado en el Departamento de Ecología y Evolución CURE-Facultad de Ciencias.

Para el análisis granulométrico se tomaron alícuotas de aproximadamente 50g de peso seco que fueron tratadas con peróxido de hidrogeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) al 30% y ácido clorhídrico comercial (HCL) para eliminar la materia orgánica y carbonatos. Luego las muestras se pasaron a través de un conjunto de tamices (7) con diferentes poros de mallas de 4mm, 2mm, 1mm, 500μm, 250μm, 125μm y 63μm. Las clases de tamaño se presentaron y expresaron en porcentaje relativo de unidades Φ de acuerdo a Balsille & Tanner (1999) y Wang & Ke (1997), con  $\Phi = \log_2$  del tamaño del grano en mm. Finalmente, se calculó el índice de diversidad granulométrica de acuerdo a la fórmula de Simpson,  $1 - \lambda = \sum (P_i^2)$  donde pi es la proporción de cada tamaño de grano.

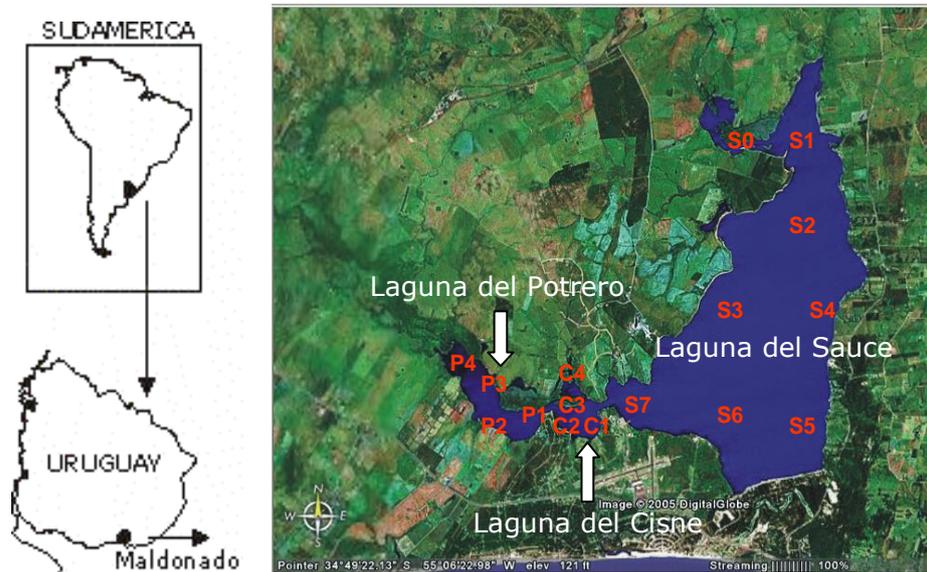


Fig. 1. Zonas de muestreo analizadas. (S0 – S7 Laguna del Sauce), (C1-C4 Laguna del Cisne) y (P1-P4 Laguna del Potrero)

El peso seco del sedimento se estimó mediante secado a 80 °C hasta peso constante. El contenido de materia orgánica del sedimento fue determinado por pérdida de peso por ignición a 550°C durante 2 horas (Heiri *et al.*, 2001)

#### 4.3 Análisis de datos

Los patrones espaciales fueron inicialmente explorados mediante análisis de agrupamiento, recurriendo a algoritmos como el de Bray-Curtis y el método de agrupamiento de promedios no ponderados (Legendre & Legendre, 1998).

En la presente pasantía se utilizó además análisis de correlación de Spearman para explorar relaciones entre atributos biológicos y abióticos, o relaciones entre patrones espaciales o temporales observados.

Las diferencias entre las estaciones de muestreo fueron estudiadas mediante análisis de varianza univariados (ANOVA) en el caso de atributos simples (por ejemplo abundancia). Cuando se constató el incumplimiento de los supuestos los datos fueron transformados mediante raíz cuadrada. Las diferencias entre las estaciones de muestreo en cuanto a la composición y abundancia del ensamble de macroinvertebrados bentónicos fue explorado mediante la técnica de ANOSIM, en este caso el algoritmo empleado fue el de Bray-Curtis (Legendre & Legendre, 1998).

Por último, la congruencia de los patrones espaciales del ensamble de macroinvertebrados versus *C. violacues* y la relación entre matrices biológicas y ambientales se analizaron mediante la prueba de Mantel (Legendre & Legendre, 1998). Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el software libre PAST.

## 5. Resultados

### 5.1 Medio abiótico

En el sistema Laguna del Sauce se observó que los sedimentos variaron entre arena gruesa, arena fina y limo-arcilla. Tanto las lagunas del Potrero como la del Sauce resultaron heterogéneas en cuanto al tipo de sedimento, esta última presentó dos gradientes espaciales importantes: uno de norte a sur con una notoria variación de arena gruesa a fina respectivamente, y el segundo desde zonas litorales a profundas (Fig. 2). Las zonas litorales presentan los mayores porcentajes de arena fina (88,4 - 90,1%) y mínimos de limo-arcilla (1,6%), como lo observado en las estaciones S4 y S5. En las zonas más profundas, en cambio, el porcentaje de fracciones más finas alcanza valores cercanos al 50% como lo registrado en la estación S7 (Fig. 2).

En la Laguna del Potrero se observó un claro gradiente espacial desde la desembocadura del arroyo Pan de Azúcar (estación P4) hacia la zona de conexión con Laguna del Cisne (estación P1). En el primer sector predominan las fracciones más gruesas y en el último el limo y la arcilla (Fig. 2).

Por el contrario en la Laguna del Cisne se registró una mayor homogeneidad espacial en cuanto al tipo de sedimento en todos los puntos de muestreo, sin embargo los sustratos presentaron una importante diversidad de tamaños de grano (Fig. 2C).

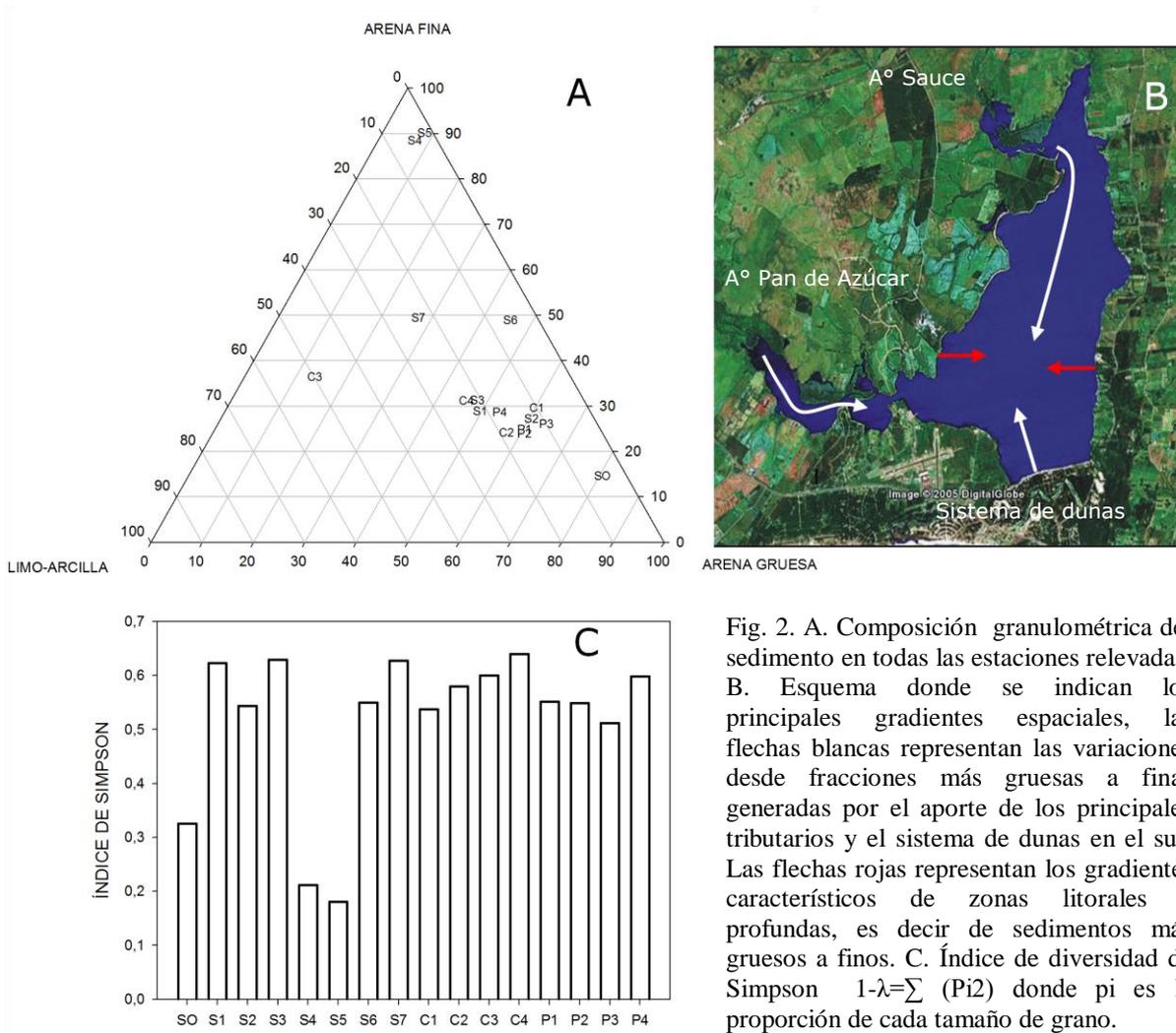


Fig. 2. A. Composición granulométrica del sedimento en todas las estaciones relevadas. B. Esquema donde se indican los principales gradientes espaciales, las flechas blancas representan las variaciones desde fracciones más gruesas a finas generadas por el aporte de los principales tributarios y el sistema de dunas en el sur. Las flechas rojas representan los gradientes característicos de zonas litorales a profundas, es decir de sedimentos más gruesos a finos. C. Índice de diversidad de Simpson  $1-\lambda=\sum (Pi^2)$  donde pi es la proporción de cada tamaño de grano.

Tabla 1. Contenido de materia orgánica (%) por estación de muestreo y época del año analizados.

Estación	Invierno	Verano	Promedio
SO	20,1	29,7	24,9
S1	8,9	12,6	10,7
S2	9,2	11,4	10,3
S3	5,9	9,6	7,7
S4	2,1	4,4	3,2
S5	2,3	1,3	1,8
S6	4,8	13,8	9,3
S7	6,5	3,8	5,1
C1	13,6	21,3	17,4
C2	26,5	18,2	22,3
C3	25,2	21,1	23,2
C4	22,8	27,7	25,2
P1	8,3	10,6	9,5
P2	14,6	14,9	14,8
P3	11,6	33,5	22,6
P4	3,4	14,8	9,1

Algunos sectores con el mayor porcentaje de arena gruesa también presentaron el mayor contenido de materia orgánica, por ejemplo en la estación S0 y P4 (31,1% y 15,4% respectivamente, durante el periodo estival). Además de los gradientes granulométricos, es importante resaltar que el sistema presenta grandes variaciones espaciales del contenido de materia orgánica (1,3 a 33,5%, Tabla 1)

## 5.2 Comunidad de macroinvertebrados

A nivel de clase la comunidad de macroinvertebrados del complejo Laguna del Sauce está conformada por insectos (Insecta), bivalvos (Bivalvia), camarones (Malacostraca), hirudíneos (Hirudinea), oligoquetos (Oligochaeta), y caracoles (Gasteropoda).

La clase Insecta está conformada por organismos del orden Ephemeroptera, pertenecientes a las familias Caenidae (*Caenis* spp.), Beatidae y Polymitarcidae. En esta última familia, se destaca por su abundancia y distribución en el sistema, *Campsurus violaceus*. Dentro del orden Diptera se colectaron las familias Ceratopogonidae, Chaoboridae (*Chaoborus* spp) y Chironomidae. Dentro de esta última familia, se registraron varios taxa, como por ejemplo *Polypedilum sp1*, *Genero B*, *Genero A sp 4*, *Decorus*, *Riparius*, *Dicrotandipes III*, *Ablasemya annulata*, *Pentaneura*, *Coelotanypus*, *Dajalmabatista pulcher*, *Dajalmabatista sp2* y *Larsia*.

La clase Bivalvia estuvo representada por *Diplodon parallelopipedon* (Unionida, Hyriidae), *Corbicula fluminea* (Veneroidea, Corbiculidae) y *Limnoperna fortunei*.

Dentro de la clase Malacostraca fueron colectados los siguientes taxa: *Palaemonetes argentinus* (Decapoda, Palaemonidea) e *Hyalella curvispina* (Amphipoda, Hyalellidea).

Dentro de la clase Gasterópoda se encontraron las familias Planorbidae e Hydrobiidae. Por último, se destaca la presencia de la clase Clitellata representada por la subclase Hirudinea y Oligochaeta.

La abundancia total promedio de macroinvertebrados colectados fue: 2083 (invierno 2003), 1111 (verano 2004), 4372 (verano 2008) y 2295 ind m<sup>-2</sup> (invierno 2008). De las 184 muestras analizadas sólo en 5 se constató la ausencia de macroinvertebrados, concretamente en las réplicas de S0 y S1 de invierno 2008, y en dos réplicas de S6 de verano del 2004. La estación que presentó mayor abundancia fue P4 (verano 2008), en

donde se registró el valor de 45279 ind m<sup>-2</sup> (Fig. 3). Las diferencias en el tiempo fueron estadísticamente significativas ( $F_{(3,188)}=3,15$ ,  $p<0,025$ ).

El patrón espacial de abundancia presentó cierta constancia entre las épocas analizadas excepto en invierno 2003. En este sentido, la variación espacial de las abundancias de verano 2004 y verano 2008, y entre este último e invierno del mismo año estuvieron correlacionados significativamente ( $r_s=0,34$ ,  $p<0,01$  y  $r_s=0,47$ ,  $p<0,01$ , respectivamente).

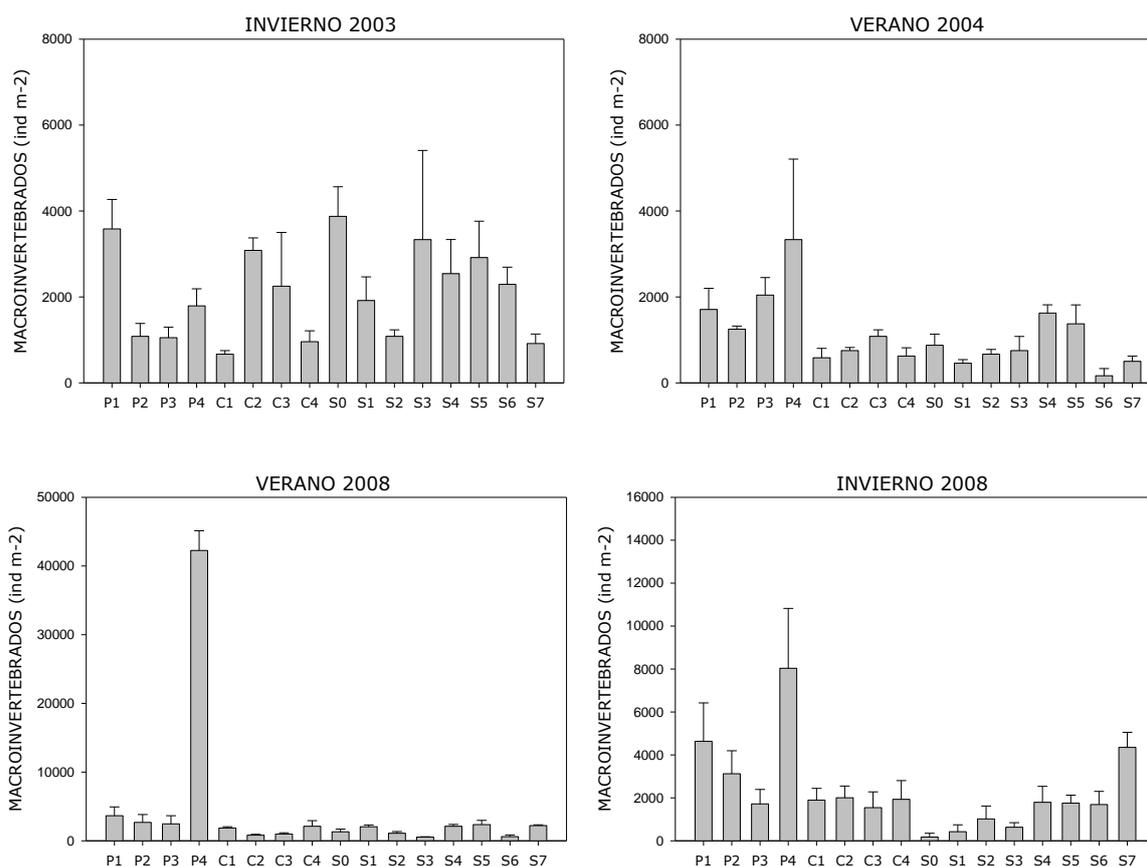


Fig. 3. Abundancia de macroinvertebrados para verano 2003, invierno 2004 y verano- invierno 2008. El gráfico indica valores medios y error estándar.

La distribución espacial de la riqueza (número de taxa) fue característica de cada época analizada no observándose correlación entre ninguno de los periodos considerados. La mayor riqueza de taxa fue de 10 en réplicas de la estación P4 (verano del 2008).

Se analizó la heterogeneidad espacial de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados (composición y abundancia) considerando todas las réplicas y los

promedios por estaciones de muestreo para invierno 2003, verano 2004 y verano-invierno 2008 (Fig. 4). En invierno de 2003 y verano de 2004, a pesar de la heterogeneidad que se observa en las réplicas, las diferencias en la composición y abundancia entre las estaciones de muestreo fueron significativas de acuerdo a la prueba de ANOSIM ( $R=0,53$ ,  $p<0,001$  para el 2003;  $R=0,45$ ,  $p<0,001$  para el 2004). El mismo patrón se repitió en el período verano-invierno 2008 ( $R=0,31$ ,  $p<0,001$  para verano;  $R=0,28$ ,  $p<0,001$  para invierno).

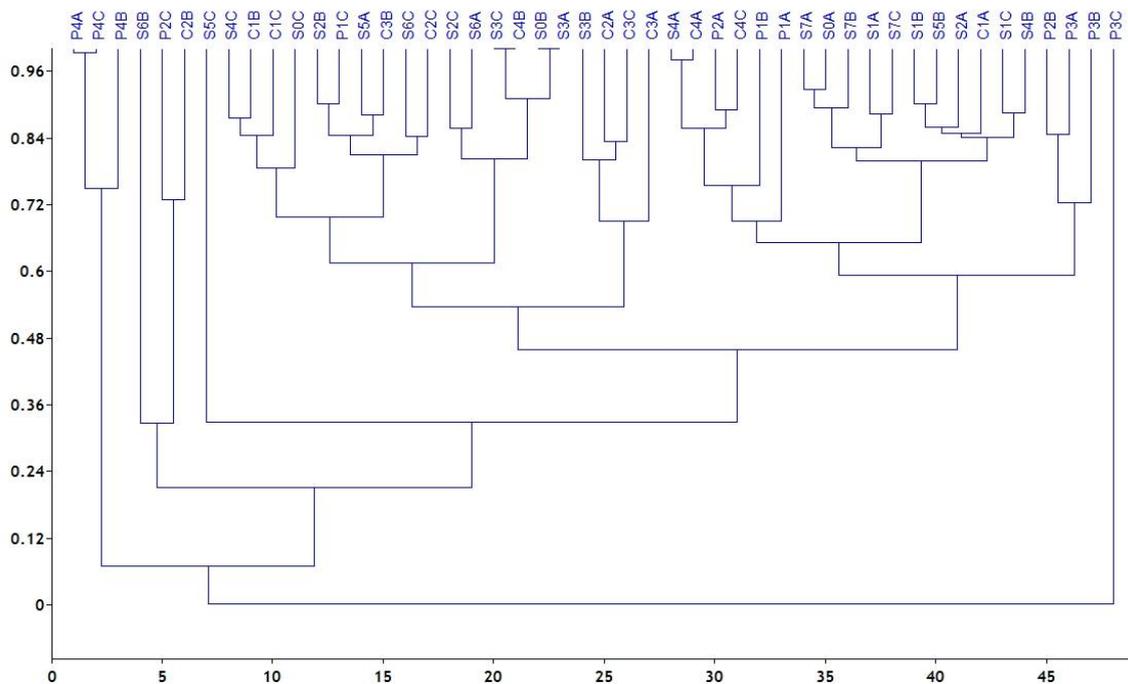


Fig. 4. Relaciones de similitud de las zonas de muestreos y réplicas analizadas durante el verano del 2008 en función de la composición y abundancia de macroinvertebrados bentónico (excluyendo *C. violaceus*). El algoritmo utilizado fue el de Bray-Curtis y se empleó promedios no ponderados para el agrupamiento. El coeficiente de correlación cofenética es 0.89.

De los cuatro períodos analizados solamente en el invierno 2003 se constató una relación estadísticamente significativa entre la abundancia total de macroinvertebrados y la granulometría del sedimento, concretamente una relación inversa entre el porcentaje limo-arcilla y la abundancia total ( $r_s = -0,43$ ,  $p < 0,01$ ). Un patrón inverso fue registrado en el invierno 2008 aunque la relación fue marginalmente significativa ( $r_s = 0,24$ ,  $p < 0,09$ ). Los sectores con mayor contenido de materia orgánica presentaron en algunos periodos una mayor abundancia de macroinvertebrados ( $r_s = 0,24$ ,  $p < 0,09$ , verano 2004), aunque estas relaciones nunca fueron estadísticamente significativas.

### 5.3 Distribución temporal y espacial de *C. violaceus*

Se encontraron ejemplares de *C. violaceus* en todos los períodos considerados, sin embargo estuvieron ausentes en varias estaciones de muestreo (Fig. 5). El rango de abundancia varió entre 0 - 14216 ind m<sup>-2</sup> (el valor máximo fue registrado en la réplica 1 de la estación P1 en invierno del 2008). Las estaciones que presentaron ausencia de *C. violaceus* en más de dos periodos fueron S1, S7 y P4 (Fig. 5).

En todos los periodos se encontraron diferencias significativas entre las estaciones de muestreo ( $F_{(15,32)} = 11,9$ ,  $p < 0,001$ ;  $F_{(15,32)} = 7,3$ ,  $p < 0,001$ ;  $F_{(15,32)} = 7,4$ ,  $p < 0,001$ ;  $F_{(15,32)} = 6,9$ ,  $p < 0,001$ ; invierno 2003, verano 2004, verano 2008 e invierno del mismo año, respectivamente).

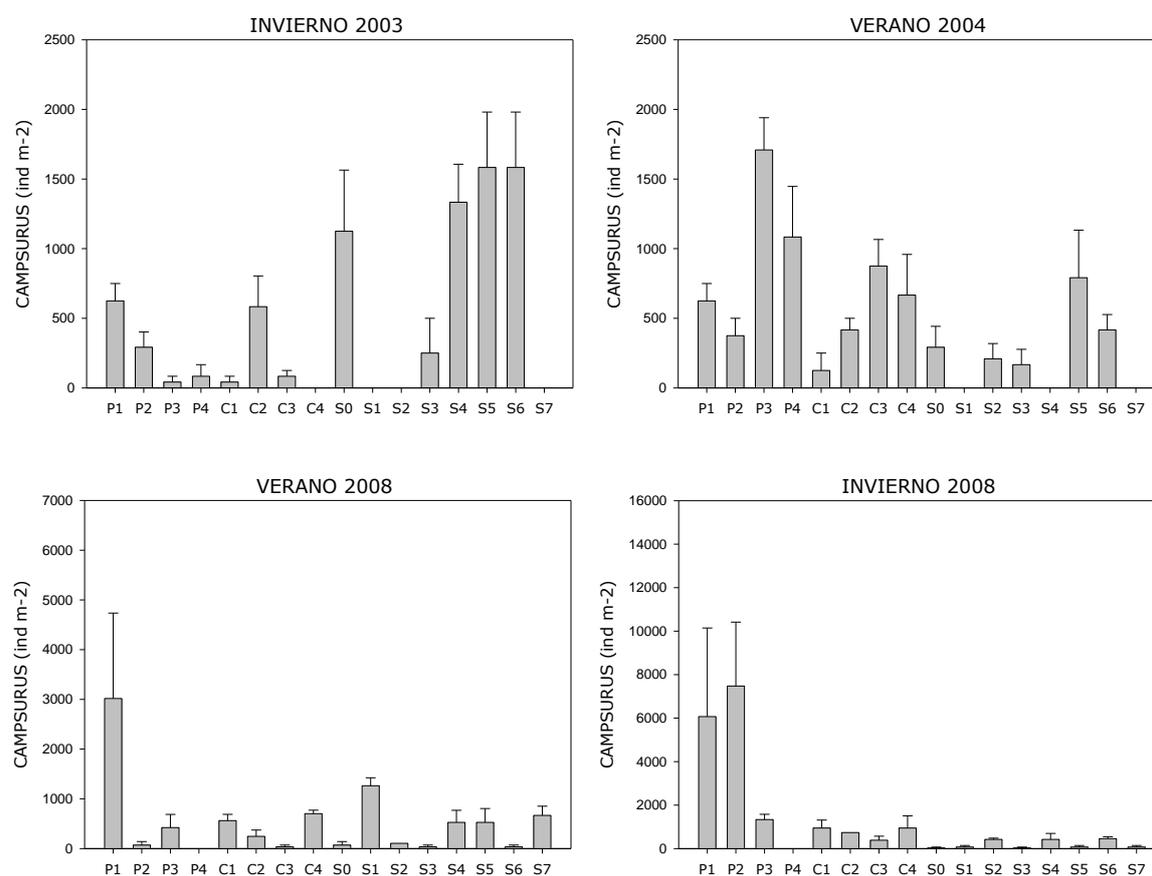


Fig. 5. Abundancia de *C. violaceus* para verano 2003, invierno 2004 y verano- invierno 2008. El gráfico indica valores medios y error estándar.

Diferencias significativas entre las lagunas fueron observadas en verano 2004 ( $F_{(2,24)} = 26,4$ ,  $p < 0,01$ ) e invierno 2008 ( $F_{(2,43)} = 44,6$ ,  $p < 0,001$ ), en ambas instancias la abundancia promedio de *C. violaceus* fue mayor en Potrero y Cisne que en el Sauce (Fig. 6). La distribución espacial de la abundancia de *C. violaceus* es poco constante en el tiempo, observándose solamente una relación significativa pero débil entre los inviernos estudiados ( $r_s = 0,30$ ,  $p < 0,05$ )

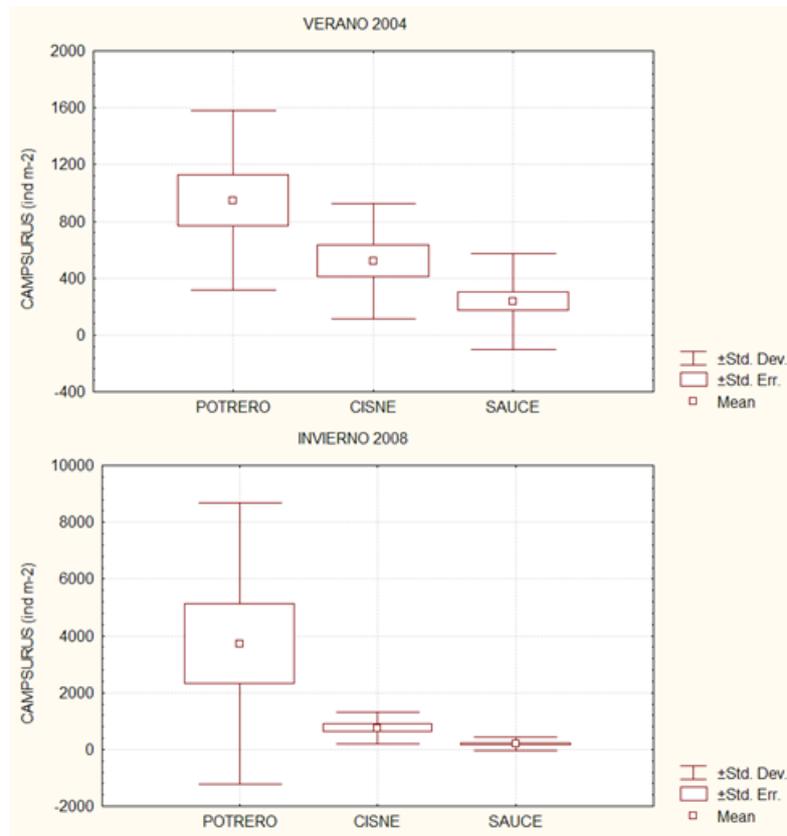


Fig. 6. Abundancia promedio de *C. violaceus* en Laguna del Sauce, Potrero y Cisne, respectivamente.

La distribución espacial de *C. violaceus* en algunos periodos se relaciono con el contenido de materia orgánica y la granulometría del sedimento. En dos periodos se observó una relación inversa con el porcentaje de las fracciones más finas del sedimento, en invierno del 2003 con el porcentaje de limo-arcilla ( $r_s = -0,70$ ,  $p < 0,001$ ) y en invierno de 2008 con el porcentaje de arena fina ( $r_s = -0,26$ ,  $p < 0,08$ ). Por último, en invierno del 2004 se registró una relación directa entre el contenido de materia orgánica y la abundancia de *C. violaceus* ( $r_s = 0,56$ ,  $p < 0,001$ ).

#### 5.4 Interacción en la distribución espacio-temporal de *C. violaceus* y la estructura de la comunidad de macroinvertebrados

El patrón espacial de abundancia para *C. violaceus* fue coincidente con parte del patrón espacial de la comunidad de macroinvertebrados en términos de composición y abundancia. Esta congruencia fue estadísticamente significativa (evaluada mediante prueba de Mantel) para los siguientes períodos: invierno-2003 y verano e invierno del 2008 ( $R=0,23$ ,  $p<0,05$ ,  $R=0,56$ ,  $p<0,01$ ,  $R=0,38$ ,  $p<0,01$ , respectivamente). Este grado de convergencia es mayor cuando se considera el promedio de las réplicas, sin embargo el análisis de las réplicas no modifica la relación observada (Fig. 7).

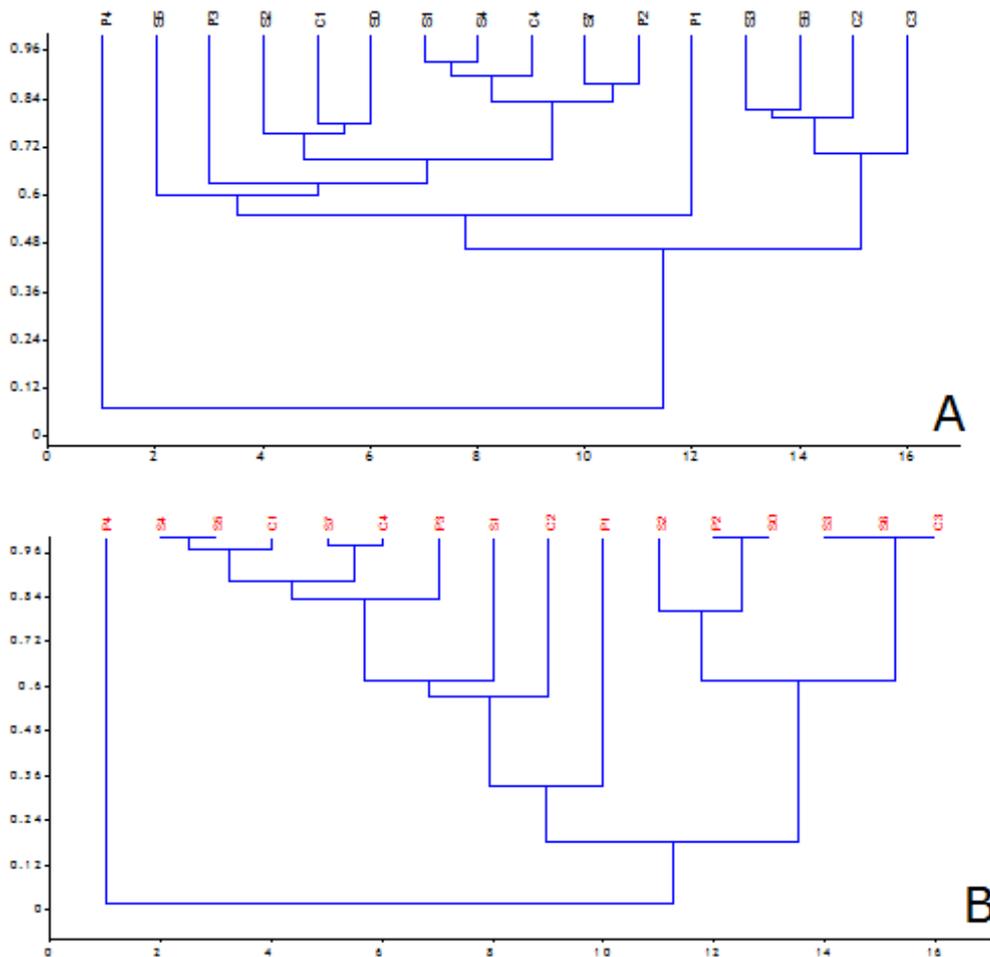


Fig. 7. Relaciones de similitud entre las estaciones analizadas durante el verano del 2008 en función de la composición y abundancia de macroinvertebrados bentónicos (A) y *C. violaceus* (B). El algoritmo utilizado fue el de Bray-Curtis y se empleó promedios no ponderados para el agrupamiento. La prueba de Mantel fue de  $R = 0,56$ ,  $p < 0,01$ .

La coincidencia de los patrones espaciales de *C. violaceus* y del resto de la comunidad de macroinvertebrados se vincula también a que una mayor abundancia del efemeróptero, en general, es coincidente con mayores abundancias totales del resto de los macroinvertebrados; relación registrada en todas las épocas del año estudiadas ( $r_s = 0,66$ ,  $p < 0,001$ ;  $r_s = 0,40$ ,  $p < 0,01$ ;  $r_s = 0,49$ ,  $p < 0,001$ ;  $r_s = 0,35$ ,  $p < 0,05$ ; invierno 2003, verano 2004, verano e invierno del 2008, respectivamente). Sin embargo, los sitios con mayor abundancia de *C. violaceus* y macroinvertebrados no presentan necesariamente una mayor riqueza en taxa.

## 6. Discusión

Las ninfas de *C. violaceus* en el sedimento del complejo Laguna del Sauce se encuentran presentes durante los meses fríos y cálidos, su distribución espacial se relaciona con diversos factores cuya importancia relativa no es posible dilucidar por el momento. Su presencia condiciona el ensamble de especies de la comunidad de macroinvertebrados en función de un conjunto de efectos indirectos que a continuación se analizan.

### 6.1 Distribución temporal

*C. violaceus* estuvo presente en todos los periodos muestreados y no se observaron diferencias significativas en su abundancia al considerar el conjunto de estaciones de muestreo y réplicas.

La distribución de tallas de *C. violaceus* medidos en invierno 2003 y verano del 2004 indican la presencia de varias cohortes (Clemente, 2004. datos no publicados), lo cual puede explicarse por un ciclo de vida largo (años) y un régimen univoltino, un ciclo de vida corto (meses) y un patrón multivoltino, o un ciclo de vida largo con un régimen multivoltino. La información disponible hasta el momento no permite establecer cual de estas opciones corresponde a la Laguna del Sauce.

Con respecto al ciclo de vida la literatura es escasa y de opiniones encontradas. Campbell *et al.* (1990) registró ciclos univoltinos para las especies de efemerópteros de Australia, por otro lado Ferreira (1990), Jackson & Sweeney (1995) y Salas & Dudgeon (2003) reportan ciclos de vida multivoltinos en regiones más cálidas. Una posible

explicación es que el voltinismo está condicionado por la temperatura, en regiones cálidas aumentan las tasas metabólicas favoreciendo un crecimiento continuo. A efectos de avanzar en este punto es imprescindible implementar trampas de emergencia en el sedimento de Laguna del Sauce o realizar el mismo muestreo mensualmente durante un año.

## 6.2 Distribución espacial

La distribución espacial de *C. violaceus* no parece estar controlada por el tipo de sedimento. En algunos de los periodos estudiados se constató una mayor abundancia en regiones donde predominan las fracciones más finas de sedimento, sin embargo este patrón no fue constante en todo el período analizado. Scott *et al.* (1959) observaron en sistemas subtropicales de USA (Florida) que los sedimentos arcillosos albergaban comunidades de organismos dominados por ninfas de efemerópteros, pero estos también fueron colectados en sedimentos arenosos, turba, así como se observaron la formación de tubos y galerías en madera en descomposición. Esto concuerda con los resultados expuestos en el presente estudio.

En uno de los períodos analizado se registró mayores abundancias en sitios con un mayor contenido de materia orgánica, sin embargo este patrón no fue constante en el tiempo. El rol trófico de *C. violaceus* ha sido incluido en la categoría de organismos depositívoros, alimentándose principalmente de restos orgánicos (Scott *et al.*, 1959). En este contexto, un mayor contenido de materia orgánica en el sedimento puede ser interpretado como una mayor disponibilidad de recursos alimenticios para *C. violaceus*

El complejo Laguna del Sauce presenta considerables gradientes espaciales en la estructura granulométrica del sedimento. En todos los sectores que reciben los aportes de los principales tributarios se constata el predominio de arena gruesa, por ejemplo en las estaciones S0, P4 y C4. Estas regiones, al mismo tiempo, registran los mayores contenidos de materia orgánica debido a la presencia de importantes humedales asociados a los tributarios (Rodríguez, 2006; Clemente, 2008). Estas características determinan un patrón muy particular de este sistema donde las regiones con sedimentos más finos no presentan un mayor contenido de materia orgánica como otros lagos estudiados (Håkanson & Hansson, 1983). Además, las estaciones con mayor concentración de materia orgánica (y también de nutrientes) en el sedimento no presentan déficits de oxígeno en la interfase agua-sedimento, probablemente debido a la

intensa mezcla que presenta este cuerpo de agua y a la ausencia de períodos de estratificación prolongados (Rodríguez, 2006; Clemente, 2008).

A pesar de que un género pueda tener especies con diferentes tolerancias a las concentraciones de oxígeno, es importante recordar que el género *C. violaceus* es un excelente indicador de aguas limpias con altas concentraciones de oxígeno disuelto (Zuñiga de Cardoso *et al.*, 1997). Este patrón es característico de las ninfas de efemerópteros en general, siendo consideradas como indicadores de buena calidad de agua, ya que las mismas habitan cuerpos de agua sin contaminantes, con altas concentraciones de oxígeno disuelto y bajo contenido de materia orgánica y nutrientes, es decir que habitan cuerpos de agua en condiciones de oligotrofia o mesotrofia (Ocon & Rodríguez Capítulo, 2004). Sin embargo, Graça *et al.* (2002) y Ocon & Rodríguez Capítulo (2004) establecen que pueden tolerar condiciones de eutrofia con altas concentraciones de nutrientes. Esto concuerda con nuestros resultados, ya que la Laguna de Sauce se encuentra en un proceso de eutrofización con altos contenidos de materia orgánica en el sedimento (Mazzeo *et al.*, 2010). Esta evidencia sugiere que la concentración de oxígeno en la interfase agua-sedimento presenta un rol más importante que el contenido de materia orgánica del sedimento en explicar la presencia y distribución de *C. violacues*

El análisis del patrón espacial de la abundancia de *C. violaceus* presenta, además, valores altos en estaciones protegidas de los vientos predominantes del cuadrante Este (por ejemplo S5, C1 y P1), estaciones cuya características granulométricas difieren sustancialmente. Una hipótesis alternativa (y complementaria) a considerar sustenta que las diferencias en las condiciones ambientales en el momento de la reproducción son claves para comprender la distribución espacial de *C. violaceus* La importancia de las condiciones meteorológicas en el período de la ovoposición presentaría un rol más destacado que la estructura del sedimento y la disponibilidad de recursos como la materia orgánica. Esta misma hipótesis también explicaría la ausencia de la constancia temporal de los patrones espaciales de *C.violaceus*.

Es probable que las regiones de Laguna del Sauce protegidos de los vientos del cuadrante Este y que presentan, por lo tanto, condiciones de mayor calma en su superficie favorezcan la reproducción en comparación con sitios de mayor oleaje. En otras palabras, las zonas más protegidas del sistema facilitan el cortejo, la fecundación y

por lo tanto determinan un mayor número de huevos fecundados que alcanzan el sedimento. El patrón espacial de *C. violaceus* en la planicie de inundación del río Paraná también sugiere una mayor abundancia en aguas más quietas de la planicie de inundación con relación al régimen más turbulento de los canales principales (Marchese & Ezcurra de Drago, 1992). No se conoce por el momento la capacidad de desplazamiento horizontal de la ninfa.

Cuando se comparan los promedios por subsistema, las mayores abundancias observadas en Laguna del Potrero, podría deberse a que presenta una mayor heterogeneidad espacial debido a la presencia de plantas acuáticas (Crisci, 2006). Las plantas acuáticas contribuyen sustancialmente a la producción primaria de los lagos, incrementando la diversidad de nichos y proporcionando refugio contra los depredadores, ya que los macroinvertebrados son una fuente principal de alimentos para peces (Diehl & Kornijów, 1998). Además, las plantas sirven como sustrato para la deposición de huevos. Las plantas no son consumidas directamente por *C. violaceus*, pero las raíces actúan como una red promoviendo la deposición de detritus, una fuente importante de alimento (de Melo *et al.*, 2002).

### 6.3 Interacciones entre *C. violaceus* y macroinvertebrados

Según Merrit & Cummins (1996) la distribución espacial de los macroinvertebrados resulta de la selección de hábitat por las especies acuáticas buscando un balance entre la disponibilidad de recursos, condiciones ambientales (sustrato, corrientes, entre otros) y riesgo de depredación. Sin embargo las variaciones físico-químicas y la polución pueden restringir la presencia de ciertos organismos como tricópteros, efemerópteros y cladóceros (Cain *et al.*, 1992, Greve *et al.*, 1998, Leslie *et al.*, 1999, Ocon & Rodrigues Capítulo, 2004).

Los resultados del presente trabajo indican una relación directa entre la abundancia de *C. violaceus* y la abundancia total de macroinvertebrados. Un aspecto interesante de dilucidar es identificar cuáles pueden ser las causas de esa congruencia espacial, es decir obedece a una respuesta similar frente a gradientes ambientales o es el resultado de interacciones entre *C. violaceus* y el resto de la comunidad. En cuanto al contenido de materia orgánica del sedimento, solamente en el invierno del 2004 se constató una mayor abundancia de *C. violaceus* en estaciones con mayor contenido de materia orgánica. En ninguno de los periodos estudiados se verificó relación (estadísticamente

significativa) entre el contenido de materia orgánica y la abundancia total del resto de macroinvertebrados. El contenido de materia orgánica del sedimento parece no jugar un papel clave en esta asociación, esto quiere decir que la congruencia espacial parece no estar condicionada por la oferta de recursos. La pregunta clave aquí es: ¿existe un mecanismo causal que explique esta relación?

Los resultados sugieren tres hipótesis de trabajo:

Hipótesis 1. *C. violaceus* incrementa el volumen de sedimento potencialmente utilizable por macroinvertebrados, aumentando la abundancia por unidad de superficie.

Hipótesis 2. Los pellets de *C. violaceus* son utilizados por parte de la comunidad de macroinvertebrados.

Hipótesis 3. La presión de depredación sobre la comunidad de macroinvertebrados en el sedimento condiciona (o determina) la sobreposición de los patrones espaciales de *C. violaceus* y los macroinvertebrados bentónicos.

Las dos primeras hipótesis pueden considerarse dentro del marco teórico de ingenieros ecosistémicos y la tercera en el contexto de interacciones tróficas directas o indirectas (competencia aparente).

*C. violaceus* es un organismo constructor de galerías en el sedimento, básicamente generadas durante el proceso de alimentación y consumo de materia orgánica. La construcción de las galerías provoca grandes modificaciones en las propiedades físico-químicas del sedimento, incrementando el intercambio de nutrientes con la columna de agua (Bechara, 1996; Leal *et al.*, 2003; Leal *et al.*, 2005, Leal *et al.*, 2007). Las galerías facilitan una mayor difusión del oxígeno en profundidad del sedimento, condicionando indirectamente una mayor abundancia de organismos cuando las estimaciones tienen en cuenta el área muestreada y no el volumen. La influencia de *C. violaceus* no se vincula exclusivamente a la cantidad de macroinvertebrados asociados sino también a la estructura del ensamble de la comunidad. Es posible que la actividad de *C. violaceus* actúe como facilitador para la colonización o establecimiento de ciertas especies.

La comunidad de peces de Laguna del Sauce presenta un stock muy importante (Mazzeo *et al.*, 2010), característico de un sistema eutrófico dominado por especies que se alimentan de plancton y macroinvertebrados bentónicos. La similitud entre la

variación espacial de la abundancia de *C. violaceus* y los macroinvertebrados puede responder exclusivamente a una variación espacial de la presión de depredación. La presión de depredación sobre *C. violaceus* y el resto de los macroinvertebrados puede generar una interacción trófica indirecta (competencia aparente) que condiciona en última instancia los patrones espaciales de abundancia similares.

Los mecanismos causales hipotetizados no necesariamente son excluyentes, por el contrario, pueden estar actuando simultáneamente. Una comprensión detallada de los mecanismos causales requiere de experimentos *in situ* y en laboratorio.

## 7. Conclusiones

- La distribución espacial de *C. violaceus* no es controlada principalmente por el tipo de sedimento.
- La heterogeneidad espacial del sistema (por ejemplo generada por plantas sumergidas) y la protección frente a los vientos dominantes parecen ser controles relevantes en la distribución espacial de *C. violaceus*.
- La presencia de *C. violaceus* condiciona una mayor abundancia de macroinvertebrados e influye en su estructura en términos de composición del ensamble. La oferta de materia orgánica (o disponibilidad de alimento) parece no ser un control clave en la congruencia de los patrones espaciales observados. Por el contrario, una mayor profundidad de colonización del sedimento y modificaciones en las características física-químicas del agua generadas por *C. violaceus* podrían ser los mecanismos causales de los patrones observados.

## Bibliografía

Balsille, J. H., & Tanner, W. F. (1999). Suite versus composite statistics. *Sediment Geology* 125: 225-234.

Bechara, J. (1996). The relative importance of water quality, sediment composition and floating vegetation in explaining the macrobenthic community structure of floodplain lakes (Paran River, Argentina). *Hydrobiologia* 333: 95-109.

Cain, D., Luoma, S., Carter, J., & Fend, S. (1992). Aquatic insects as bioindicators of trace element contamination in cobble-bottom rivers and streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2141-2154.

Campbell, I., Duncan, M., & Swadling, K. (1990). Life Histories of some Ephemeroptera from Victoria, Australia. Mayflies and Stoneflies. In: *Mayflies and stoneflies: life histories and biology*. Campbell. (ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp: 81-84.

Clemente, J. (2008). Distribución espacial de la riqueza, abundancia y biomasa de la familia Chironomidae (Diptera) en un sistema somero y eutrofico. Maestría en Ciencias Biológicas, subárea Ecología. PEDECIBA. Montevideo, Uruguay

Crisci, C. (2006). Principales factores que determinan el patrón espacial de la vegetación sumergida en Laguna del Potrero (Maldonado- Uruguay). Licenciatura en Ciencias Biológicas. UDELAR. Montevideo, Uruguay .

Cuddington, K. (2007). Ecosystem Engineering: utility, connection, and progress. In: *Ecosystem Engineering, Plants to Protist*. Theoretical Ecology Series. Cuddington, K., Byres, J. E., Wilson, William. G., Hastings, A. (eds.). Elsevier, San Diego, pp: 69-74.

de Melo, S., Takeda, A., & Monkolski, A. (2002). Seasonal dynamics of *Callibaetis willineri* (Ephemeroptera, Baetidae) associated with *Eichhornia azurea* (Pontedericeae) in Guaraná Lake of the Upper Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia* 470: 57-62.

Diehl, S. and R. Kornijow, (1998). Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates. In: *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Jeppesen, E., Sondergaard, M. Sondergaard, M. & Christoffersen K (eds) Springer, New York, pp: 24-46

- Dominguez, E., Hubbard, M., & Peters, W. (1995). Insecta Ephemeroptera. En: Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo III.
- Domínguez, E., Hubbard, M., & Peters, W. (eds). Ediciones Sur, La Plata. pp: 1069-1080.
- Ferreira, M. J.N. (1990). Estudo da fauna de Ephemeroptero do Córrego do Pedregulo-Pedregulo, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Riberão Preto.
- Graça, M., Rodrigues Capítulo, A., Ocon, C., & Gómez, N. (2002). In situ tests for water quality assessment: a case study in Pampean rivers. *Water Research* 36: 4033-4040.
- Greve, G., van der Geest, H., Stuijzand, S., Engels, S., & Kraak, M. (1998). Development of ecotoxicity test using laboratory reared larvae of the riverine caddisflies *Hydropsyche angustipennis* and *Cyrnus trimaculatus*. *Proceedings of Experimental Entomology* 9: 205 –210.
- Håkanson, L., & Hansson, M. (1983). Principles of Lake sedimentology. Springer-Verlag, Berlin. 316 pp.
- Heckman, C. W. (2006). Encyclopedia of South America Aquatic Insects: Odonata-Anisoptera. Illustrated keys to known Families, Genera, and Species in South America. Springer, Hamburg. 733 pp.
- Heckman, C. W. (2008). Encyclopedia of South American Aquatic insects: Odonata-Zigoptera. Illustrated keys to known Families, Genera, and Species in South America. Springer, Washington. 692 pp.
- Heiri, O., Lotter, A. F., & Lemcke, G. (2001). Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and compatibility of results. *Journal of Paleolimnology* 25: 101-110.
- Jackson, J., & Sweeney, B. (1995). Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. *Journal of the North American Benthological Society* 14 (1): 115-130.
- Jones, C., & Gutiérrez, J. L. (2007). On the purpose, meaning, and usage of the physical ecosystem engineering concept. In: *Ecosystem Engineers. Plant to Protist*. Cuddington,

K., Byers, J.E., Wilson, W.G., Hasting, A. (eds.) Theoretical Ecology Series. Elsevier, San Diego. pp: 3-24.

Jones, C., Lawton, J., & Shachk, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.

Krebs, C. (2001). Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. (5th edition) Benjamin Cummings, San Francisco.

Leal, J.J.F., & Esteves, F. (2000). Life cycle and production of *Campsurus notatus* (Ephemeroptera, Polymitarcyidae) in an Amazonian lake impacted by bauxite tailings (Pará, Brazil). *Hydrobiologia* 437: 91-99.

Leal, J.J.F., Esteves, F., Farjalla, V., & Enrich-Prast, A. (2003). Effect of *Campsurus notatus* on NH<sub>4</sub> DOC Fluxes, O<sub>2</sub> Uptake and Bacterioplankton Production in Experimental Microcosms with Sediment-Water Interface of an Amazonian Lake Impacted by Bauxite Tailings. *Hydrobiologia* 288: 167-178.

Leal, J.J.F., dos Santos, F., Esteves, F., Bozelli, R., & Figueiredo-Barros, M. (2007). The role of *Campsurus notatus* (Ephemeroptera: Polymitarcyidae) bioturbation and sediment quality on potential gas fluxes in a tropical lake. *Hydrobiologia* 586: 143–154.

Leal, J.J.F, Enrich-Prast, A., Esteves, F., Brozelli, R., & Farjalla, V. (2005). Influence of *Campsurus notatus* bioturbation on oxygen profile and uptake in sediments of an Amazonian lake impacted by bauxite tailings. *Hydrobiologia*. 4 162:557-574.

Legendre, P. & Legendre, L. (1998) Numerical Ecology. Elsevier Science B.V., Amsterdam.

Leslie, H., Pavluk, T., bij de Vaate, A., & Kraak, M. (1999). Triad assessment of the impact of chromium contamination on benthic macroinvertebrates in the Chusovaya river (Urals, Russia). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 37: 182 –189.

Lopretto, E. L., & Tell, G. (1995). Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodología para su estudio. (Vol. II). Ediciones Sur, La PLata. 1401 pp.

Marchese, M., & Ezcurra de Drago, I. (1992.). Benthos of the lotic environments in the middle Paraná River system: transverse zonation. *Hydrobiologia* 237: 1-13.

Mazzeo, N., García-Rodríguez, F., Rodríguez, A., Mendez, G., Iglesias, C., Inda, H., y otros. (2010). Estado trófico de Laguna del Sauce. En: Bases técnicas para el manejo integrado de Laguna del Sauce y cuenca asociada. Steffen. M, & Inda, H.(eds.) UDELAR-SARAS, Montevideo. 10 pp.

Merritt, R., & Cummins, R. (1996). An introduction to the aquatic insects of North America. (3rd edition.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque. 862 pp.

Merritt, R., Cummings, R., & Berg, M. (2008). An introduction to the aquatic insects of North America. (4 rd. edition). USA.: Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque. 1158 pp.

Moore, J. (2006). Animal ecosystem engineers in streams. *Bioscience* 56: 237-246.

Ocon, C. S., & Rodríguez Capítulo, A. (2004). Presence and abundance of Ephemeroptera and other sensitive macroinvertebrates in relation with habitat conditions in pampean streams (Buenos Aires, Argentina). *Archiv für Hydrobiologie* 159 (4): 473–487.

Rodríguez, A. (2006). Evolución del estado trófico de la Laguna del Sauce e importancia de la carga interna de nutrientes.. Maestría en Ciencias Ambientales, Universidad de la Republica. Montevideo, Uruguay.

Rodríguez, A., Méndez, G., Inda, H., Lagomarsino, J.J., & Manfred Steffen. (2010). Estado trófico de Laguna del Sauce. En: Bases técnicas para el manejo integrado de Laguna del Sauce y cuenca asociada. Steffen. M, & Inda, H.(eds.) UDELAR-SARAS, Montevideo. 10 pp.

Roldán Pérez, G. (1988). Guía para el estudio de macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia. Fondo para la Protección de Medio Ambiente " José Celestino Mutis". Antioquia, Colombia. 217 pp.

Salas, M., & Dudgeon, D. (2003). Life History, production dynamics and resource utilization of mayflies (Ephemeroptera) in two tropical Asian streams. *Freshwater Biology* 48: 485-499.

Scheffer, M. (1998) *Ecology of Shallow Lakes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

Scott, D., Berner, L., & Hirscht, A. (1959). The Nymph of mayfly genus *Tortopus* (Ephemeroptera: Polymitarcidea). *Annals of the Entomological Society of America* 52: 205-213.

Wang, X., & Ke, X. (1997). Grain size characteristics of the extant tidal flat sediments along the Jiangsu coast, China. *Sedimentary Geology* 112: 105-122.

Zuñiga de Cardoso, M., Rojas de Hernandez, A., & Mosquera de Aguilera, S. (1997). Biological Aspects of Ephemeroptera in rivers of southwestern Colombia (South America). P. Landolt, & M. Sartori (eds.) pp: 261-268. In: *Ephemeroptera & Plecoptera. Biology. Ecology and Systematics*. P. Landolt and M. Sartori (Eds). MTL Mauron Tinguely & Lachat S.A. Switzerland.

## Agradecimientos

Varias personas aportaron su ayuda con el único objetivo de que esta tesis se hiciera de la mejor manera posible; a todos ellos, mi más sincero agradecimiento.

Al Dr. Néstor Mazzeo Beyhaut por su orientación, capacitación y apoyo en todo momento.

A M.Sc. Juan Clemente por los datos aportados y guiarme en la corrección de la tesis.

A los integrantes del Laboratorio, por su calidez y compañerismo, que sin su ayuda los muestreos no serían posibles.

A mis amigas de facultad, por acompañarme en este camino y apoyarme en la carrera incondicionalmente.

A mi familia, por apoyarme y acompañarme siempre.

A todos, gracias.

## Anexo 1. Puntos de muestreo y ubicación.

<b>Punto</b>	<b>Ubicación</b>	<b>Latitud (S)</b>	<b>Longitud (W)</b>
S0	Lag. Sauce	34° 46´ 31"	55° 03´ 43"
S1	Lag. Sauce	34° 46´ 28"	55° 02´ 56"
S2	Lag. Sauce	34° 47´ 36"	55° 02´ 36"
S3	Lag. Sauce	34° 48´ 35"	55° 04´ 17"
S4	Lag. Sauce	34° 49´ 14"	55° 02´ 28"
S5	Lag. Sauce	34° 50´ 26"	55° 02´ 33"
S6	Lag. Sauce	34° 50´ 42"	55° 04´ 21"
S7	Lag. Sauce.	34° 50´ 24"	55° 06´ 28"
C1	Lag. Cisnes	34° 50´ 44"	55° 06´ 39"
C2	Lag. Cisnes	34° 50´ 45"	55° 07´ 12"
C3	Lag. Cisnes	34° 50´ 29"	55° 07´ 00"
C4	Lag. Cisnes	34° 50´ 06"	55° 07´ 09"
P1	Lag. Potrero	34° 50´ 32"	55° 07´ 38"
P2	Lag. Potrero	34° 50´ 32"	55° 07´ 38"
P3	Lag. Potrero	34° 49´ 51"	55° 08´ 53"
P4	Lag. Potrero	34° 49´ 32"	55° 09´ 22"