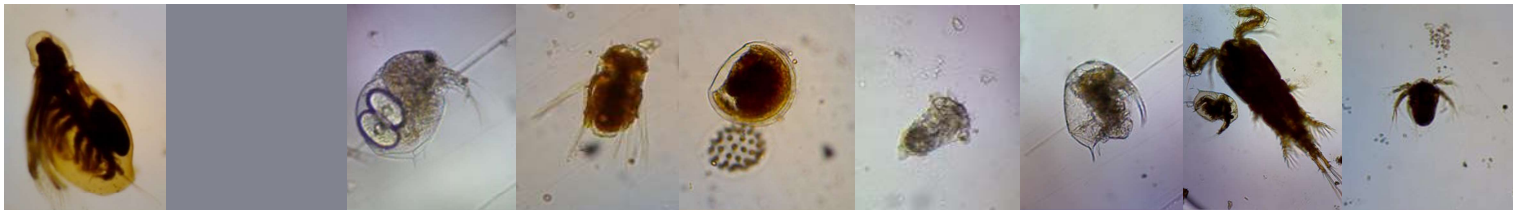




Distribución vertical del zooplancton durante ciclos diarios en el embalse Rincón del Bonete (Río Negro, Uruguay)



Carolina Ferrer

Tesis de grado

Licenciatura en Ciencias Biológicas

Profundización Ecología

Orientador: Dr. Daniel Fabián

Co-Orientador: Dr. Guillermo Chalar

2018

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	I
RESUMEN.....	II
INTRODUCCIÓN.....	1
HIPÓTESIS.....	3
OBJETIVOS.....	3
MATERIALES Y MÉTODOS.....	4
1) Área de estudio.....	4
2) Colecta de muestras en el campo.....	5
3) Análisis de laboratorio.....	6
RESULTADOS.....	8
DISCUSIÓN.....	20
CONCLUSIONES.....	24
BIBLIOGRAFÍA.....	25
ANEXO.....	33

AGRADECIMIENTOS

A Daniel Fabián por su constante apoyo y orientación, que hicieron posible la realización mi tesis.

A Guillermo Chalar por sus grandes aportes, su ayuda en los aspectos estadísticos y revisión de la presente tesis.

A Andrea Piccardo y Mauricio González-Piana, por sus valiosos aportes en este trabajo.

A Carmela Carballo por su gran ayuda en la identificación de los organismos.

A mis compañeros de laboratorio por su buena energía y consejos.

Y último pero principal, un gran agradecimiento a mi familia y amigos por su apoyo incondicional durante toda mi carrera.

RESUMEN

El presente trabajo fue realizado en enero 2015 en el embalse de Rincón del Bonete. Este sistema se identifica como eutrófico y polimíctico. Tuvo como objetivo estudiar la distribución vertical del zooplancton durante ciclos diarios para determinar la diversidad de especies y la biomasa. Esto se realizó mediante 3 ciclos diarios, con muestreos cada 5-6 h durante las horas de luz y en 3 profundidades (1 m, 10 m y 18 m) los días 27, 28 y 29 de enero. Se encontraron 23 especies que pertenecieron al Filo Rotifera, 7 al Suborden Cladocera, 3 a la Subclase Copepoda (1 calanoide y 2 ciclopoides) y 1 larva del Filo Mollusca. Del total de especies encontradas, 13 especies representaron el 70% de la biomasa total del zooplancton, de las cuales se destacan *Diaphanosoma fluviatile* que llega a representar el 45% y *Acanthocyclops robustus* y *Notodiaptomus incompositus* con el 20% de la biomasa cada una. La mayor biomasa de rotíferos se encontró en superficie y la de microcrustáceos en profundidades medias y fondo durante todo el estudio. El zooplancton se distribuye de forma heterogénea en la columna de agua. Si bien hay muchas hipótesis que plantean este comportamiento, en este estudio se observó que el fitoplancton, la materia orgánica y una temperatura cálida del agua son factores importantes para la posición de los rotíferos; y la evasión de depredadores junto con temperaturas más bajas del agua son factores que influyen en la posición de microcrustáceos. Por último, no se encontró un único factor que se destaque para explicar la distribución vertical del zooplancton, sino un conjunto de factores influenciados fundamentalmente por la estabilidad térmica del sistema.

INTRODUCCIÓN

Los embalses son ambientes dinámicos complejos, Margalef (1983) los define como un híbrido entre un río y un lago, donde las características horizontales y verticales típicas de estos sistemas se ven modificadas por una intermedia. Ésta progresiva alteración de las condiciones de un ambiente lótico para léntico, resulta en gradientes de penetración de la luz, temperatura del agua, oxígeno disuelto, tasas de sedimentación, gradientes en la turbulencia y concentración de nutrientes, que se ven con frecuencia modificados por las propias condiciones del sistema, así como por las actividades antrópicas (Infante, 1988; Karmakar *et al.*, 2011).

En estos sistemas la distribución y abundancia del zooplancton está influenciada por estas condiciones y, adicionalmente, por las interacciones bióticas como la depredación y la competencia (Vanni, 1987; Folt & Burns, 1999). Sin embargo es poco conocido cómo estas condiciones influyen sobre la dinámica vertical del zooplancton (Hynes, 1972; Fabián & Schinca, 1990).

Existen varias hipótesis que explican el comportamiento migratorio del zooplancton. Algunos autores consideran la luz como uno de los factores principales de las diferencias en la distribución vertical de los organismos (Hutchinson, 1967; Hart & Allanson, 1976). Otras hipótesis indican que la disponibilidad de alimento es lo que afecta la distribución vertical (Matsumura - Tundisi *et al.*, 1990). Hans - Bernd & Lampert (1981) y Levy (1990) plantean para explicar este comportamiento la evasión de depredadores, y su relación con el tamaño corporal (Brooks & Dodson, 1965) donde, el zooplancton grande migra hacia el hipolimnion durante el día dado su poder natatorio, para reducir la probabilidad de un ataque de sus depredadores. Durante la noche este zooplancton se alimenta en el epilimnion donde la temperatura es más alta y el alimento se considera que es más abundante (Lampert, 1986 y 1987, Wetzel, 2001; Reichwald *et al.*, 2004; Villabona - Gonzalez *et al.*, 2015). Otras hipótesis plantean que el zooplancton más pequeño llega a la superficie antes y sale más tarde que las formas más grandes, concordante con los niveles de luz y la interacción con los predadores (Hays, 1995; De Robertis *et al.*, 2000; Wetzel, 2001). También se explica por ventajas metabólicas (McLaren, 1974; Enright & Honegger, 1977; Lampert *et al.*, 1988) y beneficios demográficos (Ohman, 1990), al moverse a zonas de diferente temperatura.

Además el efecto combinado del clima lumínico, la temperatura, el oxígeno disuelto, la disponibilidad de alimento y la depredación, parasitismo y la hidrodinámica del sistema acuático, pueden ser los principales factores de fuerza en la estructuración vertical de esta comunidad (Freitas *et al.*, 2012; Wetzel, 2001, Wissel & Ramacharan, 2003).

En Uruguay existen más de 900 tajamares y represas (Conde *et al.*, 2002), de los cuales según la Comisión mundial de represas, más de 100 son consideradas grandes (WCD, 2000), y otros de menor tamaño están destinados solamente a la provisión de agua potable como Paso Severino y Aguas Corrientes en la cuenca del Río Santa Lucía o al riego como India Muerta en Rocha (Conde *et al.*, 2002). Sobre el Río Negro se encuentran 3 grandes embalses: Rincón del Bonete, Baygorria y Palmar, los cuales son empleados para generación de energía eléctrica, extracción de agua para potabilizar, pesca y recreación.

El embalse de Rincón del Bonete es un sistema eutrófico (De León, 2000; Chalar *et al.*, 2010, 2011 y 2014) que exhibe un comportamiento polimíctico, es decir puede estratificarse y mezclarse varias veces durante el año (Chalar *et al.*, 2012 y 2015). Los patrones de estratificación térmica y los procesos de mezcla en la columna de agua presentan gran influencia en la distribución vertical de los parámetros limnológicos (Agostinho & Gomes, 1997). En verano, en este sistema, se registran estratificaciones bien marcadas con gradientes de temperatura pequeños en donde el oxígeno disuelto tiende a disminuir con la profundidad, presentando valores mínimos durante el invierno (Chalar *et al.*, 2012 y 2015). Las variaciones del viento pueden aumentar o disminuir la profundidad del epilimnion, y esto afectar la comunidad de fitoplancton, que es sensible a cambios en la profundidad de la mezcla (López-López & Serna-Hernández, 1999).

Hasta el momento, la distribución vertical del zooplancton ha sido poco estudiada en la región y específicamente en embalses. Se destacan trabajos de Canzani & Varela (1984) en la laguna Briozzo, sobre ecología del zooplancton; Fabián & Schinca (1990) en el lago Ton-Ton, observando la influencia de la temperatura y el oxígeno disuelto en la distribución vertical de cladóceros. Por otro lado, Fabián (1993) que estudia la

dinámica de los crustáceos del plancton en el embalse del Cisne; Fabián & Cruz-Pizarro (1997) sobre variaciones espaciales y temporales del zooplancton en el lago Ton-Ton, y trabajos de Brugnoli *et al.* (2011) sobre la distribución vertical de larvas de *Limnoperna fortunei* (mejillón dorado) en el embalse Palmar (Río Negro).

En el embalse de Rincón del Bonete, se desconoce cómo actúan las diferentes variables físico-químicas sobre la dinámica vertical de la biomasa del zooplancton y riqueza de especies. Esto constituye uno de los vacíos de conocimiento que se intenta resolver en el presente trabajo.

HIPÓTESIS

Los distintos grupos del zooplancton se distribuirán heterogéneamente en la columna de agua de acuerdo a la estratificación térmica del embalse. Dado su limitada capacidad natatoria (baja movilidad) los rotíferos se encontrarán en estratos superficiales y los microcrustáceos, con mayor capacidad natatoria, pudiendo vencer dicha estratificación y ubicarse en estratos medio y fondo.

Resultados esperados

El zooplancton de mayor tamaño se podrá encontrar en los estratos más profundos del embalse dado su poder natatorio y para evitar depredadores visuales.

El zooplancton de menor tamaño se mantendrá en su mayoría en los estratos más superficiales debido a su escaso poder natatorio.

OBJETIVO

Determinar en un sistema eutrófico polimíctico durante el verano la distribución vertical del zooplancton durante ciclos diarios.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Identificar las especies del zooplancton presentes.
2. Estimar la biomasa del zooplancton a diferentes profundidades del embalse.
3. Relacionar el comportamiento del zooplancton con las variables bióticas y abióticas del sistema.

MATERIALES Y MÉTODOS

1) Área de estudio

La cuenca del Río Negro se comparte con la República Federativa de Brasil. Nace a 50 km de la frontera con Brasil en el Estado de Río grande del Sur, atravesando Uruguay en dirección E-W, contando con una extensión total de 70714 km² (Chalar *et al.*, 2011). En Uruguay el Río Negro es el principal curso de agua en el interior del país con una longitud de 810 km, que corre en dirección NE-SW. En el Río Negro se presentan contruidos 3 embalses en cadena Bonete, Baygorria y Palmar con fines de producción de energía eléctrica, pero actualmente son empleados para diferentes usos (riego, abastecimiento de agua para potabilización, pesquerías y actividades turísticas) (Chalar *et al.*, 2011). El primer embalse construido fue el de Bonete (32°49'S, 56°25'W) en el año 1945 y su área de cuenca es de 39541 km². El principal tributario de este embalse es el Río Tacuarembó, que drena el norte de la cuenca (16065 km²) (Figura 1).

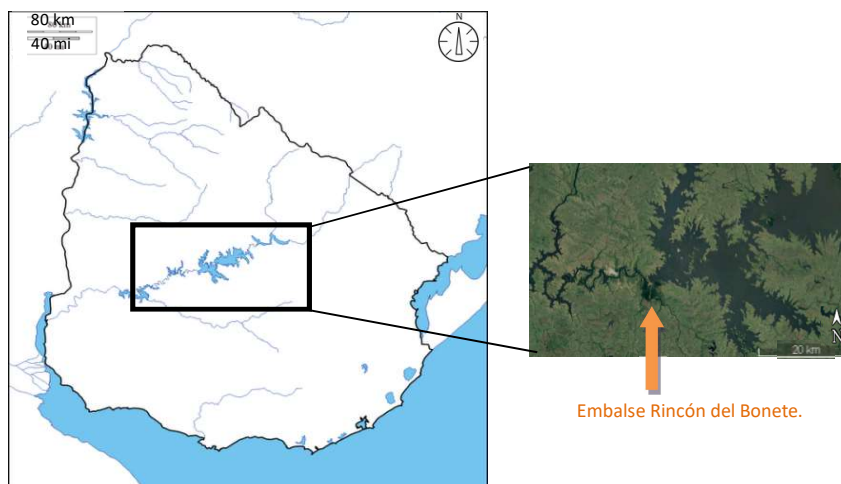


Figura 1. Ubicación del embalse Rincón del Bonete en el Río Negro, Uruguay. Latitud 32°49'54 S, Longitud 56°25'18 O.

2) Colecta de muestras en el campo

Se realizó el estudio durante 3 ciclos diarios, en los días 27, 28 y 29 de enero 2015, las muestras fueron tomadas del embalse de Rincón del Bonete, a 3 km de la presa, cada 5-6 h durante las horas de luz (7:00 h, 11:00 h, 16:00 h y 20:00 h). La estación presentó una profundidad de aproximadamente 20 m. No se realizaron muestreos nocturnos por falta de condiciones para navegar en la noche.

- **Parámetros físico-químicos**

Datos de viento fueron tomados de un anemómetro manual R. Fuess ubicado cerca del punto de muestreo en tierra.

En cada muestreo se realizaron perfiles verticales de la columna de agua, de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD), conductividad (K), pH y turbidez (TUR) con una sonda multiparámetro marca Horiba U53. Para la estimación de la clorofila *a* (Clo *a*) y ficocianina se utilizó una sonda mutiparámetro marca Turner designs C3, ambos pigmentos fueron expresados en unidades de fluorescencia relativa (UFR). La transparencia del agua se midió con disco de Secchi. Se midió el perfil de penetración de luz para determinar la profundidad de la zona eufótica al 1% de la luz superficial, con un fotorradiómetro Li-Cor. Mediante la transformación logarítmica de la radiación fotosintética activa (PAR) se determinaron los valores de coeficiente de atenuación de la luz (K_d). Se colectaron muestras de agua para el posterior análisis de Sólidos totales.

- **Zooplankton**

Para el análisis cualitativo las muestras de zooplankton se tomaron con una red de arrastre de 30 cm de diámetro y 68 μ m de apertura de malla en el centro del embalse. Para la toma de muestras del análisis cuantitativo se utilizó una trampa Schindler de 20 L. Se realizaron 2 réplicas de las muestras. Las tomas de muestras se realizaron a 3 profundidades, en una zona iluminada sub-superficial (1 m), en una zona media debajo de la zona eufótica (10 m) y en el fondo (18 m). Se filtró la muestra por una malla de 50 μ m, y se colocó en frascos de 250 mL, fijada con lugol.

3) Análisis de laboratorio

- **Zooplankton**

Para el análisis de la muestra cualitativa, se realizó la identificación de los organismos zooplanctónicos presentes utilizando un microscopio óptico Olympus BX40 y basándose en material bibliográfico taxonómico específico para la caracterización de las especies. Para la identificación de copépodos se utilizó la guía de Dussart & Defaye (1995), para los cladóceros las guías de Elmoor - Loureiro (1997) y Paggi (1995) y para la identificación de los rotíferos Koste (1978).

Posterior a la identificación se procedió al conteo de los organismos, para ello se utilizó un microscopio óptico con un objetivo a 10x. Se obtuvieron alícuotas de 2 mL con una pipeta y el recuento se efectuó utilizando cámaras de Sedgewick-Rafter de 2 mL. Antes de extraer cada alícuota para el conteo, se llevó la muestra a un volumen de 50 mL en un balón de 100 mL y se lo homogeneizó mediante agitación con pipeta. Luego de terminado el conteo de la alícuota, ésta fue devuelta a la muestra correspondiente (alícuotas con reposición). Se contaron entre 2 y 3 alícuotas hasta que se alcanzaron 30 individuos de las especies más frecuentes. En cuanto a los diferentes estadios de desarrollo de copépodos, las larvas nauplio fueron contabilizadas sin distinción taxonómica, los estadios de copepodito se contabilizaron junto con los adultos de cada especie.

Se determinó la concentración de sólidos totales en suspensión (STS), la materia orgánica en suspensión y el porcentaje de materia orgánica (MOS y %MO) a través de método gravimétrico.

Posteriormente de realizado el conteo, se procedió a realizar los cálculos de abundancia (ind L^{-1}) y estimación del biovolumen ($\text{mm}^3 \text{ L}^{-1}$). Para el cálculo de abundancias se utilizó:

$$A = (a_1 + a_2 + \dots + a_n) V_m / [(v_1 + v_2 + \dots + v_n) V_f]$$

donde a_1 , a_2 , a_n es el número de organismos contados en cada alícuota (en caso de tomar más de una), V_m el volumen al que se llevó la muestra (50 mL), v_1 , v_2 , v_n el

volumen de las alícuotas (2 mL cada una) y V_f el volumen de agua filtrada del medio (20 L).

Para la estimación de biomasa a través del biovolumen se obtuvo la medida de cada organismo, a través de la toma de fotografías y la utilización del programa ImageJ. Este programa ajusta a los organismos a una elipse de revolución cuyo diámetro mayor corresponde a la mayor longitud entre dos puntos extremos y el diámetro menor a la mayor perpendicular al diámetro mayor entre dos extremos opuestos mediante la expresión:

$$V = (d^2 \cdot D \cdot \pi) / 6$$

En donde: V = volumen (mm^3); d = diámetro menor (mm) y D = diámetro mayor (mm).

El volumen individual (mm^3), multiplicado por el número total de organismos de esa especie (org L^{-1}) da una estimación de la biomasa expresada como biovolumen ($\text{mm}^3 \text{ L}^{-1}$) (Gilabert, 2001).

Análisis estadísticos

Para los análisis estadísticos se utilizó el programa STATISTICA versión 10. Se estandarizaron los datos restando la media de la muestra de cada valor y dividiéndolo por la desviación estándar de la muestra. Se realizó test de correlaciones entre las variables abióticas y bióticas, las variables se consideraron significativamente correlacionadas con nivel $p \leq 0,05$. Se testeó normalidad para las diferentes variables mediante test de Chi cuadrado y Kolgoromov Smirnov. Se realizaron ANOVAS de una vía (Sigma-restricted parameterization) y test multivariados de significancia (Wilks) para observar si existieron diferencias significativas de los datos ($p \leq 0,05$) entre los días, profundidades y horas. Se realizó un Análisis de Componentes Principales y de clasificación (ACPC) para observar el nivel de asociación entre el componente biótico y abiótico, previo al análisis se estandarizaron los datos como se menciona anteriormente.

RESULTADOS

Durante el período de muestreo, se registraron velocidades de viento que oscilaron entre 0,00 m/s y 4,11 m/s (tabla 1). Los mayores valores fueron registrados durante el segundo día con un máximo de 4,11 m/s en la mañana, durante este día se registraron lluvias. El día 3 registró la menor velocidad de viento con un mínimo de 0,00 m/s.

Tabla 1. Régimen de viento (v) durante los días y horas de muestreo.

Día 1		Día 2		Día 3	
Hora	v (m/s)	Hora	v (m/s)	Hora	v (m/s)
9 a 11	0,25	7 a 8	2,00	7 a 8	0,55
11 a 13	2,70	8 a 11	4,11	8 a 11	1,60
13 a 16	2,22	11 a 13	3,47	11 a 13	1,40
16 a 18	0,81	13 a 16	2,02	13 a 16	2,14
18 a 20	1,05	16 a 17	1,89	16 a 17	0,00
20 a 21	1,17	17 a 19	1,74	17 a 19	1,33
		19 a 21	3,10	19 a 21	0,69

Se registraron los valores de temperatura con un promedio total de $26,3 \pm 2,5$ °C, encontrándose diferencias significativas entre días, profundidades y horas ($F= 30,93$; $p \leq 0,05$) donde se observaron temperaturas mayores en superficie y menores en el fondo ($28,03 \pm 0,25$ °C y $21,98 \pm 3,37$ °C) (tabla 1, anexo). El OD registró valores mayores en superficie ($8,31 \pm 0,41$ mg/L) (tabla 1, anexo) y los menores en el fondo ($5,07 \pm 0,10$ mg/L) (tabla 2, anexo) con diferencias significativas al igual que la temperatura ($F= 24,05$; $p \leq 0,05$). Tanto los valores de pH como los de conductividad fueron mayores en superficie que en fondo (tabla 1, 2 y 3, anexo), presentando diferencias significativas entre días, profundidades y horas (pH: $F= 46,463$; $p \leq 0,05$, K: $F= 46,87$; $p \leq 0,05$). La turbidez del agua presentó valores mayores en superficie (tabla 2, anexo), sin diferencias significativas entre días, profundidades y horas. Los sólidos totales en suspensión variaron entre 3,20 mg/L y 12,18 mg/L (tabla 1, 2 y 3, anexo) durante el período de estudio, registrándose diferencias significativas para los días, profundidades y horas ($F= 135,22$; $p \leq 0,05$). La materia orgánica (MO) y el porcentaje de materia orgánica (%MO) osciló entre 1,20 y 9,02 mg/L y entre 31,58% y 76,06% - respectivamente, presentando diferencias significativas (MO: $F= 133212$; $p \leq 0,05$ y MO%: $F= 111,34$; $p \leq 0,05$) entre días, profundidades y horas.

El tiempo de residencia del agua (tabla 2) en el embalse osciló entre 142.5 días y 191.5 días, durante todo el muestreo. Y el caudal de ingreso se mantuvo estable entre 84.5 Hm³/día y 103 Hm³/día (tabla 2).

Tabla 2 Tiempo de residencia del agua (días) y caudal de ingreso (Hm³/día) para los 3 días de muestreo.

Días	Tiempo de residencia (días)	Caudal de ingreso (Hm ³ /día)
1	142.5	98.9
2	163.4	103.0
3	191.5	84.5

En la tabla 3 se observaron los valores de Disco de Secchi (DS) y coeficiente de atenuación de la luz (kd). El valor de DS mayor se obtuvo en el día 3 a las 7 h con un valor de 1,2 m de DS con un kd de 1,9 y el valor mayor de kd fue de 2,18 m⁻¹ en el día 1 a las 7 h con un DS de 0,8. Los valores observados indican que la zona fótica en el embalse de Rincón del Bonete se encuentra entre 1,5 m y 2 m (La faltante de datos se debió a la rotura del fotorradiómetro).

Tabla 3. Coeficiente de atenuación de la luz (kd) y Profundidad de Disco de Secchi (DS) para los diferentes días y horas de muestreo.

	Hora	kd (m ⁻¹)	DS (m)
Día 1	7	2,18	0,8
	11	1,77	0,9
	16	2,16	0,9
	20		0,55
Día 2	7	2,03	
	11	2,03	0,8
	16	2,04	
	20		
Día 3	7	1,9	1,2
	11		1
	16		1
	20		1

La mayor biomasa fitoplanctónica y de cianobacterias expresada como clorofila *a* y ficocianina respectivamente, para los 3 días muestreados se ubicó en superficie (figura 2). Se encontraron diferencias significativas entre los días muestreados, las profundidades y las horas (F=62,89; p ≤ 0,05).

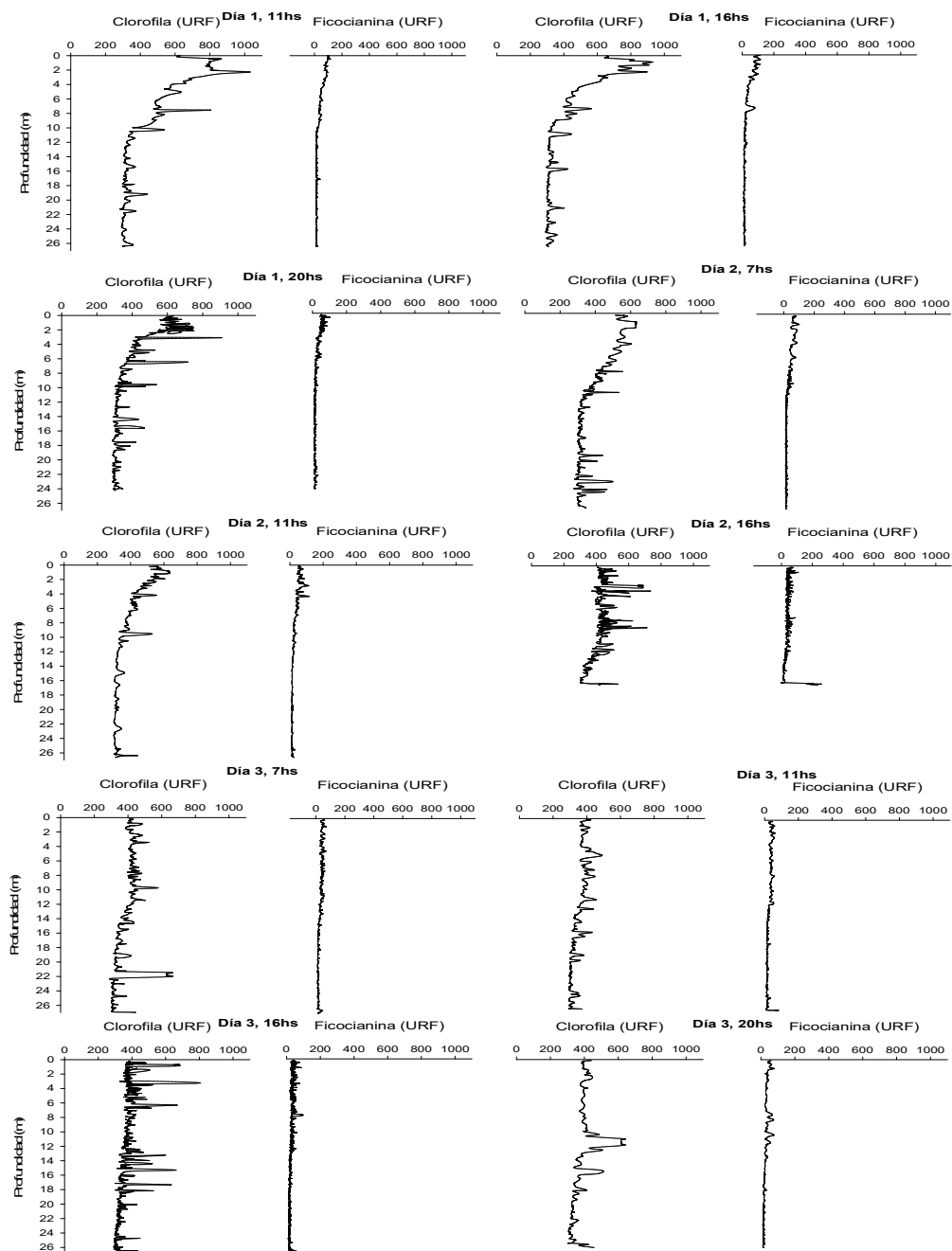


Figura 2. Perfiles de clorofila a (UFR) y ficocianina (UFR) para los 3 ciclos diarios en las diferentes horas en el embalse Rincón del Bonete.

La comunidad zooplanctónica estuvo representada por 34 taxones, 23 correspondieron al Filo Rotifera, 7 al Suborden Cladocera, 3 a la Subclase Copepoda (1 calanoide y 2 ciclopoides) y 1 larva del Filo Mollusca (tabla 4).

Tabla 4. Composición del zooplancton en el embalse Rincón del Bonete.

Grupo taxonómico	Especie
Rotifera	<i>Brachionus angularis</i> (Gosse, 1851)
	<i>B. calyciforus</i> (Pallas, 1766)
	<i>B. caudatus</i> (Barrois & Daday, 1894)
	<i>B. havanaensis</i> (Rousselet, 1911)
	<i>Conochilus coenobasis</i> (Skorikov, 1914)
	<i>C. unicornis</i> (Ehrenberg, 1835)
	<i>Euchlanis dilatata</i> (Ehrenberg, 1832)
	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)
	<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)
	<i>Keratella americana</i> (Carlin , 1943)
	<i>K. cochlearis</i> (Gosse, 1851)
	<i>K. lenzi</i> (Hauer, 1953)
	<i>K. tropica</i> (Apstein, 1907)
	<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1815)
	<i>L. luna</i> (Muller, 1776)
	<i>Lecane</i> sp. (+ chico)
	<i>Lecane</i> sp. (otro)
	<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)
	<i>Polyarthra vulgaris</i> (Carlin , 1943)
	<i>Pompholyx</i> sp.
	<i>Synchaeta stylata</i> (Wierzejski, 1893)
	<i>Trinchocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)
	<i>Trinchocerca</i> sp.
Cladocera	<i>Bosmina hagmanni</i> (Stingelin, 1904)
	<i>B. huaronensis</i> (Delachaux, 1918)
	<i>B. longirostris</i> (O.F. Müller 1785)
	<i>Bosminopsis deitersi</i> (Richard, 1895)
	<i>Ceriodaphnia cornuta</i> (Sars, 1886)
	<i>Diaphanosoma fluviatile</i> (Hansen, 1899)
	<i>Moina minuta</i> (Hansen, 1899)
Copepoda	<i>Acanthocyclops robustus</i> (G.O.Sars, 1863)
	<i>Notodiaptomus incompositus</i> (Brian, 1925)
	<i>Tropocyclops prasinus meridionalis</i> (Kiefer, 1931)
Mollusca	Larva de <i>Limnoperna fortunei</i> (Dunker, 1857)

En el primer muestreo (figura 3 A) a las 7 y 11 h se observó una marcada estratificación térmica a partir de los 10 m, este mismo patrón se apreció en el perfil de OD. Coincidente con la estratificación térmica la mayor biomasa del zooplancton total se ubicó en el estrato intermedio concordante con el inicio de la termoclina y oxiclina de la columna de agua. En cambio a la hora 20 se observó una ruptura de este patrón de estratificación, reflejado en una mayor distribución del zooplancton en profundidad, reflejando diferencias significativas en los días, profundidades y horas ($F=2,81$; $p=<0,05$). En cambio, en el día 2 (figura 3 B) se observó una pérdida de estratificación térmica, entre los muestreos de las 11 h y 16 h coincidiendo con una distribución del zooplancton aparentemente homogénea en la columna de agua, sin embargo a las 20 h, se volvió a formar la termoclina y el zooplancton se ubica en el estrato medio concordante con dicha estratificación. Cabe señalar que los muestreos de las 11 h y 16 h se realizaron bajo condiciones meteorológicas de viento y lluvias fuertes. En el último día de muestreo post-tormenta (figura 3 C), no se observó ningún patrón de estratificación con respecto a la temperatura en la columna de agua, lo que produjo que el embalse se encontrara mezclado. Aquí se observó que la mayor parte de la biomasa del zooplancton se encontró en el fondo durante el muestreo, exceptuando a las 20 h, donde la mayor concentración de la biomasa se ubicó en el estrato intermedio.

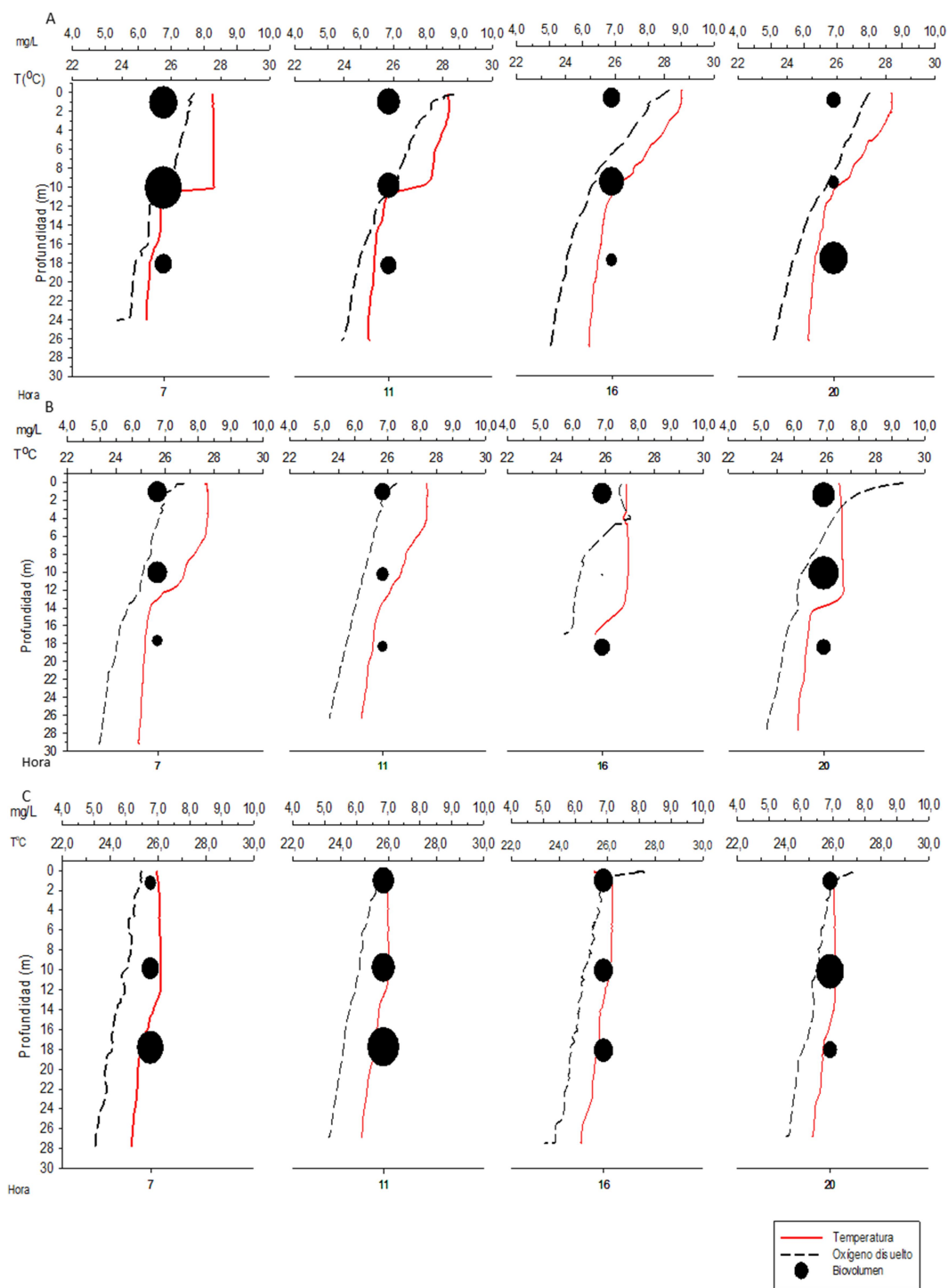


Figura 3. Biovolumen total de zooplancton ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$) (● $11,5 \text{ mm}^3 \text{L}^{-1}$) en los días 1, 2 y 3 (A, B, y C respectivamente), con temperatura (T) y oxígeno disuelto (OD) correspondiente a la hora de la toma de la muestra a diferentes profundidades

En cuanto a la biomasa de cada grupo taxonómico durante los 3 días estudiados, se pudo observar que los Rotíferos (figura 4 A) se concentraron en su mayoría en los estratos superficiales y medios de la columna de agua, encontrándose correlaciones significativas con la T ($r=0,42$; $p \leq 0,05$), OD ($r=0,49$; $p=,000$), pH ($r=0,51$; $p \leq 0,05$) y Clo α ($r= 0,34$; $p \leq 0,05$), SST ($r=0,52$; $p \leq 0,05$), MO ($r= 0,57$; $p \leq 0,05$) y %MO ($r= 0,50$ $p \leq 0,05$). En cambio la mayor biomasa de cladóceros (figura 4 B) se encontró en su mayoría en los estratos medios y en el fondo. Con correlaciones significativas para las variables de temperatura ($r=-0,30$; $p \leq 0,05$), OD ($r=-0,30$; $p \leq 0,05$) y pH ($r=-0,29$; $p \leq 0,05$). Por otro lado, los copépodos (figura 4 C) en el primer día se ubicaron en superficie y medio de la columna de agua, exceptuando a las 20 h que se encontró en el estrato más profundo. Para el día 2 y 3, la biomasa se observó igualmente distribuida en toda la columna de agua, con excepción del día 3 a las 20 h que se situó en el medio. Se encontraron correlaciones significativas con la conductividad ($r=0,33$; $p \leq 0,05$).

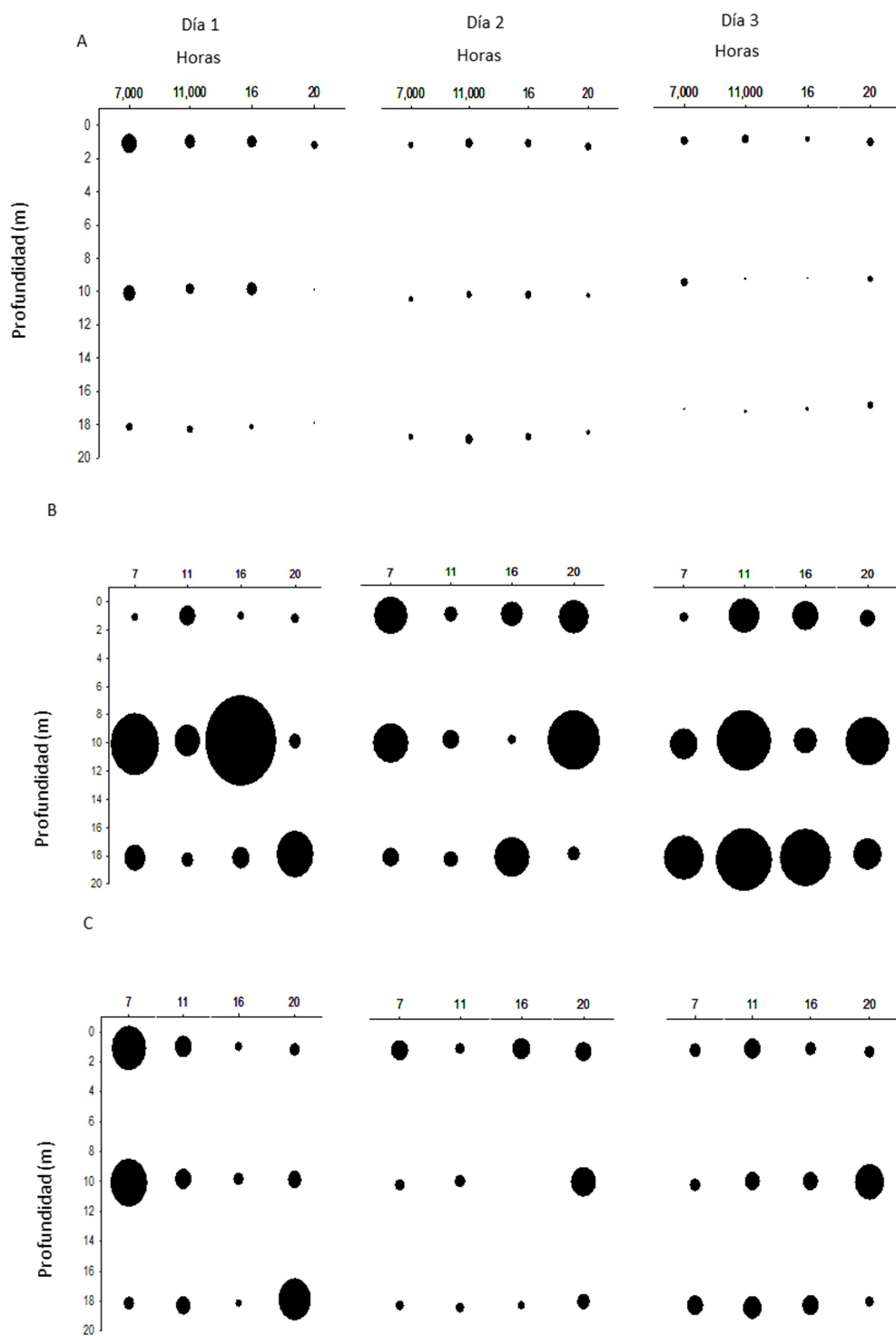


Figura 4. Biovolumen de los diferentes grupos taxonómicos (● 8,5 mm³ L⁻¹) A) Rotifera, B) Cladocera y C) Copepoda medido en mm³ L⁻¹ en las diferentes profundidades y horas, para los días 1, 2 y 3.

En cuanto a las principales especies que representaron el 70% de la biomasa total (figura 5), se observó que los rotíferos, en particular *Euchlanis dilatata*, *Synchaeta stylata* y *Keratella cochlearis* se ubicaron preferencialmente en el estrato más superficial con porcentajes entre 20 y 30% de la biomasa total (figura 5 A, B y C). En cambio los cladóceros, se ubicaron principalmente en los estratos más profundos, con la excepción de *Ceriodaphnia cornuta* que se ubicó preferentemente en superficie (figura 5 D y E). Cabe señalar que *Diaphanosoma fluviatile* fue la especie que presentó mayor amplitud de distribución y la que presentó mayor biomasa en comparación a rotíferos y copépodos, llegando a representar el 45% de la biomasa total del zooplancton (figura 5 D). Por otro lado, los copépodos se vieron representados por 2 especies *Notodiaptomus incompositus* y *Acanthocyclops robustus*, la primera se ubicó principalmente en el fondo con porcentajes que alcanzaron el 20% de la biomasa total (figura 5 F), y la segunda en los estratos de superficie y medio alcanzando porcentajes similares a *N. incompositus* (figura 5 G).

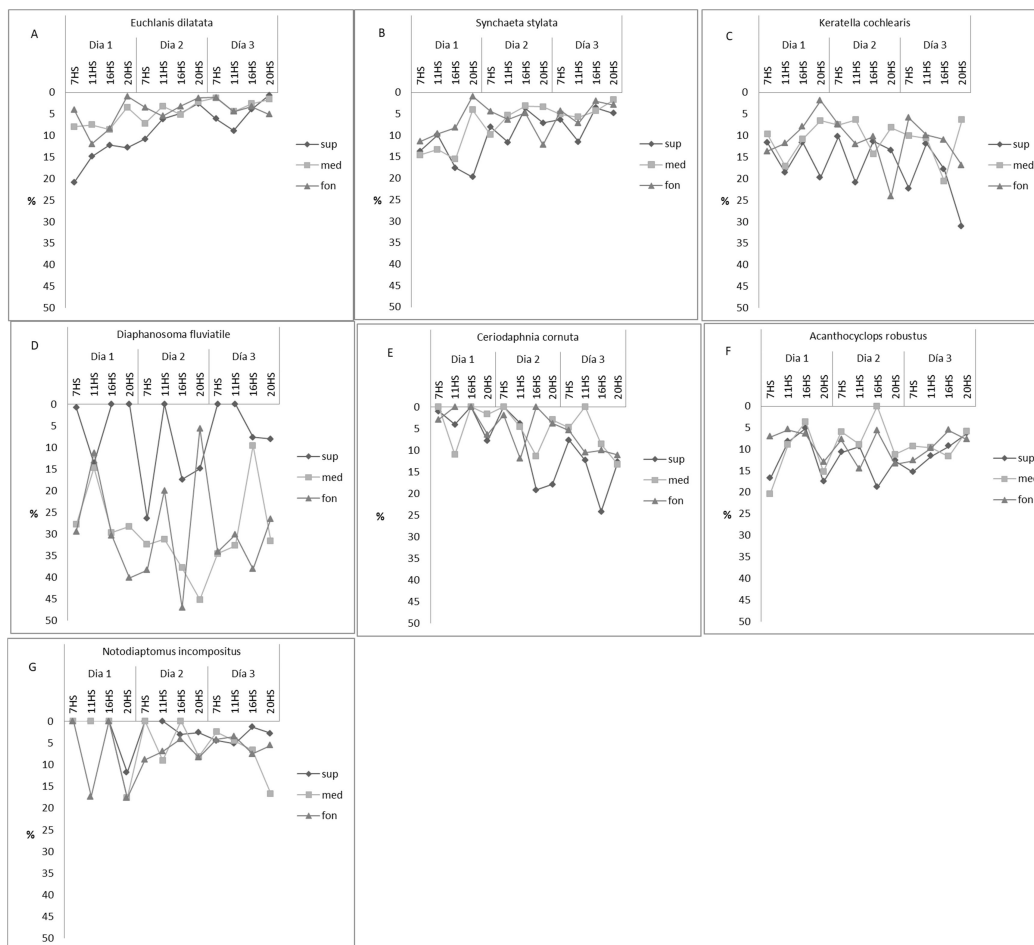


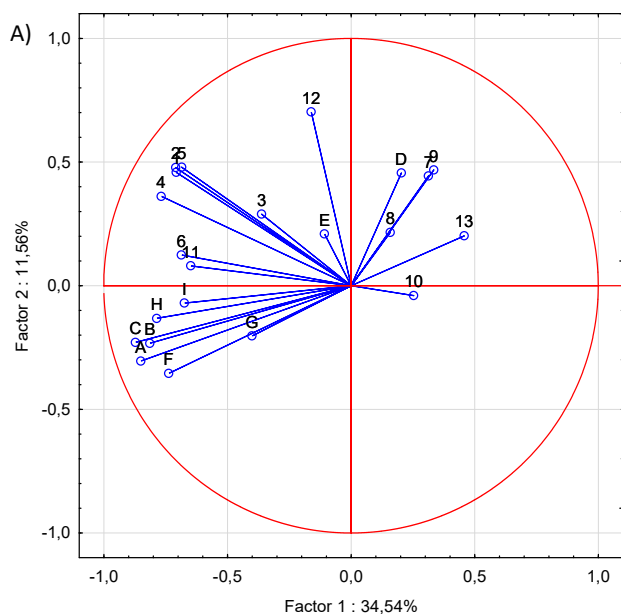
Figura 5. Porcentaje relativo (%) de las especies de rotíferos y microcrustáceos (cladóceros y copépodos) más relevantes del conjunto de especies que representan el 70% del biovolumen total del zooplankton ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$) durante los días 1, 2 y 3 para las diferentes horas y distintas profundidades muestreadas en el embalse del Rincón del Bonete. Ver figura completa en anexo (figura 1, anexo).

En la figura 6 se observa los resultados del ACPC. Para los parámetros físico-químicos y biológicos se consideraron los 2 primeros ejes que explicaron en conjunto el 46% de la varianza total de los datos. El primer eje, que explicó el 34,5% de la varianza, presentó correlación negativa alta con la T, OD, pH, Clo α , SST y %MO (figura 6 A y C). El segundo eje explicó el 11,5% de la varianza y los parámetros correlacionados positivamente fueron la K y la TUR. Los demás parámetros físico-químicos mostraron una baja incidencia sobre este eje (figura 6 A y C).

Con respecto a los organismos zooplanctónicos, con el primer eje todos los rotíferos presentaron correlaciones negativas altas, con la excepción de *K. cochlearis*. El único microcrustáceo que presentó correlaciones negativas altas fue el cladóceros *B.*

huaronensis. Mientras que la mayoría de los microcrustáceos presentaron correlaciones positivas bajas con este eje, con la excepción de *N. incompositus* que presento valores medios. Con el segundo eje, la mayoría de las especies presentó correlación positiva de baja a media, excepto *A. robustus* que se encontró altamente asociado a este eje (Figura 6 A y C).

La distribución de las observaciones físico-químicas y biológicas mostró una mayor correlación negativa con el día 1 y las profundidades de superficie y medio con el eje 1, y en menor grado con el día 2 y las profundidades de superficie y medio. Las demás observaciones, que incluye el día 3 y sus profundidades y las profundidades medias del día 2, se correlacionan positivamente en mayor o menor grado con dicho eje (Figura 6 B).



C)

	Factor 1	Factor 2
1 (<i>E. dilatata</i>)	-0,707143	0,458075
2 (<i>S. stylata</i>)	-0,710021	0,477598
3 (<i>K. cochlearis</i>)	-0,361491	0,289319
4 (<i>L. luna</i>)	-0,767510	0,361637
5 (<i>H. intermedia</i>)	-0,685610	0,479469
6 (<i>P. vulgaris</i>)	-0,686320	0,124399
7 (<i>D. fluviatile</i>)	0,313147	0,444041
8 (<i>C. cornuta</i>)	0,158054	0,215150
9 (<i>B. deitersi</i>)	0,334198	0,468254
10 (<i>M. minuta</i>)	0,253202	-0,040192
11 (<i>B. huaronensis</i>)	-0,648723	0,080249
12 (<i>A. robustus</i>)	-0,161090	0,702324
13 (<i>N. incompositus</i>)	0,457183	0,201630
A (T)	-0,850659	-0,304712
B (OD)	-0,814402	-0,232648
C (pH)	-0,872692	-0,229350
D (K)	0,203102	0,455604
E (TUR)	-0,107531	0,209688
F (Clo a)	-0,737374	-0,354526
G (Ficocianina)	-0,400730	-0,203355
H (SST)	-0,786335	-0,131802
I (%MO)	-0,674562	-0,070514

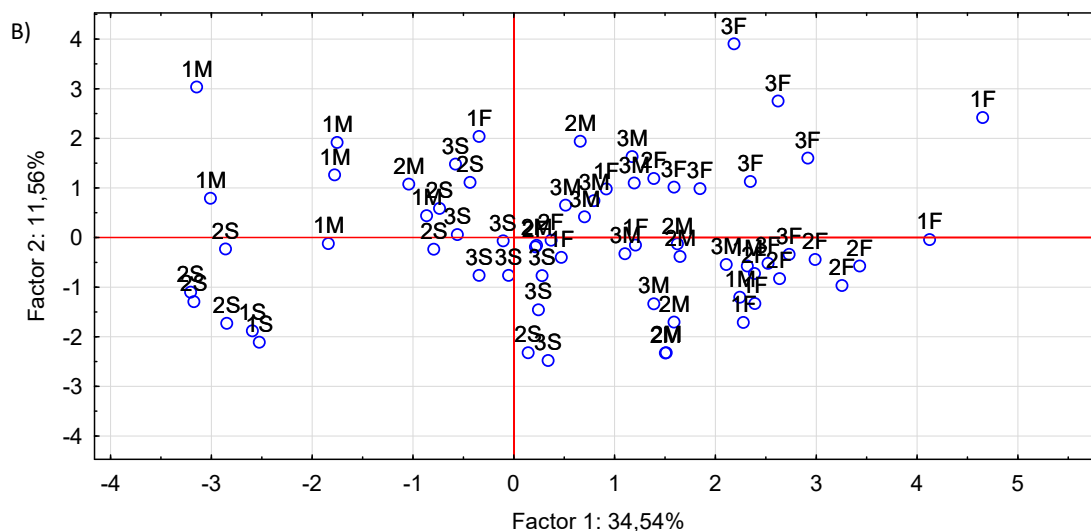


Figura 6. A) Análisis de componentes principales (ACP), de las variables físico-químicas y biológicas durante el período de estudio. **B)** Observaciones para las variables días (1, 2, 3) y profundidades superficie (S), medio (M) y fondo (F). **C)** Correlación de las variables físico-químicas y biológicas con los 2 primeros ejes.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que la comunidad del zooplancton en el embalse de Rincón del Bonete presenta una distribución vertical heterogénea de los diferentes grupos del zooplancton. Resultados similares han sido observados por Villabona - González *et al.* (2015); Guevara *et al.* (2009); Estrada - Posada (2007) en diferentes tipos de embalses.

Debido a la estrecha relación entre los organismos zooplanctónicos y las características ambientales; y la interpretación del Análisis de Componentes Principales, permite tener una idea global de lo que ocurre durante el período de estudio y por otro lado, obtener una visión particular de los cambios que se suceden a una escala diaria de la dinámica de dicho sistema.

El componente 1 del ACP, muestra a las especies de rotíferos asociados a la temperatura, clorofila y ficocianina (fitoplancton), por lo cual se podría denominar a este eje como de estratificación y compartimentación del sistema con preferencia al epilimnion. El 2do componente refleja el período de mezcla, donde se encuentran asociados los microcrustáceos. Estos resultados concuerdan con trabajos realizados por Rangel *et al.* (2016) y Adhikari, *et al.* (2017) donde los resultados del ACP indicaron que factores físico-químicos tales como la temperatura desempeñaron un papel importante en la variación ambiental general y que el fitoplancton se encontró altamente correlacionado con el zooplancton. En el primer eje, la temperatura tuvo un papel principal en cuanto a esta distribución heterogénea del zooplancton reflejando estabilidad térmica en el sistema, en donde los organismos se distribuyen respondiendo a una compartimentación en la columna de agua. Esto se ve reflejado claramente en el día 1, cuando en las primeras horas del muestreo se observa una estructura y composición del zooplancton en la columna de agua, con los rotíferos en el epilimnion y los microcrustáceos en el metalimnion e hipolimnion. Durante el transcurso de los muestreos, esta estructura térmica se rompe en horas, para volver a reorganizarse al siguiente día. Por lo tanto, el día 1 refleja lo que sucede en el embalse cuando este está estratificado.

En el día 2 se presentaron episodios de tormenta cuando la estructura térmica se rompe generando una distribución aleatoria del zooplancton en la columna de agua. Y finalmente, en el día 3, se muestra lentamente como el sistema, luego del disturbio, se va reorganizando para volver a las condiciones del día 1 estratificado. Estos 2 escenarios podrían poner de manifiesto la dinámica del sistema en donde se observa la estratificación del sistema en el día 1 y la posterior mezcla en los días 2 y 3 del mismo.

La temperatura es un factor importante ya que el embalse Rincón del Bonete presenta una estabilidad térmica muy marcada, que refleja la distribución heterogénea del zooplancton, donde los organismos más pequeños, como los rotíferos se encuentran ubicados en el estrato superficial, y los más grandes (microcrustáceos) en los estratos más profundos. Concordante con el trabajo de Wissel & Ramacharan (2003), donde la posición vertical del zooplancton puede verse afectada por los perfiles de temperatura, régimen lumínico y también del oxígeno disuelto en el agua. Como lo expresa Hoffman (1977), la temperatura juega un papel importante en la determinación de la ocurrencia y abundancia de especies de zooplancton. Sin embargo en este trabajo no se pudo comprobar esta hipótesis ya que los valores de oxígeno no variaron demasiado y no se encontró relacionado con la posición del zooplancton en el embalse.

La distribución heterogénea del zooplancton es debida múltiples factores dentro de los que se destacan la disponibilidad de alimento (Matsumura-Tundtsi, *et al.*, 1990), una asociación con las floraciones algales y un consecutivo aumento de la materia orgánica en el agua. Según Dippolito (1988), el zooplancton más pequeño como los rotíferos se encuentra asociado a floraciones algales, y luego de que el fitoplancton muere, aumenta la materia orgánica y las bacterias asociadas a las mismas, las cuales son un rico alimento del zooplancton. Esto se pudo observar en el ACP donde las distintas especies de rotíferos se relacionan con la clorofila, ficocianina y materia orgánica

El comportamiento de los rotíferos está determinado por estos pulsos en las floraciones algales (Cloroficeas, Dinophyceae y Bacillariophyceae) y la temperatura del agua (Dippolito, 1988), consistente con este estudio en el que se observa que los rotíferos se mantienen principalmente en el epilimnion durante todo el estudio. Esto se puede evidenciar mediante el ACP que los rotíferos y las especies con biomasa

relevante de este grupo se encuentran asociadas al mismo eje con la temperatura y la clorofila a. A través del trabajo de Mauricio González-Piana *et al.* (datos sin publicar) en la misma campaña de muestreo y coincidente con los estudios realizados en Rincón del Bonete por Chalar *et al.* (2011, 2012) el fitoplancton está compuesto por las clases Bacillariophyceae, Cryptophyceae, Chlorophyceae, Orden Volvocales, Fitoflagelados, Euglenophyceae, Fitoflagelados, Prasynophyceae, Dinophyceae. Además se encontraron asociaciones con la materia orgánica y sólidos totales en suspensión presentando correlaciones significativas con estas variables, lo que se relaciona con la alimentación detritívora que presenta la mayoría de las especies de rotíferos (Pinto Coelho *et al.*, 2005; Merayo & González, 2010). Tal es el ejemplo de *Hexarthra intermedia* que presenta biomasa relevante y que además asociado a este detritus se encuentren bacterias que es un alimento más palatable para el zooplancton (Merayo & González 2010).

Los microcrustáceos se distribuyen de manera diferente, presentando algunos grupos distribuciones más amplias. Estos se encuentran en su mayoría en el metalimnion e hipolimnion. Este comportamiento es concordante con varias hipótesis planteadas por otros investigadores, como que estos organismos presentan sensibilidad a la luz como lo expresan Hutchinson (1967); Hart & Allanson (1976). También este comportamiento puede estar relacionado a su tamaño corporal y su capacidad natatoria, como consideran Brooks & Dodson (1965); Lampert (1986, 1987); Wetzel (2001); Reichwald *et al.* (2004) y Villabona - González *et al.* (2015), donde estos organismos más grandes, se encuentran en los estratos más profundos de la columna de agua. La alimentación de estos grupos taxonómicos es muy variada, algunas especies son herbívoras y detritívoras (Villabona – Gonzalez, 2015), como la mayoría de cladóceros y otras carnívoras, tal es el caso de *A. robustus* (Fabian & Schinca, 1997). Por esta razón quizás no es tan clara su asociación con la clorofila a, ficocianina y la materia orgánica. La temperatura del agua también es un factor que afecta la posición de los microcrustáceos en la columna de agua, Wissel & Ramacharan (2003) expresan que los organismos del zooplancton de gran porte, le es ventajosa las bajas temperaturas y que además tiende a concentrarse en aguas profundas durante el día, para evitar depredadores visuales.

Levi (1990) y Wissel & Ramacharan (2003) expresan que la presencia o ausencia de peces planctívoros se relaciona con el comportamiento migratorio en el zooplancton. Según Brook & Dodson (1965), la competencia y predación son factores muy relevantes en cuanto al control de la estructura de las comunidades zooplanctónicas, si bien no se realizaron estudios de cómo estos factores bióticos afectan al zooplancton.

La competencia por alimento puede jugar un papel muy decisivo en cuanto a la distribución vertical del zooplancton (Matsamura - Tundisi *et al.* 1990) tanto competencia interespecífica como intraespecífica (Neill, 1975; Vanni, 1986). Este es el caso de la especie *B. huaronensis* que se encuentra presente en superficie y que exhibe correlaciones inversas con *D. fluviatile* y *C. cornuta*, las cuales se encontraron en los estratos medios y fondo durante el estudio. Esta relación inversa entre las especies podría sugerir que existe competencia entre estas especies, posiblemente debido al alimento, ya que estas especies son herbívoras (Lynch, 1979).

En el embalse de Rincón del Bonete existen varias especies de peces planctívoros tales como la tararira (*Hoplias malabaricus*), el bagre porteño (*Parapimelodus valenciennesi*) y varias especies de pejerreyes (*Odonthestes* spp.) (Amestoy - Rosso, 2001). Éstas en su mayoría son especies facultativas, es decir que predan tanto a peces como al zooplancton. Tal es el ejemplo de la tararira que en sus estadios juveniles preda sobre el zooplancton e insectos acuáticos y luego de adulto presenta una alimentación ictiófaga (Ringuelet & Aramburu, 1961); el bagre porteño según Delfino *et al.* (1997) se alimenta de forma exclusiva u oportunista de elementos del plancton. Estas especies podrían estar predando a grupos más grandes del zooplancton y por ende más visibles, y la presión que estos pueden ejercer sobre los microcrustáceos podría estar definiendo su posición en la columna de agua. Sobre todo en cladóceros y copépodos como *D. fluviatile* y *N. incompositus*, que son especies con biomasa relevante en este estudio y que se mantuvieron en estratos más profundos, posiblemente para evitar estos predadores.

Existen otros organismos que pueden estar predando sobre el zooplancton, tal es el caso de larvas e insectos carnívoros, como por ejemplo *Chaoborus*, un díptero carnívoro que en sus estadios larvales se alimenta principalmente de copépodos,

cladóceros pequeños (Fedorenko, 1975; Luecke & Litt, 1987) y también de rotíferos (Havens, 1990). Aunque no hay evidencia de que éste se encuentre en el embalse, podría existir alguna otra especie de predador invertebrado consumiendo del zooplancton. Otro ejemplo de predación inter e intraespecífica corresponde a la especie *A. robustus*, que se encontró en estratos superficiales y principalmente en estratos medios, esto pudo ser consecuente con su tipo de alimentación ya que *A. robustus* es una especie que preda tanto nauplios, como primeros estadios de copepoditos y rotíferos, que se encuentran en estratos superficiales, como lo expresa Cryer & Townsend (1989); Maier (1990), Fabian & Schinca (1997). Dado que los rotíferos se encuentran en superficie durante todo el muestreo y que varias especies de éstos fueron relevantes en cuanto a su biomasa, es probable que *A. robustus* pudiera alimentarse de ellos.

En resumen, el zooplancton se distribuye de forma heterogénea en la columna de agua. Si bien hay muchas hipótesis que plantean este comportamiento, en este estudio se pudo observar que la estratificación térmica, una temperatura cálida del agua, el fitoplancton, la materia orgánica y son factores importantes para la posición de los rotíferos. Mientras que la evasión de depredadores y temperaturas más bajas del agua son factores que influyen en la posición de microcrustáceos. No se encontró un único factor que globalice la distribución vertical del zooplancton, sino una conjunción de varios factores determinados por la estabilidad térmica del sistema.

CONCLUSIONES

Se pudo comprobar la hipótesis planteada de que los diferentes grupos taxonómicos del zooplancton se distribuyen heterogéneamente en la columna de agua. Este comportamiento responde principalmente al conjunto de varios factores como ser la temperatura del agua, el fitoplancton y la materia orgánica presente en el embalse.

Además, se cumple las predicciones de que el zooplancton de mayor tamaño se encuentra en los estratos más profundos del embalse y el de menor tamaño se ubica en los estratos más superficiales. Este comportamiento se manifiesta por la conjunción de dichos factores y aunque no se estudió la composición de peces planctívoros en el embalse, se hipotetiza que éste es un factor importante en cuanto a la ubicación de los

organismos en la columna de agua, principalmente para los organismos que se ubican en el fondo, ya que es una estrategia válida para la evasión de predadores.

BIBLIOGRAFÍA

Agostinho, A. y Gomes L. 1997. Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM. ISBN 85-85545-23-2. 387.

Amestoy-Rosso, F.J. 2001. Hacia una cuantificación de estrés ecológico en el embalse de Rincón del Bonete (Uruguay). Tesis de Doctorado en Biología, Opción Zoología Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo.

Adhikari, P.L., Shrestha, S., Bam, W., Xie, L., Perschbacher, P. 2017. Evaluation of Spatial-Temporal Variations of Water Quality and Plankton Assemblages and Its Relationship to Water Use in Kulekhani Multipurpose Reservoir, Nepal. Journal of Environmental Protection, 1270-1295.

Brooks, J.L. & Dodson S. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. Science 150: 28-35.

Brugnoli, E., Dabiezies, M.J., Clemente, J.M., Muniz, P. 2011. *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) en el sistema de embalses del Río Negro, Uruguay. Oecologia Australis 15(3): 576-592.

Canzani, G. & Varela, R. 1984. Introducción al estudio ecológico del zooplancton de la laguna Briozzo (Dpto. Rocha, Uruguay). Tesis de Licenciatura. UdelaR. Uruguay. 157 pp.

Chalar, G., Fabián, D., González-Piana, M., Piccardo, A. 2015. Estado y evolución de la calidad de agua de los tres embalses del Río Negro (Período Setiembre 2011 - Marzo 2015). Convenio UTE- Facultad de Ciencias. Sección Limnología, Facultad de Ciencias, UdelaR. Montevideo. [HTTP://limno.fcien.edu.uy](http://limno.fcien.edu.uy).

Chalar, G., Gerhard, M, González-Piana, M; Fabián, D. 2014. Hidroquímica y eutrofización en tres embalses subtropicales en cadena (Uruguay). Procesos Geoquímicos Superficiales en Iberoamérica. v.: 1, p.: 121 – 147. Jorge E. Marcovecchio, Sandra E. Botté y Rubén Hugo Freije (Eds.). Nueva Graficesa, S.L, Salamanca (España).

Chalar, G., Fabian, D., Gonzalez-Piana, M., Delbene, L. 2012. Caracterización limnológica de los embalses del Río Negro durante el periodo Setiembre 2009- Junio

2011. Convenio UTE-Facultad de Ciencias.Sección Limnología, Facultad de Ciencias, UdelaR. Montevideo. [HTTP://limno.fcien.edu.uy](http://limno.fcien.edu.uy).

Chalar G., Fabián, D., Gonzalez-Piana, M., Delbene, L. 2011. Limnología de los embalses del río Negro: Noviembre 2000 -Marzo 2009. Sección Limnología, Facultad de Ciencias, UdelaR. Montevideo. [HTTP://limno.fcien.edu.uy](http://limno.fcien.edu.uy).

Conde, D., Arocena, R., Rodríguez-Gallego, L. 2002. Recursos acuáticos superficiales de Uruguay: ambientes algunas problemáticas y desafíos para la gestión (I y II) AMBIOS III(10):5-9 y IV(11):32-33.

Cryer, M. & C.R. Townsend, 1989. Generation time of *Acanthocyclops robustus* in relation to food availability and temperature in a shallow eutrophic lake. Hydrobiología, 182: 93-97.

De León, L. 2000. Floración de cianobacterias tóxicas en el embalse Rincón del Bonete (febrero 2000). Sección Limnología, Facultad de Ciencias, UdelaR. Montevideo. [HTTP://limno.fcien.edu.uy](http://limno.fcien.edu.uy).

De Robertis, A., Jaffe, J.S., Ohman, M.D. 2000. Size-dependent predation risk and the timing of vertical migration in zooplankton. Limnol.Oceanogr. 45: 1838-1844.

Delfino, R., Amestoy, F., Sverlij, S., Spinetti, M., Espinach Ros, A., Foti, R., Chediac, G., Bellagamba, M. 1997. Estructura de las comunidades de peces. Ríos Parodi, C., Espinach Ros, A (Eds.). Conservación de la Fauna Íctica del Embalse de Salto Grande. 2: 4-15. Uruguay.

Dippolito A. 1988. Distribución vertical y temporal de los Rotíferos del embalse Cassaffousth (Córdoba, Argentina). Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, 19 (2): 155-166.

Dussart B.H. & Defaye, D. 1995. Copepoda. Introduccion to the Copepoda. SPB Academic Publishing. Amsterdam, the Netherlands.

Elmoor-Loureiro, L.M.A. 1997. Manual de identificação de Cladóceros límnicos do Brasil. Editora Universa - UCB. Brasil.

Enright, J.T. & Honegger, H.W. 1977. Diurnal vertical migration: adaptive significance and timing. Part 2. Test of the model: details of timing. –Limnol. Oceanogr. 22:873-886.

Estrada-Posada, A.L. 2007. Variación de la estructura y la distribución del zooplancton en función de los gradientes longitudinales en el embalse Río grande II, Antioquia Colombia. (Tesis de doctorado) (94 pp). Instituto de biología, Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.

Fabián, D. 2016. Capítulo 12: Zooplancton. En: Principios y Métodos de Limnología: Ejemplos de Uruguay. Rafael Arocena (ed). DIRAC, Facultad de Ciencias, Udelar, Montevideo

Fabián, D. & Cruz-Pizarro, L. 1997. Variaciones espaciales y temporales del zooplancton en un lago monomítico eutrófico (lago Ton-Ton, URUGUAY) Limnetica. 13 (1): 55-68 (1997) O Asociación Española de Limnología, Madrid, España.

Fabian, D. 1993. Composición, distribución horizontal y variación estacional de los Crustáceos planctónicos en el reservorio del Cisne-Uruguay. Rev. Brasil. Biol. 53(3): 355- 363.

Fabián, D & Schinca, A. 1990. Distribución vertical de los Cladóceros en el lago Ton-Ton: diferencias entre los períodos de estratificación y mezcla. Rev. Asoc. Ciens. Nat. Litoral. 21 (2): 1-11.

Fedorenko, A.Y. 1975. Feeding characteristics and predation impact of *chaoborus*. Limnol. Oceanogr. 20: 238-249.

Freitas, G., Crispim, M., Melo Júnior, H. 2012. Effects of net cages on the vertical distribution of zooplankton in a semi-arid reservoir, northeastern Brazil. Acta Limnologica Brasiliensia, 24(2): 140-148.

Folt, C. & Burns, C.W. 1999. Biological drivers of zooplankton patchiness. Trends Ecol. Evol. 14: 300-305.

Gilabert, J. 2001. Seasonal plankton dynamics in a Mediterranean hypersaline coastal lagoon: the Mar Menor. Journal of Plankton Research. Vol. 23 N° 2, Pages 207-217.

Guevara, G., Lozano, L., Reinoso, G., Villa, F. 2009. Horizontal and seasonal patterns of tropical zooplankton from the eutrophic Prado Reservoir (Colombia). *Limnologica*, 39: 128-139.

Hans-Bernd, S. 1981. Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature* 293: 396-398.

Hart R.C. & Allanson, B. R. 1976. The distribution and diel vertical migration of *Pseudodiaptomus hessei* (Mrazek) (Calanoida:Copepoda) in a sub-tropical lake in southern Africa. *Freshwat. Biol.*, 6 : 183-198.

Haven, K.E. 1990. *Chaoborus* predation and zooplankton community structure in a rotifer-dominated lake. *Hydrobiologia*. 198: 215-226.

Hays, G.C., Warner A.J. & Proctor, C.A. 1995. Spatio-temporal patterns in the diel vertical migration of the copepod *Metridia lucens* derived from the Continuous Plankton Recorder survey. *Limnol. Oceanogr.* 40: 469-475.

Hoffmann, W. 1977. The influence of abiotic environmental factors on population dynamics in planktonic rotifers. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 8:77-83

Hynes, H.B.N. 1972. *The Ecology of Running Waters*. Toronto Press Canada, 555 p.

Hutchinson, G.E. 1976. *A treatise on Limnology*. Vol II. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. Nova New York, John Wiley & Sons.

Infante, A. 1988. El plancton de las aguas continentales. Monografía Nº 33. Serie de Biología. Organización de los Estados Americanos. Washington DC. 130 pp.

Karmakar, S., Sirajul Haque, S.M., Mozaffar Hossain, M., Shafiq, M. 2011. Water quality of Kaptai reservoir in Chittagong Hill tracts of Bangladesh. *Journal of forestry research*, v. 22, n.1, p. 87-92.

Koste, W. 1978. Rotatoria. Die Räderiere Mitteleuropas. Überordnung Monogononta. Berlin, Alemania: Gebrüder Bornträger. P 673.

Lampert, W. Schmitt, R.D., Muck, P. 1988. Vertical migration of fresh water zooplankton test of some hypotheses predicting a metabolic advantage. Bull Mar. Sci. 43: 620-640

Lampert, W. 1987. Vertical migration of freshwater zooplankton: Indirect effects of vertebrate predators on algal communities. In: Kerfoot WC, Sih A (eds) Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of England, N.H., pp 291–298

Lampert, W. 1986. Limnologie: funktionelle Beziehungen in Ökosystemen; Kaskadeneffekte in See-Ökosystemen: die Bedeutung der tagesperiodischen Vertikalwanderung des Zooplankton. Verh Dtsch Zool Gesell 79:105-116

Levy, D.A. 1990. Reciprocal diel vertical migration behavior in planktivores and zooplankton in British Columbia lakes. Can. J Fish. Aquat. Sci. 47: 396-398.

López-López, E., Serna-Hernández, J. A. 1999. Variación estacional del zooplancton del embalse Ignacio Allende, Guanajuato, México y su relación con el fitoplancton y factores ambientales. Rev. biol. trop. 47(4): 643-657.
http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S00347744199900040000&lng=en.

Luecke, C. & Litt, A.H. 1987. Effect of predation by *Chaoborus flavicans* on crustacean zooplankton of lake Lenore, Washington. Freshwater Biology 18:185-203.

Lynch, M. 1979. Predation, competition and zooplankton community structure: An experimental study. Limnol. Oceanogr. 24: 253-272.

Maier, G. 1990. Coexistence of the predatory cyclopoids *Acanthocyclops robustus* (Sars) and *Mesocyclops leuckurti* (Claus) in a small eutrophic lake. Hydrobiologia, 198: 185- 203.

Margalef, R. 1983. Limnología. Ed. Omega. Barcelona.

Matsumura-Tundisi, T., Leitão, S.N., Agüena, L.S., Miyahara, J. 1990. Eutrofização da represa de Barra Bonita: Estrutura e organização da comunidade de Rotífera. Rev. Brasil. Biol. 50: 923-935.

McLaren, I. A. 1974. Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. *Amer. Natur.* 108: 91-102.

Merayo, S. & González, E.J. 2010. Variaciones de abundancia y biomasa del zooplancton en un embalse tropical oligo-mesotrófico del norte de Venezuela. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)* Vol. 58 (2): 603-619, June 2010.

Neill, W.E. 1975. Experimental studies of microcrustaceans competition, community composition and efficiency of resource utilization. *Ecology.* 56: 809-826.

Ohman, M.D. 1990. The demographics benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol. Monogr.* 60: 257-281.

Paggy J.C. 1995. Crustacea Cladóceras. En Lopretto E, Tell G. *Ecosistemas de aguas continentales: Metodología para su estudio.* La Plata (Argentina): Ediciones Sur. P. 909-951.

Pinto-Coelho, R., Pinel-Alloul, B., Methot, G., Havens, K.E. 2005. Crustacean zooplankton in lakes and reservoirs of temperate and tropical regions: variation with trophic status. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences,* 62: 348-361.

Rangel, L.M., Soares, M.C.S., Paiva, R., Silva, L.H.S. 2016. Morphology-based functional groups as effective indicators of phytoplankton dynamics in a tropical cyanobacteria-dominated transitional river-reservoir system. *Ecological Indicators,* 64: 217–227.

Reichwaldt, E.S., Wolf, I.D., Stibor, H. 2004. The effect of different zooplankton grazing patterns resulting from diel vertical migration on phytoplankton growth and composition: a laboratory experiment. *Oecologia.* 141: 411–419.

Ringuelet, R.A. & Aramburu, R.H. 1961. Peces argentinos de agua dulce. *Agro. III* (7): 1-98.

Vanni, M.J. 1987. Indirect effect of predators on a structured prey populations: Planktivorous fish and zooplankton, p. 149-160. In W.C. Kerfoot & A. Sih (eds.). *Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities,* Nueva Inglaterra, EEUU.

Vanni, M.J. 1986. Competition in zooplankton communities: suppression of small species by *Daphnia duplex*. Limnol. Oceanogr. 31: 1039-1056.

Villabona-González, S.L, Ramírez-Restrepo, J. J, Palacio-Baena, J.A, Costa Bonecker, C. 2015. Respuesta de la biomasa zooplanctónica a los gradientes de estado trófico y precipitación de un embalse tropical. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 39(152):374-388, julio-septiembre de 2015.

Wissel, B. & Ramacharan, C. 2003. Plasticity of vertical distribution of crustacean zooplankton in lakes with varying levels of water colour. Journal of Plankton Research, 25 (9): 1047-1057.

World Commission on Dams. (WCD). 2000. Dams and Development: A New Framework for Decision-Making. Earthscan Publications Ltd, London and Sterling, VA

Wetzel R.G. 2001. Limnology. Lake and River Ecosystems. 3rd Edition. Academic Press. San Diego, California.

ANEXO

Anexo de tablas y figuras.

Tabla 1. Intervalos de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad (K) y turbidez del agua (TUR), se agregan además los valores de los sólidos totales en suspensión (SST), materia orgánica (MO) y porcentaje de materia orgánica (%MO) en el embalse Rincón del Bonete durante el primer día de estudio, en las diferentes horas y distintas profundidades. Entre paréntesis los valores promedios y los desvíos estándar.

		T (°C)	OD (mg/L)	pH	K (mS/cm)	TUR (NTU)	SST (mg/L)	MO (mg/L)	MO (%)
7 h	Superficie	27,66 - 27,72	7,11 - 7,69	7,8 - 8,9	81	6,2 - 27,3	8,20	5,28	64,38
		(27,70 ± 0,02)	(7,46 ± 0,16)	(8,45 ± 0,36)	(81 ± 0,00)	(10,63 ± 5,40)			
	Medio	25,47 - 27,72	6,3 - 7,06	6,87 - 7,93	78 - 81	4,9 - 17	7,07	5,08	71,88
		(26,24 ± 0,93)	(6,64 ± 0,29)	(7,44 ± 0,33)	(79,46 ± 0,98)	(6,92 ± 2,97)			
	Fondo	24,99 - 25,38	5,34 - 6,25	6,69 - 7,04	79 - 80	5 - 11,4	4,30	1,70	39,53
		(25,17 ± 0,12)	(5,93 ± 0,23)	(6,88 ± 0,10)	(79,94 ± 0,25)	(5,86 ± 1,61)			
11 h	Superficie	27,62 - 28,27	7,26 - 8,83	7,76 - 8,81	77 - 80	5,3 - 24,6	12,18	9,02	74,07
		(28,03 ± 0,25)	(7,89 ± 0,44)	(8,13 ± 0,35)	(78,53 ± 0,95)	(9,74 ± 3,68)			
	Medio	25,28 - 27,57	6,14 - 7,15	6,84 - 7,82	77 - 80	4,5 - 6,5	5,43	3,09	56,82
		(26,25 ± 0,97)	(6,67 ± 0,38)	(7,26 ± 0,40)	(78,11 ± 0,99)	(5,30 ± 0,57)			
	Fondo	24,97 - 25,26	5,42 - 6,05	6,81 - 6,89	78 - 79	4,8 - 9,8	3,80	2,40	63,16
		(25,09 ± 0,11)	(5,72 ± 0,19)	(6,83 ± 0,02)	(78,57 ± 0,51)	(5,74 ± 1,25)			
16 h	Superficie	26,92 - 28,7	6,64 - 8,63	7,43 - 9,23	74 - 76	4,7 - 15,3	10,86	7,24	66,67
		(28,02 ± 0,69)	(7,63 ± 0,68)	(8,27 ± 0,64)	(75,11 ± 0,46)	(8,41 ± 3,27)			
	Medio	25,45 - 26,78	5,69 - 6,54	6,68 - 7,4	76 - 77	4,6 - 5,7	8,90	5,60	62,92
		(25,92 ± 0,48)	(6,11 ± 0,28)	(6,93 ± 0,26)	(76,40 ± 0,50)	(4,84 ± 0,28)			
	Fondo	24,94 - 25,43	4,93 - 5,67	6,66 - 6,72	77 - 78	4,4 - 10	7,77	4,00	51,47
		(25,15 ± 0,15)	(5,34 ± 0,20)	(6,68 ± 0,02)	(77,68 ± 0,48)	(5,50 ± 1,26)			
20 h	Superficie	26,84 - 28,23	7,1 - 8	7,57 - 9,03	78 - 80	4,5 - 9,2	6,16	3,74	60,66
		(27,86 ± 0,47)	(7,60 ± 0,28)	(8,31 ± 0,41)	(78,9 ± 0,46)	(6,53 ± 1,55)			
	Medio	25,32 - 26,68	5,92 - 7,02	6,7 - 7,48	78 - 79	4,4 - 6,3	3,80	1,20	31,58
		(25,81 ± 0,43)	(6,41 ± 0,33)	(6,98 ± 0,25)	(78,95 ± 0,22)	(4,88 ± 0,45)			
	Fondo	16,4 - 25,28	4,92 - 5,86	6,482 - 6,68	79 - 82	4,9 - 8,1	3,90	1,50	38,46
		(25,00 ± 0,13)	(5,41 ± 0,26)	(6,58 ± 0,71)	(79,63 ± 0,71)	(6,38 ± 0,97)			

Tabla 2. Intervalos de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad (K) y turbidez del agua (TUR), se agregan además los valores de los sólidos totales en suspensión (SST), materia orgánica (MO) y porcentaje de materia orgánica (%MO) en el embalse Rincón del Bonete durante el segundo día de estudio, en las diferentes horas y distintas profundidades. Entre paréntesis los valores promedios y los desvíos estándar.

		T (°C)	OD (mg/L)	pH	K (mS/cm)	TUR (NTU)	SST (mg/L)	MO (mg/L)	MO (%)
7 h	Superficie	27,29 - 27,74	6,56 - 7,57	7,86 - 8,45	79— 81	5 - 17,5	7,63	4,85	63,51
		(27,68 ± 0,12)	(6,95 ± 0,28)	(8,10 ± 0,15)	(79,14 ± 0,48)	(8,73 ± 3,69)			
	Medio	25,26 - 27,1	5,67 - 6,53	6,75 - 7,84	78 - 79	4,6 - 8,2	4,50	1,90	42,22
		(26,01 ± 0,69)	(6,09 ± 0,27)	(7,16 ± 0,34)	(78,47 ± 0,52)	(5,85 ± 0,92)			
	Fondo	24,91 - 25,25	4,97 - 5,62	6,47 - 6,72	79	5,5 - 7,1	3,90	2,10	53,85
		(22,73 ± 4,19)	(25,07 ± 0,10)	(5,27 ± 0,21)	(79,00 ± 0,00)	(6,57 ± 0,08)			
11 h	Superficie	26,79 - 27,63	6,48 - 7,27	7,56 - 8,51	78 - 79	4,7 - 11,8	8,45	6,43	76,06
		(27,46 ± 0,25)	(6,79 ± 0,22)	(8,09 ± 0,27)	(78,71 ± 0,46)	(7,51 ± 2,12)			
	Medio	25,52 - 26,74	5,9 - 6,44	6,83 - 7,5	78	4,6 - 6,6	4,80	2,20	45,83
		(26,23 ± 0,45)	(6,19 ± 0,18)	(7,19 ± 0,23)	(78,00 ± 0,00)	(5,21 ± 0,59)			
	Fondo	24,93 - 25,47	5,22 - 5,87	6,49 - 6,79	78 - 79	4,5 - 8,8	3,20	1,70	53,13
		(25,18 ± 0,18)	(5,51 ± 0,20)	(6,62 ± 0,09)	(78,80 ± 0,41)	(5,76 ± 1,34)			
16 h	Superficie	26,73 - 26,9	7,19 - 7,75	7,67 - 7,91	78 - 79	4,9 - 9,3	4,90	2,80	57,14
		(26,83 ± 0,05)	(7,50 ± 0,18)	(7,77 ± 0,09)	(78,33 ± 0,49)	(6,27 ± 1,18)			
	Medio	26,07 - 26,92	6,02 - 6,38	7,34 - 7,68	79	5 - 7,8	5,13	2,05	40,00
		(26,76 ± 0,29)	(6,18 ± 0,14)	(7,57 ± 0,12)	(79,00 ± 0,00)	(6,06 ± 1,04)			
	Fondo	25,57 - 25,67	5,74 - 5,91	7,05 - 7,16	79	5 - 15,9	4,31	2,88	66,67
		(25,62 ± 0,07)	(5,83 ± 0,12)	(7,11 ± 0,08)	(79,00 ± 0,00)	(12,27 ± 6,30)			
20 h	Superficie	26,52 - 26,64	6,68 - 9,33	7,6 - 7,76	79	5,3 - 12,2	5,23	2,91	55,56
		(26,59 ± 0,05)	(7,80 ± 1,00)	(7,66 ± 0,07)	(79,00 ± 0,00)	(7,67 ± 2,80)			
	Medio	25,29 - 26,69	5,87 - 6,52	6,96 - 7,61	79	5,3 - 14,6	7,10	3,90	54,93
		(26,35 ± 0,55)	(6,23 ± 0,20)	(7,453 ± 0,23)	(79,00 ± 0,00)	(7,18 ± 2,41)			
	Fondo	24,84 - 25,24	5,17 - 5,76	6,55 - 6,88	79 - 80	7,1 - 11,6	4,30	1,90	44,19
		(25,00 ± 0,15)	(5,46 ± 0,20)	(6,68 ± 0,11)	(79,27 ± 0,47)	(8,38 ± 1,43)			

Tabla 3. Intervalos de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad (K) y turbidez del agua (TUR), se agregan además los valores de los sólidos totales en suspensión (SST), materia orgánica (MO) y porcentaje de materia orgánica (%MO) en el embalse Rincón del Bonete durante el tercer día de estudio, en las diferentes horas y distintas profundidades. Entre paréntesis los valores promedios y los desvíos estándar.

		T (°C)	OD (mg/L)	pH	K (mS/cm)	TUR (NTU)	SST (mg/L)	MO (mg/L)	MO (%)
7 h	Superficie	25,95 - 26,1	6,07 - 6,48	7,51 - 7,75	76 - 77	4,5 - 12,8	5,68	3,26	57,41
		(26,04 ± 0,04)	(6,28 ± 0,15)	(7,58 ± 0,08)	(76,22 ± 0,42)	(7,11 ± 1,92)			
	Medio	25,59 - 26,11	5,59 - 6,14	6,88 - 7,56	77 - 78	4,5 - 9,1	5,70	3,40	59,65
		(25,96 ± 0,17)	(5,86 ± 0,16)	(7,26 ± 0,21)	(77,08 ± 0,28)	(6,16 ± 1,20)			
	Fondo	24,9 - 25,49	4,98 - 5,58	6,57 - 6,85	78 - 79	5 - 8,2	4,50	2,50	55,56
		(25,12 ± 0,16)	(5,30 ± 0,18)	(6,68 ± 0,08)	(78,08 ± 0,27)	(6,20 ± 0,87)			
11 h	Superficie	25,89 - 26,02	6,17 - 6,84	7,33 - 7,65	78	5,1 - 9	7,90	4,90	62,03
		(25,97 ± 0,04)	(6,43 ± 0,21)	(7,48 ± 0,11)	(78,00 ± 0,00)	(6,59 ± 1,13)			
	Medio	25,56 - 26,01	5,69 - 6,12	6,96 - 7,33	78 - 79	5,1 - 8,5	5,40	2,90	53,70
		(25,84 ± 0,16)	(5,95 ± 0,14)	(7,20 ± 0,12)	(78,85 ± 0,38)	(6,09 ± 0,98)			
	Fondo	24,88 - 25,53	5,12 - 5,65	6,54 - 6,91	79 - 80	5,5 - 368	3,70	1,30	35,14
		(25,18 ± 0,25)	(5,40 ± 0,18)	(6,71 ± 0,12)	(79,14 ± 0,38)	(39,06 ± 98,05)			
16 h	Superficie	25,46 - 26,23	6,47 - 8,16	7,37 - 8	78	4,2 - 11,9	6,90	4,20	60,87
		(26,17 ± 0,16)	(6,84 ± 0,38)	(7,51 ± 0,13)	(78,00 ± 0,00)	(5,87 ± 1,55)			
	Medio	25,68 - 26,2	6,04 - 6,5	6,86 - 7,41	78	3,9 - 8,9	6,20	2,40	38,71
		(25,98 ± 0,20)	(6,25 ± 0,14)	(7,11 ± 0,15)	(78,00 ± 0,00)	(5,83 ± 1,26)			
	Fondo	24,91 - 25,68	5,06 - 6,09	6,5 - 7,35	78 - 79	5,1 - 25,1	6,60	3,80	57,58
		(25,40 ± 0,24)	(5,75 ± 0,21)	(6,89 ± 0,21)	(78,45 ± 0,50)	(6,66 ± 3,02)			
20 h	Superficie	25,9 - 26,09	6,55 - 7,62	7,4 - 7,83	78	3,2 - 8,8	5,10	3,00	58,82
		(26,04 ± 0,05)	(6,93 ± 0,29)	(7,53 ± 0,12)	(78,00 ± 0,00)	(5,88 ± 1,17)			
	Medio	25,86 - 26,09	6,29 - 6,57	7,2 - 7,56	78 - 79	4,5 - 8,7	6,80	3,40	50,00
		(26,04 ± 0,07)	(6,43 ± 0,09)	(7,36 ± 0,09)	(78,31 ± 0,48)	(6,275 ± 1,30)			
	Fondo	25,15 - 25,77	5,54 - 6,24	6,67 - 7,14	79	5,1 - 13,4	4,10	1,70	41,46
		(25,49 ± 0,17)	(5,92 ± 0,19)	(6,91 ± 0,14)	(79,00 ± 0,00)	(6,20 ± 1,80)			

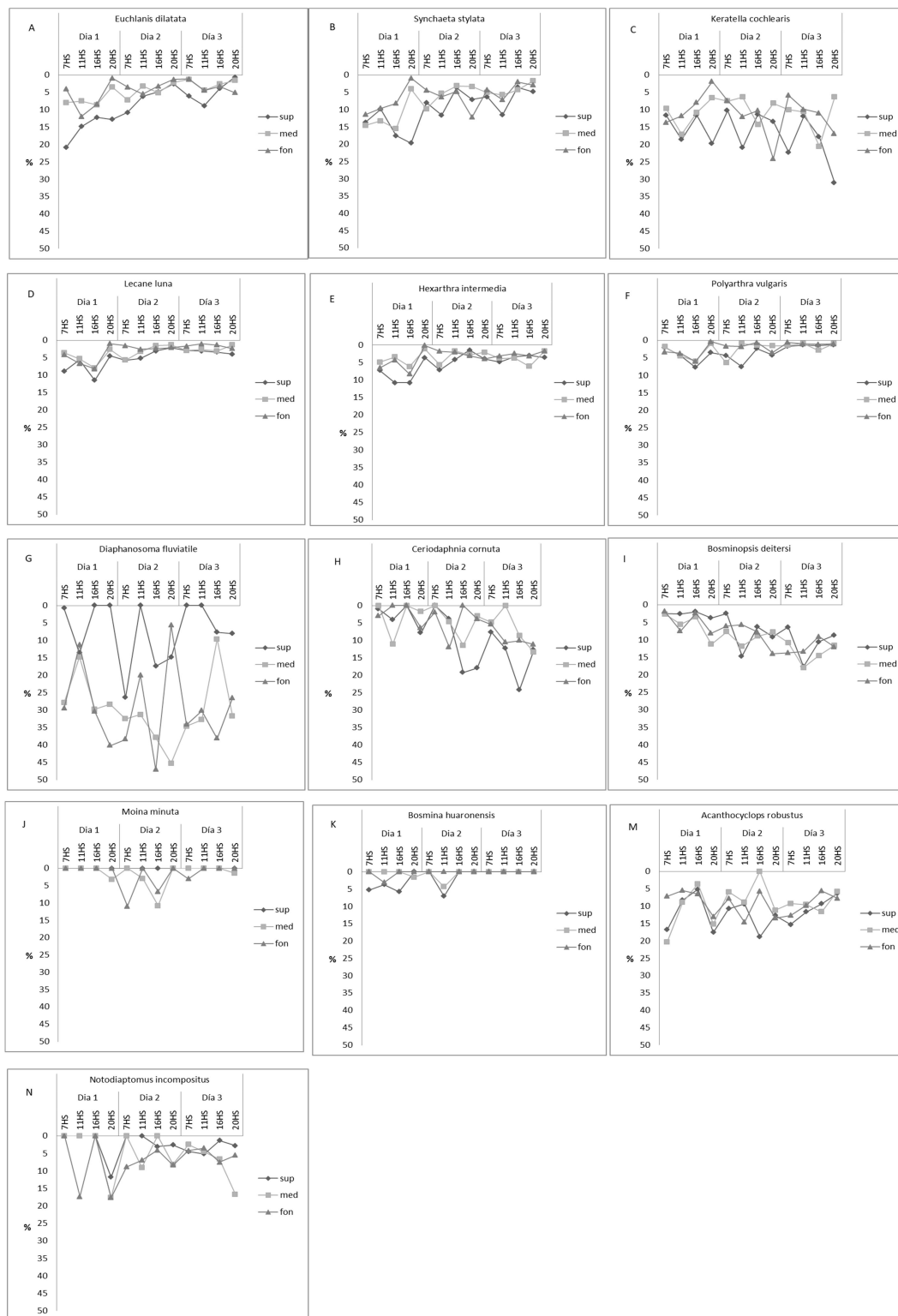


Figura 1. Porcentaje relativo (%) de las principales especies de rotíferos y microcrustáceos (cladóceros y copépodos) que representan en conjunto el 70% del biovolumen total del zooplancton ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$) durante los días 1, 2 y 3 para las diferentes horas y distintas profundidades muestreadas en el embalse del Rincón del Bonete.

