



PEDECIBA

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
Universidad de la República - Ministerio de Educación y Cultura

Rol de la herbivoría de bivalvos nativos y exóticos en un reservorio somero del Uruguay: implicancias en las técnicas de biomanipulación

Autor: María Soledad Marroni Plata

Director: Néstor Mazzeo

Co-Director: Carlos Iglesias

Resumen

La biomanipulación es una de las principales herramientas para la mitigar los efectos de la eutrofización. Consiste en la modificación de la cadena trófica de forma de favorecer el consumo del fitoplancton por parte del zooplancton (*Daphnia sp.*). La aplicación de esta estrategia no ha tenido éxito en sistemas subtropicales debido principalmente a la trama trófica compleja de estos ambientes. Por otro lado, los bivalvos filtradores son organismos que consumen fitoplancton, zooplancton, bacterias y material particulado de la columna de agua. En este contexto surge la necesidad de estudiar estos organismos tanto nativos como exóticos. El objetivo de este trabajo fue estimar la tasa de filtración e ingestión de forma experimental de *Diplodon parallelopedon* (nativo), *Corbicula fluminea* (exótico) y el zooplancton. Se calculó la tasa de filtración para ambas especies de bivalvos, así como se estimó el consumo de materia orgánica del sedimento y se analizó la interacción bivalvo-zooplancton. Para estimar la tasa de filtración se tomaron muestras a diferentes tiempos para la estimación de la clorofila a mediante fluorómetro: cada hora durante las primeras 6 h y a las 24 horas. Está se estimó en diferentes condiciones: presencia/ausencia de sedimento, talla de los organismos (grande/chica) y oferta alimentaria. Está consistió en: 1- cultivo de *Ankistrodesmus sp.* (palatable): 2- comunidad dominada por *Planktothrix agardii* (poco palatable) y 3-una comunidad natural de fitoplancton. Al mismo tiempo se estimó el consumo de materia orgánica por parte de los organismos. Se midió la concentración inicial y final de materia orgánica mediante el método de ignición. Por otro lado, se comparó la tasa de filtración de los bivalvos con el zooplancton así como también se evaluó la interacción entre ambas comunidades. Las tasas de filtración e ingestión fueron mayores en la especie nativa *D. parallelopedon* en comparación con la especie exótica *C. fluminea*. Ambas especies de bivalvos nativo y exótico son capaces de alimentarse de materia orgánica del sedimento. El zooplancton de gran tamaño tiene mayor presión de consumo que los bivalvos. Mientras que el zooplancton de pequeño tamaño es menos eficiente en la filtración del fitoplancton en comparación con los bivalvos. Al evaluar la interacción entre los bivalvos y el zooplancton los resultados indican un importante consumo de microfiltradores por parte de los bivalvos. Las elevadas tasas de filtración del fitoplancton junto con el consumo de zooplancton de menor tamaño, determinan que ambas especies de bivalvos presenten un gran potencial en las técnicas de biomanipulación.

Abstract

Biomnipulation is a tool in water quality management to mitigate effects of eutrophication. The manipulation of the trophic nets by increasing algae consumers, this is usually achieved by promotion of zooplankton (*Daphnia sp.*) and increased of their biomass. The goal is greater clarity is due to increased loss of phytoplankton grazing. However, this strategy has not been successful in subtropical lakes by more complex trophic nets. On the other hand, the bivalves play an important role in the structure and function of ecosystems, because they filter phytoplankton, bacteria and organic matter from the water column, and modify several attributes of the sediment. Moreover, some bivalves can feed on organic matter from the sediment. The objective of this work was to analyse the filtration rate of two bivalves, *Diplodon parallelopipedon* (native) and *Corbicula fluminea* (exotic) y zooplankton. The approach consisted on measure filtration and ingestion rates of both bivalves by laboratory experiments. We use two litres containers with one bivalve in each one, aquarium bubbles were placed to maintain the algae cultured suspended. Chlorophyll-a was measured using a in vivo fluorometer. We took samples of water in intervals of time to measured the concentrations of clorofila *a* (0, 6 and 24 hours). We estimated the filtration rate under different conditions: presence / absence of sediment, size of organisms (large / small) and food supply. The food supply consisted of: 1 - cultivation of *Ankistrodesmus sp.* (palatable), 2- dominated community *Planktothrix agardii* (unpalatable) and 3- natural community of fitoplankton. At the same time was estimated consumption of organic matter by organisms. We measured the initial and final concentration of organic matter by the method of ignition. On the other hand was estimated filtration rate of zooplankton and compared with both species of bivalves. and also evaluated the interaction between them. The filtration and ingestion rates were higher in the native *D. parallelopipedon* compared to the exotic *C. fluminea*. Both species of native and exotic bivalves are capable of feeding on organic matter in the sediment. While small zooplankton is less efficient in the filtration of phytoplankton compared with bivalves. The interaction between bivalves and zooplankton indicate a significant consumption of microzooplankton by bivalves. The high filtration rates of phytoplankton with eating smaller zooplankton, determined that both species of bivalves present a great potential for biomanipulation techniques.

Índice

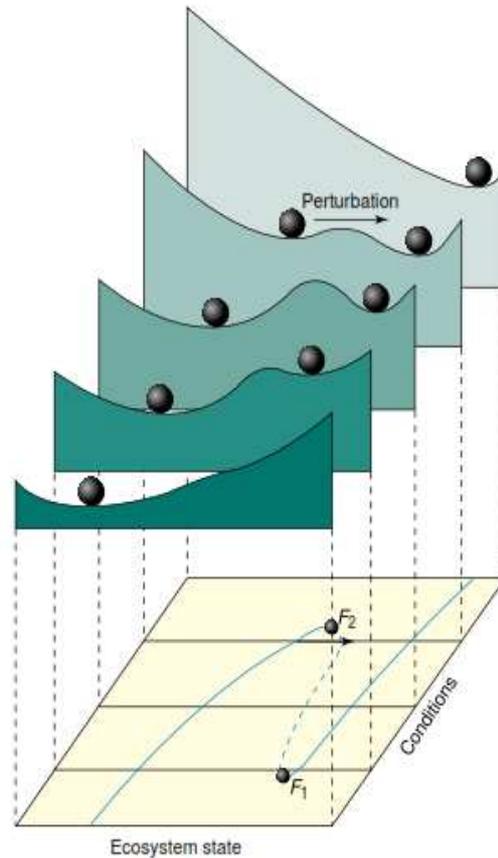
Introducción	1
Efecto de los bivalvos sobre la estructura de los lagos someros	4
Justificación.....	9
Objetivo e Hipótesis	10
Materiales y métodos	12
Área de estudio.....	12
Características biológicas de <i>D. parallelopipedon</i> , <i>C. fluminea</i> y <i>D. obtusa</i>	13
Aproximación experimental.....	16
Experimento 1 Alimentación por filtración de la columna de agua.....	20
Experimento 2 Consumo de materia orgánica del sedimento.....	22
Experimento 3 Tasa de filtración en presencia de un sedimento con materia orgánica.....	24
Experimento 4 Tasa de filtración del zooplancton.....	25
Experimento 5 Tasa de filtración de una comunidad natural de zooplancton.....	26
Análisis de datos.....	28
Resultados	29
Tasa de filtración y ingestión de bivalvos.....	29
Comparación de la tasa de filtración e ingestión entre las dos especies de bivalvos considerados	33
Consumo de materia orgánica.....	35
Consumo de fitoplancton en presencia de un sedimento rico en materia orgánica.....	36
Tasa de filtración de <i>Daphnia obtusa</i>	38
Comparación del consumo de los bivalvos versus el consumo del microzooplancton	40
Rango de tallas consumido por los bivalvos y el zooplancton.....	43
Interacción entre los bivalvos y el zooplancton.....	44
Discusión	46
Herbivoría de <i>D.parallelopipedon</i> vs. <i>C.fluminea</i>	46
Relevancia del impacto de los bivalvos en la herbivoría.....	51
Interacción bivalvos-zooplancton.....	55
Viabilidad del uso de estas especies como herramienta de biomanipulación.....	56
Bibliografía	58
Anexo	68

1. INTRODUCCIÓN

La actividad antrópica ha sometido a los ecosistemas a fuertes regímenes de cambio. Como consecuencia de ello se constata por ejemplo, la pérdida de diversidad, remoción de grupos funcionales, emisiones de residuos contaminantes y el cambio climático (Folke et al. 2004). Estas alteraciones provocan además, la pérdida de resiliencia del sistema, la cual se puede definir como la capacidad de absorber un disturbio y reorganizarse manteniendo la misma función, estructura e identidad (Walker et al. 2004).

En Uruguay, uno de los principales problemas que afecta a los cuerpos de agua es la eutrofización (Mazzeo et al. 2010). Este fenómeno involucra el aumento de la carga externa de nutrientes (nitrógeno y fósforo) que recibe un sistema. Por tratarse de los nutrientes limitantes del crecimiento de los productores primarios, su ingreso al sistema desde la cuenca de drenaje generan un incremento de la biomasa de fitoplancton y/o macrófitas (Ryding & Rast 1992).

En los ecosistemas acuáticos poco profundos (someros) existe un amplio rango de concentración de nutrientes en el cual el sistema puede presentar dos estados o conformaciones alternativas: uno denominado de aguas turbias y el otro de aguas claras. Esta teoría se denomina Hipótesis de los Estados Alternativos (HEA, Scheffer 1998) (Fig. 1). En la fase de aguas turbias, el sistema se encuentra dominado por una elevada biomasa fitoplanctónica o por material en suspensión, mientras que, por su parte, el estado claro se caracteriza por la dominancia de macrófitas sumergidas (Scheffer 1998). Los sistemas acuáticos pueden presentar otros estados de equilibrio dominados por plantas flotantes libres (Scheffer et al. 2003, Meerhoff & Mazzeo 2004) o por cianobacterias (Scheffer et al. 1997). La estabilidad de los estados dependen de la interacción de un conjunto de factores, entre los que se destacan la disponibilidad de recursos (luz y nutrientes) y la presión de herbivoría (Fig.1).



Teoría de los Estados Alternativos. El sistema presenta un comportamiento de histéresis debido a que el sistema puede presentar diferentes biomásas fitoplanctónicas o de plantas acuáticas con la misma carga de nutrientes en la columna de agua. La respuesta no solo depende de la condición actual sino también de la historia previa del sistema. Oligotrofización = empobrecimiento de nutrientes, eutrofización = enriquecimiento de nutrientes. El estado del ecosistema puede representar la cobertura o el volumen de la columna de agua ocupado por plantas sumergidas (PVI), mientras que la condición la carga de nutrientes del sistema. El cambio de un estado a otro ocurre de manera brusca o catastrófica (Scheffer & Carpenter 2003), un aumento de la llegada de nutrientes al ecosistema no tiene ninguna consecuencia visible rápidamente (pero disminuye su resiliencia), solo cuando se supera un cierto umbral se producen cambios bruscos. En un rango intermedio de nutrientes es posible que una perturbación determine el pasaje de un estado al otro, por ejemplo la escorrentía superficial de herbicidas provoca una alteración drástica de la comunidad de plantas sumergidas promoviendo el pasaje de un estado claro a otro turbio (Carpenter 2003). En este mismo sentido, un aumento de la tasa de herbivoría o forrajeo puede controlar una elevada biomasa fitoplanctónica sin que ocurran modificaciones asociados

al aumento de la carga externa o interna de nutrientes (Perrow et al. 1997; Scheffer et al. 2003).

En resumen, existen un conjunto de mecanismos de retroalimentación negativos y positivos que estabilizan los estados alternativos (Scheffer et al. 2003), generando mecanismos “buffer” que provocan mecanismos de resiliencia en el sistema. Este comportamiento genera un fenómeno de histéresis, que implica que un lago en proceso de eutrofización u oligotrofización puede presentar valores de biomasa microalgal muy diferentes con la misma carga de nutrientes. Los mecanismos de estabilización pueden ser de tipo químico o biológico (Scheffer 1998). Para vencer los mecanismos de tipo biológico, en el caso de la restauración de sistemas eutróficos, se han diseñado diversas estrategias de biomanipulación. Este término fue acuñado por Shapiro y colaboradores (1975) y se entiende como el diseño de manejos de la biota y el hábitat con el fin de alcanzar un objetivo determinado en cuanto al estado del sistema, generalmente el control del crecimiento excesivo de microalgas. Moss (1992) define a la biomanipulación como la modificación de las tramas tróficas de los ecosistemas acuáticos para favorecer el aumento de la abundancia de herbívoros, provocando un mayor control de la biomasa fitoplanctónica.

El zooplancton es el principal consumidor de fitoplancton en la mayoría de los lagos, particularmente en los sistemas templados de Europa y Norte América. Dentro de este grupo encontramos una amplia variedad de organismos por ejemplo: ciliados, flagelados, rotíferos, cladóceros y copépodos. Ocasionalmente se han registrado reducciones totales de la biomasa fitoplanctónica por parte del pequeño zooplancton (Jeppensen et al. 1990) inclusive para comunidades dominadas por cianobacterias (Ka et al. 2012). Sin embargo, los principales organismos planctónicos capaces de causar una disminución drástica de la biomasa fitoplanctónica en los lagos someros son los cladóceros de mediano y gran tamaño como *Daphnia sp.* (Scheffer 1998). La mayoría de los ejemplos de biomanipulación procuran aumentar la abundancia y el tamaño de las poblaciones de cladóceros. La estrategia más difundida es la manipulación de la comunidad de peces, mediante el aumento del número de peces piscívoros y/o la reducción del número de peces planctívoros (Perrow et al. 1997; Gulati et al. 2008). Mediante la aplicación de técnicas de biomanipulación, en muchos lagos de sistemas

templados, se ha generado un rápido y positivo cambio, aumento de la claridad del agua y establecimiento de macrófitas sumergidas (Jeppensen et al. 2005).

En los sistemas subtropicales las tramas tróficas son más complejas que en los sistemas templados (Iglesias 2010). La comunidad de peces se caracteriza principalmente por una gran abundancia de pequeños peces omnívoros independientemente del estado trófico (Mazzeo et al. 2010). Al mismo tiempo la comunidad zooplanctónica está dominada por animales de talla pequeña. Los herbívoros de gran tamaño como *Daphnia sp.* y otros cladóceros sufren una fuerte presión de depredación (Iglesias et al. 2011) y su presencia es rara o escasa (Kruk et al. 2009; Iglesias et al. 2011). De acuerdo a las características indicadas, en los sistemas subtropicales es poco probable que se produzca un efecto en cascada (como en los sistemas templados) al aplicar las técnicas de biomanipulación clásicas (Jeppensen et al. 2011) pudiendo resultar incluso en consecuencias negativas para especies de peces vivíparos (Jeppesen et al. 2007). En consecuencia, es necesario innovar los procedimientos clásicos de biomanipulación y explorar nuevas alternativas por fuera del manejo de la comunidad de peces, por ejemplo el uso de bivalvos filtradores (Dionisio Pais et al. 2007).

Efectos de los bivalvos filtradores sobre la estructura de los lagos someros

Los bivalvos cumplen un rol muy importante en la estructura y funcionamiento del ecosistema (Dame 1996; Strayer et al. 1999; Caraco et al. 2006). Estos pueden filtrar fitoplancton, bacterias, zooplancton y material particulado de la columna de agua (Zangh et al. 2010; Davenport et al. 2011; Peharda et al. 2012). Además en algunos casos se pueden alimentar de la materia orgánica presente en el sedimento (Vaughn & Hakenkamp 2001). Los bivalvos afectan el intercambio de nutrientes entre el sedimento y la columna de agua a través de la excreción de heces y pseudoheces (Howard & Cuffey 2006; Spooner and Vaughn 2006; Vaughn et al. 2007), y de mecanismos como la bioturbación. La bioturbación, además, afecta la estructura de la comunidad de macroinvertebrados asociados al aumentar la concentración de oxígeno en el sedimento (Vaughn & Hakenkamp 2001).

En función de sus hábitos alimenticios, los bivalvos son considerados generalmente biofiltradores debido a que pueden remover un amplio espectro de material particulado

de la columna de agua (McIvor. 2004; Howard & Cuffey 2006). Dentro de este material particulado podemos encontrar tanto partículas fitoplanctónicas de amplio rango y palatabilidad c material resuspendido del fondo incluyendo partículas de alto peso molecular (Ward & Shumay 2005). En aguas someras eutróficas, bivalvos filtradores generalmente dominan las comunidades del macrozoobentos, tanto en abundancia como en biomasa (Yamamuro & Koike 1993; Ward & Shumway 2005). En estos ecosistemas que presentan importantes abundancias de bivalvos filtradores, éstos constituyen uno de los principales consumidores de los productores primarios (Officer et al. 1982; Vaghun & Hakenkamp 2001).

Los cambios ocasionados por la introducción de los bivalvos filtradores pueden ser tanto cuantitativos como cualitativos (Hawng et al. 2004). Los efectos más notorios son el aumento de la transparencia del agua (Griffiths 1992) y una disminución en la biomasa fitoplanctónica (Scheffer 1998; Holland 1993; Zhang et al. 2010), lo cual tiene un efecto indirecto sobre la comunidad de macrófitas, que en algunos casos puede verse favorecida permitiendo su establecimiento y expansión (Griffiths 1992, Fig. 2).

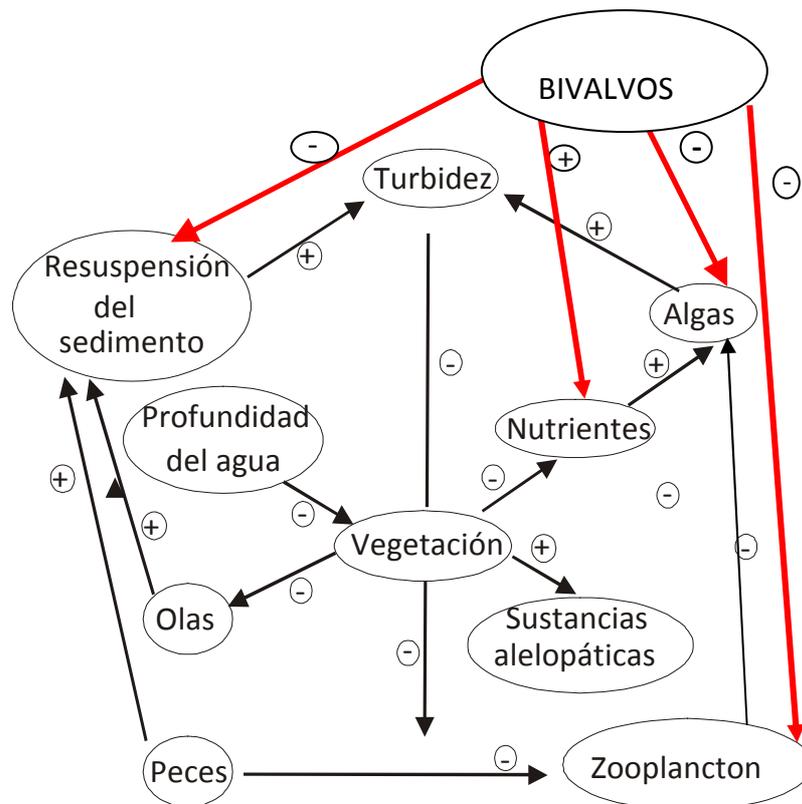


Figura 2. Interacciones directas e indirectas de los bivalvos sobre los componentes del ecosistema. Esquema original de Scheffer (1998) y modificado por McIvor (2004).

Los bivalvos filtradores transforman el material en suspensión cambiando la distribución del tamaño de las partículas en la columna de agua y convirtiendo el material particulado en constituyentes disueltos o en su biomasa por medio del metabolismo (Dame et al. 1980). Estudios previos demuestran que los bivalvos filtradores no solo pueden afectar negativamente al fitoplancton a través de la filtración sino que pueden también en algunos casos favorecerlo a través de cambios en la tasa y procesos de regeneración de nutrientes. La rápida liberación de nutrientes por parte de los bivalvos aumenta la producción primaria y la biomasa fitoplanctónica (Newell 2004). Dame y colaboradores (1985) sugieren que la alimentación por parte del grupo de bivalvos puede causar un feedback positivo en el cual el nitrógeno particulado consumido por los bivalvos es rápidamente remineralizado a amonio (NH_4). Este amonio por lo tanto queda disponible para el crecimiento de otros productores primarios, por ejemplo plantas sumergidas. El análisis del conjunto de procesos en los que los bivalvos participan, algunos con signos contrapuestos, sugiere un aumento de la retención interna de nutrientes así como también un aceleramiento de los procesos de reciclado (Dame et al. 1989; Peterson 2001; Komorita et al. 2010).

Algunos bivalvos filtradores tienen la capacidad de alimentarse de materia orgánica del sedimento a través de su pie, en la así llamada alimentación pedal. Esta es una función primitiva de los bivalvos y universal en los bivalvos juveniles, común en los adultos de la familia Corbiculidae. El género *Corbicula*, por ejemplo, cuenta con la posibilidad de alimentarse por filtración de la columna de agua y de materia orgánica del sedimento a través del pie filtrador (Ried et al. 1992; Hakenkamp & Palmer 1999). La alimentación pedal también se ha observado en los juveniles Unionaceos, al mismo tiempo se ha constatado un crecimiento más rápido cuando se les permite alimentarse por filtración de la columna de agua y del sedimento (Vaughn & Hakenkamp 2001).

Históricamente los bivalvos nativos han sido poco estudiados, entre ellos, se destacan los integrantes del género *Diplodon* (Fig. 3). Por el contrario, algunos de los bivalvos más estudiados son especies invasoras que se caracterizan por alterar la estructura y funcionamiento del ecosistema que invaden, además de interferir con algunas actividades del hombre al ser causa de biofouling. Los ejemplos destacados son, *Corbicula fluminea*, *Dreissena polymorpha* (Zebra mussel) y *Limnoperna fortunei* (Mejillon dorado), el primero y el último presentes en varios de nuestros sistemas. En

varios casos se ha relacionado a las especies exóticas con la aparición de blooms de cianobacterias que interfieren los procesos de potabilización del agua. En este sentido, estudios recientes indican que *L. fortunei* es capaz de modificar la proporción y concentración de nutrientes promoviendo la agregación de *Microcystis spp.* en favor de la aparición de blooms tóxicos de cianobacterias (Cataldo et al. 2012a). Por otro lado algunas investigaciones indican que *D. polymorpha* es capaz de coexistir y consumir *Microcystis spp.* (Caraco et al. 1997; Baker et al. 1998; Dionisio Pires & Van Donk 2002; Dionisio Pires et al. 2004), mientras que otros estudios consideran a esta especie como promotora de blooms de cianobacterias (Vanderploeg et al. 2001; Raikow et al. 2004; Bierman et al. 2005).



Figura 3. Imagen de bivalvos filtradores. A- *Corbicula fluminea* (exótico). B- *Diplodon parallelipedon* (nativo). C- *Limnoperna fortunei* (exótico). D- *Dreissena polymorpha* (exótico). Con excepción de *D. polymorpha*, las especies indicadas están presentes en los sistemas acuáticos del Uruguay.

Por otra parte, los bivalvos filtradores pueden jugar un rol importante acoplando las redes tróficas bentónicas y pelágicas, transfiriendo gran parte de la producción primaria fitoplanctónica desde la columna de agua hacia el sedimento (Dame et al. 1991; Loo & Rosenberg 1989; Heath et al. 1995; Howard & Cuffey 2006). De éste modo los bivalvos

re-direccionan el flujo de energía y ciclado de materia en toda la trama trófica (Yamamuro & Koike 1993; Gardner et al. 1995; Heath et al. 1995; Dame 1996; Nakamura & Kerciku 2000; Persson et al. 2007).

Las tasas de filtración de las poblaciones de bivalvos pueden ser considerables, alcanzando entre un 10-100 % de la columna de agua por día (Strayer et al. 1999; Elliott et al. 2008). Estas tasas generalmente igualan o exceden las de otros organismos filtradores en el ecosistema, incluyendo a los herbívoros zooplanctónicos pelágicos (Strayer et al. 1999). En Chile la almeja de agua dulce *Diplodon chilensis* presenta una tasa de filtración aproximada de $1.3 \text{ L h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$ (Soto & Mena 1999). *Corbicula fluminea* también presenta una tasa de filtración elevada, en promedio $0.490 \text{ L ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Silverman et al. 1997). *Corbicula sp.* se caracteriza por ser un bivalvo de pequeño tamaño comparado con *Diplodon spp.*, sin embargo *Corbicula sp.* presenta una mayor relación biomasa/tasa de filtración (Kraemer 1979; McMahon 1983; Vaghun & Hakenkamp 2001).

Soto & Mena (1999) observaron que *D. chilensis* es capaz de contribuir a la mitigación de las consecuencias de la eutrofización, al reducir la biomasa fitoplanctónica en dos órdenes de magnitud (de 300 a $3 \mu\text{g l}^{-1}$ de clorofila *a*). Parada y colaboradores (2008) corroboraron que los bivalvos nativos podían reducir significativamente la concentración de clorofila *a* y observaron también una disminución en las concentraciones totales de fósforo y nitrógeno en el agua. Este estudio chileno es un ejemplo de la potencialidad del uso de *Diplodon spp.* como herramienta de biomanipulación. En este mismo sentido, luego de la introducción de *Corbicula fluminea* en el río Potomac se observó una disminución de la biomasa fitoplanctónica de aproximadamente 50%, asociado con una expansión de las macrófitas (Cohen et al. 1984; Phelps 1994; Ward & Shumway 2005).

Justificación

La presente tesis procura evaluar el impacto de la filtración de bivalvos en la presión de herbivoría de sistemas someros del Uruguay, comparando la performance de especies nativas y exóticas, y el impacto de estos versus el zooplancton herbívoro. La tesis presenta una estrategia experimental y utiliza como modelo la Laguna del Sauce en varios diseños debido al conocimiento previo de la biología, abundancia y distribución espacial de las especies estudiadas (Marroni 2006, García 2006, Mazzeo et al. 2010a).

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Hipótesis general

Los bivalvos nativos y exóticos son un componente clave en el consumo de la producción primaria y en el control de las floraciones algales en lagos someros eutróficos.

Objetivo general

Comprender el rol de los bivalvos nativos y exóticos en los sistemas acuáticos, en particular su papel en los mecanismos de retroalimentación positivos y negativos asociados a los estados alternativos que presentan los lagos y reservorios someros.

Objetivo 1: Evaluar de forma experimental las tasas de filtración e ingestión de *D. parallelipedon* y *C. fluminea*.

Hipótesis 1

El impacto en el consumo de la producción primaria es mayor en aquellas especies y tallas de bivalvos mayor tamaño.

Predicciones:

1.1- *Diplodon parallelipedon* presenta mayores tasas de filtración e ingestión que *C. fluminea*.

1.2- Los individuos más grandes presentan mayores tasas de filtración e ingestión.

Objetivo 2: Evaluar la incidencia de la presencia/ausencia de sedimento y la estructura de la comunidad fitoplanctónica en las tasas de filtración e ingestión.

Hipótesis 2

El impacto en el consumo de fitoplancton depende de la presencia de sedimento blando y de su contenido de materia orgánica, así como de la estructura de tallas de la comunidad fitoplanctónica.

Predicciones:

2.1- La presencia/ausencia de sedimento no condiciona la tasa de filtración e ingestión.

2.2- *Diplodon parallelopipedon* y *C. fluminea* son capaces de alimentarse de materia orgánica del sedimento.

2.3- El consumo de fitoplancton disminuye en presencia de sedimentos ricos en materia orgánica.

2.4- La tasa de filtración e ingestión es mayor en cultivos de *Ankistrodesmus* sp. (clorofita de pequeña talla) en relación a cultivos de cianobacterias filamentosas de gran tamaño y/o potencialmente tóxicas.

Objetivo 3: Comparar la presión de herbivoría ejercida por el zooplancton versus los bivalvos.

Hipótesis 3

La presión de herbivoría que ejercen los bivalvos sobre la producción primaria es mayor en comparación con el zooplancton.

Predicciones:

3.1- Los bivalvos tienen una mayor presión de consumo sobre el fitoplancton que los herbívoros de gran talla como *Daphnia obtusa*.

3.2- Los bivalvos tienen mayor presión de consumo sobre el fitoplancton que una comunidad zooplanctónica carente de herbívoros de mediano y gran tamaño.

Objetivo 4: Comparar el consumo de fitoplancton en función de la talla entre los bivalvos y el microzooplancton. Conjuntamente analizar qué tipo de interacción existe entre estos dos grupos de consumidores primarios

Hipótesis 4

Los bivalvos consumen un rango de partículas mayor que la comunidad zooplanctónica, al mismo tiempo pueden consumir directamente el zooplancton.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Laguna del Sauce pertenece al sistema de lagunas costeras del Uruguay. Está ubicada en el Departamento de Maldonado ($34^{\circ} 43'S$, $55^{\circ} 13'W$). Esta puede considerarse un sistema formado por tres lagunas conectadas: del Sauce (4045 ha), de los Cisnes (205 ha), y del Potrero (411 ha). Está limitada al W por la cadena de cerros de Piriápolis y la Sierra de las Ánimas, al N por la Cuchilla Grande y la Sierra Carapé, al E la Sierra de la Ballena, por un arco de playa al S en confluencia con el Río de La Plata con el Océano Atlántico. La profundidad media es 4,5 m y la máxima profundidad corresponde a los 5m (Fig. 5).

Aunque en su origen fue una laguna costera, en la actualidad no tiene conexiones periódicas con el Río de la Plata, esto se debe al represamiento de uno de sus efluentes el Arroyo del Potrero. Toda el área ocupa 722 Km^2 con pendiente hacia el Río de La Plata y sus escurrimientos superficiales llegan a la Laguna del Sauce (SEINCO 1993; URAGUA 2001).

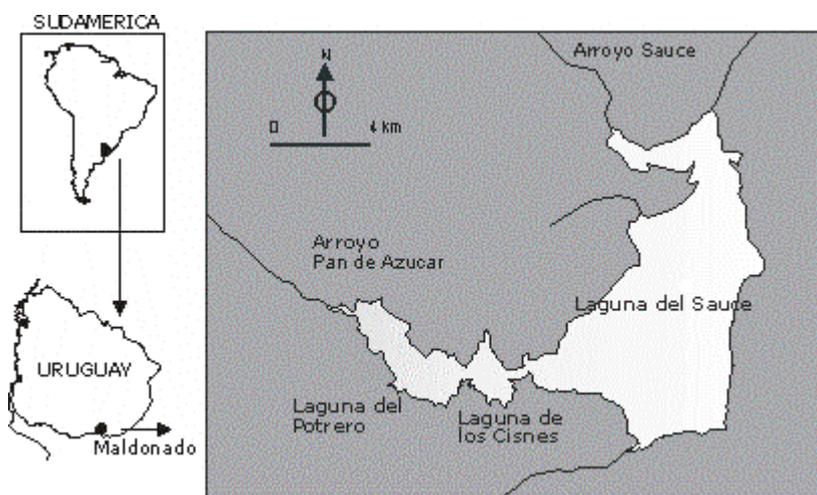


Figura 5. Ubicación geográfica de Laguna del Sauce y cuerpos de agua asociados. Estrictamente este sistema corresponde a la definición de un reservorio, antiguamente fue una laguna costera, se conserva esta nomenclatura debido a su uso masivo en el país.

Laguna del Sauce es el mayor sistema somero del Departamento de Maldonado y de gran importancia dado que es fuente de abastecimiento de agua potable para Maldonado, San Carlos, Piriápolis, Pan de Azúcar y Punta del Este. A fines de los años

1980's se comenzaron a realizar estudios de calidad de agua (VIAK-OSE 1990), en esos momentos se indicaba que el estado trófico de la laguna correspondía a la mesotrofia o eutrofia. Estos resultados coincidieron con los resultados de un estudio posteriormente realizado por la consultora SEINCO (1993). Estimaciones más recientes (URAGUA 2001) han establecido que el estado trófico actual de la laguna corresponde a la de un sistema eutrofizado. Presenta floraciones fitoplanctónicas, principalmente durante el verano, que dificultan el proceso de potabilización y deterioran la calidad del agua (Steffen & Inda 2010).

La alta carga de nutrientes del sistema se debe a diversos orígenes, entre los cuales se destacan el uso de fertilizantes en actividades agrícolas-ganaderas de la cuenca de drenaje y a los aportes (en el pasado) del sistema de saneamiento de la ciudad de Pan de Azúcar. Existen también otras actividades de origen antrópico que han provocado alteraciones en las tramas tróficas, como por ejemplo las causadas por las prácticas de piscicultura que se llevaron a cabo durante gran parte del siglo XX, destacándose el cultivo de pejerrey (*Odontesthes bonaerensis*) (Forni et al. 1994) y el bagre negro (*Rhamdia quelen*). El sistema tiene la particularidad de la coexistencia de bivalvos filtradores: uno nativo de la familia Hyriidae, *Diplodon parallelipedon*, y otro de la familia Corbiculidae, *Corbicula fluminea* de origen asiático y el mejillón dorado *Limnoperna fortunei* (Steffen & Inda 2010).

Características biológicas de *D. parallelipedon* (Lea, 1866), *C. fluminea* (Müller, 1774) y *D. obtusa* (Kurz, 1874)

D. parallelipedon y *C. fluminea* son especies con características diferentes. *Diplodon spp.* posee una estrategia de vida tipo K, con un tiempo de vida 40 años (Parada et al. 1989), crecimiento lento y un evento reproductivo en primavera-verano (Tabla 1). *Diplodon sp.* presenta una larva parásita llamada gloquideo la cual se fija a las branquias de peces (Bonetto & Tassara 1987). Habitan los cuerpos de agua continentales, donde viven enterrados o semienterrados y tienen gran movilidad dentro del sedimento. Tienen la capacidad de colonizar sustratos arenosos, areno-pedregosos y fangosos alcanzando densidades variables y crecientes desde 10 ind m⁻² en sustratos arenosos hasta 361 ind m⁻² en sustratos fangosos (Lara & Parada 1988). *Diplodon chilensis* es una especie que puede presentar un metabolismo anaeróbico que le permite sobrevivir exitosamente condiciones anóxicas extremas (Grandon et al. 2008).

En el Uruguay, Laguna del Sauce presenta *D. parallelopedon* con una abundancia promedio de 7 ind/m², la misma se distribuye en todo el sistema independiente del tipo de sedimento (Marroni 2006; Mazzeo et al. 2010a).

Corbicula fluminea es un bivalvo invasor exótico de origen Asiático, tiene un tiempo de vida más corto (1-4 años), crece rápidamente, con dos eventos reproductivos y ocurre en grandes densidades. Su estrategia de vida tipo *r*, es hermafrodita y se autofecunda, con un período de incubación muy corto y con un gran número de juveniles liberados por año (McMahon 2002). En la Laguna del Sauce, a modo de ejemplo, se encuentra restringida a sectores arenosos, la abundancia promedio observada es de 22 ind/m² (García 2006; Mazzeo et al. 2010a) (Tabla 1).

Daphnia obtusa es un crustáceo planctónico que pertenece al orden de los Cladóceros. Viven en una amplia variedad de cuerpos de agua. *Daphnia* spp. presentan una elevada tasa de filtración y se alimentan de fitoplancton, detritus y microorganismos. En general se reproducen partenogenéticamente. Esta especie se encuentra en diversos cuerpos de agua del país, incluso en condiciones eutróficas (Iglesias et al. 2011).

Tabla 1. Resumen de las características de vida de *Diplodon spp.* (nativa) y *C. fluminea* (exótica) basado en información de MacMahon (2002) y Parada et al. (1989).

	<i>Diplodon spp.</i>	<i>C. fluminea</i>
Estrategia de Vida	K	R
Tiempo de vida (años)	Hasta 40	1-4
Edad reproductiva (años)	2	0,25-0,75
Modo reproductivo	Gonocórico	Hermafrodita
Fecundidad (por individuo)	Alta 10^4 - 10^5	35000
Presencia de larva	Gloquideo (0,956µg de PS)	No
Tamaño de juveniles al ser liberados	Muy pequeño 50-450 µm	Pequeño 250 µm
Sobrevivencia de juveniles	Muy baja	Baja
Sobrevivencia de adultos	Alta	Baja (2-41%)
Esfuerzo reproductivo (por año)	1	2
Tasa de Crecimiento	Rápida antes de la madurez Luego se enlentece	Rápida a largo de toda la vida
Estabilidad del hábitat	Alta	Estable-inestable

Aproximación experimental

En esta tesis se siguió un abordaje experimental que permitió responder las principales preguntas e hipótesis planteadas. Se evaluó de forma experimental la tasa de filtración e ingestión de *C. fluminea*, *D. parallelipedon*, *D. obtusa* y del conjunto de un ensamble típico de zooplancton estival para la región subtropical.

Se consideraron varios factores al momento de realizar los experimentos de filtración como por ejemplo: el tamaño de los individuos, la presencia/ausencia sedimento y su contenido de materia orgánica, finalmente la estructura del fitoplancton. Para evaluar si la tasa de filtración de los bivalvos es afectada por su talla, se consideraron dos clases de tamaño para cada especie (talla grande/talla chica). Con el objetivo de determinar el efecto de la estructura del ensamble fitoplanctónico, se realizaron experimentos con dos comunidades totalmente diferentes, un alga palatable pequeña (*Ankistrodesmus sp.*) y por otro lado filamentos de cianobacterias potencialmente tóxicos (*Plankthotrix agardii*).

Para las estimaciones de las tasas de filtración e ingestión se utilizó un método indirecto denominado *Clareance Method* que consiste en la medición de la concentración de partículas suspendidas en el agua (por ej: medición de la concentración algal) a intervalos fijos de tiempo. Este método es de simple realización experimental, ampliamente utilizado y confiable (Riisgård 2001). Una de las desventajas de este método es la disminución de la concentración del fitoplancton (por consumo o sedimentación) con el paso del tiempo. Riisgård (2005) sugiere la adición de fitoplancton para solucionar parcialmente este problema y mantener la concentración fitoplanctónica dentro de un cierto rango, o comenzar con concentraciones elevadas del recurso de tal forma que este no se agote al final del experimento. Otra desventaja potencial, es la sedimentación de las partículas durante la ejecución del experimento, una estrategia para contrarrestar este problema es la colocación de aireadores, así como la inclusión de controles al momento del cálculo de la tasa de filtración (Coughlan 1969; Petsana et al. 2009; MacIvor 2001).

Tasa de filtración

La ecuación general de filtración se puede describir como (Coughlan 1969):

$$\frac{dC}{dt} = -C \left(\frac{mn}{M} + a \right) \quad (1)$$

Donde $\frac{dC}{dt}$ representa la tasa de decrecimiento de las partículas “C” en función del tiempo ‘t’; M es el volumen de suspensión, n= es el número de animales, m es la tasa de filtración de un solo animal, a es la tasa de sedimentación de las partículas.

La solución de esta ecuación es:

$$Ct = Co . exp \left(\frac{mn}{M} + a \right) * t \quad (2)$$

Donde Ct es la concentración en el tiempo t, Co es la concentración inicial. En los experimentos se utilizó un individuo por recipiente (n=1), despejando m obtenemos la siguiente ecuación:

$$m = \frac{M}{n} \left(\frac{(\log Co - \log Ct)}{t} \right) - A \quad (3)$$

Donde A=M* a, a es la tasa de sedimentación y puede ser determinada a partir del control recipientes sin animales siguiendo la siguiente ecuación:

$$a = \frac{(\log C'o - \log C't)}{t}$$

Donde C'o y C't son las concentraciones inicial y final respectivamente en los controles. Este valor fue restado en los tratamientos con el fin de obtener la tasa de aclaramiento. Reordenando la formula llegamos a la que utilizamos en este trabajo Ward & Aiello (1973):

$$F = \frac{M}{nt} \left(\frac{\ln Co}{\ln Ct} - \frac{\ln C'o}{\ln C't} \right)$$

F= tasa de filtración L ind⁻¹ hr⁻¹; M= volumen total de agua l; Co= concentración inicial de clorofila a (µg l⁻¹); Ct=concentración de clorofila a al tiempo t (µg l⁻¹); C'o=

concentración inicial de clorofila a ($\mu\text{g l}^{-1}$) en los controles; C_t = concentración de clorofila a al tiempo t en los controles ($\mu\text{g l}^{-1}$); n= número de individuos.

Tasa de ingestión

Para cuantificar el consumo de fitoplancton en los experimentos se utilizó la fórmula de Frost (1972), la cual es el producto de la tasa de filtración (F) por la concentración media de fitoplancton a lo largo del experimento (C).

$$I = F * C$$

La concentración media se define como:

$$C = \frac{C_1 * [\exp((k-g) t) - 1]}{t (k-g)}$$

$k = [\ln (C_2/C_1)]/t$, tasa de crecimiento algal

$g = k - [\ln (C_2^*/C_1^*)]/t$, tasa de remoción debido al pastoreo

Donde C_1 , C_2 son las concentraciones en los tratamientos al inicio y final del experimento; C_1^* , C_2^* son las concentraciones en los controles al inicio y final del experimento.

En todos los experimentos se verificó que existieran diferencias significativas entre el tratamiento y los controles. Con excepción del experimento 5, en el tratamiento “zoo” no se cumplió con esta condición. Por otro lado se verificó para todos los experimentos el supuesto de decaimiento exponencial de las partículas en el tiempo (Fig. 4).

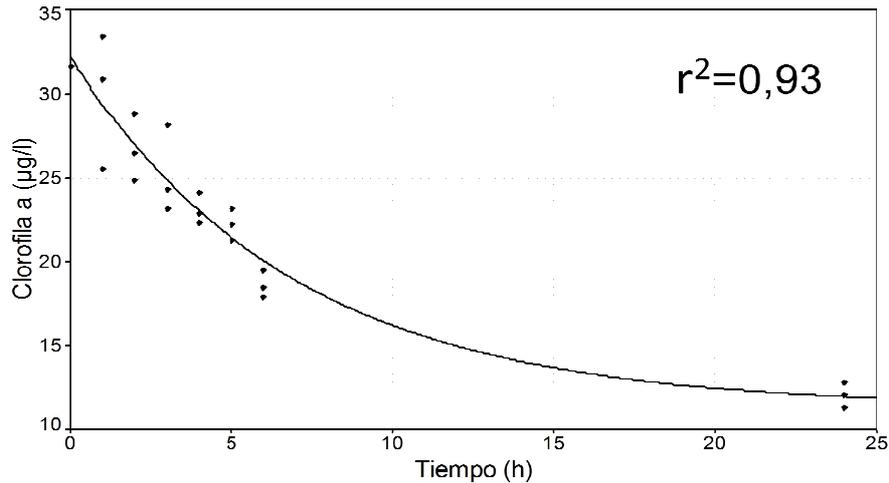


Figura 4. Verificación del supuesto de decaimiento exponencial de las partículas Este ejemplo pertenece al tratamiento Diplodon talla grande con sedimento.

La concentración inicial de nutrientes registradas en todos los experimentos realizados fueron de $1756 \pm 44,5$ y $192 \pm 27,2 \mu\text{g l}^{-1}$ para nitrógeno y fósforo totales, respectivamente. Estas concentraciones descartan la limitación por nutrientes en los cultivos de fitoplancton utilizados, además los inoculos fueron obtenidos de cultivos masivos en fase exponencial de crecimiento.

A efectos de determinar la capacidad de consumo de materia orgánica por parte de los bivalvos, se siguió una estrategia similar estimando el decaimiento de materia orgánica en el sedimento en un plazo de tiempo de 3 semanas de acuerdo a antecedentes previos (Hakenkamp & Palmer 1999).

Finalmente, con el objetivo de comparar la presión de consumo de los bivalvos versus el zooplancton, se estimaron las tasas de filtración e ingestión de *D. obtusa* y de una comunidad natural de zooplancton colectado en la época estival.

Experimento 1: alimentación por filtración de la columna de agua

Los dispositivos utilizados consistieron en recipientes de 2 litros de capacidad (14 cm de diámetro), los que se mantuvieron en el laboratorio a temperatura constante de 20°C y a los que se les colocó a cada uno un aireador para mantener niveles adecuados de oxígeno disuelto y disminuir la sedimentación del fitoplancton (Fig. 6).

Para cada especie de bivalvo (*D. parallelipedon* y *C. fluminea*) y para cada talla estudiada (grande y chico) se colocó un individuo por tarro. Se realizaron 5 réplicas y 3 controles para cada tratamiento. Los controles consistieron en los mismos dispositivos de cultivo algal pero sin la presencia de bivalvos. La temperatura y el oxígeno fueron monitoreados de forma continua y la biomasa algal se determinó *in situ* mediante un fluorómetro (Aquafluor Handheld Fluorometer, Turner Desingns) cada hora durante las primeras 6 h y a las 24 horas (Tabla 2). De forma repetitiva se realizaron curvas de calibración entre los valores de fluorometría y el contenido de clorofila a mediante extracción con etanol caliente (Nush, 1980). Estas curvas de calibración presentaron ajustes excelentes y una gran repetitividad en el tiempo.



Figura 6. Dispositivos experimentales en los experimentos de filtración.

Los individuos de cada especie de bivalvos se clasificaron de acuerdo al tamaño en individuos de talla grande y chica. En el caso de *D. parallelipedon* la talla grande se ubicó entre los 7-9 cm y la talla chica 5-6 cm. Mientras que en el caso de *C. fluminea* los individuos con tallas entre 2,5-3,5 cm se clasificaron como grandes y los de entre

1,5-2 cm a la talla chica. Para cada especie de bivalvo se estimó el peso seco de las partes blandas (PS, g) del individuo (Anexo 1). *Diplodon parallelopipedon* talla grande presentó un valor promedio de $0,86 \pm 0,04$ g de PS, mientras que el valor promedio para la talla chica se ubico en $0,34 \pm 0,01$ g de PS. En el caso de *C. fluminea* el promedio de peso seco de los individuos de talla grande fue $0,179 \pm 0,01$ g y $0,086 \pm 0,001$ g los individuos talla chica.

Se estudió el desempeño de los bivalvos en presencia o ausencia de sedimento sin materia orgánica. Para ello, sedimento arenoso fue previamente secado y lavado con agua desionizada y se quemó a 500°C con el objetivo de remover la materia orgánica. En los tratamientos con sedimento se dispuso en el fondo del recipiente una cama de 2 cm de profundidad del sedimento preparado.

La filtración de los organismos se estimó con dos fuentes de alimento diferentes:

Fitoplancton 1: Cultivo de *Ankistrodesmus sp.*, clorofita palatable cuyo tamaño promedio expresado en largo máximo lineal fue 43 μm .

Fitoplancton 2: Comunidad dominada por cianobacterias. En este caso se tomaron muestras de agua del Lago Rodó. Esta comunidad se encuentra dominada por el alga filamentosa *Planktothrix agardhii* (90%) cuyo largo máximo lineal fue 80 μm .

Luego de varios experimentos piloto se decidió evaluar las tasas de filtración en dos tipos de ensayos: corta duración (6 horas) y larga duración (24h). Por su parte el efecto de la presencia/ausencia de sedimento fue evaluada a las 24h de experimentación. Los experimentos de corta duración se realizaron siempre en presencia de sedimento. Los experimentos se realizaron simulando las condiciones ambientales naturales, con una concentración inicial de clorofila para cada tratamiento de aproximadamente $30 \mu\text{g l}^{-1}$, este valor corresponde al de un sistema eutrófico. Los experimentos se realizaron bajo luz tenue. Las muestras para la medición de la fluorescencia se tomaron por triplicado de la columna de agua con pipeta pasterur, en las mismas condiciones de luz del experimento. En todos los tratamientos se verificó la sobrevivencia de los organismos al final del experimento. En el caso de ambas especies de bivalvos no existió mortalidad de los ejemplares utilizados.

Tabla 2. Diseño experimental del experimento 1. Alimentación por filtración de la columna de agua. Para *D. parallelopipedon* talla grande (G: 7-9 cm) y chica (C: 5-6cm), y para *C. fluminea* talla grande (G: 2,5-3,5 cm) y chica (C: 1,5-2 cm.) Oferta alimenticia (Fito=fitoplancton) A= *Ankistrodesmus sp.* P=comunidad dominada por cianobacterias. SED: presencia de sedimento (CS)/ Ausencia de sedimento (SS). Esta variable fue evaluada solamente a las 24h de experimentación

Bivalvo	Talla (cm)	Individuos Por recipiente	Oferta alimenticia ($\mu\text{g l}^{-1}$)		SED	Réplicas	Duración (hrs)
			Fito A	Fito P			
<i>D. parallelopipedon</i>	G	1	30	30	CS/SS	5	6/24
	C	1	30	30	CS/SS	5	6/24
<i>C. fluminea</i>	G	1	30	30	CS/ SS	5	6/24
	C	1	30	30	CS/SS	5	6/24
CONTROL			30	30	CS/SS	3	6/24

Experimento 2: consumo de materia orgánica del sedimento

Los dispositivos consistieron en recipientes de 2 litros de capacidad (14 cm de diámetro), los que se mantuvieron en el laboratorio a temperatura constante de 20°C y con aireador para mantener adecuados niveles de oxígeno disuelto. Se controlaron la temperatura, oxígeno disuelto y ph cada 48h. En el caso de que los parámetros medidos en los tratamientos no presentaran niveles adecuados el agua de estos fue removida y reemplazada por nueva. Se utilizó agua comercial declorada sin fitoplancton para favorecer el consumo del bivalvo en el sedimento (Fig. 7). En el fondo del recipiente se dispuso una cama de 2 cm de profundidad de sedimento (50 ml) proveniente de Laguna del Sauce. Por recipiente de *D. parallelopipedon* (talla grande) se colocó 1 individuo, mientras que para los individuos de talla chica se colocaron dos ejemplares. En los tratamientos con *C. fluminea* talla grande se colocaron dos individuos por recipiente, mientras que en los tratamientos talla chica se colocaron 4 individuos. Se realizaron 6 réplicas y 6 controles para cada tratamiento. Los controles fueron los recipientes con sedimento de la Laguna del Sauce sin bivalvos.

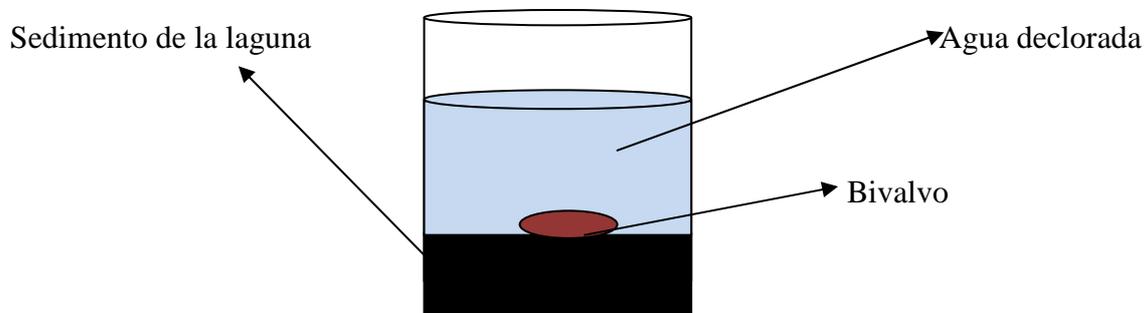


Figura 7. Esquema del dispositivo experimental de consumo de materia orgánica.

El consumo de materia orgánica se estimó como la diferencia entre las concentraciones iniciales y finales en el sedimento, por el método de ignición. La duración de este experimento fue de 3 semanas (Tabla 3). Al final del experimento y para cada uno de las réplicas se homogeneizó el sedimento y se tomaron tres submuestras para el cálculo de materia orgánica en el sedimento. El método por ignición consiste en una vez secada la muestra a temperatura ambiente, se pesa y se coloca en una mufla a 500 °C durante 2 h, luego de enfriada se pesa, la diferencia de peso se expresa como porcentaje de materia orgánica en el total.

Tabla 3. Diseño experimental del experimento 2. Consumo de materia orgánica. Indicando: Talla grande (G: 7-9cm) y chica (C: 5-6cm) para *D. parallelopipedon*. Talla grande (G: 2,5-3,5cm) y chica (C:1,5-2cm) para *C. fluminea*. Oferta alimenticia (Fito=fitoplancton) A=*Ankistrodesmus sp.* P=comunidad dominada por cianobacterias. Sedimento (Sed) con materia orgánica (MO).

Bivalvo	Talla	Individuos Por Tarro	Oferta alimenticia ($\mu\text{g l}^{-1}$)		Réplicas	Tipo Sed	Duración Semanas
			Fito 1	Fito 2			
			A	P			
<i>D. parallelopipedon</i>	G	1	0	0	6	MO	3
	C	2	0	0	6	MO	3
<i>C. fluminea</i>	G	2	0	0	6	MO	3
	C	4	0	0	6	MO	3
CONTROL			0	0	6	MO	3

Experimento 3: tasa de filtración en presencia de un sedimento con materia orgánica

Se calculó la tasa de filtración en presencia de un sedimento rico en materia orgánica repitiendo el diseño del experimento 2 pero en lugar de agua de clorada y filtrada se realizó en presencia de las mismas ofertas alimenticias presentadas en el experimento 1 (*Ankistrodesmus sp.* y *Planktothrix agardhii*). La duración del experimento fue de 24h y solo se cuantificó la tasa de filtración. Para cada especie de bivalvo (*D. parallelopipedon* y *C. fluminea*) y para cada talla estudiada (grande y chico) se colocaron un individuo por recipiente. Los controles fueron los recipientes sin el bivalvo, se consideraron 5 replicas y 3 controles. Para cada especie de bivalvo se determinó el peso seco (g) de las partes blandas del individuo (Anexo 1). La concentración inicial de clorofila para cada tratamiento fue de aproximadamente $30 \mu\text{g l}^{-1}$. Los experimentos se realizaron bajo luz tenue (Tabla 4). Las muestras para la medición de clorofila *in vivo* se tomaron de igual forma que en el experimento 1. En todos los tratamientos se verificó la sobrevivencia de los organismos al final del experimento.

Tabla 4. Diseño experimental del experimento 3. Tasa de filtración en presencia de un sedimento rico en materia orgánica. Talla grande (G: 7-9cm) y chica (C: 5-6cm) para *D. parallelopipedon*. Talla grande (G: 2,5-3,5cm) y chica (C: 1,5-2cm) para *C. fluminea*. Oferta alimenticia (Fito=fitoplancton) A=*Ankistrodesmus sp.* P=comunidad dominada por cianobacteria. Sedimento (Sed) con materia orgánica (MO).

Bivalvo	Talla	Individuos por tarro	Oferta alimenticia ($\mu\text{g l}^{-1}$)		Réplicas	Sed	T (hrs)
			Fito 1	Fito 2			
			A	P			
<i>D. parallelopipedon</i>	G	1	30	30	5	MO	24
	C	1	30	30	5	MO	24
<i>C. fluminea</i>	G	1	30	30	5	MO	24
	C	1	30	30	5	MO	24
CONTROL			30	30	3	MO	24

Experimento 4: tasa de filtración del zooplancton de gran tamaño

Con el objetivo de estimar la tasa de filtración de un herbívoro zooplanctónico de gran tamaño se recurrió a utilizar *Daphnia obtusa* como modelo. En el experimento 4 se repitió el diseño del experimento 1 utilizando peceras de 1l de capacidad, colocando 50 individuos de *D. obtusa* por recipiente. La densidad utilizada corresponde a valores promedio de abundancia en sistemas someros en otoño y primavera. El largo promedio de las *D. obtusa* utilizado en el experimento fue $1,25 \pm 0,01$ mm de largo. Se utilizaron nuevamente las dos ofertas alimenticias detalladas en el experimento 1 (*Ankistrodesmus sp.* y *Planktothrix agardii*) y la duración de las corridas fue de 24 horas (Tabla 5). Se cuantificó la abundancia de fitoplancton con un fluorómetro (Aquafluor Handheld Fluorometer, Turner Designs), las muestras para la medición de la fluorescencia fueron tomadas de igual forma que en el experimento 1. Se realizaron 5 réplicas de cada tratamiento y tres controles. Los controles consistieron en el tratamiento sin *Daphnia obtusa*. La concentración inicial de clorofila para cada tratamiento fue de aproximadamente $30 \mu\text{g l}^{-1}$. Los experimentos se realizaron bajo luz tenue. Para disminuir

la sedimentación del fitoplancton las replicas fueron homogenizadas manualmente cada 6h.

La biomasa de *D. obtusa* fue calculada mediante el uso de regresiones largo peso obtenidas de la literatura. Es decir, se midió un número representativo de individuos a partir de los cuales se calculó la biomasa individual y luego se calculó la biomasa de la comunidad a partir de la estimación individual y la abundancia calculada de forma directa. Se constató la sobrevivencia de todas las *D. obtusa* a través del conteo inicial y final en cada recipiente.

Tabla 5. Diseño experimental de experimento 4. Tasa de filtración del zooplancton. Oferta alimenticia (Fito=fitoplancton) A= Ankistrodesmus sp. P=comunidad dominada por cianobacterias.

	Densidad inicial Ind l ⁻¹	Oferta alimenticia (µg l ⁻¹)		Réplicas	Duración (hrs)
		Fito 1 A	Fito 2 P		
<i>D. obtusa</i>	50	30	30	5	24
CONTROL		30	30	3	24

Experimento 5: tasa de filtración de una comunidad natural de zooplancton

Con el objetivo de evaluar la presión de herbivoría de los bivalvos en relación al zooplancton, se determinó la tasa de filtración de *D. parallelopedon*, *C. fluminea* y una comunidad natural de zooplancton, utilizando una comunidad natural de fitoplancton palatable como fuente de alimento (Tabla 6). Se utilizaron recipientes de 2 litros de capacidad, con una cama de sedimento sin materia orgánica. Se colocó 1 litro agua de la laguna filtrada (50 µm para eliminar el zooplancton) de un reservorio somero de Maldonado (Laguna Blanca), para los tratamientos con bivalvos y los controles. En el caso del tratamiento con zooplancton se utilizó 1 litro de agua sin filtrar de la laguna. Los tratamientos consistieron en cada especie de bivalvo por separado (1 por tarro, D y C) al igual que el zooplancton. Se agregó un tratamiento extra el cual consistió de 1 individuo de cada bivalvo, más zooplancton (D+C+ZOO). Se realizaron 3 réplicas por tratamiento y tres controles (Tabla 6). Los controles consistieron del agua de la Laguna Blanca filtrada por una malla de 50 µm. La temperatura y el oxígeno fueron monitoreados de forma continua y la biomasa algal se determinó *in situ* mediante un

fluorómetro (Aquafluor Handheld Fluorometer, Turner Desingns) cada hora durante las primeras 6 h y a las 24 horas.

La composición de la comunidad natural consistió de:

Fitoplancton 3: Comunidad natural compuesta principalmente por fitoplancton tamaño intermedio: *Euglena sp.*, *Clamydomonas sp.* *Monoraphidium sp.*, *Cilindrospermopsis raciborskii*. Esta última cianobacteria potencialmente generadora de toxinas y de tamaño relativamente mayor que el resto de la comunidad, representó solo un 7% en la abundancia total pero un 50% en términos de biomasa (estimada como biovolumen).

Zooplancton: La comunidad estival considerada estuvo dominada en términos de abundancia por *Poliarthra sp.*, nauplios de copépodos y *Bosmina sp.* La relación meso/micro zooplancton fue 0,09 en términos de abundancia. El total de individuos por litro correspondió a 1142. Dentro de los microfiltradores se incluyó a *Poliarthra sp.* y nauplios, mientras que en los mesofiltradores se incluyó a *Bosmina*. Además, se encontraron cladóceros (mesofiltradores) y ciclopoideos (omnívoros-depredadores).

Tabla 6. Diseño experimental de experimento 5. Tasa de filtración de una comunidad natural de zooplancton (ZOO). Se utilizaron individuos de talla (cm) grande para ambas especies de bivalvo. Tratamientos: *D. parallelopipedon* (D), *C. fluminea* (C), y Zooplancton (ZOO).

Tratamiento	Talla (cm)	Densidad Inicial (ind/l ⁻¹)	Biomasa algal (<i>in vivo</i>)	Réplicas	Duración (hrs)
<i>D. parallelopipedon</i>	7-9	1	0,77	3	6/24
<i>C. fluminea</i>	2,5-3,5	1	0,77	3	6/24
D+C+ZOO	7-9 2,5-3,5	1D +1C+ZOO	0,77	3	6/24
Zooplancton (Comunidad Natural)		1057	0,77	3	6/24
CONTROL			0,77	3	6/24

Con el objetivo de determinar el rango de tallas que puede consumir los bivalvos en comparación con el zooplancton estival se tomaron muestras de la concentración inicial y final de fitoplancton y se estimó la abundancia medida en biovolumen (mm^3/l) de las especies presentes en todos los tratamientos (Tabla 6).

Para de determinar la interacción entre los bivalvos y el zooplancton, se cuantificó la abundancia inicial y final (24h) del zooplancton en el tratamiento bivalvos + zooplancton y el control solo con zooplancton. Se utilizó agua sin filtrar de la laguna blanca y el control consistió en el agua de la laguna sin ningún bivalvo. Las muestras para la fluorescencia se estimaron de igual forma que en el experimento 1.

Análisis de datos

Las diferencias entre los tratamientos se analizaron mediante la aplicación de análisis de varianza (ANOVA) de una vía y de tipo factorial. En estos últimos se consideraron los siguientes factores con dos niveles cada uno: tamaño (grande y chico), sedimento (presencia y ausencia) y oferta alimentaria (*Ankistrodesmus sp.* y cianobacterias). A partir de los análisis realizados se consideró la interacción entre los factores (por ejemplo tamaño x sedimento). En todos los casos se verificaron los supuestos de homogeneidad de varianzas (Fligner-Killen) y normalidad mediante test de Shapiro-Wilks. La prueba de Fligner-Killen es robusta ante la presencia de outliers en comparación con el test de Bartlett (Crawley, 2007).

4. RESULTADOS

Tasa de filtración e ingestión de bivalvos

Diplodon paralellopedon

El rango de oxígeno disuelto durante todo el experimento se ubicó entre 8,6-9,2 ppm, mientras que los valores de temperatura presentaron un rango de 18,6-19°C, no se registró mortandad de bivalvos.

Independientemente de la talla y oferta alimenticia se observó una disminución de la concentración de la biomasa fitoplanctónica en todos los tratamientos considerados (Fig. 7). La reducción de la biomasa debido a la herbivoría de *D. paralellopedon* varió significativamente entre ambas tallas ($F_{(1,16)}=11,14$; $p<0,05$), pero no entre la ofertas alimenticias consideradas. A las 6 horas de experimento, en el tratamiento con cianobacterias la remoción fue del 24% para la talla chica y del 46% para la talla grande. Por su parte para el tratamiento con *Ankistrodesmus sp.* los porcentajes removidos fueron del 33% para la talla chica y 43% para la talla grande (Fig 8).

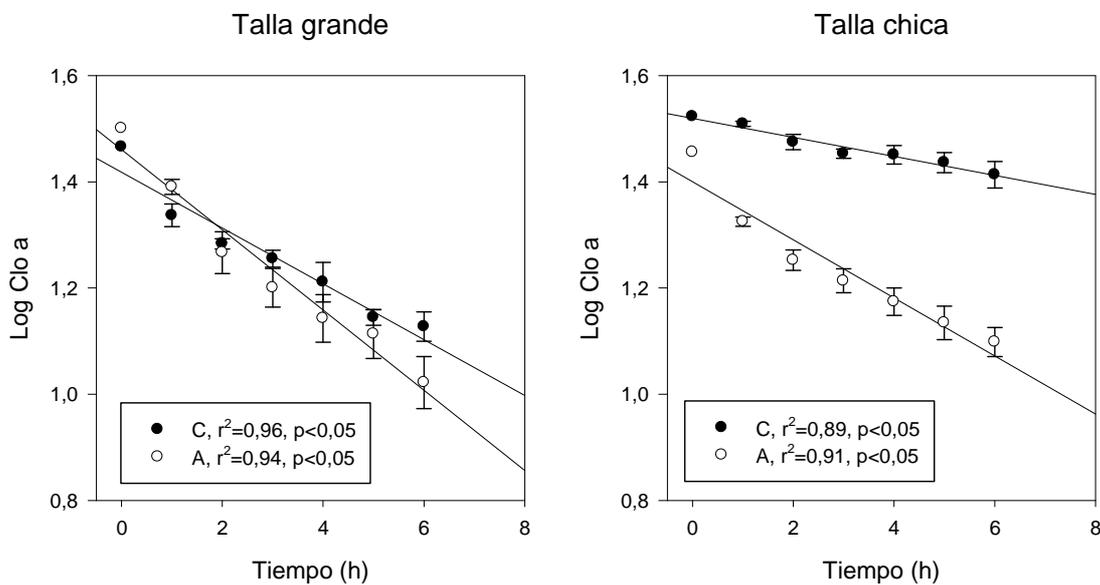


Figura 8. Log de la concentración de Clorofila a ($\mu\text{g l}^{-1}$) vs. tiempo para los experimentos de corta duración de *D. paralellopedon*. Tratamientos: dos tallas, grande (7-9 cm) y chica (5-6 cm) y dos comunidades fitoplanctónicas distintas: *Ankistrodesmus sp.* (círculo vacío) y comunidad dominada por cianobacterias (círculo lleno). Las barras indican el error estándar.

La tasa de filtración con la comunidad dominada por cianobacterias se ubicó en un rango de 47-274 ml ind⁻¹h⁻¹ (rango global) siendo mayor en la talla más grande ($F_{(1,16)}=4,47$; $p<0.05$). El rango de la talla de filtración observada con *Ankistrodesmus sp.* fue 25-289 ml ind⁻¹h⁻¹ (rango global) siendo significativamente mayor para el tratamiento talla grande ($F_{(1,16)}=3,47$; $p<0.05$).

En los experimentos de 24 horas se observó un patrón similar a los experimentos de corta duración, pero las tasas estimadas fueron inferiores. Los individuos de talla chica exhibieron una tasa de filtración que fue significativamente menor que la de los organismos de mayor talla ($F_{(1,32)}=8,96$; $p<0.05$). La tasa de filtración promedio para el cultivo de *Ankistrodesmus sp.* se ubicó entre 17-32 ml ind⁻¹h⁻¹. En el caso de las cianobacterias el rango de filtración fue 21-37 ml ind⁻¹h⁻¹ (Tabla 7). No fueron detectadas diferencias en las tasas de filtración de las distintas comunidades fitoplanctónicas.

En general los tratamientos con sedimento presentaron mayores tasas de filtración que los tratamientos sin sedimento, sin embargo estas diferencias no fueron significativas. Si consideramos la tasa de ingestión está mostró un patrón similar al de la tasa de filtración. .

Cuando consideramos la tasa de filtración en función del peso seco (F') observamos un patrón inverso con relación a la talla de los organismos y la tasa de filtración, se constató una mayor tasa de filtración por biomasa (g de PS) en los individuos de talla chica ($F_{(1,32)}=9,54$; $p<0.05$) (Tabla 7). Las otras variables consideradas, presencia/ ausencia de sedimento y comunidad fitoplanctónica, presentan un patrón similar al observado en el cálculo de la tasa de filtración por individuo.

La tasa de ingestión también mostró diferencias significativas entre tallas ($F_{(1,32)}=6,3$; $p<0,05$), no se registraron diferencias con las distintas comunidades fitoplanctónicas ofertadas ni con la presencia o ausencia de sedimentos (Tabla 7).

Tabla 7. Tasa de filtración (F, ml ind⁻¹h⁻¹) promedio, tasa de ingestión (I, µg ind⁻¹ h⁻¹) y tasa de filtración considerando el peso seco (F', ml g de PS h⁻¹) para *D. parllelopipedon* en los experimentos de 24h de duración, incluyendo el error estándar (SE); la presencia de (CS) o ausencia sedimento (SS); la comunidad fitoplanctónica utilizada: *Ankistrodesmus sp.* (A) y comunidad dominada por cianobacterias (P); la talla en cm de los individuos (7-9 cm grande/ 5-6 cm chica).

Talla	F (+/- EE)	I (+/- EE)	F' (+/- EE)	Sedimento	Fitoplancton
7-9	37 (9,9)	1,05(0,28)	43(11,5)	CS	P
7-9	31 (6,4)	0,87(0,18)	36 (7,40)	SS	P
7-9	32 (6,5)	1,1 (0,16)	37 (7,80)	CS	A
7-9	20 (1,2)	0,59(0,07)	23 (3,61)	SS	A
5-6	21 (6,3)	0,67(0,06)	62 (6,70)	CS	A
5-6	17 (3,54)	0,49(0,02)	50 (10,0)	SS	A
5-6	21 (2,7)	0,59(0,07)	62 (8,10)	CS	P
5-6	24 (7,7)	0,69(0,21)	71 (12,1)	SS	P

Corbicula fluminea

El rango de oxígeno disuelto durante el experimento se ubicó entre 8,8-9,6 ppm, mientras que los valores de temperatura presentaron un rango de 18,6-19°C no se registró mortandad de bivalvos.

Al igual que en los experimentos de *D. parllelopipedon* se observó una disminución de la biomasa fitoplanctónica en todos los tratamientos independientemente de la talla y oferta alimenticia (Fig. 9). El rango de la tasa de filtración para *Ankistrodesmus sp.* se ubicó entre 10-280 ml ind⁻¹ h⁻¹ (rango global). Mientras que el rango para las cianobacterias fue 20-270 ml ind⁻¹ h⁻¹ (rango global). La remoción de clorofila a en los tratamientos con *Ankistrodesmus sp.* fue 48% para los individuos de talla chica y 50% para individuos de talla grande. La remoción en presencia de cianobacterias fue similar para ambos tratamientos 28% (talla grande y chica).

Los individuos de talla grande presentaron mayor tasa de filtración sin embargo estas diferencias no fueron significativas. Por otro lado, se observaron diferencias en la tasa de filtración en función de la oferta alimenticia, mayor con *Ankistrodesmus sp.* si lo comparamos con las cianobacterias ($F_{(1,16)}=22,02$; $p<0.05$).

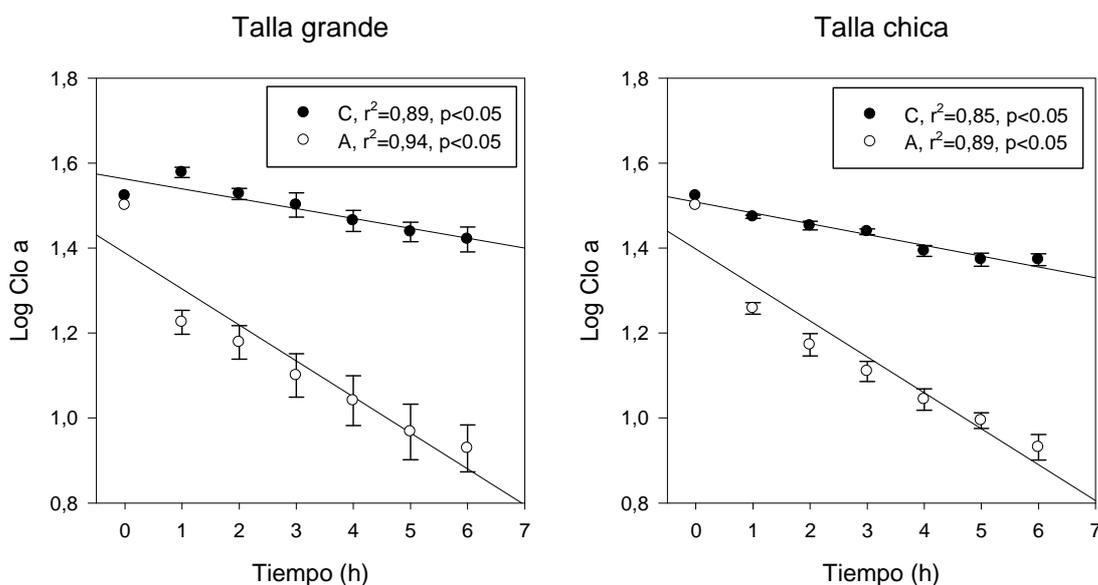


Figura 9. Log de la concentración de clorofila a ($\mu\text{g l}^{-1}$) vs. tiempo para los experimentos de corta duración de *C. fluminea*. Tratamientos: dos tallas grande (2,5-3,5 cm) y chica (1,5-2 cm) y dos comunidades fitoplanctónicas distintas: *Ankistrodesmus sp.* (círculo vacío) y comunidad dominada por cianobacterias (círculo lleno). Las barras indican el error estándar.

En los experimentos de 24 horas de duración, los individuos de *C. fluminea* de talla grande presentaron mayores tasas de filtración si los comparamos con los individuos de talla chica ($F_{(1,48)}=14,64$; $p<0.05$) (Tabla 8). La tasa de filtración en tratamientos con sedimento fue significativa, en ausencia de este ($F_{(1,48)}=7,53$; $p<0,05$). Por otro lado si consideramos la tasa de ingestión en presencia de sedimento esta fue significativa ($F_{(1,48)}=4,8$; $p<0,05$)

Los valores de tasa de filtración por unidad de biomasa (PS) (F') fueron similares para ambas tallas (Tabla 8). La filtración de las distintas comunidades fitoplanctónicas en función del peso seco presentó diferencias significativas ($F_{(1,32)}=11,72$; $p<0.05$), siendo mayor el consumo de *Ankistrodesmus sp.* El sedimento mostró un patrón similar al observado en la tasa de filtración por individuo, es decir mayores valores de filtración en presencia de este.

La tasa de ingestión fue mayor en el tratamiento talla grande, con sedimento y con *Ankistrodesmus sp.* (Tabla 8) ($F_{(1,30)}=13,57$; $p<0.05$). La ingestión en presencia de sedimento fue mayor que en ausencia de este ($F_{(1,32)}=10,91$; $p<0.05$).

Tabla 8. Tasa promedio de filtración (F, ml ind⁻¹h⁻¹), tasa de ingestión (I, µg ind⁻¹ h⁻¹) y tasa de filtración en función del peso seco (F', ml g de PS h⁻¹) para los experimentos de *C. fluminea* de 24 h de duración, incluyendo el error estándar (EE); el tiempo de duración del experimento (T, h); la presencia de (CS) o ausencia sedimento (SS); la comunidad fitoplanctónica utilizada: *Ankistrodesmus sp.* (A) y comunidad dominada por cianobacterias (P); la talla en cm de los individuos (2,5-3,5 cm grande/ 1,5-2 cm chica).

Talla	F (+/- EE)	I (+/- EE)	F' (+/- EE)	Sedimento	Fitoplancton
2,5-3,5	20 (3,04)	0,65 (0,18)	112(31,9)	CS	P
2,5-3,5	14 (5,3)	0,41(0,15)	78 (29,1)	SS	P
2,5-3,5	39 (7,3)	1,14 (0,21)	217 (45,1)	CS	A
2,5-3,5	18 (4,11)	0,52 (0,12)	101 (22,7)	SS	A
1,5-2	20 (6,3)	0,67 (0,06)	227 (62,7)	CS	A
1,5-2	10 (1,77)	0,3 (0,05)	114 (20,3)	SS	A
1,5-2	11 (2,13)	0,36 (0,07)	125 (24,4)	CS	P
1,5-2	11 (1,63)	0,32(0,4)	125 (18,6)	SS	P

Comparación de las tasas de filtración e ingestión entre las dos especies de bivalvos considerados.

A efectos de simplificar la presentación de los resultados en este componente se analizaron exclusivamente los experimentos de 24 horas. *Diplodon parallelopipedon* presentó mayores tasas de filtración e ingestión que *C. fluminea*, estas diferencias fueron significativas tanto en el caso de la filtración ($F_{(1,96)}=21,25$; $p<0,05$) como la ingestión ($F_{(1,96)}=9,42$; $p<0,05$).

Para la comunidad dominada por cianobacterias, las tasas de filtración e ingestión de *D. parallelipedon* en general fueron el doble que la de *C. fluminea*. Mientras que la tasa de filtración de *D. parallelipedon* en presencia de *Ankistrodesmus sp.* fue menor solamente en el tratamiento talla grande con sedimento.

La interacción entre las variables bivalvo vs fitoplancton fue significativa ($F_{(1,96)}=9,67$; $p<0,0$). *Diplodon parallelipedon* presentó similares tasas de ingestión de ambas comunidades fitoplanctónicas, mientras que el consumo de *C. fluminea* fue mayor en *Ankistrodesmus sp.* ($F_{(1,96)}=4,8$; $p<0,05$) (Fig. 10).

Corbicula fluminea presentó mayores valores de la tasa de filtración en función del peso seco (F') en comparación con *D. parallelipedon* ($F_{(1,64)}=61,69$; $p<0,05$). Por otro lado se repiten los patrones anteriormente señalados en cuanto a la interacción bivalvo fitoplancton ($F_{(1,64)}=14,91$; $p<0,05$).

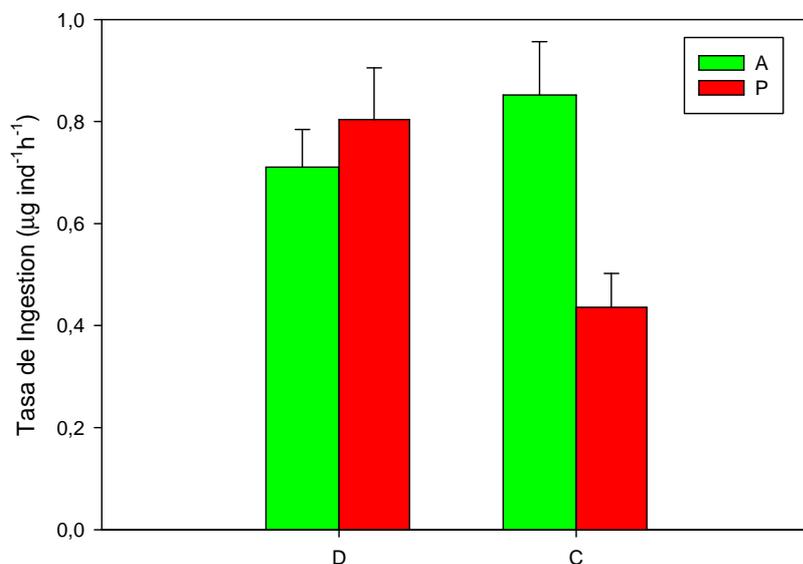


Figura 10. Tasa de ingestión ($\mu\text{g ind}^{-1}\text{h}^{-1}$) para cada especie de bivalvo: *C. fluminea* (C) y *D. parallelipedon* y fitoplancton: *Ankistrodesmus sp.* (A) y comunidad dominada por cianobacterias (P), individuos de talla grande en ambos casos y tratamientos con sedimento sin materia orgánica. Hay diferencias significativas entre el consumo de fitoplancton en el caso de *C. fluminea* ($F_{(1,96)}=4,8$; $p<0,05$).

Consumo de materia orgánica del sedimento

En todos los tratamientos se mantuvieron los niveles adecuados de oxígeno disuelto (7,6-8,5ppm), pH (6,5-7,8) y temperatura (18,6-19,2°C). En ningún caso se registró mortalidad de bivalvos.

En el experimento se constató una disminución de la materia orgánica del sedimento en los tratamientos con bivalvos en comparación a los controles ($F_{(1,70)}=20,4$; $p<0,05$) (Fig. 11). La mayor pérdida de materia orgánica se observó en el tratamiento *Diplodon* talla grande ($F_{(1,70)}=30,45$; $p<0,05$).

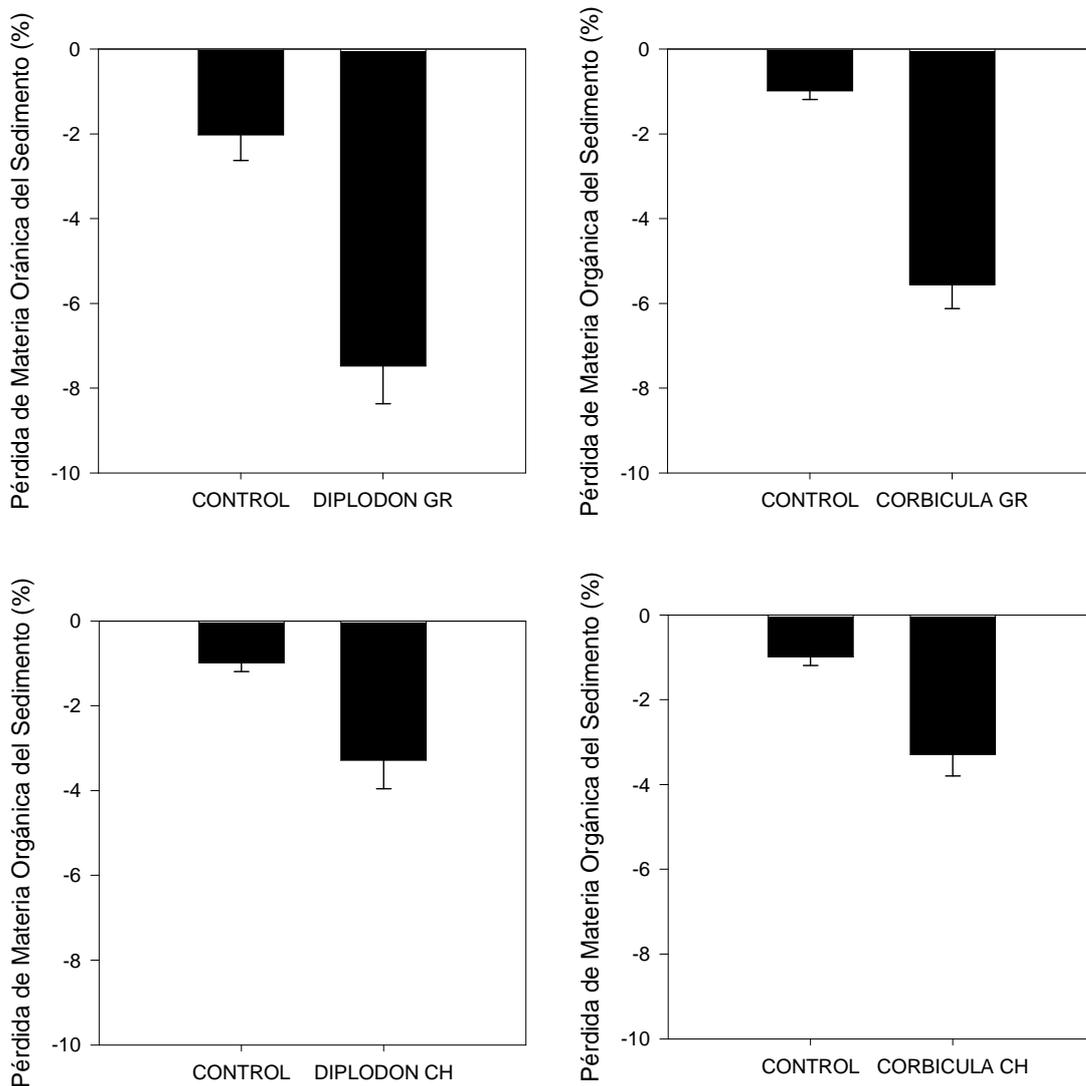


Figura 11. Porcentaje de pérdida de materia orgánica del sedimento con *D. parallelopipedon* y *C. fluminea* vs los controles. Para ambos bivalvos se consideraron dos clases de tamaño grande (GR) y chico (CH). Se colocó un individuo en el tratamiento *Diplodon* GR, dos en *Diplodon* CH y *Corbicula* GR y cuatro en *Corbicula* CH. Las barras corresponden al valor medio y se indica el error estándar.

El consumo materia orgánica por individuo fue mayor en la especie *D. parallelipedon*. El consumo de materia orgánica de *D. parallelipedon*, el consumo para la talla grande se estimó en 130 mg día⁻¹ ind⁻¹. Por su parte, *C. fluminea* presentó una tasa de 45 mg día⁻¹ ind⁻¹ en el tratamiento talla grande (Tabla 9). Los individuos de mayor talla de ambas especies de bivalvo presentaron mayores tasas de consumo de materia orgánica que los individuos de menor tamaño ($F_{(1,36)}=11,03$; $p<0,05$). Por otro lado, si estandarizamos los resultados en función de peso seco de los individuos observamos que la pérdida de materia orgánica es similar para ambas especies. Además, la tasa de consumo de materia orgánica, en función del peso seco, no presentó diferencias significativas ni en función de la talla ni las especies de bivalvo (Tabla 9).

Tabla 9. Consumo promedio estimado de materia orgánica expresado por día (mg día⁻¹ ind⁻¹). Se indica el error estándar entre paréntesis, por gramos de peso seco (PS) (mg día⁻¹g de PS día⁻¹). Para cada bivalvo *D. parallelipedon* (D) y *C. fluminea* (C) considerando ambas tallas grande (7-9 cm D; 2,5-3,5 cm C) y (5-6 cm D; 1,5-2 cm C) chica.

Talla	mg día⁻¹ind⁻¹	mg día⁻¹ g de PS	Días	Especie
7-9	130(24,5)	151(37,8)	15	D
5-6	45(13,8)	132(77,2)	15	D
2,5-3,5	26(7,33)	145(30,3)	15	C
1,5-2	12(8,5)	136(45,5)	15	C

Consumo de fitoplancton en presencia de un sedimento rico en materia orgánica

Corbicula fluminea en presencia de un sedimento rico en materia orgánica presentó menores valores de filtración que en los tratamientos con sedimento sin materia orgánica (ver tablas 8 y 10). Sin embargo las diferencias no fueron estadísticamente significativas. Por otra parte cuando consideramos las tasa de ingestión en función del tipo de sedimento encontramos diferencias significativas siendo mayor en el tratamiento con sedimento sin materia orgánica ($F_{(2,48)}=4,8$; $p<0,05$) (ver Tablas 8 y 10).

La tasa de filtración *D. parallelopedon*, fue el doble que en los tratamientos con *C. fluminea* ($F_{(1,96)}=21,25;p<0,05$) (Tabla 10), así como también la tasa de ingestión ($F_{(1,96)}=12,23;p<0,05$). Los valores de filtración en presencia de un sedimento con materia orgánica fueron similares a los tratamientos con sedimento sin materia orgánica no registrándose diferencias significativas. Por otro lado, la tasa de ingestión en presencia de sedimento sin materia orgánica fue mayor y estas diferencias fueron significativas ($F_{(1,48)}=3,7;p<0,05$).

Por otra parte, cuando consideramos la tasa de filtración en función del peso seco de los individuos, la mayor tasa de filtración le corresponde a *C. fluminea* (Tabla 10). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas ni entre las tallas ni entre las especies de bivalvos.

La ingestión de las distintas comunidades fitoplanctónicas ofrecidas como alimento a los bivalvos fue diferente ($F_{(1,32)}=6,5; p<0,05$). El consumo de *Ankistrodesmus sp.* fue mayor comparado con las cianobacterias para ambas especies ($F_{(1,96)}=7,46;p<0,05$). Sin embargo solo se encontraron diferencias significativas en el consumo de microalgas, para *C. fluminea* la tasa de filtración fue el doble con *Ankistrodesmus sp.* en comparación con las cianobacterias ($F_{(1,32)}=4,24; p<0,05$).

Las tallas mas grandes registraron mayores tasas de filtración e ingestión que las pequeñas ($F_{(1,48)}=9,55;p<0,05$) (Tabla 10).

Tabla 10. Tasa promedio de filtración (F, ml ind⁻¹h⁻¹), tasa de ingestión (I, µg ind⁻¹ h⁻¹) y tasa de filtración considerando el peso seco (F', ml g de PS h⁻¹) para los experimentos de *D. parallelopipedon* (D) y *C. fluminea* (C) de 24 h de duración, incluyendo el error estándar (EE); el tiempo de duración del experimento (T, h); SED: sedimento con materia orgánica (CMO); FITO: comunidad fitoplanctónica utilizada: *Ankistrodesmus* sp. (A) y comunidad dominada por cianobacterias (P); la talla en cm de los individuos de *D. parallelopipedon* (7-9 cm grande/ 5-6 cm chica) y *C. fluminea* (2,5-3,5 cm grande/ 1,5-2 cm chica).

Bivalvo	Talla	F (+/- EE)	I (+/- EE)	F' (+/- EE)	FITO
D	7-9	37(8,8)	0,97(0,22)	43(9,86)	A
D	7-9	31(5,48)	0,63(0,11)	36(6,37)	P
D	5-6	25(7,5)	0,51(0,15)	74(22,3)	P
D	5-6	28(7,21)	0,72(0,18)	82(21,2)	A
C	2,5-3,5	13(0,4)	0,26(0,09)	73(27,5)	P
C	2,5-3,5	19(0,7)	0,59(0,23)	106(42,4)	A
C	1,5-2	6(1,04)	0,12(0,03)	68(18,2)	P
C	1,5-2	14(0,8)	0,44(0,25)	159(38)	A

Tasa de filtración de *Daphnia obtusa*

Los rangos de valores del oxígeno disuelto se ubicaron en el rango 8,9-7,9 ppm. Por otro lado la temperatura registrada en los tratamientos se ubicó entre 19,1-18,7 °C. Se realizaron los conteos inicial y final de *D. obtusa* no encontrándose diferencias significativas entre los individuos al inicio y final del experimento.

La tasa de filtración de *Daphnia obtusa* fue mayor en el tratamiento con *Ankistrodesmus* sp. El valor promedio alcanzado fue 0,586 ml ind⁻¹h⁻¹, mientras que en el caso de la comunidad dominada por cianobacterias la filtración correspondió a 0,177 ml ind⁻¹h⁻¹ (Tabla 11). En resumen, la tasa de filtración con *Ankistrodesmus* sp. fue tres veces mayor que con la comunidad dominada por cianobacterias ($F_{(1,9)}=143,6; p<0,05$). La tasa

de ingestión también mostró diferencias significativas siendo nuevamente 3 veces mayor en el tratamiento con *Ankistrodesmus sp.* ($F_{(1,9)}=156,3;p<0,05$).

Tabla 11. Tasa promedio de filtración (F, ml ind⁻¹h⁻¹), tasa de ingestión (I, µg ind⁻¹ h⁻¹) y tasa de filtración considerando el peso seco (F', ml mg de PS h⁻¹) para *Daphnia obtusa* incluyendo el error estándar (SE); el tiempo de duración del experimento (T, h); la comunidad fitoplanctónica utilizada: *Ankistrodesmus sp.* (A) y comunidad dominada por cianobacterias (P). En todos los casos se registraron diferencias significativas entre los controles y los tratamientos.

F (± EE)	I (± EE)	F' (± EE)	Fitoplancton
0,586 (0,02)	0,015 (0,02)	29,3(0,173)	A
0,177(0,031)	0,004(0,04)	8,87(0,26)	P

A partir de los resultados obtenidos se realizó la comparación entre las tasas de herbivoría de los bivalvos vs. *D. obtusa*. El cálculo se realizó para las distintas comunidades fitoplanctónicas ofrecidas como alimento. En cada caso se utilizó el % de clorofila a removido por hora obtenidos del experimento 1 (*D. parallelopipedon* y *C. fluminea*) y experimento 4 (*D. obtusa*). Se consideró un prisma de 1 m² de base y 4,5 m de altura de la columna de agua. En este prisma hipotético consideramos las densidades promedio de los bivalvos en la Laguna de Sauce, 7 ind m⁻² para *D. parallelopipedon* y 22 ind m⁻² para *C. fluminea* (Mazzeo et al. 2010) y la abundancia de 10 individuos por litro de *Daphnia obtusa*, esta corresponde al doble de la densidad media (en los lagos donde ocurre) encontrada en un estudio de verano en 18 lagos (Kruk et al. 2009) (Fig. 12).

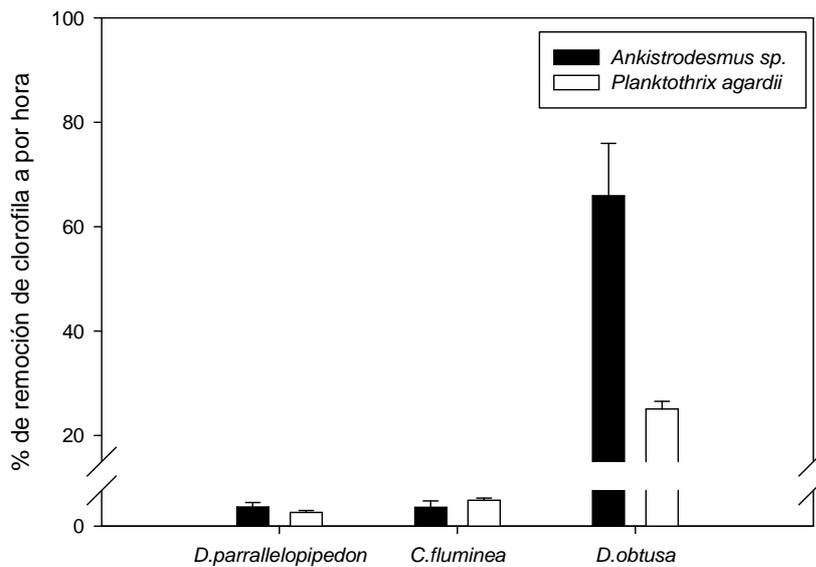


Figura 12. Comparación entre los % de remoción de poblaciones hipotéticas de *Daphnia obtusa*, *Diplodon parrallelopedon* y *Corbicula fluminea*, considerando: un prisma de 1m² de base y 4,5 m de altura de la columna de agua. Las densidades promedio de los distintos organismos para el sistema Laguna del Sauce. El porcentaje de remoción se estimaron en base a los % de remoción de clorofila en los experimentos con: *Ankistrodesmus sp.* (A) y cianobacterias (P) para cada una de las especies.

Comparación del consumo de bivalvos versus el consumo del microzooplancton

El rango de temperatura al cual se realizó el experimento fue 20,1-21°C, las medidas de oxígeno disuelto se encontraron en un rango de 8,6-8,8 ppm.

En todos los tratamientos la mayor tasa de filtración se registró en la primera hora de experimentación. El mayor valor de la tasa de filtración se registró en el tratamiento D+C+ZOO (887 ml ind⁻¹h⁻¹). El % de remoción de clorofila a al finalizar fue similar para ambas especies de bivalvos (38%). Por otro lado, en el tratamiento con zooplancton no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos y los controles en toda la duración del experimento. En este caso el crecimiento del fitoplancton superó el consumo del zooplancton (Fig. 13, Tabla 12).

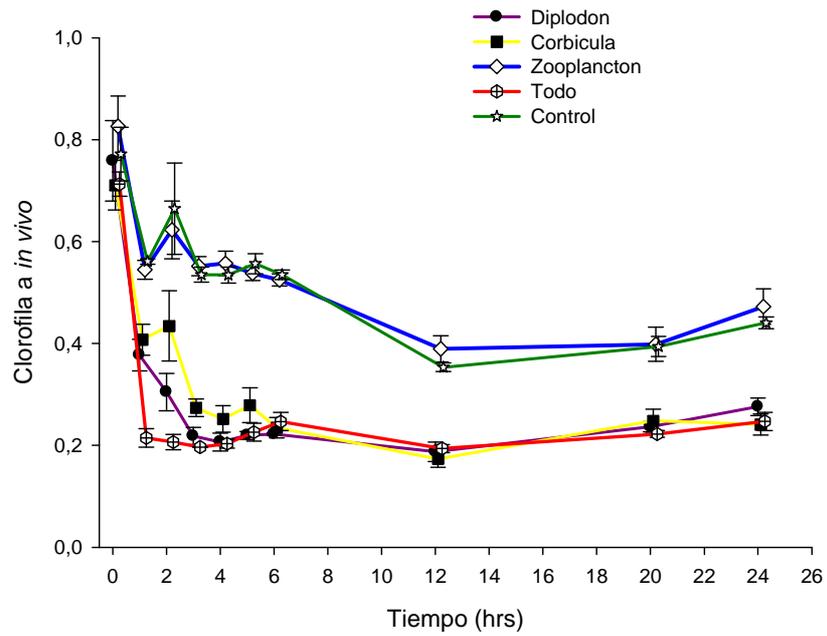


Figura 13. Variación temporal de la biomasa fitoplanctónica (medida como clorofila a *in vivo*) para los siguientes tratamientos: *D. parallelepipedon* (D), *C. fluminea* (C), zooplancton (ZOO) natural de la Laguna Blanca y todo (D+C+ZOO).

Tabla 12. Tasa promedio de filtración (F, ml ind⁻¹h⁻¹), tasa de ingestión (I, µg ind⁻¹ h⁻¹) y tasa de filtración considerando el peso seco (F', ml g de PS h⁻¹) para los *D. parallelopipedon*, *C. fluminea*, zooplancton y el tratamiento todo D+C+ZOO incluyendo el error estándar (SE); el tiempo de duración del experimento (T, h). En este experimento se utilizó una comunidad natural de fitoplancton (ver materiales y métodos).

	F (+/- EE)	I (+/- EE)	F' (+/- EE)
<i>D. parallelopipedon</i>	22 (6,4)	0,172 (0,63)	28,4 (8,3)
<i>C. fluminea</i>	19 (5,9)	0,134 (0,48)	94 (29,51)
Zooplancton	0	0	0
D+C+ZOO	15 (0,47)	0,099 (0,065)	10 (0,34)

Nuevamente para comparar la presión de herbivoría de los bivalvos con el zooplancton consideramos un prisma hipotético (1m² y 4,5m de altura), los % de remoción de clorofía a por hora (experimento 5) y las abundancias dentro del sistema considerando un prisma hipotético. El zooplancton presenta porcentaje de remoción de fitoplancton igual a cero (Fig. 14).

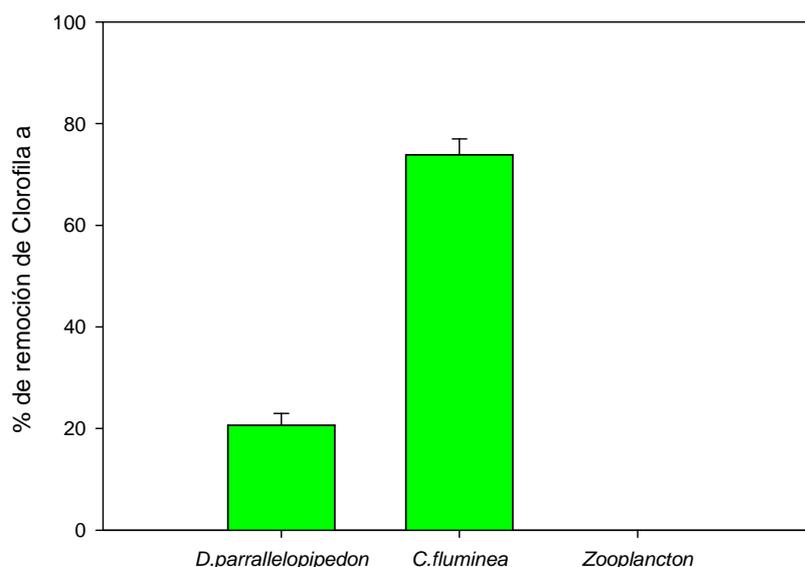


Figura 14. % de remoción de *D. parralleloipedon*, *C. fluminea* y una comunidad natural de zooplancton, considerando un prisma de 1m² de base y 4,5 m de altura de la columna de agua. El porcentaje de remoción se estimó en base a las % de remoción de fitoplancton calculado a las 24h de experimento. Se utilizaron las densidades medias de los distintos organismos para el sistema Laguna del Sauce tomados de la literatura: 7 ind/m² *D. parralleloipedon* y 22 ind/m² de *C. fluminea* (Mazzeo et al. 2010) y la densidad de la comunidad de zooplancton natural (1057 ind l⁻¹). Ver estructura de las comunidades fitoplanctónica y zooplanctónicas en materiales y métodos.

Rango de tallas consumido por bivalvos y zooplancton

Para simplificar los resultados se dividieron a las especies de fitoplancton en dos grupos en función del consumo del zooplancton en: fácilmente consumibles (<30µm) y no consumibles (>30µm) (Burns 1968; Okamoto 1984; Moss & Eaton 2002). Dentro de este grupo de especies no palatables se encontró solamente a *Cylindroespermopsis raciborskii*.

Los bivalvos presentaron un mayor consumo de fitoplancton en relación al zooplancton ($F_{(4,14)}=883;p<0,001$). Por otro lado ambas especies de bivalvos fueron capaces de consumir eficientemente ambos grupos de fitoplancton. Mientras que en las condiciones experimentales el zooplancton fue totalmente ineficiente al momento de consumir cualquiera de los dos grupos de fitoplancton (Fig. 15). En los tratamientos con zooplancton se observó incluso un crecimiento del fitoplancton similar al control. Considerando ambos bivalvos por separados podemos observar que *C. fluminea* fue más

eficiente que *D. parallelopedon* en consumir ambas tallas de fitoplancton estas diferencias fueron marginalmente significativas ($F_{(1,5)}=6,86$; $p>0,05$.)

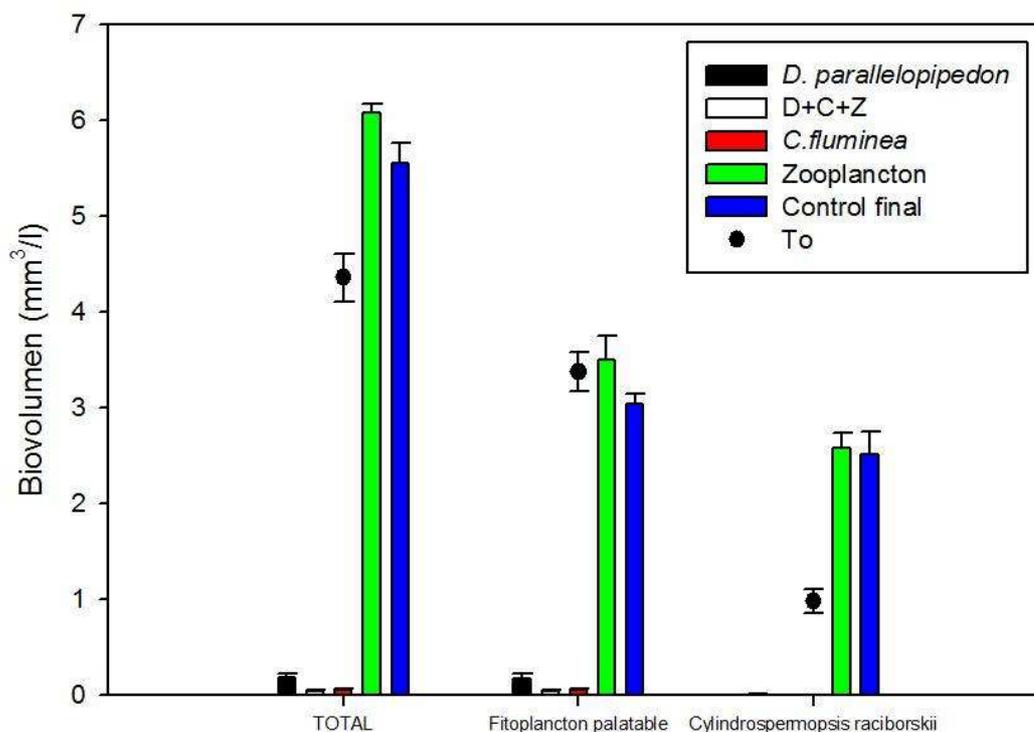


Figura 15. Biovolumen total de fitoplancton inicial (T_o) y final para todos los tratamientos. Se indican por separado las fracciones palatable y no palatable (*C. raciborskii*) en relación al consumo por el zooplancton. Tratamientos *Diplodon parallelopedon* (D); *Corbicula fluminea* (C); zooplancton (Z); D+C+ZOO y control final (solo fitoplancton). Las barras corresponden al valor medio y se indica el error estándar.

Interacción entre bivalvos y zooplancton

Los resultados del experimento anterior fueron reorganizados en grupos morfofuncionales del zooplancton. Se agrupó a las especies en microfiltradores (rotíferos y nauplios), mesofiltradores (copépodos calaniodes) y ciclopoides.

Se observó una disminución significativa del zooplancton en los tratamientos con bivalvos ($F_{(1,8)}=26,76$; $p<0,05$). La fracción del zooplancton que presentó la mayor disminución fueron los microfiltradores ($F_{(1,8)}=22,42$; $p<0,05$). Los organismos

mesofiltradores y los cilopoides no presentaron diferencias significativas entre los tratamientos y los controles finales (Fig. 16).

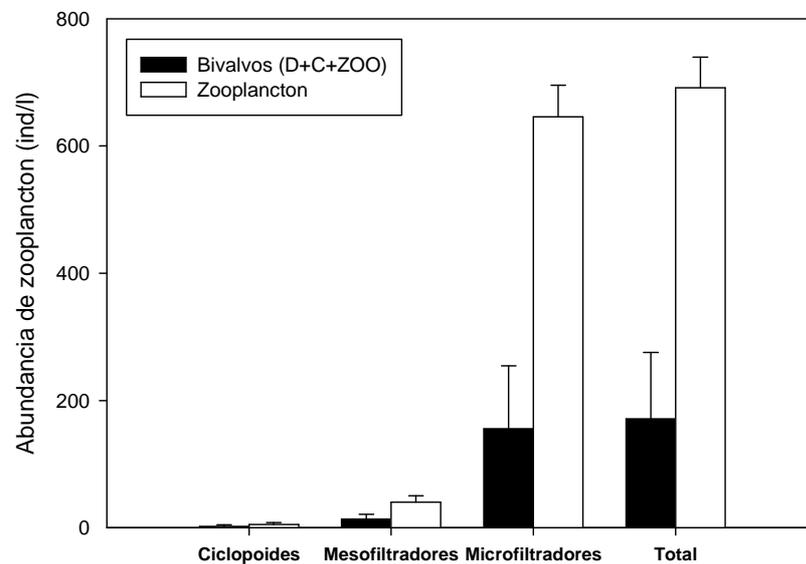


Figura 16. Resultados del experimento interacción entre bivalvos y zooplancton. Se indica el valor final del total del zooplancton y por separado las fracciones de los grupos morfofuncionales en cada uno de los tratamientos. Tratamientos: bivalvos (D+C+ZOO) y el control zooplancton (sin bivalvos). Las barras corresponden al valor medio y se indican al error estándar.

5. DISCUSIÓN

Los resultados alcanzados en esta tesis permiten afirmar que debido a las elevadas tasas de filtración del fitoplancton junto con el consumo de zooplancton de menor tamaño, determinan que ambas especies de bivalvos presenten un gran potencial en las técnicas de biomanipulación. El mayor consumo de fitoplancton por individuo (especialmente de cianobacterias) por parte de *D. parallelipedon* junto con una mayor resistencia a toxinas y condiciones de anoxia, posicionan a la almeja nativa como un muy buen candidato. Si bien una comunidad zooplanctónica dominada por organismos de gran talla relativa tiene mayor presión de herbivoría que la determinada aquí para los bivalvos, el zooplancton presenta mayor variabilidad poblacional que los bivalvos. Por otro lado el consumo de microzooplancton por parte de los bivalvos y su mayor permanencia en el sistema hacen pensar que la mejor estrategia de biomanipulación sea combinar la re-estructuración de la comunidad de peces que facilite el establecimiento y permanencia de zooplancton relativamente grande en conjunto con el cultivo e introducción de bivalvos.

Herbivoría de D.parallelipedon vs. C.fluminea

La evidencia experimental de una mayor tasa de filtración por individuo para la especie nativa *Diplodon parallelipedon* en comparación con la especie exótica *Corbicula fluminea* confirma la hipótesis de trabajo 1, predicción 1. Las tasas de filtración registrada para *D. parallelipedon* se encuentran dentro del rango de valores observado para otras especies de bivalvos filtradores, por ejemplo: *D. chilensis* (Soto & Mena 1999) o *Limnoperna fortunei* (Cataldo et al. 2012b; Sylvestre et al. 2005; Petsana et al. 2009). Los valores menores registrados para *C. fluminea* coinciden con los reportados en estudios previos (Way et al. 1990) descartando así que las diferencias encontradas en el presente trabajo pudieran atribuirse a respuestas diferenciales entre las especies analizadas en las condiciones experimentales utilizadas.

Es importante destacar el amplio rango de resultados encontrados para las tasas individuales de filtración de los bivalvos (Way et al 1990; Defeo et al. 1990; Strayer et al. 1999; Soto & Mena 1999; Vaughn & Hakenkamp 2001; Sylvester et al 2005; Chien et al. 2006; Petsana et al. 2009). Esto podría deberse a la utilización de distintos métodos para el cálculo de la filtración, así como a la oferta de distintas fuentes de alimento y en distintas concentraciones (Riisgård 2003). En este sentido, las diferentes

tasas de filtración que se encontraron en la presente tesis frente a las distintas ofertas alimenticias demuestran la incidencia del tipo de alimento en las estimaciones. En los resultados presentados, se constató además una disminución de las tasas de filtración en el tiempo (6 vs. 24hrs), lo cual denota también la importancia de la duración del experimento. Estudios recientes (Cataldo et al. 2012b) coinciden con los resultados encontrados en esta tesis que indican una disminución de la tasa de filtración a las 24h. Según los autores este resultado se debe principalmente a un saciamiento del bivalvo o a la disminución de la concentración del alimento. En este sentido, algunos autores sugieren que en experimentos donde la concentración de clorofila *a* es elevada (5 a 10 $\mu\text{g l}^{-1}$) se puede producir una disminución de la tasa de filtración por la saturación del sistema digestivo (Clausen & Riisgard 1996; Dolmer 2001). Además, los bivalvos pueden regular su actividad fisiológica en función de maximizar la ganancia energética dependiendo de la concentración de partículas en suspensión o de sus requerimientos nutricionales (Bayne et al. 1993; Bayne 1998; Prins et al. 1998; Iglesias et al. 1998). En ambientes naturales donde ocurren muy bajas concentraciones algales ($<0,5\mu\text{g l}^{-1}$), los bivalvos cierran las valvas con el objetivo de reducir su metabolismo (Riisgård 2001).

De acuerdo a lo expuesto y considerando el ayuno de 24 horas previo a la realización del experimento (incluido en la mayoría de los antecedentes disponibles), la tasa en la primeras horas pueden definirse como una tasa máxima de filtración e ingestión. El cálculo a las 24 horas puede considerarse una estimación más cercana a los valores en condiciones naturales siempre que la disponibilidad de alimento este asegurado en el lapso de tiempo indicado.

Al comparar la tasa de filtración por unidad de biomasa (peso seco de los tejidos) de ambas especies, observamos que *C. fluminea* presenta los mayores valores de filtración. Este hallazgo es consistente con estudios previos que indican una mayor relación de filtración/biomasa para *Corbicula* en comparación con *Diplodon* (Kraemer 1979; McMahan 1983; Vaghun & Hakenkamp 2001). Una posible hipótesis para explicar este patrón, podría estar relacionada (entre otros factores) a los tipos de crecimiento de una y otra especie. Por un lado, *C. fluminea* presenta una gran actividad metabólica con una tasa de crecimiento constante durante toda la vida (MacMahon 2002). Por el contrario, *D. parallelopipedon* presenta un crecimiento rápido al comienzo de su vida seguido luego de un enlentecimiento (Parada et al 1989).

De acuerdo a lo postulado en la hipótesis 1 (predicción 2) los individuos de talla grande de ambas especies presentaron mayores tasas de filtración que los más chicos, estos resultados coinciden con hallazgos similares encontrados en trabajos previos (Okumus 2002; Hatton 2005; Chien & Hsu 2006; Filgueira 2007). Sin embargo, cuando se corrige la tasa de filtración por unidad de biomasa (F') la observación se revierte ya que se constata que los individuos más pequeños de *D. parallelopipedon* presentan una mayor tasa de filtración por unidad de biomasa que los organismos de talla grande. En el caso de *C. fluminea* no se encontraron diferencias significativas en la tasa de filtración entre las diferentes tallas, este patrón puede asociarse al crecimiento continuo y constante a lo largo de su vida de *C. fluminea* (MacMahon 2002). Por otro lado *D. parallelopipedon* presenta un crecimiento rápido en su etapa juvenil y luego se enlentece (Parada et al 1989) patrón congruente con el menor valor registrado en los adultos.

La presencia de un sustrato es otro factor importante al momento de evaluar la tasa de filtración (hipótesis 2, predicción1). Debido a que ambas especies viven enterradas, la ausencia de sedimento puede generar factores de estrés (Hakenkamp et al. 2001). En la presente tesis se constató que la presencia de un sustrato inerte determinó que la tasa de filtración de los organismos fuera mayor que en su ausencia, hecho confirmado para ambas especies e independiente de su talla y de la oferta alimenticia. De acuerdo a estos resultados la utilización de sistemas de cultivo con cajas con sedimento podría ser un instrumento adecuado para tener un mejor establecimiento de las especies, una mayor tasa de filtración y un mayor impacto en la herbivoría.

Confirmando la hipótesis 2 (predicción 2) se constató que *D. parallelopipedon* y *C. fluminea* son capaces de alimentarse de materia orgánica del sedimento. Los resultados indican que ambos bivalvos pueden utilizar el sedimento como una fuente adicional de alimento cuando las condiciones ambientales sean desfavorables, por ejemplo baja concentración de fitoplancton en la columna de agua (Vaughn and Hakenkamp 2001). Por otro lado, Hakenkamp & Palmer (1999) encontraron una pérdida de materia orgánica en condiciones de laboratorio (sin fitoplancton) y una ganancia de esta en experimentos de campo. Este patrón se debe entre otros factores a que en condiciones de campo la remoción del material suspendido de la columna de agua produce heces y pseudoheces que aportan materia orgánica al sedimento. En condiciones de laboratorio utilizadas en la presente tesis se favoreció la alimentación pedal de los animales ya que

el agua utilizada no contenía material particulado en suspensión y sólo pudieron alimentarse del sedimento, por lo tanto la transferencia de materia orgánica de la columna de agua al sedimento a través de los desechos metabólicos no está presente. En ambientes donde la concentración de materia orgánica del sedimento es baja (<1%), los bivalvos pueden aumentar la concentración de materia orgánica para beneficio propio y de otros organismos (Vaughn & Hakenkamp 2001).

El consumo de materia orgánica del sedimento aporta una importante cantidad de la energía para el sustento de los bivalvos. Se ha encontrado que en el caso de *Corbicula sp.* esta fuente de alimento es capaz de aportar el 50% de la energía requerida (Boltovskoy et al. 1995). Para los Unionaceos se ha estimado que el consumo por la columna de agua representa sólo el 20% de la energía requerida y el restante lo obtienen del sedimento (Raikow & Hamilton 2001).

De acuerdo a nuestra hipótesis 2 (predicción 3) la capacidad de pastoreo de los bivalvos sobre el fitoplancton en presencia de un sedimento rico en materia orgánica es menor que en presencia de un sedimento libre de materia orgánica. Las menores tasas de filtración e ingestión en presencia de un sedimento rico en materia orgánica pueden deberse al uso del mismo como fuente adicional de alimento.

La combinación de la alimentación pedal con la filtración (la cual puede ocurrir simultáneamente) permite un crecimiento más rápido (Hakenkamp & Palmer 1999). Debido a que *C. fluminea* presenta una gran actividad metabólica, cuando solo puede alimentarse de la columna de agua, la tasa de filtración debe ser mayor para poder compensar la falta de energía (Zangh et al. 2011). Otros autores han sugerido que en el caso de *C. fluminea* solamente la filtración en la columna de agua sería insuficiente para mantener un metabolismo tan elevado (Boltovskoy et al. 1995).

La posibilidad de utilizar dos fuentes de alimento alternativos, determina que la dinámica de consumo del fitoplancton por parte de los bivalvos no responde al clásico modelo predador presa (Lotka 1925: Volterra 1926). En palabras simples, los bivalvos puede consumir totalmente al fitoplancton sin riesgo de perecer, patrón característicos de los cladóceros de gran tamaño que presentan incrementos bruscos y muy acotados en el tiempo generalmente acoplados a reducciones drástica de la biomasa algal y cambios

estructurales del ensamble fitoplanctónico (Lampert et al. 1986; Lueke et al. 1990; Carpenter et al. 2009).

Contrariamente a la hipótesis 2 (predicción 4) las tasas de filtración registradas para las distintas comunidades fitoplanctónicas ofrecidas como alimento no presentaron diferencias significativas independientemente de la especie y la talla del bivalvo. Esta observación indica que tanto *D. parallelipedon* como *C. fluminea* son especies no selectivas y que pueden consumir un amplio rango de especies fitoplanctónicas. Esta característica había sido reportada previamente para *C. fluminea* (Atkinson et al. 2010), donde se señalaba además, que esta especie exótica y generalista es capaz de ocupar un amplio nicho ecológico en comparación con las especies nativas. Este no es el caso de *D. parallelipedon* ya que es una especie nativa generalista que coexiste con *C. fluminea*. Seguramente el hecho de que *D. parallelipedon* sea una especie generalista favorece la coexistencia de ambas especies.

En el presente estudio *C. fluminea* presentó una tasa de ingestión significativamente menor de cianobacterias. Liu et al. (2009) indican que la toxina de las cianobacterias inhiben la filtración de *C. fluminea*. También se han registrado menores tasas de filtración por parte de *Diplodon polymorpha* en presencia de *Microcystis aureginosa* (Dionisio-Pires et al. 2004).

Contrariamente a lo esperado, *D. parallelipedon* presentó mayor ingestión de la comunidad dominada por cianobacterias, esta constatación abre un interesante potencial para su uso en técnicas de biomanipulación. Además, considerando su distribución más amplia (independiente de la estructura del sedimento, Marroni 2006), la presencia de este bivalvo podría disminuir la probabilidad de determinadas especies de cianobacterias (aquellas sin capacidad de control de flotación) de dominar la comunidad fitoplanctónica, lo cual es altamente deseable particularmente en sistemas utilizados para el suministro de agua potable. No obstante, estos resultados deben ser considerados como muy primarios y nuevos aspectos deben ser investigados a los efectos de determinar las respuestas de largo plazo desde el punto de vista fisiológico, de crecimiento y reproducción frente a la exposición prolongada a la oferta mayoritaria de cianobacterias como oferta alimenticia.

Relevancia del impacto de los bivalvos en la herbivoría

El sistema Laguna del Sauce posee características particulares que permiten la extrapolación, con ciertas limitaciones, de los resultados de laboratorio al campo. Laguna del Sauce es un sistema siempre mezclado lo que facilita el escalamiento, sin embargo algunas de las especies fitoplanctónicas que dominan pueden regular su flotación escapando de la filtración de los bivalvos en la interfase agua-sedimento. Las extrapolaciones a las condiciones de campo, en este caso Laguna del Sauce como caso de estudio, de los resultados experimentales obtenidos implican que un parche de 1 m² *D. parallelopipedon* es capaz de filtrar 2,6 l h⁻¹ (14,8 μg l⁻¹h⁻¹) mientras que la población de *C. fluminea* es capaz de filtrar 6,16 l h⁻¹ (35,2 μg l⁻¹h⁻¹). Esta estimación se basa en las abundancias observadas en Laguna del Sauce (Marroni 2006; García 2006). El potencial impacto del bivalvo exótico sobre la comunidad fitoplanctónica sería mayor que el del nativo. Sin embargo, la distribución de *C. fluminea* está restringida solo a un sector de la Laguna del Sauce (García 2006), mientras que *D. parallelopipedon* está ampliamente distribuido en todo el sistema (Marroni 2006). Esto implica que el impacto de *D. parallelopipedon* como filtrador del fitoplancton en el conjunto del sistema sea mayor.

Repetiendo el ejercicio anterior pero en lugar de utilizar la abundancia lo hacemos para la biomasa de ambas especies y asumiendo que en el sistema Laguna del Sauce sus biomásas corresponden a 6,02 y 3,94 gr de PS/m² para *D. parallelopipedon* y *C. fluminea* respectivamente, el bivalvo exótico tiene un impacto mayor por unidad de biomasa.

En cuanto a la comparación del consumo de los bivalvos vs el zooplancton, es importante remarcar que *Daphnia obtusa* presentó una mayor presión de consumo sobre el fitoplancton que los bivalvos. Sin embargo, el mesofiltrador, a diferencia de los bivalvos, no fue eficiente en presencia de cianobacterias.

Los valores de la tasa de filtración del modelo utilizado (*Daphnia obtusa*) que se registraron en el tratamiento con *Ankistrodesmus sp.* son similares a los encontrados para otras especies de Daphnias en estudios previos (Bruns 1969). La menor tasa de filtración registrada en el tratamiento con cianobacterias pudo deberse al rango de tallas de *Plankthotrix* y/o a la liberación de toxinas que disminuyen la filtración de *Daphnia*,

diversos estudios indican una menor tasa de filtración en presencia de cianobacterias (Gliwicz & Lampert 1990; Demott et al. 2001). La liberación de toxinas se considera un mecanismo de defensa por parte de cianobacterias, que aumenta en presencia del zooplancton (Jang et al. 2003). Por otro lado, la presión de grazing del zooplancton también está regulada por el tamaño y el tipo de cianobacterias presente (Boom et al. 1994; Hambright et al. 2001; Havens 2007). Las cianobacterias pueden adoptar diferentes formas: colonias o filamentos las cuales son demasiado grandes para ser ingeridas. Este hecho puede ser otro de los factores que condicionaron una menor tasa de filtración, ya que las cianobacterias utilizadas en los experimentos, *Planktothrix agardhii*, es de tipo filamentoso (200-400µm). Al mismo tiempo otros estudios indican que *Daphnia* es capaz de controlar blooms de *Mycrosistys aeruginosa* (Pani & Wanganeo 2000; Chien & Xie 2003). Este hecho puede explicarse por una menor inhibición de filtración cuando las cianobacterias están mezcladas con algas palatables (Chien & Xie 2003).

En diversos sistemas acuáticos las poblaciones naturales de zooplancton carecen de herbívoros de gran tamaño y están dominadas por organismos pequeños (Aka et al. 2000; Fernando 2002; Iglesias et al. 2011), especialmente en los meses más cálidos. Incluso en algunos trabajos de biomanipulación en zonas (sub)tropicales, la ventana temporal de la ocurrencia de mesofiltradores es muy limitada y la comunidad de zooplancton queda dominada por organismos de poca talla la mayor parte del año (Dionisio-Pires et al. 2005; Iglesias et al. 2011). Contrariamente a la hipótesis 3, predicción 1, los resultados obtenidos demuestran que la presión de consumo del zooplancton con ausencia de grandes herbívoros es sustancialmente menor que la de ambos bivalvos estudiados. Por otra parte, si comprobamos la predicción 2, el zooplancton de pequeño tamaño es ineficiente al momento de controlar al fitoplancton, tanto por su baja tasa de filtración como de ingestión (Figura 17). Estos resultados son consistentes con trabajos que indican un pobre control del fitoplancton por la ausencia de zooplancton de gran tamaño (Wang et al. 2007; Zhang et al. 2007; Mazzeo et al. 2010).

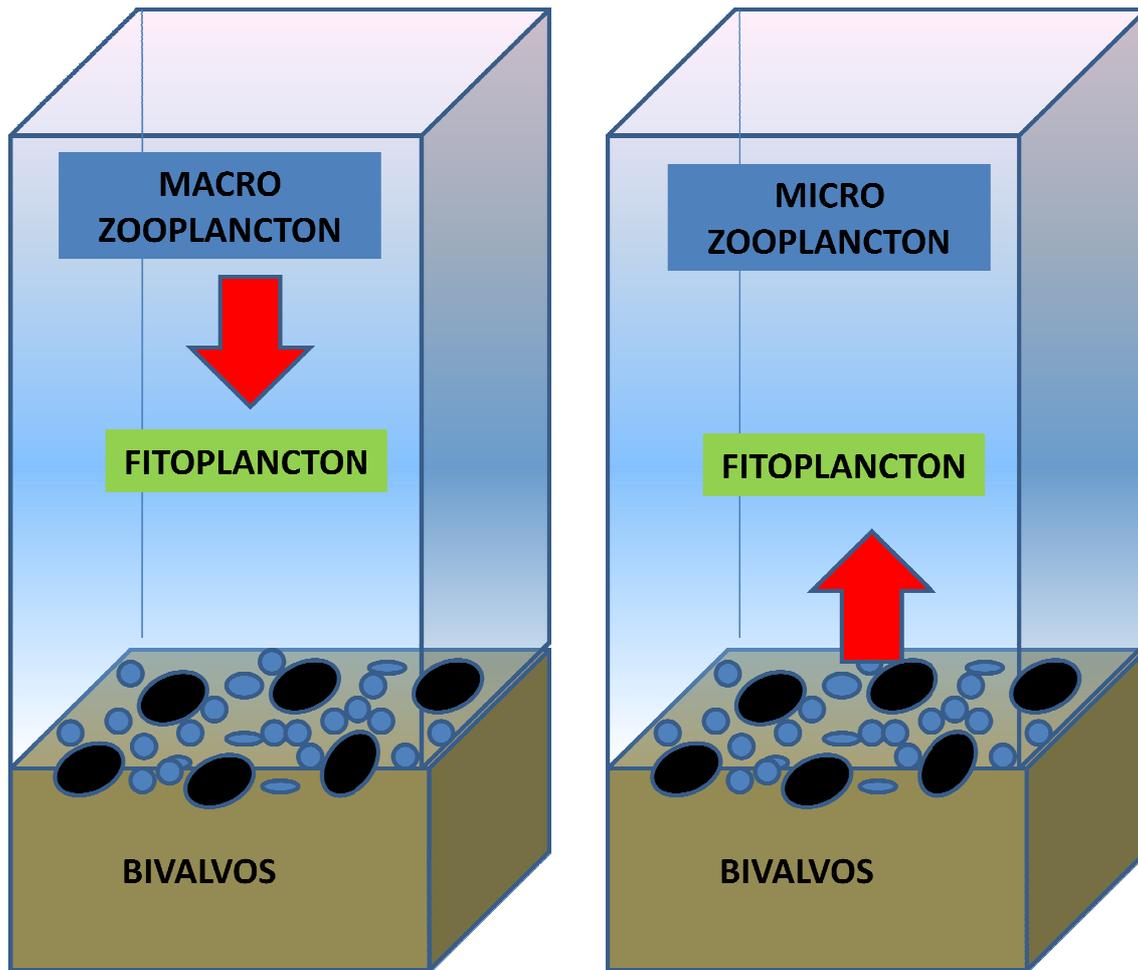


Figura 16. Esquema de la importancia relativa de la presión de herbivoría de los bivalvos (*D. parallelipedon* y *C. fluminea*) y zooplancton (izquierda con presencia y derecha con ausencia de *Daphnia obtusa*) en el consumo de fitoplancton. Las flechas rojas indican que componente ejerce la mayor presión de consumo. Se considera un prisma hipotético de 1 m² de base y 4,5 m de altura y la abundancia de cada una de las especies presente en un parche de 1m² (7 ind/m² *D. parallelipedon*, 22 ind/m² *C. fluminea*, 10 ind l⁻¹ de *Daphnia obtusa* y zooplancton (1057 ind l⁻¹, ver estructura en materiales y métodos).

De acuerdo a nuestra hipótesis 4 (predicción 1) los bivalvos consumen un rango de tallas mayor que el zooplancton desde algas pequeñas como *Ankistrodesmus sp.* a cianobacterias filamentosas grandes. El zooplancton con ausencia de mesofiltradores fue ineficiente consumiendo ambas clases algales, patrón verificado previamente en condiciones experimentales (en mesocosmos) donde el efecto de los peces planctívoros previene la ocurrencia de mesofiltradores y el fitoplancton se desarrolla explosivamente a diferencia de los tratamientos con abundancias *Daphnia obtusa* muy superiores a la utilizado en los experimentos de esta tesis debido a la presencia de peces piscívoros (Mazzeo et al 2010).

Las poblaciones de bivalvos son más estables en los ambientes en comparación al zooplancton. Las fluctuaciones del zooplancton han sido observadas en diferentes situaciones, por ejemplo algunos estudios indican que luego de la ocurrencia de blooms de cianobacterias las dafnias desaparecen y la comunidad queda dominada por organismo de pequeño tamaño (Gliwicz 1977). Los microfiltradores son incapaces de consumir las cianobacterias por las razones expuestas anteriormente (Wang et al. 2007; Zang et al. 2007). Sin embargo, estudios recientes indican que una gran variedad de especies de zooplancton de tamaño pequeño son capaces de consumir y controlar poblaciones de cianobacterias (Ka et al. 2012), los resultados obtenidos no apoyan este último antecedente, particularmente en el caso de cianobacterias filamentosas grandes.

Cylindrospermopsis raciborskii es un organismo planctónico de alta potencialidad tóxica, ya que puede producir toxinas perjudiciales para la salud humana (UNESCO 2009). Las evidencias encontradas de consumo de *C. raciborskii* por parte de ambas especies de bivalvos resulta de importancia para futuros trabajos de biomanipulación.

En trabajos de biomanipulación, donde se han alcanzado fases de agua clara la disminución del fitoplancton se produce por disminución en la disponibilidad de nutrientes y/o la presión de consumo del zooplancton (Scheffer 1998). Luego de la fase de agua clara, *Daphnia* desaparece del ambiente siguiendo el clásico ciclo predador-presa. Mientras que los bivalvos ante la disminución del fitoplancton pueden alimentarse de materia orgánica del sedimento así como reducir su actividad fisiológica para reducir el gasto energético y permanecer en el ambiente de forma más estable (Riisgard 2001).

En algunos casos se ha observado que los bivalvos pueden tener efectos no deseados en el sistema acuático. Existen varios ejemplos de la aparición de blooms de cianobacterias asociado a la actividad filtradora de los bivalvos (Knoll et al. 2006; Raikow et al. 2004; Vanderploeg et al. 2001; Bierman et al. 2005). En particular, parece favorecer las cianobacterias que presentan mecanismos de flotación y por lo tanto pueden escapar de la filtración (Vesser 2005). Recientes estudios de Cataldo y colaboradores (2012) indican que *L. fortunei* es capaz de promover la aparición de blooms de *Microcystis spp.* *Dreissena polymorpha* es un ejemplo contradictorio, por un lado algunas investigaciones indican que es capaz de coexistir y consumir *Microcystis spp.* (Caraco et al. 1997; Baker et al. 1998; Dionisio Pires and Van Donk 2002; Dionisio Pires et al.

2004), mientras que otros estudios sostiene que la actividad de esta especie de bivalvo actúa como promotora de blooms de esta especie de cianobacterias (Vanderploeg et al. 2001; Raikow et al. 2004; Bierman et al. 2005).

Interacción entre los bivalvos y el zooplancton.

Los bivalvos son considerados grandes consumidores de fitoplancton y material suspendido en la columna de agua (Officer et al. 1982; Dame 1996). Al explotar los mismos recursos, la interacción principal a priori entre el zooplancton y los bivalvos es la competencia. Sin embargo, estudios recientes comienzan a abordar otro aspecto de la relación bivalvos-zooplancton, el consumo del zooplancton por parte de los bivalvos (Perharda et al. 2012; Wong & Levinton 2006; Rojas Molina & José de Paggi 2008; Davenport et al. 2011). En este sentido, se comprobó la hipótesis 4 (predicción 2) al observar un importante impacto sobre los microfiltradores (rotíferos y nauplios) por parte de los bivalvos. Esto es consistente con trabajos que indican diversas especies de bivalvos por ejemplo: *Mytilus edulis* (Wong & Levinton 2006), *Dreissena polymorpha* (Wong et al. 2003), *Corbicula leana* (Hwang 2004) y *Linmoperna fortunei* (Rojas Molina & José de Paggi 2008), consumen rotíferos y nauplios de la columna de agua. En el caso de los mesofiltradores (cladóceros y copépodos calanoides) y copépodos ciclopoideos, los resultados obtenidos indican ausencia de consumo. Esto puede deberse a que los estos organismos de mayor tamaño presentan una mayor movilidad que les permite escapar de la filtración por parte de los bivalvos (Peharda et al. 2012). En este sentido, se ha observado el escape de copépodos a la filtración en condiciones de laboratorio, mientras que en condiciones naturales la turbulencia parece afectar su capacidad de escape (Jonsson et al. 2009). En este mismo sentido estudios de contenido estomacal y de pseudoheces de bivalvos indican consumo de cladóceros y copépodos (Zeldis et al. 2004; Wong et al. 2006). Otros investigadores como Maar y colaboradores (2008) sugieren que los bivalvos no solo pueden consumir zooplancton sino que también presentan preferencia por algunos grupos como nauplios y copepoditos, siendo más eficientes en filtrar las tallas menores. Los resultados obtenidos aquí, muestran también un efecto sobre las tallas menores pero es imposible por el diseño seguido atribuir preferencias.

El consumo diferencial de zooplancton de pequeño tamaño afecta la estructura de la comunidad y tiene como consecuencias un aumento de las talla del zooplancton

presente en el sistema. En este sentido, luego de la invasión *L. fortunei* en el Rio Paraná se observó una disminución de la clorofila a y un aumento de las tallas del zooplancton (Rojas & José de Paggi 2008). El efecto final de la introducción de bivalvos resultaría entonces no solo del efecto directo de remoción sobre el fitoplancton sino que además provocaría un aumento en las tallas del zooplancton, lo cual de forma indirecta afectaría negativamente al fitoplancton al potenciar una mayor capacidad de filtración por parte del zooplancton (Wong et al. 2006).

Viabilidad del uso de bivalvos como herramienta de biomanipulación

Los resultados experimentales demuestran que *D. parallelipedon* y *C. fluminea* presentan un potencial muy interesante para ser utilizados como herramientas de biomanipulación alternativas.

Una diferencia importante entre ambas especies de bivalvos es la resistencia a las toxinas, se ha registrado que *Diplodon* puede resistir la exposición a blooms de cianobacterias tóxicas sin sufrir ningún cambio por lo menos durante 4 semanas (Sabatini 2011). Por su parte *C. fluminea* se ve afectada por las toxinas de las cianobacterias con una disminución de la tasa de filtración (Liu 2009).

Si bien los resultados muestran que la especie exótica *C. fluminea* tiene una mayor relación tasa de filtración por biomasa y que la misma está ya extensamente distribuida en los sistemas acuáticos de nuestro país (Defeo et al. 1990), las ventajas comparativas no la hacen superior a la especie nativa *D. parallelipedon* por lo cual se sugiere la utilización de esta última por presentar individuos de mayor tamaño los cuales una vez establecidos presentan una mayor tasa de filtración e ingestión por individuo, una mayor tolerancia a eventos adversos (anoxia, cianotoxinas) y un ciclo de vida largo que asegura su presencia en el sistema por largo tiempo. Por otra parte es necesario estudiar el ciclo de vida de *D. parallelipedon* en profundidad debido a que la información es escasa. Se sabe que presenta su ciclo de vida que incluye una fase larvaria parasita llamada gloquidios, esta se fija a un pez hospedador. Este es un punto a resolver si se pretenden establecer sistemas de cultivos masivos para esta especie.

No obstante, los resultados hallados demuestran claramente que la capacidad de pastoreo de una comunidad zooplanctónica dominada por organismos de gran tamaño es significativamente mayor que la de cualquiera de los dos bivalvos estudiados. A mayor

profundidad del sistema mayor la diferencias entre los consumidores primarios. Sin embargo, la mayor sensibilidad del zooplancton a la depredación por parte de peces que puede resultar en comunidades dominadas por individuos de poca talla con escaso potencial de pastoreo (Iglesias et al. 2008) sumado al fuerte acople en la dinámica predador-presa con el fitoplancton (Lampert et al. 1986, Lueke et al. 1990, Carpenter et al. 2009), determinan que en el uso combinado de distintas estrategias de biomanipulación represente una alternativa interesante para los sistemas subtropicales.

En conclusión, además de la disminución de las cargas de nutrientes y medidas tendientes a facilitar el desarrollo del zooplancton herbívoro de gran tamaño (estructuración de la comunidad de peces, presencia de macrófitas, etc.) la introducción de bivalvos nativos en cajas con sedimento aseguraría una mejor perspectiva en las medidas tendientes a mitigar el crecimiento desmedido de la comunidad fitoplanctónica y de las cianobacterias en particular.

7. BIBLIOGRAFÍA.

Aka M., Pagano M. Saint-Jean L. Arfi R. Bouvy M. Cecchi P. Corbin D. & S. Thomas 2000. Zooplankton variability in 49 shallow Tropical reservoirs of Ivory Coast (West Africa). *International Review of Hydrobiology* 85:491–504.

Atkinson C.L., Opsahl S.P., Covich A.P., Golladay S.W. & L. M. Conner 2010. Stable isotopic signatures, tissue stoichiometry, and nutrient cycling (C and N) of a native and invasive freshwater bivalve. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 496–505.

Baker S.M., Levinton J.S., Kurdziel J.P., & S.E. Shumway 1998.. Selective feeding and biodeposition by zebra mussels and their relation to changes in phytoplankton composition and seston load. *Journal of Shellfish Research* 17:1207–1213.

Baker S.M., Levinton J.S. & J.E. Ward 2000. Particle transport in the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas). *Biological Bulletin*. 199, 116–125.

Bayne B.L., Iglesias J.I.P, Hawkins A.J.S, Navarro E., Héral M. & J.M. Deslous-Paoli. 1993. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: responses to variations in quantity and organic content of the seston. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* 73:813-829.

Bayne B.L. 1998. The physiology of suspension feeding by bivalve molluscs: an introduction to the Plymouth “TROPHEE” workshop. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219:1-19.

Bayne B.L. 2001. Reply to comment by H.U. Riisgård. *Ophelia* 54(3):211.

Bierman V.J., Kaur J., DePinto J.V., Feist T.J. & D.W. Dilks 2005. Modeling the role of zebra mussels in the proliferation of blue-green algae in Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research*, 31, 32–55.

Boltovskoy D., Izaguirre I. & N. Correa 1995. Feeding selectivity of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) on natural phytoplankton. *Hydrobiologia*, 312, 171±182.

Bonetto A.A. & M.P. Tassara 1987/8. Contribución al conocimiento limnológico de moluscos pelecipodos en La Cuenca del Plata con particular referencia a sus relaciones tróficas. *ECOSUR*. Argentina, v. 14/15, n. 25/26, 17-54.

Boon P.I., Bunn S.E., Green J.D. & R.J. Shiel 1994. Consumption of cyanobacteria by freshwater zooplankton: implications for the success of ‘top-down’ control of cyanobacterial blooms in Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 45: 875–887.

Burns C.W. 1969. The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particles ingested. *Limnological and Oceanography*. 12:675-678.

Caraco N.F., Cole J.J., Raymond P.A., Strayer D.L., Pace M.L., Findlay S.E.G. & D.T. Fischer 1997. Zebra mussel invasion in a large, turbid river: phytoplankton response to increased grazing. *Ecology* 78:588-602.

Caraco N.F., Cole J.J. & D.L. Strayer. 2006. Top-down control from the bottom: Regulation of eutrophication in a large river by benthic grazing. *Limnological Oceanography* 51: 664–670

- Carpenter S.R. 2003. Regime Shifts in Lakes Ecosystems: Pattern and Variation (Excellence in Ecology Series (15)). Ecology Institute.
- Carpenter S.R., Cole J.J., Kitchell J.F. & M.L. Pace 2009. Trophic Cascades in Lakes: Lessons and Prospects Chapter 4 in: John Terborgh and James A. Estes (eds.) *Trophic Cascades*. Island Press, Washington D.C.
- Cataldo D., Vinocur A., O'Farrell I., Paolucci E., Leites V. & D. Boltovskoy 2012a. The introduced bivalve *Limnoperna fortunei* boosts *Microcystis* growth in Salto Grande reservoir (Argentina): evidence from mesocosm experiments. *Hydrobiologia* 680:25–38
- Cataldo D., O'Farrell I., Paolucci E., Sylvester F. & D. Boltovskoy 2012. Impact of the invasive golden mussel (*Limnoperna fortunei*) on phytoplankton and nutrient cycling *Aquatic Invasions* 7(1): 91–100.
- Chen F. Z. & P. Xie 2003. The effects of fresh and decomposed *Microcystis aeruginosa* on cladocerans from a subtropical Chinese Lake. *Journal of Freshwater Ecology* 18: 97–104.
- Chien Yew-Hu & Wen-Hua HSU 2006. Effects of diets, concentrations and clam size on filtration rate of hard clams (*Meretrix Lusoria*). *Journal of Shellfish Research*, 25(1):15-22.
- Clausen Ib & Hans Ulrik Riisgsrd 1996. Growth, filtration and respiration in the mussel *Mytilus edulis*: no evidence for physiological regulation of the filter-pump to nutritional needs. *Marine Ecology Progress Series* 14 (1): 37-45.
- Crandford P.J. 2001. On evaluating the 'reliability' of filtration rate measurements on bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, 215:303-305.
- Cohen R.R.H., Dresler P.V., Phillips E.J.P. & R.L. Cory 1984. The effect of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, on phytoplankton in the Potomac River. Maryland. *Limnology and Oceanography*, 29:170-180.
- Coughan J. 1969. The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions *Marine Biology*. (2): 356-358.
- Crawley M. J 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, England.
- Dame R.F., Zingmark R., Stevenson H. & D. Nelson. 1980. Filter feeding coupling between the estuarine water column and benthic subsystems. In: Kennedy, V.S. (Ed.), *Estuarine Perspectives*, Academic Press, New York, pp.521–526.
- Dame R.F., Wolaver T.G. & S.M. Libes 1985. The summer uptake and release of nitrogen by an intertidal oyster reef. *Netherlands Journal of Sea Research*. 19:265–268.
- Dame R.F., Spurrier J.D. & T.G. Wolaver 1989. Carbon, nitrogen, and phosphorus processing by an oyster reef. *Marine Ecology Progress Series*, 54:249–256.
- Dame R.F., Dankers N., Prins T., Jongsma H. & A. Smaal 1991. The influence of mussel beds on nutrients in the Western Wadden Sea and Eastern Scheldt estuaries. *Estuaries* 14:130–138.
- Dame R. F. 1996. Ecology of Marine Bivalves: An Ecosystem Approach. CRC Press, Boca Raton, pp.254.
- Davenport J., Ezgeta-Balic D., Peharda M., Skejic S., Nincevic Gladan Z. & S. Matijevic 2011. Size-differential feeding in *Pinna nobilis* L. (Mollusca: Bivalvia):

- exploitation of detritus, phytoplankton and zooplankton. *Estuarine Coastal Shelfish Science* 92:246–254.
- Demott W.R. Gulati R.D. & Van Donk 2001. Effects of dietary phosphorus deficiency on the abundance, phosphorus balance, and growth of *Daphnia cucullata* in three hypereutrophic Dutch lakes. *Limnological and Oceanography* 46: 1871–1880.
- Dionisio Pires L.M. & E. Van Donk 2002. Comparing grazing by *Dreissena polymorpha* on phytoplankton in the presence of toxic and non-toxic cyanobacteria. *Freshwater Biology* 47:1855–1865
- Dionisio Pires L.M., Jonker R.R., Van Donk E. & H.J. Laanbroek 2004. Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha* (Pallas)): application of flow cytometry to natural seston. *Freshwater Biology* 49:116–126.
- Dionisio Pires L.M., Ibelings B.W., Brehm M. & E. Van Donk 2005. Comparing Grazing on Lake Seston by *Dreissena* and *Daphnia*: Lessons for Biomanipulation. *Microbial Ecology*, 50: 242–252.
- Dolmer P. 2000. Algal concentration profiles above mussel beds. *Journal of Sea Research* 43:113–119.
- Elliott P., Aldridge D.C. & G.D. Moggridge 2008. Zebra mussel filtration and its potential uses in industrial water treatment *Water Research* (42):1664–1674.
- Filgueira R., Fernández-Reiriz M.J. & U. Labarta 2009. Clearance rate of mussel *Mytilus galloprovincialis*. I. Response to extreme chlorophyll ranges. *Ciencias Marinas* 35:405–417.
- Filgueira Collazo Ramón 2007. Comportamiento alimentario del mejillón *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) en las condiciones tróficas de las Rías Gallegas Universidade de Vigo, Departamento de Ecoloxía e Bioloxía Animal TESIS DOCTORAL.
- Fernando C. H. 2002. *A Guide to Tropical Freshwater Zooplankton: Identification Ecology and Impact on Fisheries*. Backhuys Publishers, Leiden
- Folke C., Carpenter S., Walker B., Scheffer M., Elmqvist T., Gunderson L. & C.S. Holling 2004. Regime Shift, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (35): 557–581.
- Forni D., Errea A. & G. Chediak 1994. Cultivo de Pejerrey en el Uruguay, avances y perspectivas. IAPE- PNUD-URU 92-003.
- Frost B. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* *Limnology and Oceanography*, 8(6):805-015.
- García S. 2006. Distribución espacial de la almeja asiática *Corbicula fluminea* en la Laguna del Sauce (Maldonado-Uruguay). Trabajo final de la Licenciatura en Biología Facultad de Ciencias, Montevideo.
- Gardner W.S., Cavlatto J.F., Johengen T.H., Johnson J.R., Heath R.T. & J. B. Cotner 1995. Effects of zebra mussels, *Dreissena polymorpha*, on community nitrogen dynamics in Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of the Great Lakes Research* 21:529–544.

- Gliwicz M. & W. Lampert 1994. Clutch-size variability in *Daphnia*: Body-size related effects of egg predation by cyclopoid copepods. *Limnology and Oceanography*, 39(3):479-485.
- Grandón M.A., Barros J.A. & R.R. González 2008. Caracterización metabólica de *Diplodon chilensis* (Gray, 1828) (Bivalvia: Hyriidae) expuesto a anoxia experimental. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43(3): 531-537.
- Griffiths R.W. 1992. Effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on the benthic fauna of Lakes St. Clair, in T.F. Nalepa & Schloesser D.W. (eds.) *Zebra Mussel – Biology, Impacts and Control*, Lewis Publishers, London, pp.415-437.
- Gulati R.D., Dionisio Pires L.M. & E. Van Donk 2008. Lake restoration studies: Failures, bottlenecks and prospects of new ecotechnological measures. *Limnologica* 38:233–247
- Hakenkamp C.C. & M.A. Palmer 1999. Introduced Bivalves in Freshwater Ecosystems: The Impact of *Corbicula* on Organic Matter Dynamics in a Sandy Stream *Oecologia*, 119(3): 445-451.
- Hakenkamp C.C., Ribblett S.G., Palmer M.A., Swan C.M., Reid J. W. & M.R. Goodison 2001, The impact of an introduced bivalve (*Corbicula fluminea*) on the benthos of a sandy stream. *Freshwater Biology*:46:491-501.
- Hambright, K. D., Zohary T., Easton J., Azoulay B. & T. Fishbein 2001. Effects of zooplankton grazing and nutrients on the bloom-forming, N-2-fixing cyanobacterium *Aphanizomenon* in Lake Kinneret. *Journal of Plankton Research* 23: 165–174.
- Hatton S., Hayden B.J. & M.R. James 2005. The effects of food concentration and quality on the feeding rates of three size classes of the Greenshell mussel, *Perna canaliculus*. *Hydrobiologia* 548:23–32.
- Havens K.E., 2007. Cyanobacteria blooms: effects on aquatic ecosystems. *Advances in Experimental Medicine and Biology* 619: 745–759.
- Hawkins A.J.S, Smith R.F.M, Bayne B.L. & M. Héral 1996. Novel observations underlying the fast growth of suspension-feeding shellfish in turbid environments: *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series* 131:179-190.
- Hawkins A.J.S, James M.R, Hickman R.W., Hatton S. & M. Weatherland 1999. Modelling of suspension-feeding and growth in the green-lipped mussel *Perna canaliculus* exposed to natural and experimental variations of seston availability in the arlborough Sounds, New Zealand. *Marine Ecology Progress Series* 191:217-232.
- Hawkins A.J.S., Fang J.G., Pascoe P.L., Zhang J.H., Zhang X.L. & M.Y Zhu 2001. Modelling short-term responsive adjustments in particle clearance rate among bivalve suspension-feeders: separate unimodal effects of seston volume and composition in the scallop *Chlamys farreri*. *Journal Experimental Marine Biology* 262:61-73.
- Heath R.T., Fahnenstiel G.L., Gardner W.S., Cavaletto J.F & S-J. Hwang 1995. Ecosystem-level effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): An enclosure experiment in Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of the Great Lakes Research* 21:501–516.
- Holland R.E. 1993. Changes in planktonic diatoms and water transparency in Hatchery Bay, Bass Island area, western Lake Erie since the establishment of the zebra mussel. *Journal of Great Lakes Research*, 19:617-624.

- Howard J.K. & K.M.Cuffey 2006. The functional role of native freshwater mussels in the fluvial benthic environment. *Freshwater Biology* 51:460–474.
- Hwang S.J., SubKim H., Shin J.K., Oh J.K. & D.S. Kon 2004. Grazing effects of a freshwater bivalve (*Corbicula leana Prime*) and large zooplankton on phytoplankton communities in two Korean lakes. *Hydrobiologia*. 515:161–179.
- Iglesias J.I.P., Urrutia M.B., Navarro E. & I. Ibarrola 1998. Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves: an appraisal of the biodeposition method. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219: 71–86.
- Iglesias C. 2010. Cascading effects of predators in temperate and subtropical shallow lakes. PhD thesis. Dept. of Freshwater Ecology, NERI and Dept. of Biological Sciences, Faculty of Sciences Aarhus University. National Environmental Research Institute, Aarhus University. 131 pp.
- Iglesias C., Mazzeo N., Meerhoff M., Lacerot G., Clemente J.M., Scasso F., Kruk C., Goyenola G., García-Alonso J., Amsinck S.L., Paggi J.C de Paggi S. Jose & E. Jeppesen 2011. High predation is of key importance for dominance of small bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish exclosures and surface sediments *Hydrobiologia* 667:133–147.
- Jang M.H., K. Ha, Joo G.J. & N. Takamura 2003. Toxin production of cyanobacteria is increased by exposure to zooplankton. *Freshwater Biology* 48: 1540–1550.
- Jeppesen, E., Jensen J.P., Kristensen P., Søndergaard M., Mortensen E., Sortkjær O. & K. Olrik 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, longterm stability and conclusions. *Hydrobiologia* 200/201:219–227.
- Jeppesen E et al. 2005. Lake responses to reduced nutrient loading and analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology* 50: 1747–1771.
- Jeppesen E., Noges P., Davidson T.A., Haberman J., Noges T., Blank K., Lauridsen T.L., Søndergaard M., Sayer C., Laugaste R., Johansson L.S. Bjerring R. & S.L. Amsinck 2011. Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 676:279-297.
- Jonsson A., Nielsen T.G., Hrubenja I., Maar M. & J.K. Petersen 2009. Eating your competitor: functional triangle between turbulence, copepod escape behavior and predation from mussels. *Marine Ecology Progress Series* 376:143–151.
- Jørgensen C.B., Famme P., Kristensen H.S., Larsen P.S., Møhlenberg F. & H.U. Riisgård 1986. The bivalve pump. *Marine Ecology Progress Series* 34:69-77.
- Jørgensen C.B. 1990. Bivalve filter feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark.
- Jørgensen C.B. 1996. Bivalve filter feeding revisited. *Marine Ecology Progress Series* 142:287-302.
- Ka S., Mendoza-Vera J.M., Bouvy M., Champalbert G., N’Gom-Ka R. & M. Pagano 2012. Can tropical freshwater zooplankton graze efficiently on cyanobacteria?
- Kraemer L.R. 1979. *Corbicula* (Bivalvia) vs indigenous mussels (Unionacea) in U.S. rivers: a hard case of interspecific competition? *American Zoologist*, 19 (4):1085-1096.

- Kruk C., Rodríguez-Gallego L., Meerhoff M., Quintans F., Lacerot G., Mazzeo N., Scasso F., Paggi J., Peeters E. & M. Scheffer 2009. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater biology* (54): 2628-2641.
- Komorita T., Kajihara R., Tsutsumi H., Shibamura S., Yamada T., Higaki N. & S. Montani 2010. Reevaluation of the nutrient mineralization process by infaunal bivalves (*Ruditapes philippinarum*) in a shallow lagoon in Hokkaido, Japan *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 383:8–16.
- Knoll L.B., Sarnelle O., Hamilton S. K. et al. (2008) Invasive zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) increase cyanobacterial toxin concentrations in low-nutrient lakes. *Canadian Journal Fisheries Aquatic. Science*, 65, 448–455.
- Lara G. & E. Parada 1988. Distribución espacial y densidad de *Diplodon chilensis* chilensis (Gray, 1928) en el Lago Villarrica (39°18'S; 72°05'W). *Boletín Sociedad de Biología de Concepción*, 59:105-114.
- Lampert W., Fleckner W., Rai H., & B. E. Taylor 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography* 31(3):478-490.
- Loo L.O. & R. Rosenberg. 1989. Bivalve suspension-feeding dynamics and benthic-pelagic coupling in a eutrophicated marine bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 130: 253–276.
- Lotka A. J. 1925. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams & Wilkins Co
- Liu Y. Xie P. & X.-P. Wu 2009 Grazing on toxic and non-toxic *Microcystis aeruginosa* PCC7820 by *Unio douglasiae* and *Corbicula fluminea*. *Limnology* 10:1–5.
- Luecke C., Vanni M.J., Magnuson J.J., Kitchell J.F., & P.T. Jacobson 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography* 35(S):1718-1733.
- Maar M., Nielsen T. & G. Petersen 2008. Depletion of plankton in a raft culture of *Mytilus galloprovincialis* in Ría de Vigo NW Spain II. Zooplankton. *Aquatic Biology* 4:127–141.
- MacDonald B.A., Robinson S.M.C & K.A. Barrington 2009. Evaluating the use of exhalant siphon area in estimating feeding activity of blue mussels, *Mytilus edulis*. *Journal of Shellfish Research* 28:289-297.
- Marroni S. 2006. Distribución espacial de la almeja nativa *Diplodon parallelopipedon* en Laguna del Sauce (Maldonado). Trabajo final de la Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Montevideo.
- Mazzeo N., Rodríguez A., Fort H. & M. Scheffer 2010a. Eutrofización de lagos o reservorios poco profundos *Bases técnicas para el manejo integrado de Laguna del Sauce y cuenca asociada*. Steffen M. & H. Inda (eds). 19-29pp. Universidad de la República y South American Institute for Resilience and Sustainability Studies (SARAS) Montevideo-Uruguay.
- Mazzeo N., Iglesias C., Teixeira-de Mello F., Borthagaray A., Fosalba C., Ballabio R., Larrea D., Vilches J., García S., Pacheco J.P. & E. Jeppesen 2010b. Trophic cascade effects of *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in subtropical lakes food webs: a mesocosm approach *Hydrobiologia* 644:325–335.

- Masilamoni J.G., Nandakumar K., Jesudoss K.S., Azariah J., Satapathy K.K. & K.V.K Nair 2002. Influence of temperature on the physiological responses of the bivalve *Brachidontes striatulus* and its significance in fouling control. *Marine Environmental Research*, 53: 51-63.
- McMahon R.F 1983. Ecology of an invasive pest bivalve, *Corbicula*. The Mollusca, Vol. 6. In: Ecology (Ed. W.D. Russell-Hunter), pp. 505-555. Academic Press, New York.
- McMahon R.F. 1999. Invasive characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea*. In: Nonindigenous Freshwater Organisms. Vectors, Biology, and Impacts, R Claudi JH Leach (Eds.), Lewis Publishers, Ann Arbor, Michigan, pp 315-343
- McMahon R.F. 2002. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 59:1235–1244.
- McIvor A.L. 2004. Freshwater mussels as biofilters. PhD thesis, Dept of Zoology, University of Cambridge.
- Meerhoff M. & N. Mazzeo 2004. Importancia de las plantas flotantes libres de gran porte en la rehabilitación de lagos someros de Sudamérica. *Ecosistemas* 2004 (2).
- Moss B. 1992. The scope for biomanipulation in improving water quality. In *Eutrophication: Research and Application to Water Supply* (ed. D. W. Sutcliffe & J. G. Jones). Far Sawry, Cumbria, UK: *Freshwater Biological Association* pp.73-81.
- Nakamura Y. & F. Kerciku 2000. Effects of filter-feeding bivalves on the distribution of water quality and nutrient cycling in a eutrophic coastal lagoon. *Journal of Marine Systems* 26:209–221.
- Newell R. 2004. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: a review. *Journal of Shellfish Research*, 23 (1):51-61.
- Oberhaus L., Gelina M., Pinel-Alloul B., Ghadouani A. & J. Ois Humbert 2007. Grazing of two toxic Planktothrix species by *Daphnia pulicaria*: potential for bloom control and transfer of microcystins. *Journal of Plankton Research* 29(10): 827–838.
- Officer C.B., Smayda T.J. & R. Mann 1982. Benthic filter feeding: a natural eutrophication control. *Marine Ecology Progress Series*. 9:203-210.
- Okamoto K. 1984. Size-selective feeding of *Daphnia longispina* hyalina and *Eodiaptomus japonica* on a natural phytoplankton assemblage with the fractionizing method. Mem. Fat. Sci. Kyoto Univ.Ser. Biol. 9: 23-40.
- Okumus I., Bascinar N. & M. Ozkan 2002. The effects of phytoplankton concentration, size of mussel and water temperatura on feed consumption and filtration rate of the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk). *Turkish Journal of Zoology*, 26:167-172.
- Ostroumov S.A. 2005. Some aspects of water filtering activity of filter-feeders *Hydrobiologia* 542:275–286.
- Pani S. & A. Wanganeo 2000. Impact of *Daphnia* grazing in controlling *Microcystis* bloom. *Proceedings of the National Academy of Sciences India Section B, Biological Sciences* 70: 45–51.

- Parada E., Peredo S., Lara G. & I. Valdebenito 1989. Growth, age and life span of the freshwater mussel *Diplodon chilensis chilensis* (Gray, 1828). *Archiv für Hydrobiologie* (Stuttgart), 115:563–573.
- Parada E., Santiago P., Cárdenas S., Valdebenito I. & M. Peredo 2008. *Diplodon chilensis* Gray (1828) (Bivalvia:Hyriidae), un potencial depurador de aguas residuales de piscicultura de salmonidos de aguas continentales: un estudio a escala de laboratorio. *Guyana* 72(1):68-78.
- Peharda M., Ezgeta-Balic D., Davenport J., Bojanic N., Vidjak O. & Z. Nincevic-Gladan 2012. Differential ingestion of zooplankton by four species of bivalves (Mollusca) in the Mali Ston Bay, Croatia. *Marine Biology* on line.
- Pestana D., Ostrensky A., Pereira Boeger W.A. & M.R. Pie. 2009. The Effect of Temperature and Body Size on Filtration Rates of *Limnoperna Fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) under Laboratory Conditions. *Brazilian Archives of Biology and technology* 52(1):135-144.
- Phelps H.L. 1994. The Asiatic clam (*Corbicula fluminea*) invasion and system-level ecological change in the Potomac River estuary near Washington, DC. *Estuaries*, 17:614-621.
- Perrow M.R., Meijer M.L., Dawidowicz P. & H. Coops 1997. Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia* 342:355-365.
- Persson J., Brett M.T., Verde T. & J.L. Ravet 2007. Food quantity and quality regulation of trophic transfer between primary producers and a keystone grazer (Daphnia) in pelagic freshwater food webs. *Oikos* 116: 1152–11 68.
- Peterson B.J. & L.H. Kenneth 2001. Positive interactions between suspension-feeding bivalves and seagrass—a facultative mutualism *Marine Ecology Progress Series* 213: 143–155.
- Prins T.C., Smaal A.C & R.F. Dame 1998. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquatic Ecology* 31: 349–359,.
- Raikow D.F. & S.K. Hamilton 2001. Bivalve Diets in a Midwestern U.S. Stream: A Stable Isotope Enrichment Study. *Limnology and Oceanography*, 46 (3):514-522.
- Raikow D.F., Sarnelle O., Wilson A.E. & S.K. Hamilton 2004. Dominance of the noxious cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in low-nutrient lakes is associated with exotic zebra mussels. *Limnology and Oceanography* 49, 482–487.
- Reid R.G.B., McMahon R.F., Foighil D.O. & R. Finnigan 1992. Anterior inhalant currents and pedal feeding in bivalves. *The Veliger* 35:93-104.
- Riisgård H.U. 2001. On measurement of filtration rates in bivalves – the stony road to reliable data: review and interpretation. *Marine Ecology Progress Series* 211:275-291.
- Riisgard H.U., Kittner C. & D.F. Seerup 2003. Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 284:105– 127.
- Riisgard H.U. & P.S. Larsen 2005 Water pumping and analysis of flow in burrowing zoobenthos: an overview. *Aquatic Ecology* 39: 237–258.

- Riisgård H.U., Egede P.P. & I. Barreiro Saavedra 2011. Feeding Behaviour of the Mussel, *Mytilus edulis*: New Observations, with a Minireview of Current Knowledge *Journal of Marine Biology* .
- Rojas Molina F. & S. José de Paggi 2008. Zooplankton in the Parana River floodplain (South America) before and after the invasion of *Limnoperna Fortunei* (Bivalvia) *Wetlands*,. 28(3): 695–702.
- Ryding S.O. & W. Rast 1992. El control de la eutrofización en lagos y pantanos. Ediciones Pirámide, Madrid.
- Sabatini S.E., Brena B.M., Luquet C.M., San Julian M., Pirez M. & M.C. Ríos de Molina 2011. Microcystin accumulation and antioxidant responses in the freshwater clam *Diplodon chilensis patagonicus* upon subchronic exposure to toxic *Microcystis aeruginosa* *Ecotoxicology and Environmental Safety* 74:1188–1194.
- Silverman H., Nichols S.J., Cherry J.S., Achberger E., Lynn J.W. & T.H. Dietz 1997. Clearance of laboratory-cultured bacteria by freshwater bivalves: differences between lentic and lotic unionids. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1857–1866
- Sylvester F., Dorado J., Boltovskoy D., Juarez A. & D. Cataldo 2005. Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia*, 534:71–80.
- Scheffer M, Rinaldi S, Gagnani A, Mur LR, van Nes EH. 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology* (78): 272-282.
- Scheffer M. 1998. *Ecology of Shallow Lakes*. Kluwer Academic Publishers Netherlands.
- Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M.L., Moss B. & E. Jeppesen 2003. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8:275-279.
- Scheffer M. & S.R. Carpenter 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution* (18):12.
- SEINCO. 1993. Revisión de antecedentes y estudio de la evaluación del estado trófico del sistema Laguna del Sauce. Montevideo.
- Shapiro J., Lamarra V. & M. Lynch 1975. Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. En *Water quality management through biological control* (eds. Brozonik, P.L. y Fox, J.F.), pp.85-96, Gainesville, Florida, USA.
- Soto D. & G. Mena 1999. Filter feeding by the freshwater mussel, *Diplodon chilensis*, as a biocontrol of salmon farming eutrophication. *Aquaculture*, 171:65-81.
- Spooner D.E. & C.C. Vaughn 2006. Context-dependent effects of freshwater mussels on the benthic community. *Freshwater Biology* 51: 1016–1024
- Strayer D.L., Caraco N.F., Cole J.F., Findlay S. & M.L. Pace. 1999. Transformation of freshwater ecosystem by bivalves. *Bioscience*, 49:19-27.
- Steffen M. & H. Inda (eds.) 2010. Bases técnicas para el manejo integrado de la Laguna del Sauce y cuenca asociada. Universidad de la República y South American Institute for resilience and Sustainability Studies (SARAS) Montevideo-Uruguay.
- UNESCO 2009. *Cianobacterias Planctónicas del Uruguay. Manual para la identificación y medidas de gestión*. Sylvia Bonilla (editora). Documento Técnico PHI-LAC, N° 16

- Vanderploeg H.A., Strickler, J.R., Liebig J.R., Nalepa, T.F., Fahnenstiel G.L., Gardener W.S., Cavaletto J.F., Fanslow D.L. & T.H. Johengen 1995. Do zebra mussels promote blue-green and metaphyton blooms on Saginaw Bay, and do these blooms affect the mussels? In: *Proceedings of the 38th Conference of the International Association of Great Lakes Research*, p. 113.
- Vanderploeg H.A., Liebig J.R., Carmichael W.W., Agy M.A., Johengen T.H., Fahnenstiel G.L. & T.F. Nalepa 2001.. Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) selective filtration promoted toxic *Microcystis* blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie. *Canadian Journal fisheries Aquatic Science* 58:1208–1221
- Vaughn C.C. & C.C. Hakenkamp 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 46: 1431-1446.
- Vaughn C.C., Spooner D.E. & H.S. Galabraith 2007. Context-dependent species identity effects within a functional group of filter-feeding bivalves. *Ecology*, 88(7):1654–1662.
- VIAK-OSE. 1990. Review of Laguna del Sauce water supply system. Montevideo.
- Visser P.M., B.W. Ibelings, L.R. Mur & A.E. Walsby 2005. *The ecophysiology of the harmful cyanobacterium Microcystis: features explaining its success and measures of its control*. J. Huisman, H.C.P.P. Matthijs and M.Visser (Eds.) Dordrecht, Springer:109-142.
- Volterra V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi *Accademia Nazionale dei Lincei atti Convegna Lincei Serie* 5(2).
- Walker B.H., Holling C.S., Carpenter S.R. & A.S. Kinzig 2004. Resilience, adaptability and transformability. *Ecology and Society* en prensa.
- Wang S.B., P. Xie, S.K. Wu & X.M. Liang, 2007. Phytoplankton biomass in relation to nutrients and zooplankton in thirty subtropical lakes adjacent to the Yangtze River, China. *Fundamental and Applied Limnology* 169: 49–55.
- Ward M.E. & E. Aiello 1973. Water pumping, particle filtration and neutral red absorption in the bivalve mollusc *Mytilus edulis*. *Physical Zoology*. 46:157-167.
- Ward J.E. & S.E. Shumway 2005. Separating the grain from the chaff: particle selection in suspension- and deposit-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 300:83– 130.
- Way C.M., Hornbach D.J., Millerway C.A., Payne B.S. & A.C. Miller 1990. Dynamics of filter feeding in *Corbicula fluminea* (Bivalvia, Corbiculidae). *Canadian Journal of Zoology* 68: 115-120.
- Widdows J. 2001. Bivalve clearance rates: inaccurate measurements or inaccurate reviews and misrepresentation? *Marine Ecology Progress Series* 221, 303– 305.
- Wong W.H., Levinton J.S., Twining B.S. & N. Fisher 2003. Assimilation of micro- and mesozooplankton by zebra mussels: a demonstration of the food web link between zooplankton and benthic suspension feeders. *Limnology and Oceanography* 48 (1), 308– 312.
- Wong W.H. & J. S. Levinton 2006. The trophic linkage between zooplankton and benthic suspension feeders: direct evidence from analyses of bivalve faecal pellets *Marine Biology* 148: 799–805.

Yamamuro M. & I. Koike 1993. Nitrogen metabolism of the filter-feeding bivalve *Corbicula japonica* and its significance in primary production of a brackish lake in Japan. *Limnology and Oceanography*, 38(5):997-1007.

Zeldis J., Robinson K., Ross A. & B. Hayden 2004. First observations of predation by New Zealand Greenshell mussels (*Perna canaliculus*) on zooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 311: 287– 299.

Zhang X., P. Xie F.Z. Chen, S.X. Li & J.H. Qin 2007. Driving forces shaping phytoplankton assemblages in two subtropical plateau lakes with contrasting trophic status. *Freshwater Biology* 52: 1463–1475.

Zhang J., Fang J. & X. Liang 2010. Variations in retention efficiency of bivalves to different concentrations and organic content of suspended particles. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 28 (1):10-17.

Relaciones morfofométricas para *Diplodon parallelipedon* y *Corbicula fluminea* en Laguna del Sauce, Uruguay

Resumen

Este estudio investiga distintas relaciones morfofométricas para dos especies de bivalvos presentes en el Sistema Laguna del Sauce, *Diplodon parallelipedon* (nativo) y *Corbicula fluminea* (exótico). Las relaciones estudiadas más importantes son Ancho/Largo, Peso Seco/largo y Peso fresco/Largo. Todas las relaciones fueron significativas y presentaron altos coeficientes de correlación tanto para *C. fluminea* como *D. parallelipedon*. Se establecieron relaciones lineales entre el ancho y el Largo y relaciones de tipo exponencial entre el Largo y el peso de animal.

Introducción

Los bivalvos son el componente principal de muchos ríos, lagos, estuarios y lagunas costeras (Dame 1996). El conocimiento de la ecología básica de estas especies resulta de importancia para la entender el rol que juegan en el ambiente. El establecimiento de las principales relaciones entre la talla y el peso de los animales acuáticos resultan de gran utilidad. La presentación de estas relaciones en ecuaciones simples, permiten por ejemplo: determinar rápidamente la biomasa de una especie con solo medir el largo de animal.

Además el conocer estas relaciones permite realizar estudios comparativos entre por ejemplo la tasa de filtración de los bivalvos de diferentes regiones. Los valores de tasa de filtración se expresan en diferentes unidades, por ejemplo: $\text{ml ind}^{-1} \text{h}^{-1}$ o $\text{ml mg de Peso seco etc}$. Por lo tanto, cuando realizamos estudios comparativos resulta indispensable el contar con ecuaciones que nos permitan extrapolar los resultados a unidades fácilmente comparables.

El objetivo de este estudio es establecer diferentes relaciones entre las principales variables morfofométricas, para dos especies de las especies de bivalvos presentes en el sistema Laguna del Sauce: *D. parallelipedon* y *C. fluminea*.

Materiales y métodos

Área de estudio

La Laguna del Sauce pertenece al sistema de lagunas costeras del Uruguay. Está ubicada en el departamento de Maldonado (34° 43'S, 55° 13'W). Esta es gran importancia dado que es fuente de abastecimiento de agua potable para Maldonado, San Carlos, Piriápolis, Pan de Azúcar y Punta del Este. Presenta floraciones fitoplanctónicas, principalmente durante el verano, que dificultan el proceso de potabilización y deterioran la calidad del agua (Steffen & Inda (eds.) 2010). El sistema tiene la particularidad de la coexistencia de bivalvos filtradores: uno nativo de la familia Hyriidae, *Diplodon parallelipedon*, y otro de la familia Corbiculidae, *Corbicula fluminea* de origen asiático y el mejillón dorado *Limnoperna fortunei* (García 2006; Marroni 2006).

Metodología

En diciembre de 2011 mediante buceo en apnea se colectaron ejemplares de ambas especies en la Laguna del Sauce, Maldonado, Uruguay. Se procuró cubrir el rango de tallas de tallas de los individuos presentes en el sistema. Los organismos se conservaron vivos en agua de la laguna y se transportaron al laboratorio donde se realizaron las medidas. Utilizando un calibre digital con precisión de 0.01 cm se midieron largo, ancho y espesor para cada especie según se indica en la Figura 2, utilizando una balanza precisión gr se registro el peso vivo. Tras secar los individuos durante 72 hrs a 60 °C, se registro el peso de las valvas y se calculó el peso seco de los tejidos blandos.

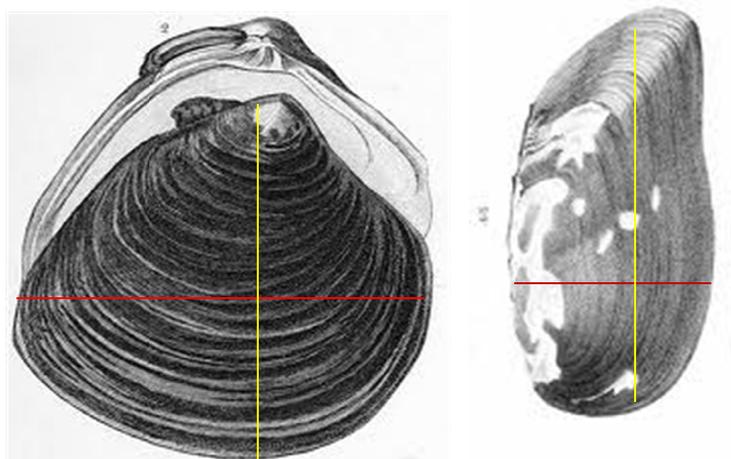


Figura 1. Medidas morfométricas utilizadas, largo (línea amarilla) y ancho total (línea roja) para *D. parallelipedon* (derecha) Y *C. fluminea* (izquierda)

Con las medidas tomadas se calcularon las regresiones largo peso vivo, largo peso seco de los tejidos blandos, largo peso de las valvas. Así como también, las regresiones largo ancho y espesor/ancho, para ambas especies de bivalvos. Se ajustaron modelos lineales, potenciales y exponenciales y se seleccionó en cada caso el que explicó la mayor variación del modelo.

Resultados

El rango de tallas analizado para *C. fluminea* en este trabajo se ubico entre 1,98-3,92 cm de largo. Se estableció una relación lineal entre ancho vs largo (Fig. 2 Tabla 1). Las relaciones encontradas entre el largo y el peso seco, peso húmedo y peso seco de tejidos blandos fueron de tipo exponencial. Todas las relaciones presentaron elevados coeficientes de correlación y fueron estadísticamente significativas (Tabla 1).

Tabla 1. Ecuaciones morfométricas y coeficiente de correlación r^2 para la especie *C. fluminea* de las distintas variables: Ancho (A, cm), Peso Fresco (PF, g), Peso seco de los tejidos blandos (PST, g), Peso valvas (PV, g) en función del Largo (cm). Además de la relación espesor (E, cm) en función del ancho.

	Ecuación	r^2	Especie	p valor
A(Y)/L (X)	$A=1,09L +0,05$	$r^2=0,98$	<i>C. fluminea</i>	$p<0,05$
PF(Y)/L(X)	$PF=0,63\exp^{0,924L}$	$r^2=0,97$	<i>C. fluminea</i>	$p<0,05$
PS T (Y) /L (X)	$PST=0,029\exp^{0,61L}$	$r^2=0,78$	<i>C. fluminea</i>	$p<0,05$
PS (Y) /L(X)	$PS=0,469\exp^{0,824L}$	$r^2=0,85$	<i>C. fluminea</i>	$p<0,05$

El rango de tallas analizado para *D. parallelopedon* este estudio fue de 4-9,15 cm de largo. La relación entre las variables ancho vs largo fue la que mejor explicó la relación (Tabla 2. Fig. 3). Mientras que las relaciones entre el largo y el peso seco/húmedo/peso seco de tejidos blandos fueron de tipo exponencial. Todas las relaciones fueron significativas (Tabla 2. Fig.3).

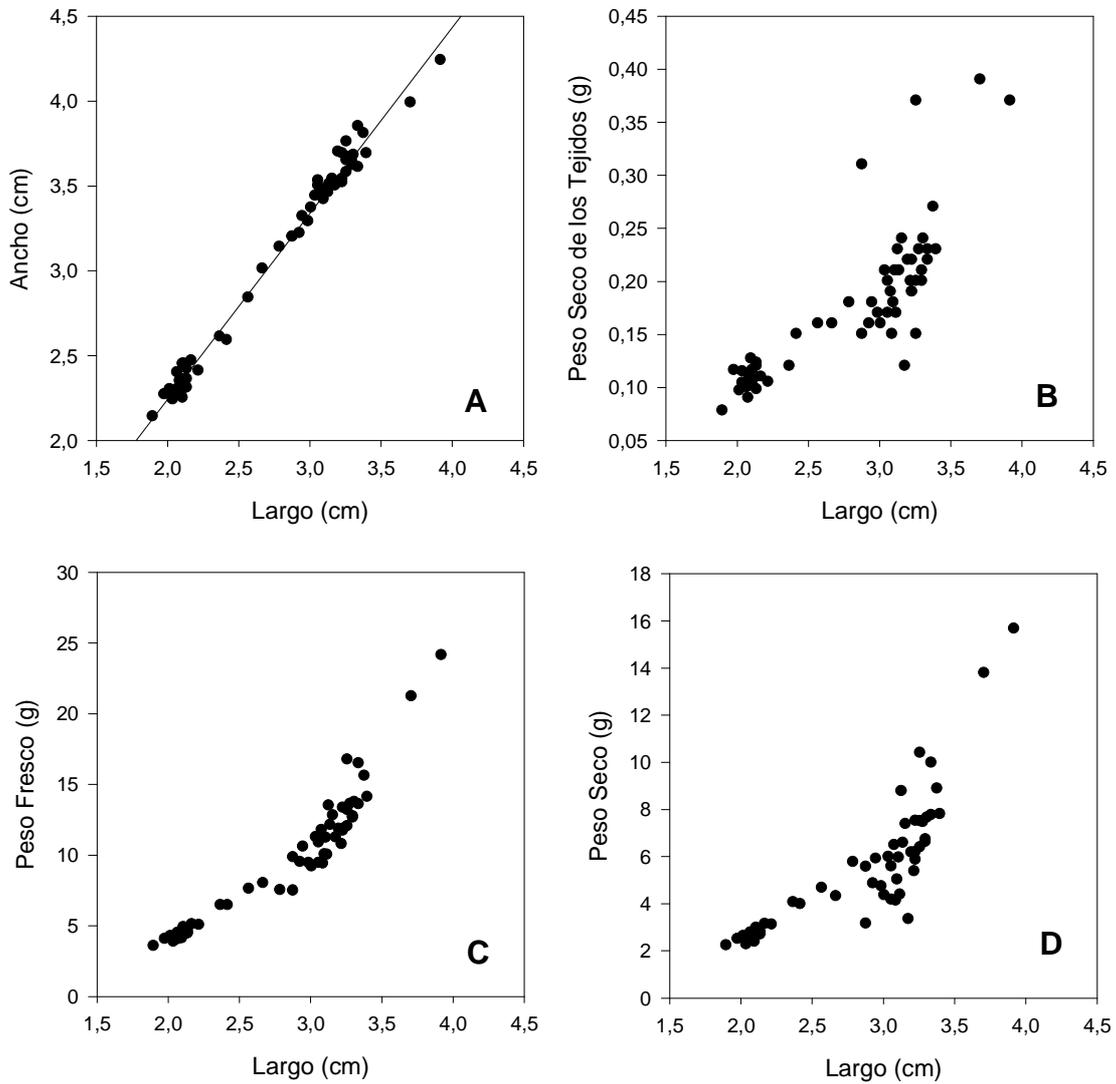


Figura 2. Relaciones Morfométricas para la especie *C. fluminea*. Se estableció la relación lineal entre el Largo y Ancho (A). Las restantes relaciones encontradas fueron de tipo exponencial B: Peso seco de los tejidos blandos (g) vs Largo (cm); C: Peso fresco (g) vs Largo (cm) y D: Peso Seco (g) vs Largo (cm). Todas las relaciones establecidas fueron estadísticamente significativas.

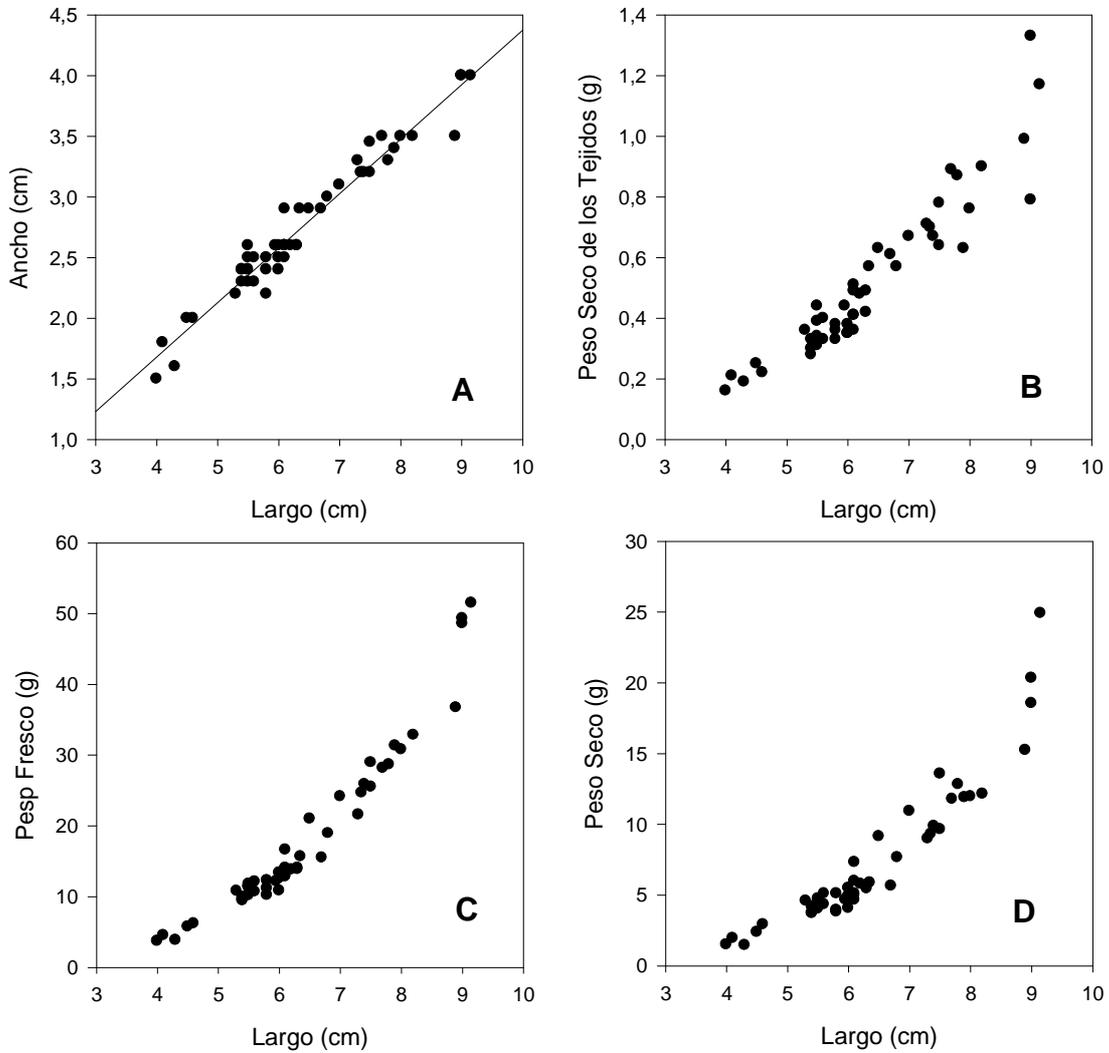


Figura 3. Relaciones Morfométricas para la especie *D. parallelipedon*. Se establecieron relaciones lineales en el caso **A**: Ancho (cm) vs Largo (cm). Las restantes relaciones encontradas fueron de tipo exponencial **B**: Peso seco de los tejidos blandos (g) vs Largo (cm); **C**: Peso Fresco (g) vs Largo (cm) y **D**: Peso seco (g) vs Largo (cm). Todas las relaciones establecidas fueron estadísticamente significativas.

Tabla 2. Ecuaciones morfométricas y coeficiente de correlación r^2 para la especie *D. parallelopedon*. Las variables: Ancho (A, cm), Peso Fresco (PF, g), Peso seco de los tejidos blandos (PST, g), Peso valvas (PV, g) en función del Largo (cm).

	Ecuación	r^2	Especie	p valor
A(Y)/L (X)	$A=0,449L-0,117$	$r^2=0,953$	<i>D. parallelopedon</i>	$p<0,05$
PF(Y)/L(X)	$PF=0,74\exp^{0,47L}$	$r^2=0,958$	<i>D. parallelopedon</i>	$p<0,05$
PS T (Y) /L (X)	$PST=0,044\exp^{0,37L}$	$r^2=0,927$	<i>D. parallelopedon</i>	$p<0,05$
PS (Y) /L(X)	$PS=0,294\exp^{0,474L}$	$r^2=0,928$	<i>D. parallelopedon</i>	$p<0,05$

Discusión:

La utilización del largo como estimador de las distintas variables morfométricas ha sido ampliamente utilizada en moluscos bivalvos (Bagatini et al. 2007; Lara & Parada 1989; Gaspar et al. 2008). La alta correlación entre el largo y las restantes variables encontrada en este trabajo apoya su utilización.

No hay estudios previos que indiquen relaciones morfométricas para *D. parallelopedon*. Algunos han estudiado y propuesto ecuaciones para organismos pertenecientes al mismo género (Lara & Parada 1989, Henry 1984), sin embargo la utilización de estas ecuaciones no es conveniente ya además de no ser la misma especie no se abarcan el rango de tallas de *D. parallelopedon*. Por otro lado en el caso de *C. fluminea* también es escasa esta información con algunos estudios que incluyen relaciones morfométricas (Bagatini et al. 2007).

Los resultados de este trabajo permiten por ejemplo estimar la biomasa de bivalvos en el sistema. Al considerar las abundancias y las tallas de *D. parallelopedon* (7 ind/m²) y *C. fluminea* (22 ind/m²) presentes en el sistema (Steffen & Inda 2010). El peso seco promedio de *D. parallelopedon* es 3,38 +/- 0,03 g de Peso Seco/m² y de *C. fluminea* es 1,98 +/- 0,05 g de Peso Seco/m².

Referencias

Bagatini Y.M., Higuti, J. & E. Benedito 2007. Temporal and longitudinal variation of *Corbicula fluminea* (Mollusca, Bivalvia) biomass in the Rosana Reservoir, Brazil. Acta Limnol. Bras., 19(3):357-366.

Dame R. F. 1996. Ecology of Marine Bivalves: An Ecosystem Approach. CRC Press, Boca Raton, pp.254.

- Gaspar M. B., Santos M. N., Vasconcelos P. & C. C. Monteiro 2002. Shell morphometric relationships of the most common bivalve species (Mollusca: Bivalvia) of the Algarve coast (southern Portugal). *Hydrobiologia* 477:73-80.
- García S. 2006. Distribución espacial de la almeja asiática *Corbicula fluminea* en la Laguna del Sauce (Maldonado-Uruguay). Trabajo final de la Licenciatura en Biología Facultad de Ciencias, Montevideo.
- Henry R. & C. A. Simao 1984. Evaluation of density and biomass of a bivalve population (*Diplodon delodontus expansus*) (Küster, 1856) in a small tropical reservoir. *Revista de Biología Tropical*. (4): 309-316.
- McMahon R.F. 2002. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 59:1235–1244.
- Marroni S. 2006. Distribución espacial de la almeja nativa *Diplodon parallelopipedon* en Laguna del Sauce (Maldonado). Trabajo final de la Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Montevideo.
- Lara G. & E. Parada 1988. Distribución espacial y densidad de *Diplodon chilensis chilensis* (Gray, 1928) en el Lago Villarrica (39°18'S; 72°05'W). *Boletín Sociedad de Biología de Concepción*, 59:105-114.
- Steffen M. & H. Inda (eds.) 2010. Bases técnicas para el manejo integrado de la Laguna del Sauce y cuenca asociada. Universidad de la República y South American Institute for resilience and Sustainability Studies (SARAS) Montevideo-Uruguay.