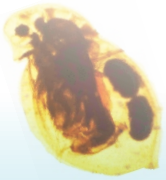
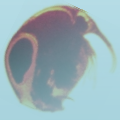




ROL DEL BANCO DE EFIPIOS EN LA VARIACIÓN ANUAL DE LA COMUNIDAD DE CLADÓCEROS EN UN LAGO SOMERO SUBTROPICAL

Miriam Gerhard
Autor

Carlos Iglesias
Orientador

Nestor Mazzeo
Co-orientador

Tesis de Maestría en Biología - PEDECIBA

2015

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA URUGUAY

PEDECIBA

Tesis de Maestría - Área Biología

"Rol del banco de efipios en la variación anual de la comunidad de cladóceros en un lago somero subtropical"

Lic. Miriam Gerhard

Orientadores
Orientador: Carlos Iglesias
Co-orientador: Néstor Mazzeo

Miembros del Tribunal
Dr. Alejandro Brazeiro
Presidente

Dra. Gissell Lacerot
Dr. Danilo Calliari

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas, Sub-área Ecología

RESUMEN

La estructura de la comunidad de cladóceros de los lagos someros posee una dinámica temporal que está influenciada principalmente por cambios de temperatura, disponibilidad de alimento y presión de depredación. La presencia o ausencia de las especies en la columna de agua, puede variar a lo largo del año, como respuesta a estos forzantes. Cuando se presentan condiciones ambientales adversas, estos organismos pueden cambiar el tipo de reproducción de asexuada a sexuada y generar huevos de resistencia (efipios). Éstos, sedimentan generando un banco de huevos en el lecho del lago capaz de restablecer las poblaciones cuando las condiciones se vuelven favorables. Laguna Blanca es un lago somero subtropical utilizado para el suministro de agua potable. Es clasificado como eutrófico y se ha caracterizado por presentar una comunidad de cladóceros pobre en especies y dominada por especies de pequeña talla. No obstante, estudios previos de huevos de resistencia de zooplancton en sedimentos sugieren la presencia de especies de *Daphnia* y *Simocephalus* aunque nunca fueron encontradas en muestras de agua. El objetivo de este trabajo fue analizar la variación temporal y espacial de la comunidad de cladóceros y su relación con el banco de huevos presente en el sedimento. El período de estudio abarcó dos años (2011-2013), donde se realizó un muestreo quincenal de la comunidad activa de zooplancton durante el primer año y muestreos complementarios en el segundo año de estudio. Se estimó la abundancia de rotíferos, copépodos y cladóceros, éstos últimos fueron identificados hasta nivel de especie. Se tomaron datos de variables ambientales y biomasa fitoplanctónica con el fin de explicar la dinámica temporal de la comunidad cladóceros. A su vez, se colectaron muestras del sedimento para analizar el banco de huevos. Para ambos estratos estudiados (agua y sedimento) se tomaron en cuenta la zona pelágica y litoral del sistema y en base a los datos recabados se construyeron curvas de acumulación de especies y se estimó la riqueza. Fueron identificadas 24 especies de cladóceros en la columna de agua con un rápido recambio de especies. Si bien *Bosmina huaronensis* fue dominante para ambas zonas estudiadas, se detectó la ocurrencia de cladóceros de mayor tamaño. Poblaciones de *Daphnia* spp. fueron identificadas en la comunidad activa de forma repetida por períodos cortos de tiempo, a la vez que efipios de dicho género fueron encontrados. La evidencia confirma la presencia de especies de *Daphnia* en zonas subtropicales y una ocurrencia recurrente en la columna de agua, posiblemente a través de la emergencia de efipios. La permanencia de estas poblaciones es limitada en el tiempo, particularmente en los períodos más cálidos del año. Contrariamente a lo esperado, se encontró una menor riqueza de especies de cladóceros en el banco de huevos que en la comunidad activa. Sin embargo, nuestros resultados confirman que el análisis del mismo puede ser utilizado como una aproximación para el estudio de la composición de la comunidad de cladóceros con un esfuerzo de muestreo considerablemente menor a la colecta de agua de alta frecuencia.

ABSTRACT

Cladocerans communities of shallow lakes show a temporal dynamic that is influenced primarily by changes in temperature, food availability and predation pressure. So, the species composition in the water column may vary throughout the year, in response to these factors. Under specific unfavorable environmental conditions, cladocerans can change the type of reproduction to generate sexual resistance eggs (ephippia). Resting eggs are released and usually accumulated in the lake sediments for long time periods, affecting the demography and succession patterns of the community. Lake Blanca, a subtropical shallow eutrophic lake, hosts a cladoceran community dominated by small-sized species. Previous studies on zooplankton resting eggs identified the cladoceran genera *Daphnia* and *Simocephalus*, but organisms belonging to these genera have not been found in water samples. In the present study we compared a biweekly active community sampling with the resting egg bank of the Lake Blanca, taking into account different zones of the lake (littoral and pelagic zones). Physicochemical variables and phytoplankton biomass were registered in order to explain the temporal dynamics of cladoceran community. Lake Blanca showed a relatively high cladoceran species richness (24) in the water column, with rapid temporal replacement. While *Bosmina hueronensis* was dominant for both studied areas, the occurrence of large cladócerans was repeatedly detected during short windows of opportunity. This showed the ability of restoring populations by ephippia under favorable conditions, although these declined rapidly with increasing water temperature. Contrarily to our expectations, resting eggs community showed a lower richness than the active community; however, it was demonstrated that the analysis of resting eggs bank composition can help to detect general community structure patterns.

Agradecimientos

Este proyecto fue financiado por PEDECIBA, por la CAP- UDELAR a través de su beca de finalización de posgrado y proyecto FCE 2009-2749 (ANII).

Agradezco a mis orientadores de tesis Carlos Iglesias y Néstor Mazzeo por su apoyo durante todas las etapas de este trabajo. También agradezco al Tribunal de Evaluación, Alejandro Brazeiro, Gissell Lacerot y Danilo Calliari, por los comentarios y sugerencias que han ayudado a mejorar este trabajo de forma significativa. Al Centro Universitario Regional Este por el apoyo logístico y al grupo de Grupo de Investigación en Ecología y Rehabilitación de Sistemas Acuáticos por su colaboración en distintos aspectos del proyecto. Al consorcio Aguas de la Costa, especialmente al personal de planta de Laguna Blanca por su amabilidad y facilidades brindadas para el trabajo de laboratorio. Quiero agradecer especialmente a Gissell Lacerot por su ayuda fundamental en la clasificación taxonómica de cladóceros y por los aportes realizados al proyecto de tesis. A Florencia Sarthou por proporcionarme amablemente los datos de fitoplancton. A la Unidad de Gestión Ambiental de la OSE, especialmente a Gabriela y Santina, por darme las facilidades para seguir estudiando. A Mariano por leer innumerables veces el documento y alentarme a seguir con este proyecto.

A mi familia y amigos por el apoyo de siempre.

Gracias

INDICE

1. INRODUCCIÓN 6
1.1 Variación espacio-temporal de las comunidades de zooplancton 7
1.2 Generación de estructuras de resistencia en cladóceros 10
2. HIPÓTESIS, PREDICCIONES Y OBJETIVOS 14
2.1 Hipótesis 1 14
2.2 Hipótesis 2 14
2.3 Objetivo General 14
2.4 Objetivos específicos 14
3. METODOLOGÍA 15
3.1 Área de estudio 15
3.2 Registro de variables ambientales 16
3.3 Comunidad zooplanctónica activa 17
3.4 Banco de huevos de resistencia de cladóceros 19
3.5 Análisis de datos 20
4. RESULTADOS 22
4.1 Características generales del sistema 22
4.2 Composición específica de la comunidad de cladóceros 25
4.3 Banco de huevos de resistencia de cladóceros 32
4.4 Estimaciones de riqueza de cladóceros 34
4.5 Asociación de grupos zooplanctónicos y las características ambientales 37
5. DISCUSIÓN 38
5.1 Variación espacio-temporal de las comunidades de zooplancton 39
5.2 Banco de huevos de resistencia de cladóceros 41
5.3 Estimaciones de riqueza y esfuerzo de muestreo 44
6. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS 45
7. BIBLIOGRAFÍA 47
8. Anexo 1 53

1. INRODUCCIÓN

Los lagos someros se encuentran ampliamente distribuidos en todo el planeta. Son sistemas de gran relevancia, no solo por su diversidad biológica sino también por su importancia socio-económica (Scheffer, 1998). Proveen diversos servicios ecosistémicos entre los que se destacan su uso como fuente de agua para consumo humano, así como aspectos relacionados a la producción agropecuaria y recreación (Carpenter & Biggs, 2009; Steffen & Inda, 2010). Asimismo, los lagos someros son sistemas fuertemente afectados por múltiples actividades antrópicas desarrolladas en sus cuencas. Los aportes externos de nutrientes causantes del fenómeno denominado eutrofización, constituyen la principal amenaza a la que están sometidos los lagos (Moss *et al*., 2011). Dichos aportes se asocian a la ausencia de servicios de saneamiento urbano, efluentes industriales, ganadería y/o uso de fertilizantes en agricultura. El proceso de eutrofización genera cambios importantes en la estructura y funcionamiento de los sistemas lacustres, limitando el suministro de servicios claves (Moss, 2008).

Dicho proceso promueve el aumento de la productividad primaria en los lagos someros, la que se encuentra condicionada principalmente por la disponibilidad de nutrientes (control ascendente) y la presión de herbivoría (controles descendentes). Una importante fracción de los consumidores primarios en los sistemas lénticos se encuentra representada por el zooplancton, cuya estructura comunitaria se ve afectada por la presión de depredación sobre algunos grupos que son fundamentales para la dieta de varias especies de peces (Dodson & Hanzato, 1995). Por lo tanto, la capacidad de herbivoría del zooplancton depende en gran medida de la estructura de la comunidad de peces y los efectos en cascada trófica derivados (Carpenter, *et al*., 1985; Pace *et al*., 2013) (Fig. 1). Se ha demostrado que la comunidad zooplanctónica y la presión de herbivoría asociada es capaz de controlar la abundancia y la biomasa del fitoplancton, promoviendo el establecimiento de estados claros del agua en condiciones intermedias o elevadas de nutrientes (Scheffer, 1998).

El zooplancton predominante en sistemas dulceacuícolas incluye tres grupos taxonómicos: protozoos (flagelados y ciliados), rotíferos y crustáceos (copépodos y cladóceros). Dentro de estos grupos, los cladóceros son los que alcanzan mayor talla (tamaños de hasta 3 mm), la cual se asocia principalmente a las especies del género *Daphnia* (Dumont *et al*., 1975). Dicha característica les permite poseer una mayor tasa de filtración (Burns & Rigler, 1967), a la vez que son capaces consumir un amplio rango de tamaños de partículas (aproximadamente entre

1 y 80 µm de diámetro) (Burns, 1968). Por otra parte, las especies que alcanzan un mayor tamaño son más susceptibles a la depredación por peces planctívoros (Brooks y Dodson, 1965).

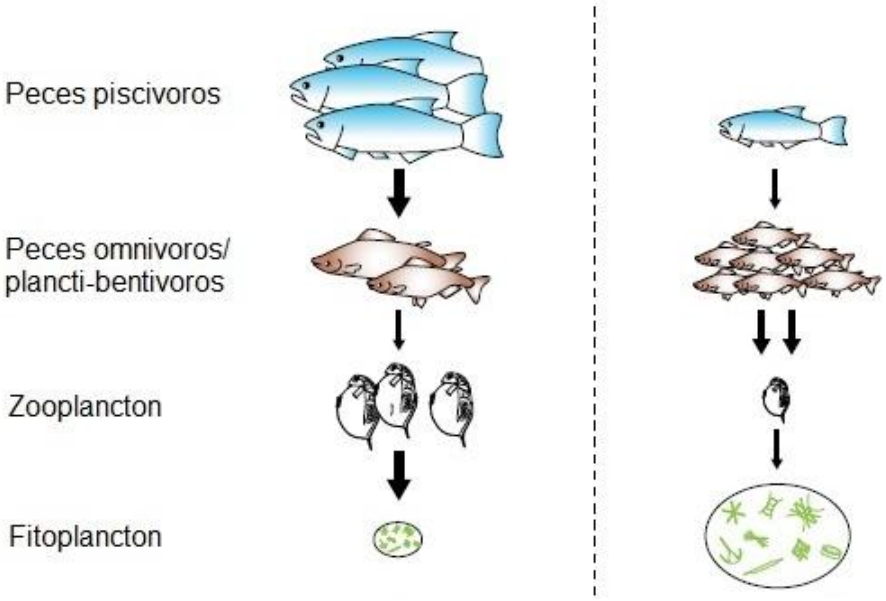


Fig. 1. Esquema de la trama trófica pelágica (simplificada) de un lago somero en condiciones de alta (izq.) y baja (der.) presión de depredación por peces piscívoros y sus efectos en cascada. Modificado de Iglesias (2010).

1.1 Variación espacio-temporal de las comunidades de zooplancton

La sucesión estacional del zooplancton se encuentra afectada por una gran variedad de factores. Sommer *et al.* (1986) propusieron un modelo para lagos templados que describe las variaciones estacionales de los grupos zooplanctónicos basados fundamentalmente en factores ambientales (estacionalidad), disponibilidad de alimento (cantidad) y depredación por peces (moderada). En el mismo se plantea el desarrollo de un incremento de fitoplancton en primavera seguido por el aumento del zooplancton, el cual genera una fase de agua clara debido a la herbivoría. A principios del verano el zooplancton declina por la limitación de alimento y depredación por parte de peces, desapareciendo en invierno por causa del congelamiento de los lagos en climas templados. Dichos patrones varían en lagos oligotróficos donde se produce un retraso del desarrollo del zooplancton (Fig. 2). En el 2012, Sommer *et al*. realizaron una revisión de este modelo incluyendo nuevos factores para explicar la sucesión del plancton, incorporando principalmente: la separación de los protistas del zooplancton metazoario, la capacidad de sobrevivir al invierno mediante estrategias de

resistencia y diversos escenarios de depredación por peces (casi nula y excesiva) (Fig. 2). Si bien en ambos casos el modelo se enfoca en climas templados donde el zooplancton desaparece en invierno como consecuencia de las bajas temperaturas, en la actualización del mismo se incorporan factores típicos de zonas cálidas como la depredación excesiva por peces.

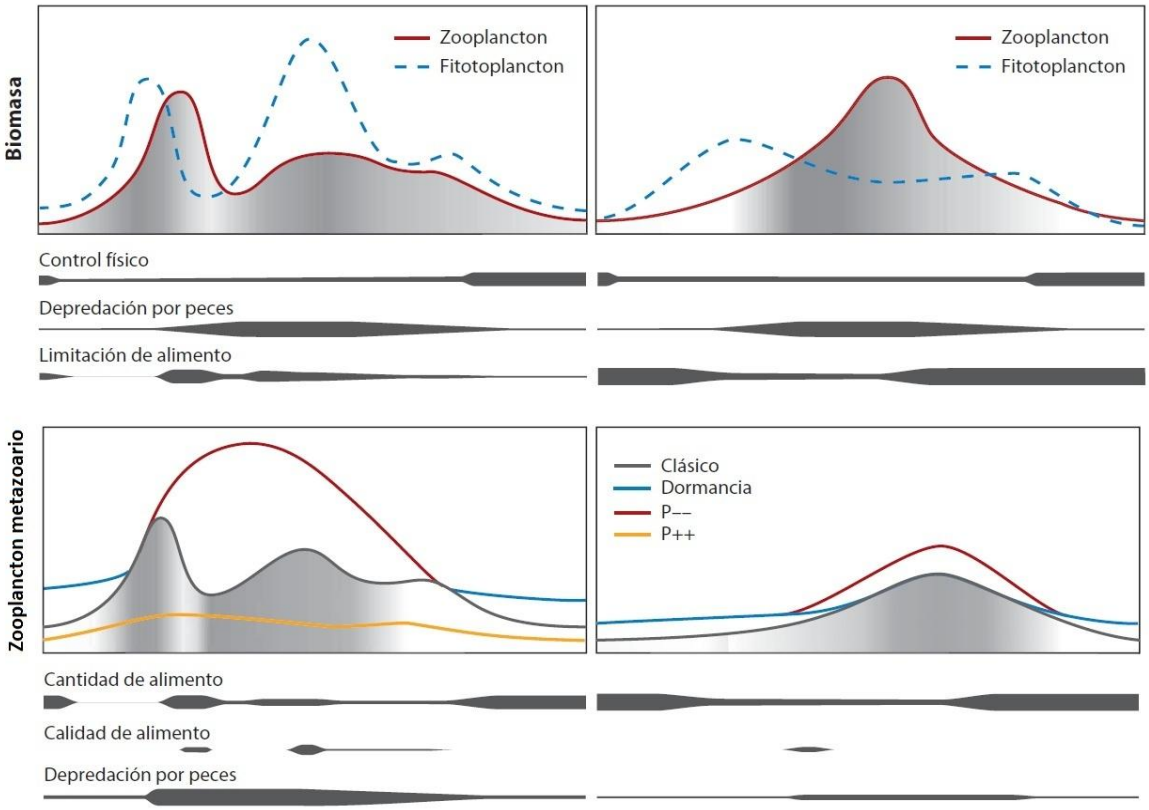


Fig 2. Patrones de sucesión estacional (de invierno a otoño) de biomasa zooplanctónica propuestos en el modelo PEG (Plankton Ecology Group) para sistemas oligotróficos (derecha) y eutróficos (izquierda). Modelo original (arriba): Línea roja, biomasa zooplanctónica; línea azul punteada, biomasa fitoplanctónica. Revisión actual del modelo (abajo): línea gris, escenario clásico; línea azul, importancia de zooplancton con estructuras de resistencia; línea roja (P--), biomasa zooplanctónica en sistemas con baja depredación por peces; línea naranja (P++), biomasa zooplanctónica en sistemas con elevada depredación por peces. El espesor de las líneas horizontales indica la importancia relativa de factores físicos, limitación por calidad y cantidad de alimento y depredación por peces a lo largo del año. Modificado de Sommer *et al*. (2012).

El análisis comparativo de ecosistemas localizados en zonas templadas y cálidas demuestra importantes diferencias estructurales en sus tramas tróficas (Jeppesen *et al*., 2007 y 2010). En este sentido, se ha observado que en zonas tropicales y subtropicales existen diferencias importantes en las características de las comunidades de peces en cuanto a abundancia, talla media, uso del espacio y hábitos tróficos respecto a las zonas templadas (mayor densidad,

dominancia de omnivoría, menor talla individual, mayor asociación a macrófitas, entre otras) (Lazzaro, 1997; Teixeira de Mello *et al*., 2009). Estas disimilitudes tienen como consecuencia un aumento en la presión de depredación sobre los cladóceros, afectando la composición de especies y la presión de herbivoría por parte del zooplancton en zonas cálidas (Meerhoff *et al*., 2007a; Iglesias *et al*., 2010). Por otra parte, Gillooly & Dodson (2000) plantean la existencia de un efecto directo de la temperatura sobre el tamaño corporal de la comunidad de cladóceros, basándose en patrones observados tanto a nivel latitudinal como durante la variación anual de temperatura. La variación estacional de la comunidad de cladóceros en lagos subtropicales se caracteriza por presentar mayor abundancia y presencia de especies de mayor tamaño principalmente a fines de invierno y primavera (Iglesias *et al*., 2007; Gelós *et al*., 2010) encontrándose prácticamente ausentes en verano (Kruk *et al*., 2009; Havens *et al*., 2015).

Moore *et al*. (1996) plantean que esto podría deberse a una menor tolerancia térmica por parte de las especies de mayor tamaño (e.g. *Daphnia* spp), lo cual implicaría que las mismas desaparezcan durante el verano debido al aumento de la temperatura. Sin embargo, otros estudios plantean que son efectos indirectos de la variación estacional de temperatura, en particular su incidencia en la presión de depredación por parte de los peces (Iglesias *et al*., 2008; Mazzeo *et al*., 2010; Hevens, *et al*., 2015) y la disponibilidad de alimento (cantidad y calidad, Wagner et al. 2004), quienes modulan la dinámica temporal de las comunidades de cladóceros.

A escala local, la heterogeneidad espacial de un lago es un factor importante que afecta la distribución de las especies de cladóceros. Los lagos someros se caracterizan por permitir el desarrollo de diferentes tipos de macrófitas, las cuales configuran la estructura de todo el ecosistema. Las zonas litorales presentan, en general, mayor desarrollo de la vegetación y albergan en muchas ocasiones mayor riqueza de cladóceros que las zonas pelágicas (Meerhoff *et al*., 2007b; Castilho-Noll *et al*., 2010) debido a que proveen una mayor diversidad de hábitats (Lemly & Dimmick, 1982). A su vez, se ha planteado que las plantas pueden proveer refugios para los cladóceros en presencia de depredadores mediante migraciones horizontales del zooplancton hacia áreas litorales (Timms & Moss, 1984). Sin embargo, se ha observado que en lagos subtropicales existe una mayor asociación de los peces con las plantas, lo que implica la existencia de migraciones horizontales reversas o migraciones verticales (Iglesias *et al*., 2007; Meerhoff *et al*., 2007b).

1.2 Generación de estructuras de resistencia en cladóceros

La variación temporal de la comunidad de cladóceros está asociada también a características intrínsecas de su ciclo de vida (Fig. 3). Cambios en las condiciones bióticas y abióticas pueden inducir diversas respuestas por parte del zooplancton. En el caso de los cladóceros, dichas respuestas pueden ser comportamentales (inicio de migraciones nictimerales), morfológicas (ciclomorfosis) o bien cambios en la historia de vida, como alcanzar la madurez a tallas menores o cambiar el tipo de reproducción (de asexuada a sexuada; Gyllström & Hansson, 2004, Fig. 4). En el caso de las respuestas comportamentales, los patrones de migración horizontal y vertical han sido estudiados y descritos tanto en regiones templadas (Burks *et al*., 2002) como en zonas subtropicales (Meerhoff *et al.* 2007b; Iglesias *et al*. 2007). Sin embargo, existe escasa información relacionada a respuestas tales como la ciclomofosis y generación de huevos por reproducción sexuada en climas cálidos (Iglesias *et al*., en prep.). En cladóceros, este último proceso desencadena la formación de huevos de resistencia llamados efipios, los cuales están cubiertos por una capa protectora y son capaces de perdurar por periodos prolongados en el sedimento. Los huevos de resistencia sedimentan y se acumulan en el lecho del lago formando un banco que puede alcanzar una elevada diversidad y abundancia (Brendonck & De Meester, 2003). Los huevos de resistencia generados por una población servirán entonces para sobrellevar condiciones adversas, asegurando el restablecimiento de la misma cuando las condiciones favorables retornen (Cáceres & Tessier, 2004). De esta manera, el banco de huevos afecta la demografía y sucesión de cladóceros en la columna de agua, condicionando la dinámica temporal de la comunidad activa, según la cantidad de huevos producidos, su capacidad de eclosión y mortalidad (Brendonck & De Meester, 2003). A su vez, constituye un reservorio de material genético durante largos períodos de tiempo y representa un componente clave del ciclo de vida de los cladóceros (Gyllström & Hansson, 2004).

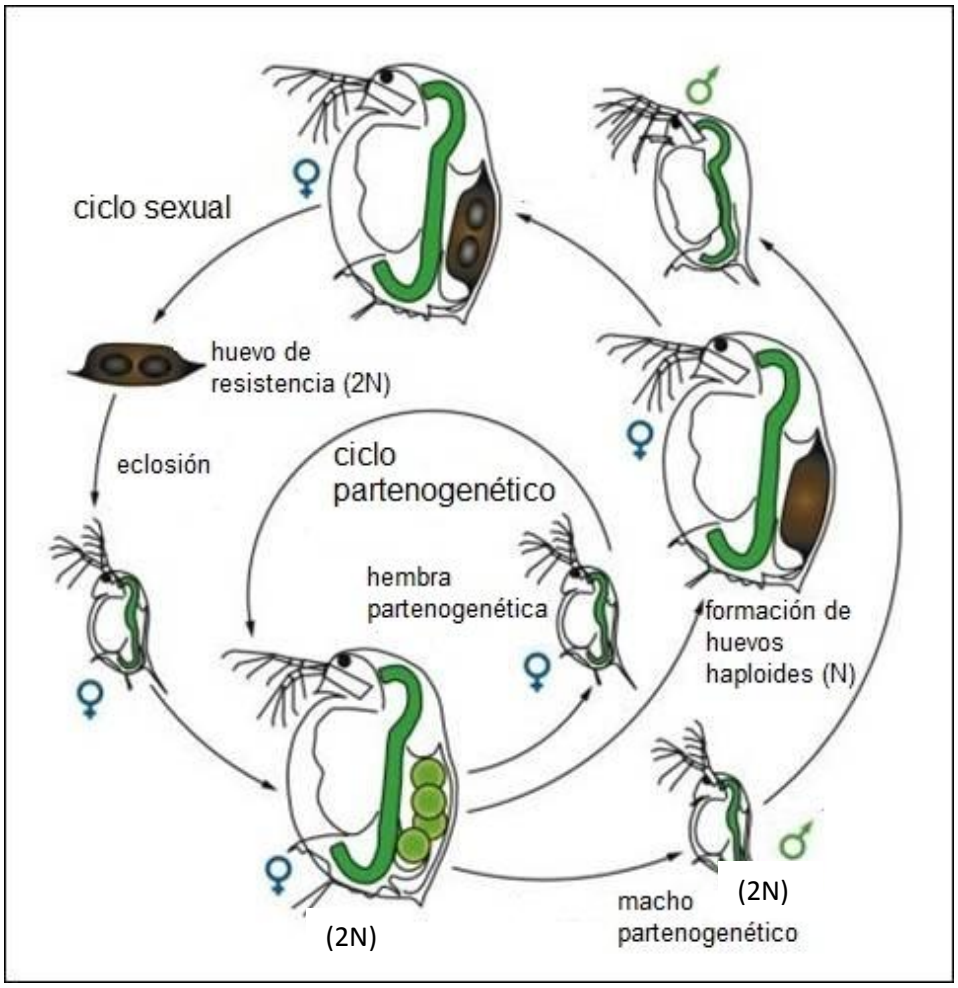


Fig. 3. Esquema del ciclo de vida de los cladóceros. Ciclo de reproducción partenogenético: por medio del cual se mantienen las poblaciones (hembras 2N que generan hembras 2N). Ciclo de reproducción sexual: que se desarrolla bajo condiciones ambientales desfavorables donde la hembra genera machos partenogenéticos (2N) y huevos (N). Dichos huevos son fecundados por los machos generando las estructuras de resistencia (2N). Cuando las condiciones son favorables dichas estructuras eclosionan dando lugar a hembras (2N). Modificado de Ebert (2005).

En zonas templadas se observan, generalmente, eclosiones masivas de huevos a principios de la primavera (Brendonck & De Meester, 2003), las cuales permiten el desarrollo de las poblaciones de cladóceros luego del invierno (Sommer *et a*l., 2012). De esta manera, en climas templados, se ha descrito que el aumento del fotoperíodo y la temperatura son las principales señales de eclosión de efipios (Brendonck & De Meester, 2003). Sin embargo, no existe información sobre los patrones y señales de eclosión de los huevos de resistencia en sistemas neotropicales, por lo cual se desconoce si ocurre en forma sincronizada o de forma continua a lo largo del año y cuáles son las señales que promueven la eclosión.

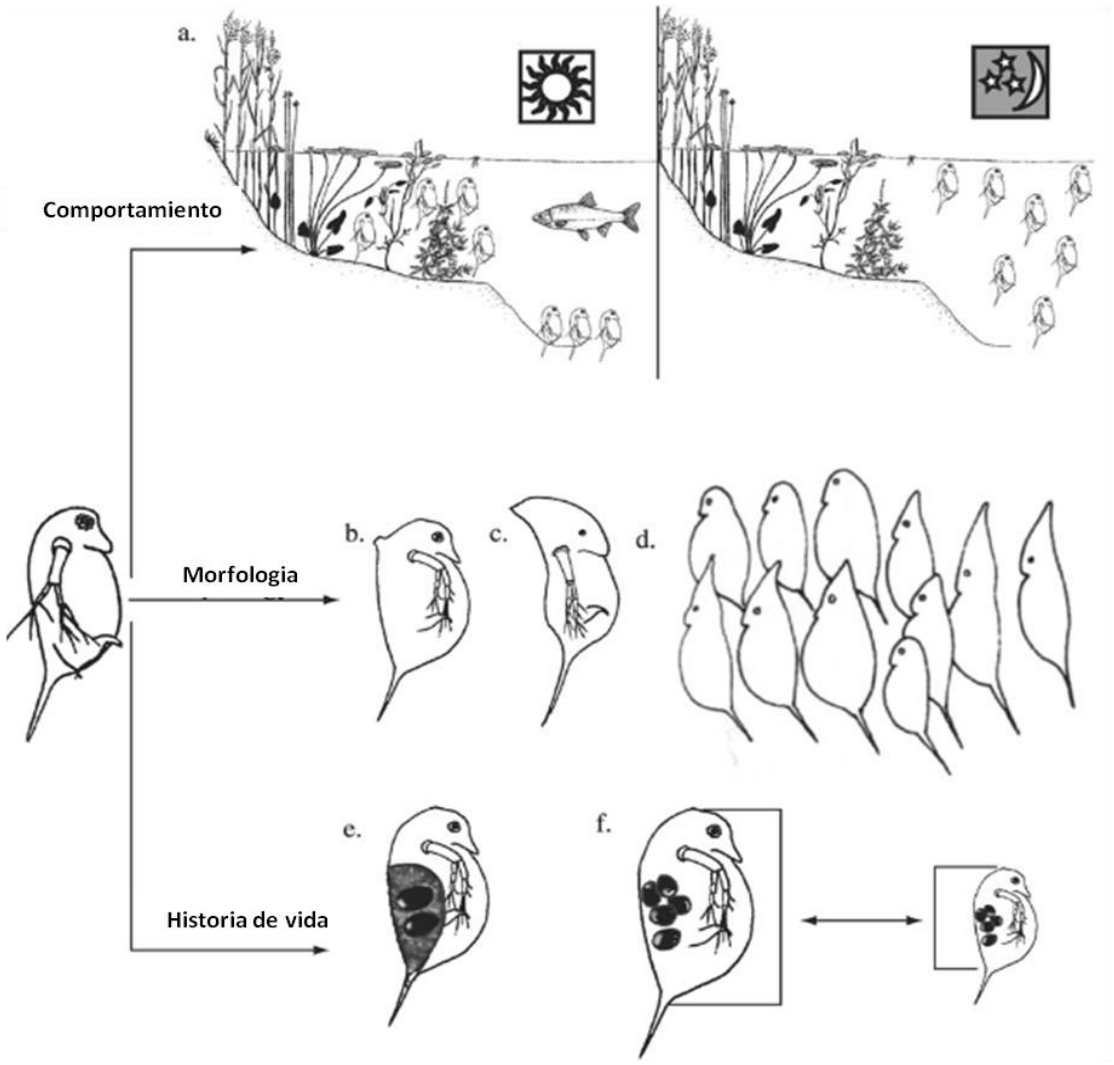


Fig. 4. Respuesta de cladóceros frente a la percepción de riesgo de depredación o desmejoramiento de las condiciones de crecimiento. Las mismas pueden ser comportamentales como formación de enjambres o el despliegue de migraciones nictimerales horizontales o verticales (a). Respuestas morfológicas como la aparición de espinas, protuberancias y ciclomorfosis (b-d). O cambios en la historia de vida como ser la producción de huevos de resistencia (efípios, e) o alcanzar la madurez sexual a tallas menores (f). Tomado de Gyllstrom & Hansson (2004).

El banco de huevos de resistencia de un lago cuenta, en general, con una mayor riqueza de especies que la comunidad activa, debido a que los sedimentos integran períodos prolongados dentro de una misma temporada e inclusive varios años (Vandekerkhove *et al*., 2005a y 2005b). Un estudio en la región, en el cual se analizaron muestras de sedimento de 18 lagos costeros, reportó la aparición de efipios del género *Daphnia* en el 50% de los sistemas estudiados, mientras en la comunidad activa se detectó dicho género sólo en el 33% de los sistemas durante el período estival (Iglesias *et al.*, 2011). Los autores atribuyen el patrón observado a un fuerte control de depredación por peces zooplanctívoros que limitan la

presencia de cladóceros. Esta evidencia empírica es congruente con el registro de mayor abundancia de cladóceros, en particular de *Daphnia*, tras episodios de mortandad masiva de peces (Nagdali & Gupta, 2002; Iglesias *et al*., 2011), así como por experimentos de exclusión de peces (Mazzeo *et al*., 2010). Sin embargo, no existen protocolos de muestreo en cuanto al número de muestras necesario para obtener una correcta representatividad de la estructura del banco de huevos y su riqueza.

Además de integrar la variación temporal, el banco de huevos puede integrar la variación espacial encontrada en la comunidad activa en diferentes zonas de un lago debido a procesos de sedimentación y bioturbación (Hairston, 1996). Sin embargo, Vandekerkhove *et al*. (2005b) encontraron diferencias en la composición taxonómica del banco de huevos entre ambientes para lagos someros pequeños con dos zonas bien definidas (litoral y pelágica). Dichos resultados cuestionan la existencia de una integración espacial por parte del banco de huevos, al menos para sistemas de estas características.

En el presente trabajo se comparó la estructura de la comunidad activa de cladóceros y el banco de huevos de resistencia en diferentes zonas (litoral y pelágica) de un lago somero subtropical. De esta manera se busca aportar información sobre las estructuras de resistencia de cladóceros en lagos de América del Sur, donde la información es escasa para la temática. En particular se pretende aportar al análisis de la integración temporal y espacial del banco de huevos, posibles patrones de eclosión, así como lineamientos metodológicos para el estudio de estructuras de resistencia. Para esto último, se analizó el número de muestras necesario para obtener una buena representatividad de la diversidad de cladóceros de la comunidad activa (en cuanto a frecuencia) y del banco de huevos (número de muestras de sedimento), considerando la heterogeneidad espacial del sistema. El conocimiento del banco de huevos de resistencia y su rol en la dinámica de la comunidad activa de cladóceros es de suma importancia para comprender las fluctuaciones temporales en la composición y biomasa del fitoplancton.

2. HIPÓTESIS, PREDICCIONES Y OBJETIVOS

2.1 Hipótesis 1

Hipótesis. La dinámica temporal de la comunidad zooplanctónica, y en particular de cladóceros, es afectada tanto por factores bióticos como abióticos. Específicamente, los patrones de temperatura en lagos subtropicales, restringen la ocurrencia de especies de cladóceros de gran tamaño (i.e. *Daphnia* spp.) a pesar de su presencia en el banco de huevos.

Predicción. La comunidad zooplanctónica estará dominada, en términos de abundancia, por microfiltradores (i.e. rotíferos y nauplios de copépodos) durante todo el período estudiado. A su vez, la comunidad de cladóceros estará dominada por especies de pequeña talla relativa durante todo período de muestreo.

2.2 Hipótesis 2

Hipótesis. La composición del banco de huevos de resistencia de cladóceros integra la variación espacial y temporal de la comunidad activa acumulada en el tiempo en lagos someros subtropicales.

Predicción 1. La riqueza encontrada en el banco de huevos será mayor a la presente en la comunidad activa de cladóceros acumulada en el tiempo.

Predicción 2. La composición del banco de huevos reflejará la abundancia de especies de la comunidad activa de cladóceros acumulada en el tiempo.

Predicción 3. La estructura del banco de huevos de resistencia presentará una mayor homogeneidad espacial (entre la zona pelágica y litoral) que la comunidad activa de cladóceros.

2.3 Objetivo General

Analizar la variación temporal y espacial de la comunidad de cladóceros en un lago somero subtropical y su relación con el banco de huevos presente en el sedimento.

2.4 Objetivos específicos

1.- Analizar la estructura y la sucesión anual de la comunidad activa de cladóceros en los dos ambientes de un lago somero subtropical (zona pelágica y litoral).

2.- Analizar la estructura del banco de huevos en las diferentes zonas y determinar el grado de representatividad de la comunidad activa de cladóceros por parte del mismo.

3.- Identificar el número de muestras necesarias para una estimación correcta de la riqueza del sistema en las muestras del banco de huevos y la comunidad activa.

3. METODOLOGÍA

La estrategia general de este trabajo involucró un muestreo quincenal de la comunidad activa de zooplancton en laguna Blanca. El mismo se realizó entre 2011 y 2013 obteniendo un total de 30 muestras para cada zona del sistema (pelágica y litoral). Todos los muestreos fueron realizados en el mismo momento del día, en las mañanas. De forma complementaria se registraron las principales variables físico-químicas y se estimó la biomasa fitoplanctónica. La composición del banco de huevos se analizó mediante un único muestreo en el cual se colectaron muestras de sedimento en la zona pelágica y litoral.

3.1 Área de estudio

Laguna Blanca (Manantiales, 34°54'S, 54°50'W) es un lago somero subtropical, polimíctico, de origen natural utilizado para el suministro de agua potable (Fig. 5). El mismo abarca un área de 66.8 ha, su profundad máxima varía entre 1.5 y 3.6 m (Mazzeo *et al*., 2003) y ha sido clasificado como eutrófico en reiteradas ocasiones (Mazzeo *et al*., 2003; Pacheco *et al*., 2010). Desde el año 2000 a la fecha, el sistema ha presentado diferentes regímenes, involucrando configuraciones con una considerable cobertura de plantas sumergidas, así como estados turbios con predominio de cianobacterias (*Microcystis aeruginosa* y *Cilindrospermopsis raciborskii*) lo cual ha generado serias interferencias en el suministro de agua potable (Com. pers. Néstor Mazzeo). Durante el período de estudio la laguna presentó dos ambientes o zonas claramente definidas: la zona pelágica y la zona litoral (Fig. 6). La zona litoral se caracterizó por la presencia de plantas emergentes (*Schoenoplectus californicus*y *Typha latifolia* L) y sumergidas (*Egeria densa* y *Ceratophyllum demersum* L) que generan un ambiente de elevada heterogeneidad de microhábitats.

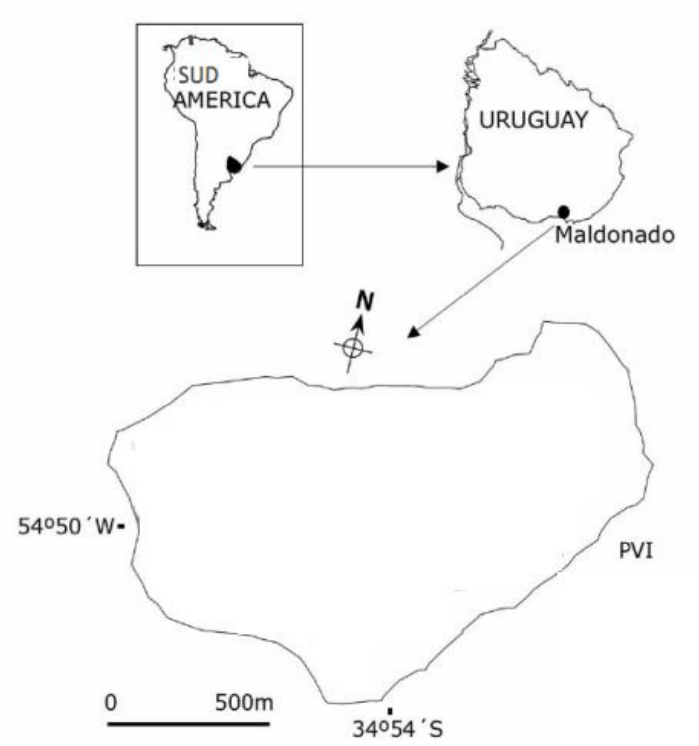


Fig. 5. Ubicación geográfica de la Laguna Blanca, Maldonado, Uruguay. Modificado de Mazzeo *et al*., 2003.

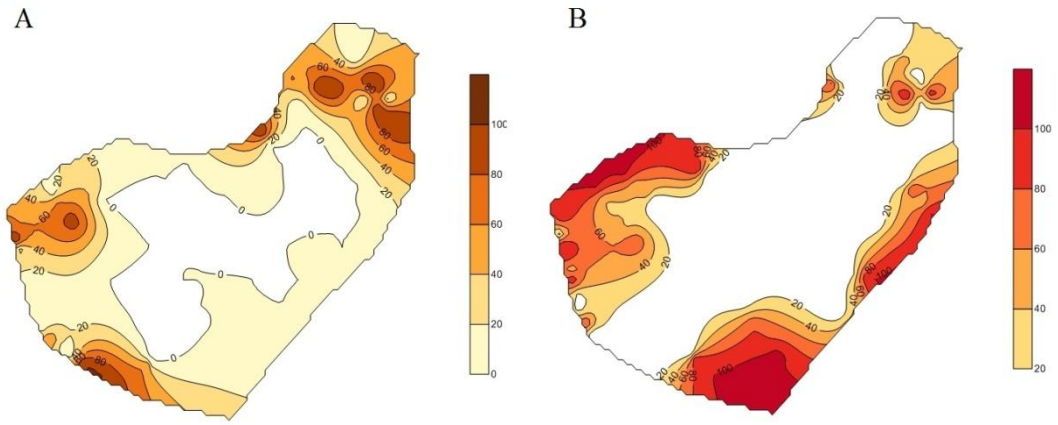


Fig. 6. Patrón espacial de porcentaje de volumen ocupado (PVI, %) por la vegetación sumergida en laguna Blanca. A. *Egeria densa* y B. *Ceratophyllum. demersum*. Datos tomados durante el curso de Humedales (diciembre 2011).

3.2 Registro de variables ambientales

Se introdujo en la zona pelágica del lago una sonda de registro continuo ubicada en un punto fijo a una profundidad de entre 1 y 1.4 m dependiendo de la profundidad del agua. De dicha sonda se obtuvieron datos de temperatura (°C), oxígeno disuelto (OD, mgl^{-1}), conductividad (μScm^{-1}) y pH con una frecuencia de registro de 30 min. Los datos utilizados del registro de la

sonda fueron las medias diarias de las fechas correspondientes a los muestreos de zooplancton. Debido a problemas en el funcionamiento de la sonda existen valores faltantes para algunas fechas de muestreo (n=21). Con una frecuencia mensual se tomaron muestras de agua para el registro de la turbiedad (NTU), el análisis de nutrientes y clorofila *a* de la zona pelágica. Las muestras fueron tomadas mediante tubo muestreador integrando la columna de agua. Los análisis de nutrientes se realizaron por método colorimétrico con espectrofotómetro. Se determinó la concentración ($\mu g l^{-1}$) de nitrógeno total (Valderrama, 1981), nitrato (Müller & Widemann, 1955), amonio (Koroleff, 1983), fósforo total (Valderrama, 1981) y fósforo reactivo soluble (Murphy & Riley, 1962). La clorofila *a* fue medida con espectrofotómetro mediante extracción en alcohol 95% (APHA, 1998). A su vez se contó con datos de biovolumen ($mm^3.l^{-1}$) de los grupos fitoplanctónicos de la zona pelágica proporcionados por la Lic. Florencia Sarthou en el marco de su trabajo de maestría. Dichas muestras fueron tomadas durante los muestreos de la comunidad activa de zooplancton. Las muestras de fitoplancton fueron contadas en campos al azar a 10X y 40X utilizando la técnica de sedimentación (Utermöhl, 1958). El biovolumen ($mm^3.l^{-1}$) fue estimado de acuerdo a Hillebrand *et al*. (1999) y la biomasa poblacional fue calculada como el volumen individual medio de la especie por la abundancia.

3.3 Comunidad zooplanctónica activa

Las muestras de zooplancton para el análisis de la comunidad activa fueron tomadas con un tubo muestreador de 10 cm de diámetro que permitió integrar la totalidad de la columna de agua. Las mismas se tomaron durante un año con una frecuencia de muestreo quincenal (noviembre 2011 a noviembre 2012), y en primavera y verano del año siguiente (n=30). Este diseño permite captar la variabilidad estacional del primer año de muestreo y parte de la variabilidad inter-anual. Las muestras fueron colectadas del integrado y homogeneizado de cinco puntos tomados al azar en cada uno de los dos ambientes de estudio (zona pelágica y zona litoral) (n=60 para todo el estudio). En cada punto se tomaron tres litros de agua obteniendo una muestra integrada final de 15 litros (Fig.7), las que fueron filtradas con un copo de 50 µm de poro, fijadas con lugol y guardadas en frascos de 100 ml. De esta manera se buscó integrar la heterogeneidad espacial intra-zona de la comunidad zooplanctónica sin aumentar considerablemente las muestras tomadas.

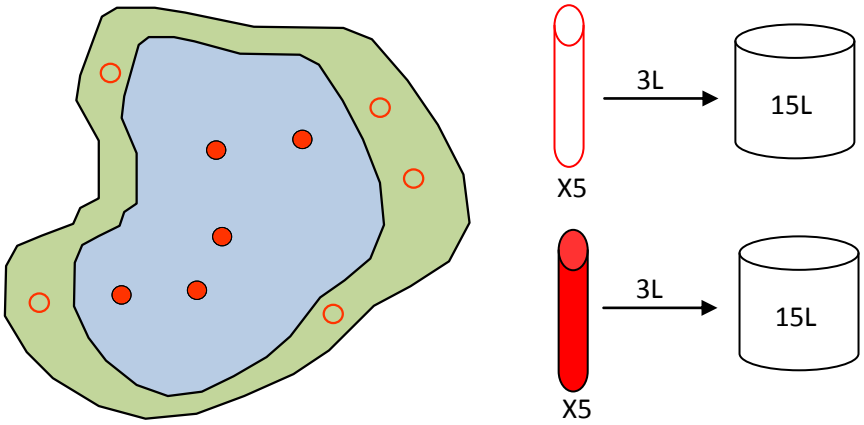


Fig. 7. Esquema de metodología utilizada en la toma de muestras de zooplancton. Se integraron las muestras tomadas de cinco puntos distribuidos al azar en cada ambiente estudiado, obteniendo una muestra integrada pelágica (círculos rellenos) y una muestra integrada litoral (círculos vacíos).

El conteo de organismos se realizó en cámaras Sedwick-Rafter, registrando la abundancia total de organismos de una cámara de 5 ml bajo un microscopio óptico a 4X, siguiendo la metodología de Paggi & de Paggi (1974). Se calculó la abundancia (ind.l^{-1}) de rotíferos, copépodos cyclopoides, copépodos calanoides, nauplios y cladóceros. En base a esta información se calculó la relación meso/microfiltradores para cada fecha de muestreo. Considerando el tamaño de los grupos filtradores se agruparon los cladóceros y copépodos calanoides como mesofiltradores y los microfiltradores incluyeron a los rotíferos y nauplios. Copépodos cyclopiodes fueron excluidos debido a que son considerados carnívoros (siguiendo la misma aproximación de Mazzeo *et al.*, 2003 e Iglesias *et al.*, 2007).

Los cladóceros fueron clasificados a nivel de especie y se calculó la abundancia (ind.l^{-1}) y la riqueza. En cada muestra fueron medidos 10 individuos adultos de cada especie (en los casos que fue posible) y se calculó la talla media (µm). A su vez, se determinó el tamaño medio de la comunidad de cladóceros en cada fecha de muestreo utilizando las tallas medias de cada especie y la ponderación por su abundancia. La biomasa en peso seco (µg.l^{-1}) se estimó en base a los datos de tallas mediante el uso de regresiones publicadas en la bibliografía (Dumont *et al.*, 1975; McCauley, 1984). Este atributo se calculó únicamente para la comunidad activa del ambiente pelágico y la especie dominante en la zona litoral debido a la falta de información disponible para muchas de las especies encontradas en el litoral. No se obtuvo información para el género *Macrothrix*, sin embargo se consideró que su aporte a la biomasa fue despreciable en la zona pelágica ya que se encontraron escasos individuos. Fueron consideradas especies raras aquellas encontradas en una única fecha de muestreo

donde se registraron solamente uno o dos individuos. No se consideraron especies raras en la zona litoral aquellas especies típicas de la zona pelágica ya que se considera que fueron detectadas de forma accidental, y vise versa para la zona pelágica.

3.4 Banco de huevos de resistencia de cladóceros

Para la determinación de la estructura del banco de huevos se colectaron, mediante buceo autónomo, 15 corers de sedimento (corer de plexiglass de 7.5 cm de diámetro), cubriendo la zona pelágica (seis) y litoral (nueve). Todas las muestras de sedimento fueron tomadas en un mismo día en febrero del 2012. De cada muestra se guardaron únicamente los 3 cm superiores correspondientes a una edad menor a 10 años (García-Rodríguez *et al*., 2004; Vandekerkhove *et al*., 2005b). Cada muestra se conservó por separado en frío (4 ºC) sin adición de fijadores. Los efipios de cladóceros fueron separados del sedimento mediante el método de flotación con solución densa de azúcar (Onbé, 1978; Marcus, 1990) (Fig. 8), y agrupados morfológicamente bajo microscopio óptico. El grado de resolución taxonómica fue realizado a nivel de género. Sin embargo, fue posible detectar diferentes morfotipos (MFT) dentro de los géneros, correspondiendo cada MFT a una única especie. La clasificación fue realizada según descripciones previas de los efipios publicadas por Vandekerkhove *et al*. (2004), Coronel *et al*. (2009) y Brandão *et al*. (2011) para diferentes especies y otros datos (imágenes y descripciones) no publicados para la región (Brasil y Uruguay). La clasificación de MFT fue apoyada en algunos casos por otros restos de partes del cuerpo de cladóceros encontrados en sedimento.

Para cada muestra se calculó la abundancia (número de huevos por corer) y la riqueza de MFT. Los efipios encontrados fueron medidos y fotografiados con el fin de generar un banco de imágenes que aporte al conocimiento morfológico de los huevos de resistencia de cladóceros en la región. El mismo se presenta en el Anexo 1. La composición de la comunidad activa y el banco de huevo fueron comparados de forma cualitativa a nivel de género.

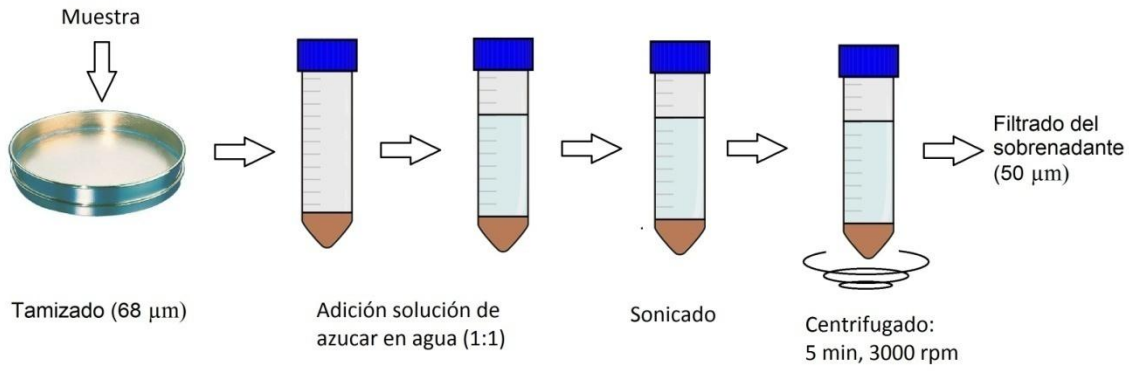


Fig. 8. Esquema de la metodología aplicada en la separación de los huevos de resistencia del sedimento.

3.5 Análisis de datos

Variabilidad temporal. Se realizaron análisis de componentes principales (ACP) para identificar ensambles de especies de cladóceros para cada zona (litoral y pelágica) en los diferentes momentos de año. Las matrices de abundancias de especies utilizadas en dichos análisis fueron transformadas en log (x+1) debido a la variabilidad que presentaron los datos. A su vez, se realizaron correlaciones de Spearman entre los grupos zooplanctónicos (n=30), las variables ambientales registradas por la sonda (utilizando medias diarias, n=21) y biovolumen fitoplanctónico (n=27). En los casos donde se detectó elevada correlación se realizaron, adicionalmente, regresiones lineales simples. Los datos utilizados para las regresiones lineales cumplieron los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad.

Variabilidad espacial. Con el fin de analizar diferencias entre zonas (pelágica y litoral) en la abundancia de grupos zooplanctónicos, riqueza y talla de cladóceros (n=30 para cada zona de muestreo) se utilizó test de t de Student pareado. Para el banco de huevos, se realizó test de t de Student con el fin de analizar diferencias entre zonas de la abundancia y riqueza de MFT. En los casos que las variables no cumplieron con los supuestos, las mismas fueron previamente transformadas a logaritmo. Análisis de similitud (ANOSIM) fueron aplicados con el fin de comparar la composición de especies entre zonas estudiadas para la comunidad activa y el banco de huevos mediante el índice de Bray Curtis (Legendre & Legendre, 1998). Luego de realizar ANOSIM se utilizó el test de Similaridad Simper para identificar cuales taxa son responsables de las diferencias entre zonas cuantificadas. En todos los casos las matrices fueron construidas con valores de abundancia total de las especies o MFT según correspondiese.

Estimación de la riqueza y esfuerzo de muestreo. Para estimar la fiabilidad de la riqueza encontrada en el sistema se utilizaron curvas de acumulación de especies. Como unidad de esfuerzo de muestreo se tomó cada fecha en el caso de las muestras de agua y cada muestra sacada con corer para el sedimento. De esta manera se estimó la riqueza total esperada en el sistema para los cuatro ensamblajes considerados (i.e. comunidad activa y banco de huevos para la zona pelágica y litoral) así como el porcentaje de especies registradas (especies observadas/especies estimadas*100) y el esfuerzo de muestreo necesario para generar un inventario de especies fiable (Gotelli & Colwell, 2001). De forma demostrativa, y con el fin de comparar la riqueza que se pudiera encontrar en la laguna si se toman diferentes frecuencias de muestreo, se compararon las curvas de acumulación de especies de la comunidad activa de cladóceros con cuatro frecuencias de muestreo. Dichas curvas se generaron para cada zona utilizando: todas las muestras del estudio ("Tot", n=30), un año de muestreo con frecuencia quincenal ("Quin", n= 20, de noviembre 2011 a noviembre 2012), un año de muestreo con frecuencia mensual ("Men", n=11, se tomó el primer muestreo de cada mes de noviembre 2011 a noviembre 2012) y un año de muestreo con frecuencia estacional ("Est", n=4, se tomó el muestreo en la mitad de cada estación de noviembre 2011 a noviembre 2012). Las curvas fueron construidas mediante la ecuación de Clench: $Sn=a*n/(1+b*n)$ donde **a** es la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario y **b** es un parámetro relacionado con la forma de la curva. El ajuste de esta función se realizó mediante estimación no lineal, en este caso se utilizó el algoritmo Simplex & Quasi Newton (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003). Según a lo planteado por Jiménez-Valverde & Hortal (2003) si la pendiente de la curva no alcanza un valor de cero, no puede asegurarse que un inventario de especies se encuentra completo; sin embargo, siguiendo los criterios de la ecuación de Clench, una pendiente con valor <0.1 indicaría un inventario fiable.

4. RESULTADOS

4.1 Características generales del sistema

El sistema estudiado presentó una concentración media de 52 μgl^{-1} de fósforo total y 962 μgl^{-1} de nitrógeno total. El mismo se encontró en una fase de agua clara durante el período de muestreo con niveles bajos de turbiedad y clorofila *a* los cuales alcanzaron máximos de 10.6 NTU y 5.2 μgl^{-1} respectivamente. El pH del sistema fue cercano a la neutralidad o básico. La mayor parte del tiempo la laguna presentó condiciones de saturación de oxígeno y la conductividad mostró un patrón temporal con los mayores valores en la época estival y menores en el resto del año (Tabla 1).

Tabla 1. Niveles medios (Media), mínimos (Min), máximos (Max) y el desvío estándar (DS) de las variables ambientales para el período de estudio. Clorofila a (Clo *a*), amonio (NH_4), nitrato (NO_3), nitrógeno total (NT), fósforo reactivo soluble (PRS), fósforo total (PT) y oxígeno disuelto (OD), temperatura (T), conductividad (Cond.).

	Clo *a* (μgl^{-1})	NH_4 (μgl^{-1})	NO_3 (μgl^{-1})	NT (μgl^{-1})	PRS (μgl^{-1})	PT (μgl^{-1})	OD (mgl^{-1})	T (°C)	Turbiedad (NTU)	pH	Cond. (μScm^{-1})
Media	1.5	24	116	962	15	52	9.2	19.8	5.4	8.1	320
Min	0.2	<10	<100	644	<10	19	6.4	9.0	2.4	7.5	250
Max	5.2	188	348	1895	39	77	11.4	27.7	10.6	8.8	400
DS	1.4	47	83	301	11	19	1.5	5.7	2.6	0.4	40

La comunidad fitoplanctónica fue variable en biovolumen y composición, siendo los principales grupos taxonómicos: dinoflagelados, cyanobacterias, zygnemophyceae y chlorofitas. El primer período estival muestreado se caracterizó por la presencia de cyanobacterias, detectándose en otoño un aumento del biovolumen total de fitoplancton así como de la riqueza de grupos. En contraste, en el segundo período estival se registraron principalmente chlorofitas y dinoflagelados, desarrollándose en primavera una floración del dinoflagelado *Ceratium furcoides*.

La comunidad zooplanctónica estuvo dominada por microfiltradores en casi la totalidad de las muestras analizadas. La relación meso/microfiltradores alcanzó un valor máximo de 2 (Fig. 9). A su vez, la mayor fracción de este grupo estuvo compuesta por rotíferos, representando un 88 y 73 % de los microfiltradores en la zona pelágica y litoral respectivamente. De esta manera los rotíferos fueron el componente del zooplancton más abundante, alcanzando un valor máximo de 4835 $ind.l^{-1}$ en la zona pelágica y 3131 $ind.l^{-1}$ en el litoral (Fig. 10). A este grupo le siguieron en orden descendente de abundancia los cladóceros, nauplios y copépodos

adultos en la zona pelágica, mientras en el litoral los nauplios fueron el segundo grupo más abundante y existió escasa diferencia entre cladóceros y copépodos adultos (Fig. 10).

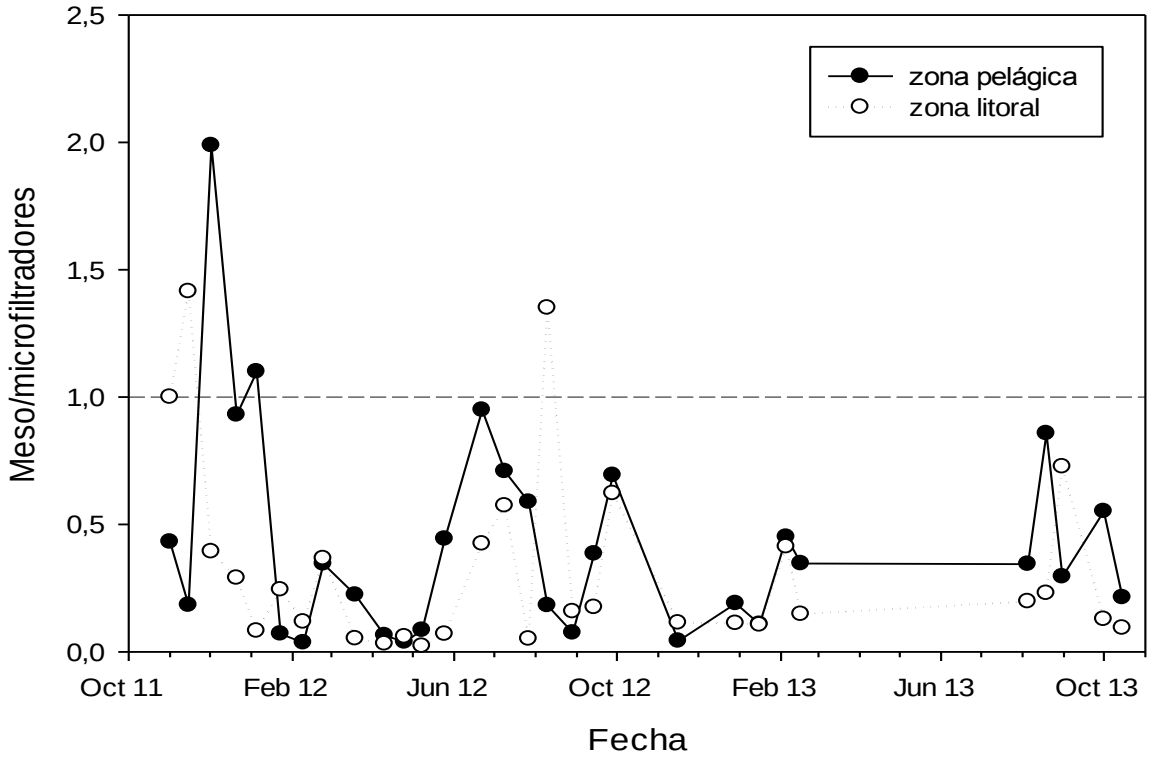


Fig. 9. Relación de abundancias meso/microfiltradores en la zona pelágica y litoral. Microfiltradores: rotíferos + nauplios. Mesofiltradores: cladóceros + calanoides

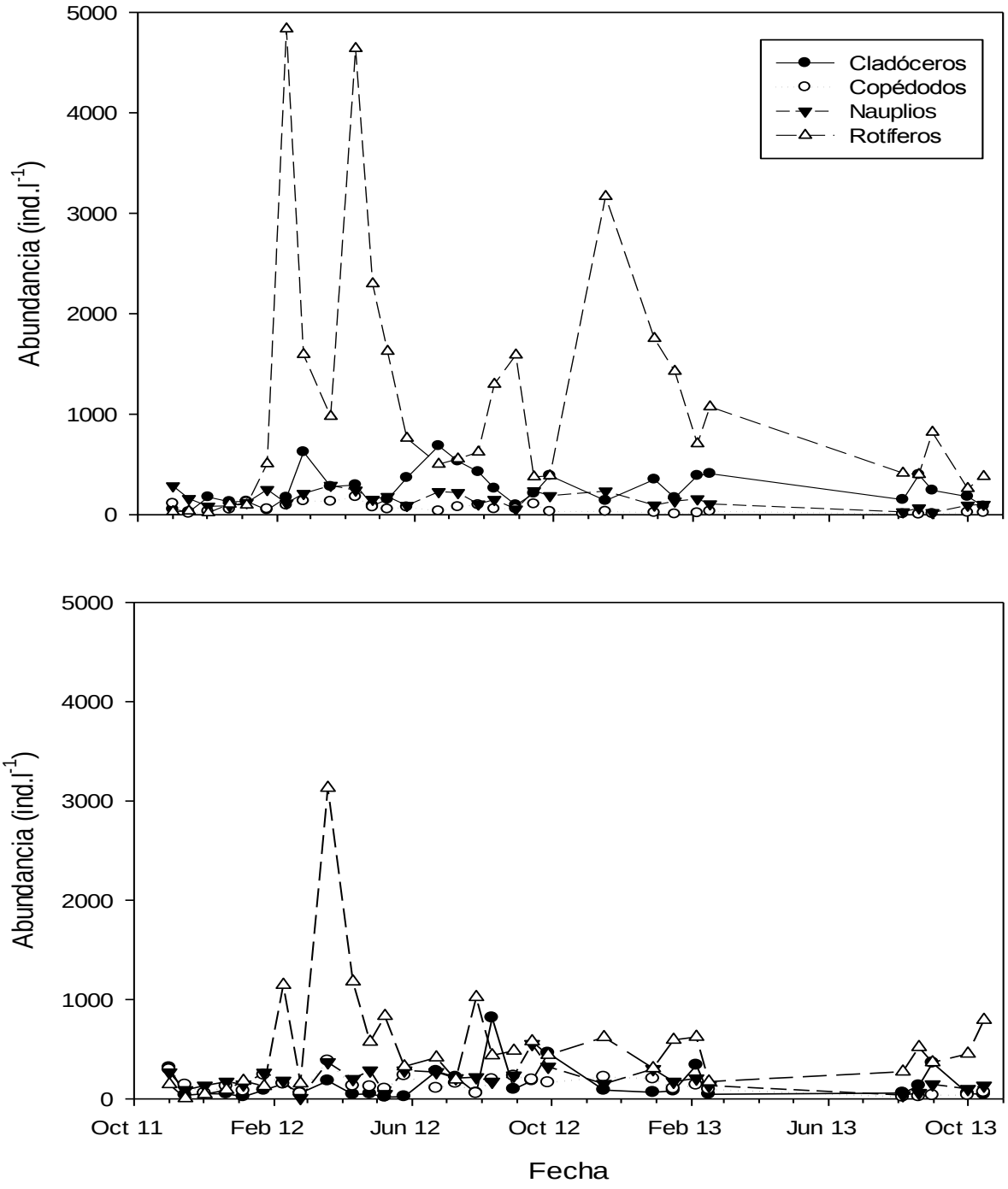


Fig. 10. Abundancia de cladóceros, copépodos y rotíferos durante el período de muestreo en la zona pelágica (arriba) y litoral (abajo).

Los análisis de distribución espacial entre ambientes corroboraron los patrones observados en la abundancia total de los grupos de zooplancton. El ambiente pelágico presentó mayor abundancia de rotíferos ($t=2.76$; $p=0.01$), así como menor abundancia de copépodos cyclopoides ($t=-5.6$; $p<0.001$) y nauplios ($t=-2.42$; $p=0.02$) que la zona litoral. Los copépodos calanoides no mostraron diferencias entre los ambientes considerados. A su vez, la comunidad

activa de cladóceros presentó una mayor abundancia en la zona pelágica que en el litoral (t= 3.9; p <0.001), con una media de 255.3 y 149.0 ind.l^{-1} respectivamente (Fig. 11).

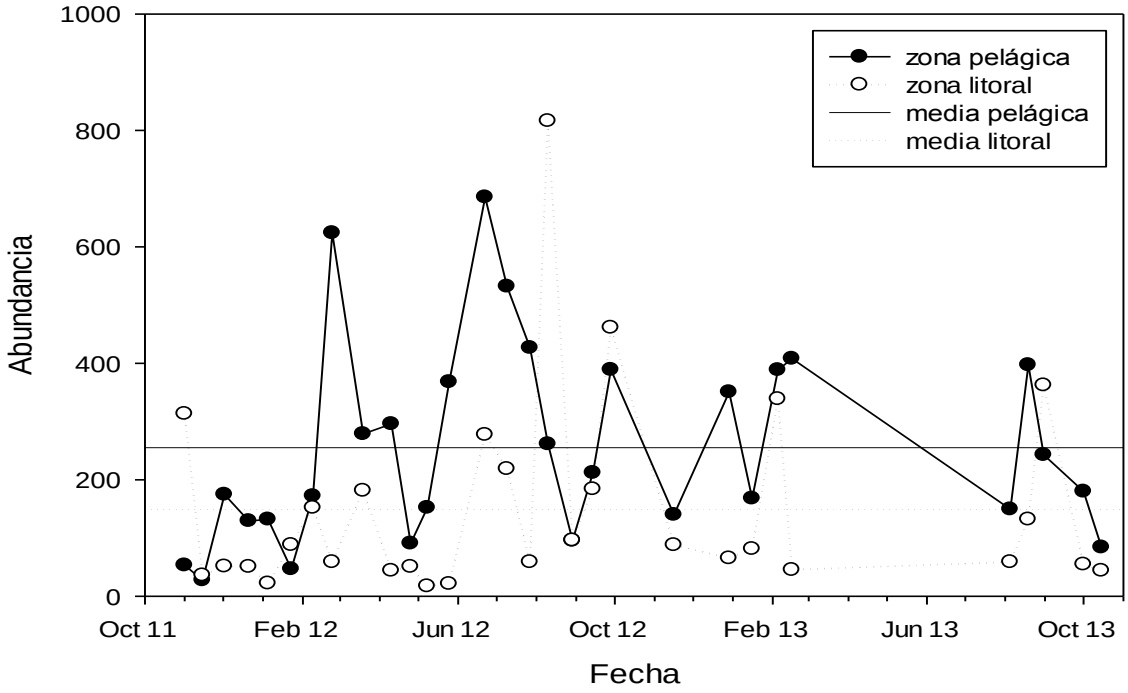


Fig. 11. Abundancia (ind.l^{-1}) de cladóceros en la zona pelágica y litoral durante el período de estudio.

4.2 Composición específica de la comunidad de cladóceros

Un total de 24 especies de cladóceros fueron registradas en la comunidad activa del sistema durante el período de muestreo, de las cuales 13 fueron encontradas en la zona pelágica y 22 en la zona litoral (Tabla 2). A su vez, la riqueza de especies fue mayor en la zona litoral que en la pelágica (t= 4.9; p <0.001), presentando medias de 4.9 y 2.8 respectivamente (Fig. 12). En la zona pelágica, los períodos con mayor número de especies correspondieron a mediados de primavera (octubre de 2011, 2012 y 2013), alcanzando un valor máximo de 6 en octubre de 2011 (dato no incorporado al análisis debido a que no se tuvo su muestra pareada en litoral). Este patrón sistemático no se observó en el litoral donde la riqueza específica alcanzó valores de 8 y 9 en diferentes momentos del año (Fig. 12).

Tabla 2. Lista de especies de cladóceros registradas y frecuencia de aparición (%) en la zona pelágica y litoral durante el muestreo de la comunidad activa.

Especies	**Pelágica**	**Litoral**
Alona rustica	10%	30%
Alona sp.	7%	0%
Alonella brasiliensis	0%	3%
Alonella granulata	0%	3%
Bosmina huaronensis	87%	80%
Camptocercus sp.	0%	10%
Ceriodaphnia quadrangula	30%	27%
Chydorus sphaericus	3%	63%
Daphnia hyalina	3%	0%
Daphnia pulex	27%	7%
Diaphanosoma birgei	43%	17%
Diaphanosoma fluviatile	37%	10%
Dunhevedia crassa	0%	17%
Ilyocryptus sp.	0%	3%
Kurzia sp.	0%	7%
Macrothrix elegans	0%	10%
Macrothrix spinosa	7%	17%
Macrothrix superaculeata	3%	33%
Moina micrura	17%	7%
Pseudosida ramosa	0%	37%
Pseudochydorus globosus	3%	7%
Simocephalus sp.	0%	3%
Simocephalus latirostris	0%	57%
Simocephalus serrulatus	0%	30%
Total de especies	**13**	**22**

Número de muestras=30 para cada zona

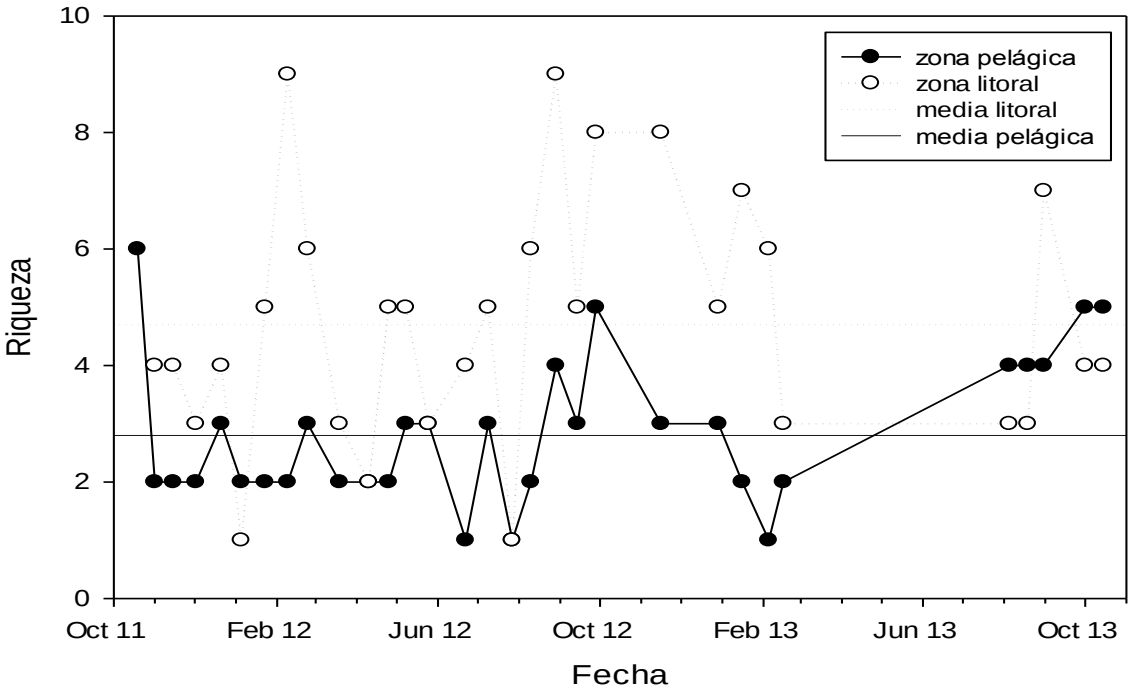


Fig. 12. Riqueza específica de cladóceros en la zona pelágica y litoral durante el período de estudio.

La comunidad de cladóceros estuvo dominada por *Bosmina huaronensis* en ambas zonas de estudio durante casi todos los muestreos, representando un 88 y 66 % de la abundancia total acumulada en el tiempo en la zona pelágica y litoral respectivamente, así como un 77 % de la biomasa en la zona pelágica (Fig. 13). La dominancia de *B. huaronensis* implicó que las variaciones en la abundancia y biomasa total de la comunidad de cladóceros en la zona pelágica estuvieran condicionadas por la abundancia y biomasa de dicha especie, resultando en una estrecha correlación entre ambos parámetros (r^2=0.65; p<0.001). Un efecto similar se observó en la talla media de la comunidad de cladóceros (rango entre 215 y 745 µm), donde el valor máximo en la zona pelágica correspondió a un período de muestreo donde *B. huaronensis* estuvo ausente (Fig. 14, A). Sin embargo, en la zona litoral la talla presentó máximos correspondientes a la presencia de grandes cladóceros del género *Simocephalus* (*S. latirostris* y *S. serrulatus*) (Fig. 14, B). La talla de *B. huaronensis* se encontró en un rango de entre 175 y 412 µm. No se observaron diferencias significativas de tallas entre los ambientes (t=0.15; p=0.9).

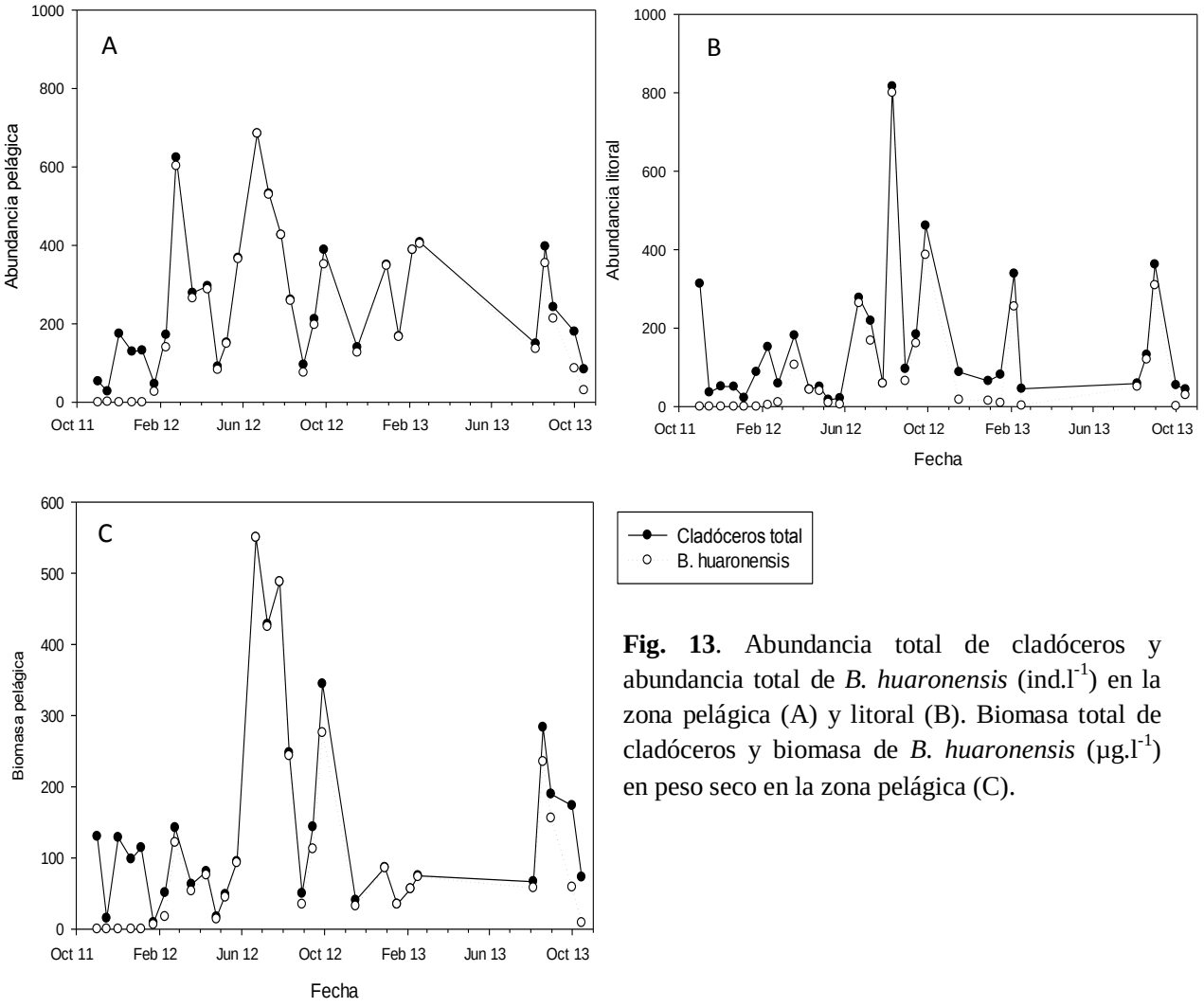


Fig. 13. Abundancia total de cladóceros y abundancia total de *B. huaronensis* (ind.l^{-1}) en la zona pelágica (A) y litoral (B). Biomasa total de cladóceros y biomasa de *B. huaronensis* (µg.l^{-1}) en peso seco en la zona pelágica (C).

Además de la especie dominante, las especies *Diaphanosoma birgei*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Diaphanosoma fluviatile*, *Daphnia cf. pulex* y *Moina micrura* fueron las más abundantes en la zona pelágica (Fig. 15, A). La biomasa estimada para estas especies mostró el mismo patrón que la abundancia, siendo las especies de mayor abundancia también las de mayor biomasa. La zona pelágica mostró un recambio de especies a lo largo de los diferentes momentos del año (Fig. 15, A). Un ejemplo de esto fue la aparición de *D. cf. pulex* registrada a fines de invierno, estando presentes en la comunidad activa durante la primavera en tres períodos de muestreo (2011, 2012 y 2013) por un tiempo máximo de 75 días. En áreas litorales, la composición de la comunidad de cladóceros estuvo caracterizado por presentar una mayor proporción de especies raras, y otras que si bien fueron más frecuentes se mantuvieron siempre en bajas abundancias (e.g. *Dunhevedia crassa*, *Kurzia* sp., *Camptocercus* sp.) (Tabla 2, Fig. 15, B). Las especies más abundantes en la zona litoral

fueron *B. huaronensis*, *Chydorus sphaericus*, *Simocephalus latirostris*, *C. quadrangula* y *Simocephalus serrulatus* (Fig. 15, B).

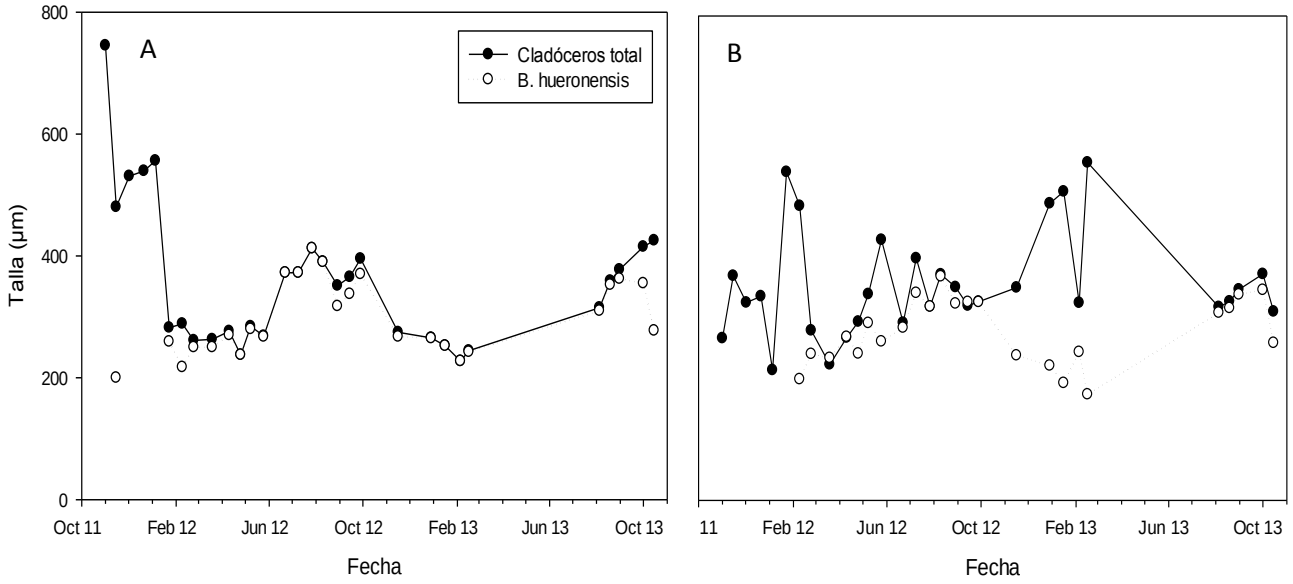


Fig. 14. Talla media de la comunidad de cladóceros y de *B. huaronensis* en la zona pelágica (A) y litoral (B).

Diferencias significativas en la composición de la comunidad activa de cladóceros fue observada entre la zona pelágica y litoral (ANOSIM, R=0.22; p<0.001). Dichas diferencias fueron explicadas principalmente por *B. huaronensis* (49.6 %), la cual presentó mayor abundancia en la zona pelágica que en el litoral. A su vez, el test de Simper evidenció que *D. birgei*, *C. sphaericus* y *S. latirostris* también explicaron las diferencias espaciales pero con una contribución relativa de 7.8, 5.8 y 3.8 % respectivamente.

Los ACPs realizados permitieron identificar el agrupamiento de muestreos donde se constató la ausencia de *B. huaronensis* (noviembre a enero 2011) (Fig. 16). Dicho período se caracterizó por la dominancia de *D. birgei* en la zona pelágica y *C. sphaericus* en el litoral. A su vez, en la zona pelágica se observó la asociación de las especies *D cf. pulex* y *C. quadrangula* a en los muestreos de fines de invierno y primavera de diferentes años, y un gran número de muestreos asociados a la especie dominante (*B. huaronensis*). El litoral también mostró una asociación a *C. quadrangula* en muestras de invierno y primavera así como de *S. latirostris* y *S. serrulatus* durante el verano. La varianza captada por los primeros dos componentes de dichos análisis fue de 85% en la zona pelágica y 66% en el litoral.

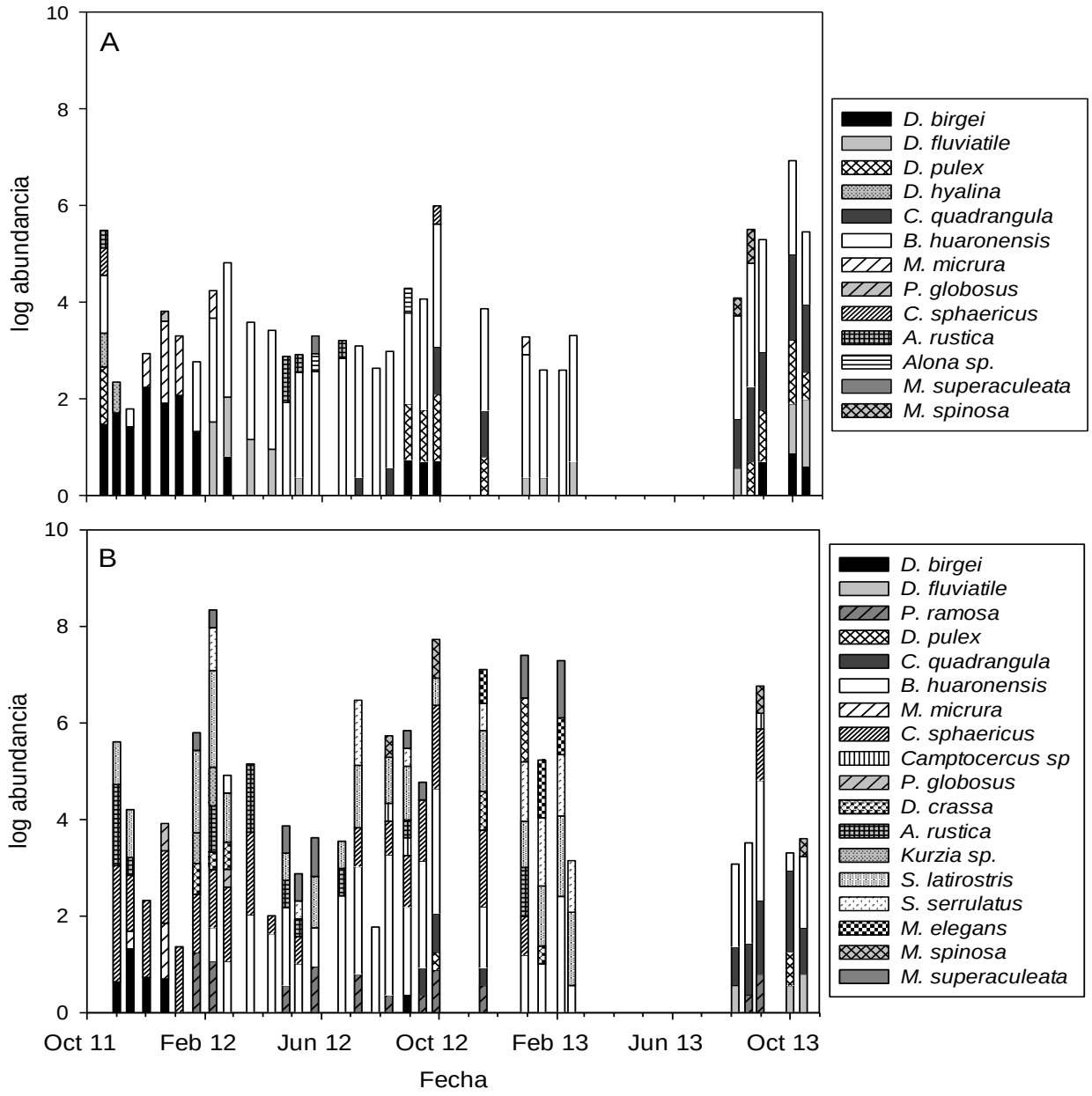


Fig. 15. Composición de especies (log de la abundancia) en la zona pelágica (A) y litoral (B) durante el período de estudio. La zona pelágica tiene una fecha más de muestreo correspondiente al 19/10/2011. En la zona litoral las especies raras fueron removidas (*Simocephalus* sp., *Alonella brasiliensis, Alonella granulata*, *Ilyocryptus* sp.).

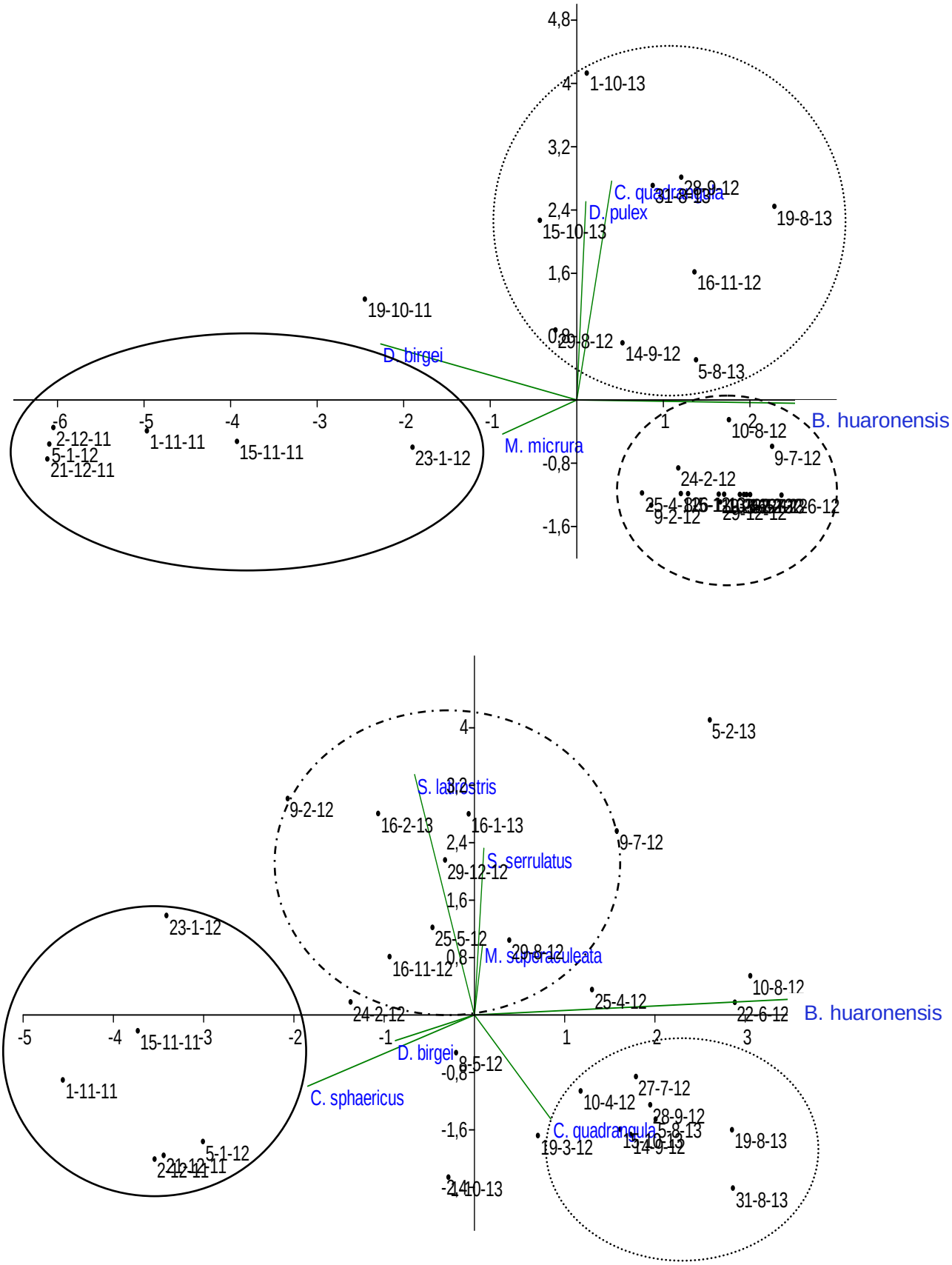


Fig 16. Análisis de componentes principales en la zona pelágica (arriba) y litoral (abajo). Asociación de las fechas de muestreo y la abundancia de las especies. Se destaca el período de ausencia de *B. huaronensis* (línea continua), muestreos de fines de invierno y primavera asociados a presencia de *C. quadrangula* y/o *D. cf. pulex* (punteado), dominancia de *B. huaronensis* (guiones) y verano asociado a especies de *Simocephalus* (punto y guión).

4.3 Banco de huevos de resistencia de cladóceros

Se encontró una riqueza de 15 morfotipos (MFT) en el análisis del banco de huevos, 11 fueron identificados en la zona pelágica y 14 en el litoral (Tabla 3, Anexo 1). Sin embargo, la riqueza media fue muy similar entre ambas zonas presentando valores de 7.5 en la zona pelágica y 7.1 en el litoral ($t= 0.52$; $p= 0.61$). Los valores medios de abundancia de huevos encontrados por muestra fueron 271 en la zona pelágica y 182 en el litoral, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre ambientes ($t= 1.87$; $p= 0.08$).

Los MFT 1 y 2, asignados a *Alona* sp.1 y *Bosmina* sp., fueron dominantes independientemente de la zona de estudio. Los MFT asignados a *Daphnia* sp.1 y *Moina* sp. fueron abundantes en corers tomados en la zona pelágica, mientras que el sedimento de la zona litoral se caracterizó por presentar MFT asignados a la familia Chydoridae (Tabla 3, Fig. 17).

Tabla 3. Lista de taxones registrados, código de morfotipo (MFT) y frecuencia de aparición (%) en la zona pelágica y litoral del banco de huevos de laguna Blanca. Fotos de cada MFT y sus características se muestran en el Anexo 1.

Taxón	MFT	Pelágico	Litoral
Alona sp.1	**1**	100%	100%
Alona sp. 2	**8**	17%	44%
Alona sp. 3	**13**	50%	33%
Alona/Alonella	**15**	0%	11%
Bosmina sp.	**2**	100%	100%
Camptocercus sp.	**5**	83%	56%
Ceriodaphnia sp. 1	**3**	83%	67%
Ceriodaphnia sp. 2	**14**	0%	33%
Chydorus sp.	**6**	0%	33%
Chydorus/Pseudochydorus	**10**	50%	56%
Daphnia sp. 1	**9**	100%	33%
Daphnia sp. 2	**11**	33%	44%
Ilyocriptus sp.	**7**	0%	11%
Moina sp.	**4**	100%	89%
Simocephalus sp.	**12**	33%	0%
Total de MFT		**11**	**14**

Número de muestras= 6 para la zona pelágica y 9 para la zona litoral

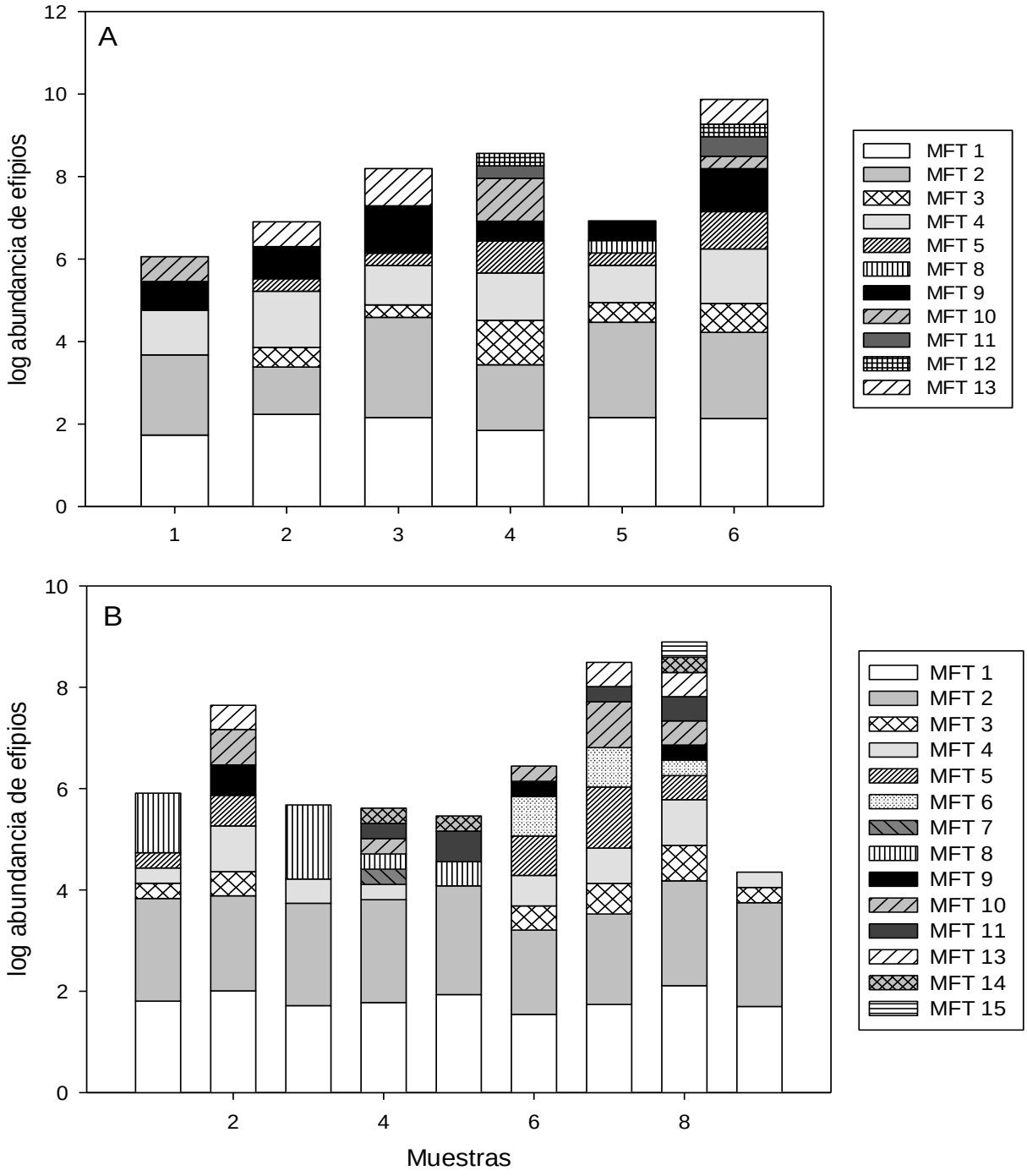


Fig. 17. Composición y abundancia total (log) del banco de huevos en cada muestra de sedimento para la zona pelágica (A) y litoral (B).

En cuanto a la composición del banco de huevos, al igual que para la comunidad activa, se encontraron diferencias significativas entre ambientes (ANOSIM, R=0.289; p=0.02). En este caso la diferencia fue explicada principalmente por *Bosmina* sp (MFT 2), *Alona* sp.1 (MFT 1) y *Moina* sp. (MFT 4) con una contribución de 16.6, 13.3 y 2.6 % respectivamente. La diferencia en la composición del banco de huevos encontrada entre los ambientes estudiados

por el ANOSIM, fue principalmente atribuida a la distribución espacial del MFT dominante del sistema (*Bosmina* sp), patrón que fue observado también en la comunidad activa. Sin embargo, la disimilaridad media total obtenida (test de Simper) fue menor en las muestras de sedimento que en la comunidad activa (38.4 y 77.7 %, respectivamente).

Si bien *Bosmina* fue el género dominante en ambos compartimientos, varios géneros no estuvieron igualmente representados en la comunidad activa y sedimento. Un ejemplo de esto ocurrió con *Diaphanosoma*, el cual se encontró en elevadas abundancias en la columna de agua pero sus formas de resistencia no fueron detectadas en el sedimento. Lo contrario se observó en huevos de *Alona*, los cuales fueron dominantes en muestras de sedimento, pero se encontraron en baja abundancia en la comunidad activa.

4.4 Estimaciones de riqueza de cladóceros

En los resultados de las estimaciones de riqueza se constata que fueron registradas *ca*. 86 % de las especies de cladóceros del total esperado para el sistema durante todo el periodo de muestreo (en la zona pelágica y litoral) (Tabla 4). Por su parte, el banco de huevos del sedimento presentó un 93,1 % de los MFT esperados para todas las muestras, así como una baja pendiente en la curva de acumulación de especies realizada (0.08) (Tabla 5, Fig. 18). Esto indica que, si bien la riqueza total del banco de huevos fue menor a la encontrada en la comunidad activa, no se esperaría un incremento importante de la misma si se aumenta el esfuerzo de muestreo en sedimento.

Tabla 4. Resultados de las curvas de acumulación de especies realizadas para la comunidad activa en la zona pelágica y litoral. Se incluyeron cuatro frecuencias de muestreo: estacional durante un año (**Est**), mensual durante un año (**Men**), quincenal durante un año (**Quin**) y considerando todas las muestras (**Tot**). Donde **n**: unidades de esfuerzo de muestreo, **a**: tasa de aumento de nuevas especies al inicio del inventarios y **b**: es un parámetro relacionado con la forma de la curva.

	Pelágica				**Litoral**			
	Tot	**Quin**	**Men**	**Est**	**Tot**	**Quin**	**Men**	**Est**
n	30	20	11	4	30	20	11	4
a	2.4	2.5	2.9	3.8	4.8	5.0	4.8	8.2
b	0.16	0.18	0.27	0.29	0.19	0.23	0.29	0.34
Pendiente (a/(1+b.n)*2)	0.07	0.12	0.19	0.81	0.11	0.16	0.28	1.47
Spp. observadas	13	11	8	7	22	18	13	14
Spp. estimadas (a/b)	15	14	11	13	26	22	17	24
% de spp. registradas	85.8	79.0	74.3	54.0	86.1	82.7	77.8	58.3

Las curvas de acumulación de especies realizadas para la comunidad activa tomando diferentes frecuencias de muestreo, mostraron que el porcentaje de especies registradas creció con la intensificación de la frecuencia de muestreo utilizada (Tabla 4, Fig. 18). Los resultados

fueron similares en ambos ambientes estudiados. El número de especies observado excedió el 85 % de la riqueza estimada analizando la totalidad las muestras (n= 30), mientras que con la frecuencia quincenal (n= 20) y mensual (n= 11) el número de especies observado fue menor a 80 %. Por su parte, el muestreo estacional (n= 4) mostró sólo un 60 % de la riqueza estimada para el sistema (Tabla 4). De esta manera, estimaciones fiables de inventarios de especies (pendiente <0.1) solo fueron alcanzadas en la zona pelágica cuando todas las fechas de muestreo fueron consideradas (Tot) (pendiente = 0.07), mientras la mejor pendiente alcanzada en el litoral fue de 0.11 (Tabla 4).

Tabla 5. Resultados de las curvas de acumulación del banco de huevos en la zona pelágica y litoral. Se incluyen los resultados de cada zona y de todas las muestras integradas. Donde **n**: unidades de esfuerzo de muestreo, **a**: tasa de aumento de nuevas especies al inicio del inventarios y **b**: es un parámetro relacionado con la forma de la curva.

	Tot	**Pelágica**	**Litoral**
n	15	6	9
a	12.0	18.0	12.9
b	0.75	1.5	0.81
Pendiente (a/(1+b.n)*2)	0.08	0.18	0.19
Spp. observadas	15	11	14
Spp. estimadas (a/b)	16	12	16
% de spp. registradas	93.1	90.3	87.5

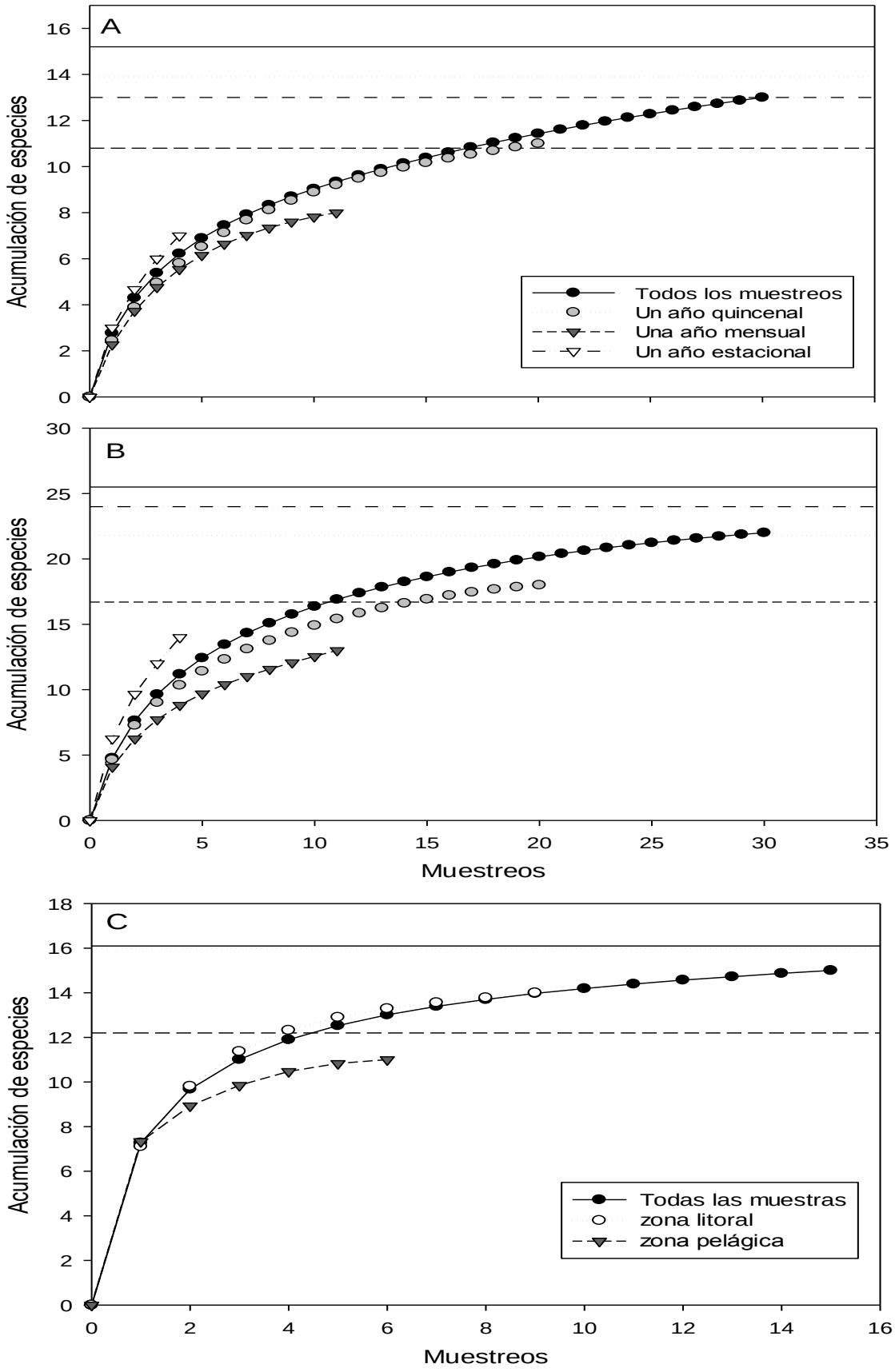


Fig. 18. Curvas de acumulación de especies generadas para la comunidad activa utilizando diferentes frecuencias de muestreo en la zona pelágica (A) y litoral (B) y para el banco de huevos (C). Las líneas horizontales indican los valores de riqueza esperados para cada curva.

4.5 Asociación de grupos zooplanctónicos y las características ambientales

No se identificaron relaciones significativas entre la abundancia de rotíferos, copépodos y nauplios y las variables ambientales medidas. Para los cladóceros, se detectó una relación negativa de la biomasa en el ambiente pelágico con la temperatura (correlación: r= -0.59; p= 0.004; regresión: F= 28.5; p<0.001, n= 21) y la conductividad (correlación: r= -0.57; p= 0.007; regresión: F=15.3; p<0.001, n=21), así como positiva con el oxígeno disuelto (correlación: r= 0.51; p= 0.02, n= 21) (un patrón similar al de la biomasa y la temperatura se encontró para la abundancia de cladóceros, resultados no mostrados a efectos de simplificar). Estas relaciones representaron, al menos en parte, los patrones observados en la especie dominante (*B. huaronensis*), cuya biomasa se correlacionó negativamente con la temperatura y la conductividad, tanto en la zona pelágica (temp.: r=-0.63; p=0.001, cond.: r=-0.47; p=0.03) como en el litoral (temp.: r=-0.70; p<0.001, cond.: r=-0.62; p=0.003).

A su vez, no se detectaron relaciones estadísticamente significativas entre la abundancia de los grupos de la comunidad zooplanctónica y el biovolumen del fitoplancton (total y por grupos) (Fig. 19).

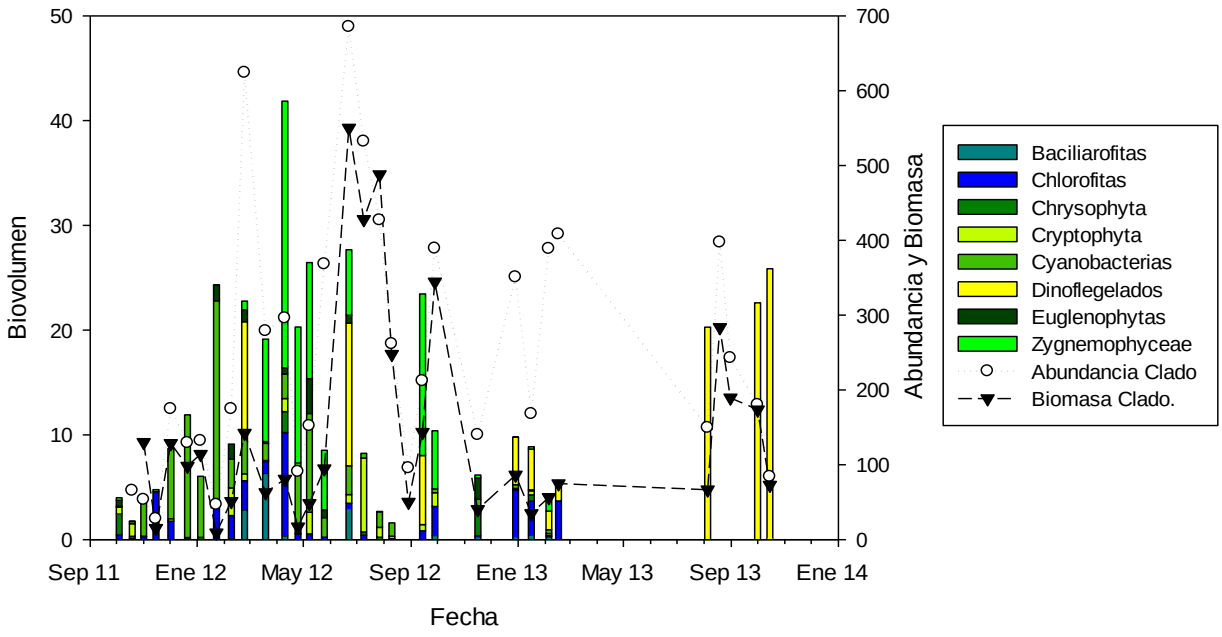


Fig. 19. Biovolumen ($mm^3.l^{-1}$) de los grupos fitoplactónicos y abundancia ($ind.l^{-1}$) y biomasa ($\mu g.l^{-1}$) de cladóceros en la zona pelágica.

El análisis de componentes principales realizado para el ambiente pelágico entre los grupos de zooplancton, fitoplancton y la temperatura mostraron que los muestreos caracterizados por la ausencia de *B. huaronensis*, se asocian además por presentar elevada abundancia de copépodos calanoides y escasos rotíferos. A su vez, se observó que las fechas de muestreo correspondientes a la primavera del 2013, período que coincide con la mayor abundancia de *Daphnia* spp *(D. cf. pulex + D. hyalina)* y *C. quadrangula*, se asociaron a la floración de *Ceratium furcoides*, así como a la riqueza de cladóceros. Los dos primeros componentes resumieron el 42% de la varianza. Dichos resultados fueron apoyados por correlaciones positivas entre las abundancias de *Daphnia*, *C. quadrangula* y la riqueza específica en la zona pelágica (abundancias de *Daphnia* y *C. quadrangula*: r= 0.56, p<0.001; riqueza y abundancia de *Daphnia:* r=0.66, p<0.001; riqueza y abundancia de *C. quadrangula;* r=0.68, p<0.001).

Un resultado destacable fue la colecta de *Daphnia* spp en la zona pelágica a fines de invierno-principios de primavera, con una ventana de desarrollo de las poblaciones menor a tres meses y en un rango de temperaturas entre 13 y 22 ºC. El momento de mayor abundancia de dicho género, a mediados de primavera, coincide con los momentos de mayor riqueza de la comunidad de cladóceros. Sin embargo, la abundancia fue moderada (máxima de 20 ind.l^{-1}), y la talla media por muestra fue baja (rango de entre 369 y 812µm), alcanzando un máximo individual de 900 µm para *D. cf. pulex* y *D. hyalina*. La dinámica de aparición de organismos de este género, se apoya en la elevada abundancia de efipios de *Daphnia* encontrados en el sedimento.

5. DISCUSIÓN

La comunidad zooplanctónica se caracterizó por la preponderancia de microfiltradores, especialmente rotíferos, así como por la presencia de cladóceros de pequeña talla relativa con *Bosmina huaronensis* como especie dominante. Estos resultados estuvieron en concordancia con la predicción planteada para la Hipótesis 1, a la vez que fueron similares a los resultados encontrados previamente para Laguna Blanca (Mazzeo *et al.*, 2003; Iglesias *et al.*, 2008). Sin embargo, la riqueza específica de cladóceros fue mayor a la esperada según los antecedentes de la laguna; y la presencia de filtradores de mayor tamaño, representados principalmente por el género *Daphnia*, no habían sido registrados previamente en estudios de frecuencia mensual (Mazzeo *et al*., 2003) y estacional (Iglesias *et al.*, 2008). Esto sugiere que la presencia de *Daphnia* spp. estaría relacionada a las características del lago durante el período estudiado y

no a un efecto de la frecuencia con que se realizaron los muestreos. Laguna Blanca ha sido caracterizada como un sistema eutrófico, con alto contenido de nitrógeno, fósforo y biomasa algal (Mazzeo *et al*., 2003, Pacheco *et al*., 2010). En contraste, los resultados del presente estudio indicaron niveles medios de nutrientes y baja biomasa fitoplanctónica, así como elevada cobertura de plantas sumergidas, correspondiendo a una configuración más próxima a los regímenes dominados por macrófitas. Si bien el sistema ha presentado previamente períodos con concentración de nutrientes moderadas y bajos biovolúmenes de fitoplancton (Mazzeo *et al*., 2003; Kruk *et al*., 2009), durante el período analizado en este trabajo se sumó un cambio en la estructura de la comunidad de cladóceros. Dicho cambio estuvo particularmente vinculado a la riqueza, abundancia y permanencia en el tiempo de varias especies de cladóceros.

5.1 Variación espacio-temporal de las comunidades de zooplancton

La abundancia de los grupos de zooplancton fue variable durante el período de muestreo. Se registró una dominancia por parte de los rotíferos la mayor parte del período estudiado. La sucesión de cladóceros estuvo caracterizada por una elevada tasa de recambio de especies. Algunas especies presentaron una ocurrencia limitada en el tiempo, por ejemplo *Daphnia cf pulex,* y otras una constancia temporal mayor como *B. huaronensis.* A su vez, se observó que la variación temporal en la composición de especies fue menos pronunciada en la zona litoral, la cual por otra parte mostró una mayor proporción de especies raras. La aparición de *D. cf. pulex* y *C. quadrangula* durante la primavera y su rápida desaparición a principios del verano fue una de las dinámicas de sucesión más evidente en la zona pelágica. La aparición dichos géneros podría indicar que las condiciones de fase de agua clara en la que se encontró el sistema favoreció el desarrollo de los mismos (Scheffer, 1998). Sin embargo, la aparición de *D. cf. pulex* limitada a períodos menores a tres meses al año, sugeriría que existen factores que restringen su continuidad en el tiempo. Los factores que producen la caída y desaparición de poblaciones de grandes cladóceros en aguas de elevada temperatura han sido ampliamente discutidos (Moss, 2011; Beaver *et al*., 2014; Havens *et al*., 2015). Fundamentalmente los efectos directos del aumento de la temperatura e indirectos, como la presión de depredación por peces o cambios en la cantidad y calidad de alimento, han sido planteados (Moore, 1996). Gillooly y Dodson (2000) describen patrones latitudinales asociados a la temperatura, donde menores tallas de cladóceros se observan a menor latitud. A su vez, dichos autores indican que la presencia de *Daphnia* en lagos tropicales está asociada a temperaturas de agua intermedias declinando cuando la misma excede los 20 – 22 ºC. Los resultados del presente

trabajo están en concordancia con los patrones descritos por Gillooly y Dodson (2000) en cuanto a que no se detectaron poblaciones de *Daphnia* a temperaturas superiores a 22 ºC, y las mismas presentaron tallas pequeñas (<1mm). Sin embargo, no se detectó una relación directa entre la temperatura y abundancia de *Daphnia* spp. En su lugar, se observó una correlación negativa de la temperatura con la biomasa total de cladóceros, asociada principalmente a la especie dominante de la comunidad. Esto sugiere que las condiciones dadas en el período estival afectaron tanto a cladóceros de mayor como de menor tamaño. En este sentido, no se observó una dinámica de sustitución de especies de tamaño medio/grande en inverno (e.g. *Daphnia* spp, *Ceriodaphnia* spp) por especies pequeñas en verano (e.g. *Bosmina* spp) como se ha planteado en otros estudios para zonas subtropicales (Havens *et al*., 2015). A su vez, el tamaño poblacional de *D. cf pulex* no solo disminuyó con el aumento de la temperatura durante el verano (Beaver *et al*., 2014), sino que la misma desapareció hasta el año siguiente. Dichos resultados están en concordancia con lo planteado por Meerhoff *et al*. (2007b) e Iglesias *et al.* (2007 y 2008), en cuanto a que lagos subtropicales pueden presentar cladóceros del género *Daphnia*, pero son aparentemente incapaces de sostenerlos por largos períodos o en elevadas abundancias. Sin embargo, estudios recientes muestran que *Daphnia* spp. pueden estar presentes en lagos someros subtropicales durante todo el año si las condiciones son adecuadas (Havens *et al*., 2015). En esta línea, estudios experimentales y de campo muestran que bajo escenarios de exclusión de peces planctívoros, cladóceros del género *Daphnia* (descrito como de gran tamaño) son capaces de sobrevivir el período estival a pesar de las elevadas temperaturas en sistemas cálidos (Iglesias *et al*., 2008; Mazzeo *et al*., 2010; Iglesias *et al*., 2011). Cabe destacar que se ha registrado en laguna Blanca la aparición de peces piscívoros (e.g. *Rhamdia quelen*, datos no publicados), previamente ausentes en el sistema, lo cual podría disminuir la presión de depredación por peces planctívoros sobre los cladóceros de mayor tamaño permitiendo su desarrollo al menos en algunos momentos del año (Carpenter, *et al*., 1985; Pace *et al*., 2013).

Respecto a la disponibilidad de alimento en el sistema, se encontró que un período de elevada biomasa de cladóceros, donde la abundancia de *Daphnia cf. pulex* fue máxima, coincide con una floración de dinoflagelados (*Ceratium furcoides*) de elevada talla (entre 150-173 µm de largo y 39-60 µm de ancho; Cassol *et al*., 2014) y por lo tanto con gran resistencia a la herbivoría por parte del zooplancton (Pollingher *et al*., 1988). Esto, sumado a que no se encontraron relaciones significativas entre la abundancia de cladóceros y los grupos fitoplanctónicos, no permitió establecer una relación entre la disponibilidad de alimento y la

estructuración de la comunidad de cladóceros (Havens *et al*., 2015). Sin embargo, los factores que controlan la sucesión temporal de cladóceros no pueden ser considerados como excluyentes, seguramente presentan interacciones y los patrones observados son una resultante del conjunto de factores considerados (Havens *et al*., 2015).

La distribución espacial del zooplancton fue consistente con lo descrito previamente para rotíferos, nauplios y copépodos en el sistema (Iglesias *et al*., 2007). Sin embargo, la abundancia de cladóceros fue mayor en la zona pelágica que en el litoral, opuesto a lo encontrado en otros trabajos (Iglesias *et al*., 2007). Este patrón es un efecto de la distribución espacial de *B. huaronensis*, que si bien es la especie dominante en ambos ambientes, presentó mayor abundancia en la zona pelágica. Al igual que en estudios previos en lagos subtropicales de América del Sur (Meerhoff *et al*., 2007b; Maia-Barbosa *et al*., 2008), la riqueza de cladóceros fue significativamente mayor en la zona litoral. Esto es consistente con la idea de que hábitats más heterogéneos, caracterizados por presencia de macrófitas, permiten albergar una mayor riqueza de especies (Lemly & Dimmick, 1982). Además, las diferencias encontradas en la composición de la comunidad de cladóceros entre la zona pelágica y litoral están en concordancia con lo reportado para cada zona (Mazzeo *et al*., 2003; Iglesias *et al*., 2007). Especies de *Diphanosoma*, *Moina* y *Daphnia* fueron detectadas principalmente en la zona pelágica, así como especies de Chydoridae y Macrothricidae en la zona litoral (Rocha & Guntzel, 1999; Castilho-Nhol, *et al*., 2010).

De esta manera, los resultados generales obtenidos para la comunidad activa de cladóceros resaltan la importancia de considerar la variación temporal dada por la sucesión de especies en estudios de lagos someros (Hart, 2004), así como la heterogeneidad espacial (Maia-Barbosa *et al*., 2008; Castilho-Noll *et al*., 2010) a la hora de generar una estimación fiable de la diversidad del sistema.

5.2 Banco de huevos de resistencia de cladóceros

El análisis de la composición del banco de huevos y los patrones de la variabilidad temporal de la comunidad activa de cladóceros apoya la idea de que al menos algunas especies podrían tener un grado de sincronización en la eclosión de huevos de resistencia durante la primavera. El desarrollo de poblaciones de *D. cf. pulex* y *C. quadrangula* en ambientes pelágicos a principios de primavera durante tres años consecutivos, y su relación con una mayor riqueza de especies en dicha estación del año apoyan esta hipótesis. Sin embargo, esto no parece extenderse a todas las especies, por ejemplo, las poblaciones de *M. micrura* aparecieron en

verano. Estos resultados se encuentran en concordancia con el hecho de que el mayor porcentaje de eclosión de efipios en *M. micrura* se da a una de temperatura de 25 ºC (Rojas *et al.*, 2001). Por su parte, el ambiente litoral no parece presentar un patrón sistemático en la aparición de las especies como se observó para algunas especies de la zona pelágica. Un ejemplo fueron las especies de *Simocephalus* que estuvieron presentes en todas las estaciones del año con diferente abundancia. Esto podría deberse a que las poblaciones se mantienen a lo largo del año variando su tamaño poblacional, o podría ser que se presentaran eclosiones continuas con diferente éxito. En sistemas templados, existe evidencia de la sincronización en la eclosión de efipios en épocas de crecimiento (primavera) asociada a la variación del fotoperiodo y la temperatura (Stross, 1966; Herzig, 1974). Dichas señales parecen ser menos fiables en sitios de menor latitud donde la variación en la amplitud anual del fotoperiodo es menor y los sistemas no se congelan durante el invierno (Vandekerkhove *et al*., 2005c). En este sentido, Santangelo *et al*. (2011) analizaron la exposición de huevos de resistencia de especies de cladóceros tropicales en América del Sur a condiciones de frío durante cuatro meses previo a su incubación y no detectaron un aumento en el porcentaje de eclosión. A su vez, no se encontró inhibición de la eclosión de efipios en presencia de señales de depredadores (Santangelo *et al*., 2010). Por lo tanto, las señales de finalización de la dormancia son aún desconocidas para la región (Iglesias *et al*., en prep.). Si bien en este trabajo no se analizaron las señales de eclosión ni la emergencia directa de los efipios del sedimento, los resultados sugieren que las especies podrían presentar diferentes patrones de emergencia.

Contrario a lo esperado y planteado en las predicciones de la Hipótesis 2, el número de MFT identificado en el banco de huevos fue menor que el número de especies encontrado en la comunidad activa. Las formas de resistencia se acumulan en el sedimento integrando largos períodos de tiempo (Hairston, 1996), por lo cual un mayor número de especies es frecuentemente encontrado en el sedimento que en la comunidad activa en sistemas permanentes (Vandekerkhove *et al*., 2005b) y temporales (Coronel *et al*., 2009). Los resultados obtenidos pueden explicarse por varios factores. Es importante considerar que los datos fueron generados utilizando un período de muestreo inter-anual con una frecuencia quincenal, incluyendo diferentes ambientes dentro del lago y utilizando una estrategia de muestras integradas. Esto podría generar que los resultados encontrados sean diferentes a los de otros trabajos donde la comunidad activa fue evaluada con una frecuencia mensual durante seis meses en la época de crecimiento (Vandekerkhove *et al*., 2005c). Por otra parte, algunos

efipios, especialmente de géneros que viven asociados a macrófitas (e.g. *Macrothrix*), pueden ser retenidos por las mismas durante la sedimentación. A su vez, algunos huevos de resistencia poseen una cobertura viscosa que los hace pegajosos (Brendonck & De Meester, 2003) favoreciendo su adhesión a las macrófitas. Adicionalmente, no todos los huevos son igualmente separables del sedimento. Los Ctenópodos, por ejemplo, no producen efipios como los Anómopodos, sino huevos de resistencia redondos o elípticos (Korovchinsky & Boikova, 1996) que podrían no ser identificados mediante la metodología utilizada. Esto explicaría la ausencia de los géneros *Diaphanosoma* y *Pseudosida* del banco de huevos a pesar de ser abundantes en la comunidad activa. Por último, la clasificación taxonómica de los huevos en base a su morfología, sin la eclosión de los mismos y posterior identificación de adultos, podría resultar en una subestimación de la diversidad del banco de huevos (Coronel *et al*., 2009). Este factor resalta la importancia de la generación de herramientas de clasificación taxonómica de efipios en base a bancos de imágenes y descripción de sus características morfológicas, facilitando de esta manera la utilización del banco de huevos para estudiar la diversidad de cladóceros de un lago (Vandekerkhove *et al*., 2004). En la actualidad existen escasos trabajos publicados que pueden utilizarse como claves en la clasificación de efipios, y se ha encontrado un solo trabajo para América del Sur (Coronel *et al*., 2009). En este sentido, el presente trabajo es el primero en Uruguay donde se presentan fotografías e información sobre la descripción de efipios.

En cuanto a la composición taxonómica a nivel de géneros, *Bosmina* fue dominante en ambos compartimientos estudiados (agua y sedimento), a la vez que otros géneros también vieron reflejada su abundancia en el sedimento. Sin embargo, el segundo morfotipo más abundante en sedimento (*Alona* sp1.) no se vio reflejado en la abundancia de la comunidad activa. De de la misma manera, el efipio de *Camptocercus* fue encontrado en gran parte de las muestras de sedimento, independientemente de la zona estudiada, aunque apareció esporádicamente en las muestras de agua y sólo en el litoral. Finalmente, géneros como *Simocephalus* fueron comunes y abundantes en agua pero muy escasos en sedimento. De esta manera se da cumplimiento parcial a la predicción planteada en cuanto a que el banco de huevos integra la abundancia de las especies de la comunidad activa acumulada en el tiempo. Estos resultados contradicen parcialmente la idea detrás del uso de huevos de resistencia para reconstruir la comunidad activa y apoya la idea de Pallazo *et al*. (2008) que encontró variación temporal en la composición del banco de huevos. Dichas variaciones podrían atribuirse a diferencias

especie específicas en la producción de efipios, el porcentaje de eclosión y mortalidad como lo sugerido por Hairston (1996).

Si bien las predicciones planteadas en cuanto a la integración temporal de la comunidad activa por parte del banco de huevos no se cumplieron totalmente, se observa una integración parcial del banco de huevos en cuanto a las especies encontradas en la comunidad activa y su abundancia durante el período de muestreo.

A pesar de que se encontraron diferencias entre los ambientes estudiados (pelágico vs litoral) en la composición del banco de huevos, la disimilaridad fue menor a la encontrada en la comunidad activa. Contrario a lo observado por Vandekerkhove *et al.* (2005a) para lagos someros pequeños, la distribución espacial de efipios no reflejó en todos los casos el uso del espacio de los individuos en la comunidad de agua. Esto apoya la idea de que a pesar de la existencia de zonas claramente diferenciadas en el lago, puede observarse un cierto grado de integración espacial debido a la deriva durante el hundimiento de los huevos o la resuspensión de sedimentos, como ha sido descrito en procesos de formación del banco de huevos (Gyllström & Hansson, 2004). De esta manera, los resultados muestran una mayor homogeneidad espacial en el banco de huevos que en la comunidad activa, según la predicción planteada. Esto puede ser un rasgo deseado al utilizar el análisis de sedimento con el fin de capturar la diversidad global del sistema.

5.3 Estimaciones de riqueza y esfuerzo de muestreo

Los resultados de la estructura y sucesión de la comunidad de cladóceros mostraron la relevancia del análisis espacial y temporal que requiere el estudio de la diversidad en un lago somero que presenta una zona de macrófitas (Maia-Barbosa *et al*., 2008; Castilho-Noll *et al*., 2010). Dichos resultados se apoyan en lo encontrado en las curvas de acumulación de especies tomando en cuenta los diferentes ambientes y frecuencias de muestreos. Las curvas de acumulación obtenidas mostraron que con un muestreo de frecuencia estacional (4 muestras en el año), menos del 60% de las especies fueron registradas, y esta estimación decrece si únicamente son consideradas muestras pelágicas. Además, la única estimación fiable de la riqueza fue alcanzada utilizando la totalidad de los muestreos realizados, sugiriendo que una gran demanda de esfuerzo y frecuencia de muestreo es necesaria (Vadadi-Fülöp *et al*., 2010). La elevada riqueza encontrada en la comunidad activa de cladóceros, que incluso superó la riqueza del banco de huevos, fue el resultado de considerar la variabilidad temporal (estacional e interanual) y espacial (se muestrearon los dos ambientes más

importantes del sistema) del sistema. Esto lo hace un muestreo exhaustivo pero difícil de sostener en un enfoque a largo plazo.

Sin embargo, a pesar de las limitaciones mencionadas previamente, el análisis del banco de huevos mostró una elevada representatividad de las estructuras de resistencia del sistema (93.1%) cuando se utilizó el set de datos completo (15 corers). Dicha curva de acumulación mostró que con solamente 3 corers, puede encontrarse aproximadamente un 70% del total de MFT estimados, comparable a un muestreo mensual de la comunidad activa pero en un solo día de trabajo de campo y menor esfuerzo de laboratorio a posteriori. Estos resultados apoyan la idea de la utilización del banco de huevos como una herramienta en el estudio de la composición de la comunidad de cladóceros en sistemas con alto grado de heterogeneidad ambiental y temporal (Vandekerkhove *et al*., 2004).

6. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

En el presente estudio se detectó la presencia de especies del género *Daphnia* en la comunidad activa, las cuales no habían sido previamente reportadas para laguna Blanca. Las mismas se registraron durante pequeñas ventanas de tiempo, lo que indica que las condiciones del sistema permitieron su aparición, pero no su mantención en el tiempo.

La distribución y sucesión de especies de cladóceros encontrada en el sistema indican que para capturar la diversidad del mismo se requiere un importante esfuerzo de muestreo, tanto en términos de frecuencia como en cobertura espacial del sistema. Sin embargo, el banco de huevos de resistencia puede ser una buena aproximación en el caso de lagos que carecen de información previa o cuando los recursos para el muestreo y análisis son limitados, debido a que integra de forma parcial la variabilidad temporal y espacial de la comunidad activa acumulada en el tiempo.

Si bien este estudio presenta información sobre la estructura del banco de huevos de un lago y su representatividad de la comunidad activa, existen escasos estudios en la región. Es necesario contar con mayor información sobre la morfología de las estructuras de resistencia que permitan su clasificación taxonómica. Esto se podría lograr mediante la generación de mejores bancos de imágenes, realizando en primera instancia la clasificación taxonómica mediante eclosión de los huevos. Otro aspecto relevante para profundizar en el estudio del banco de huevos es el análisis de los patrones de emergencia de huevos del sedimento en

sistemas subtropicales, y las señales que afectan los mismos. A su vez, sería de relevancia para la temática el desarrollo de más estudios sobre la variabilidad temporal de la abundancia de los MFT en el sedimento, la cual podría explicar las diferencias entre la composición de la comunidad activa y banco de huevos en sistemas subtropicales.

7. BIBLIOGRAFÍA

Brandão, L., 2011. Ovos de Resistencia e Efipios em lagos Tropicais no Medio Rio Doce, MG. In: Maia Barbosa, P. M. (ed). Book of abstracts X Limnology Brazilian Congress.

Beaver, J.R., Tausz, C.E, Renicker, T.R, Holdren, G.C., Hosler, D. M., Manis, E. E., Scotese, K.C., Teacher, C. E., Vitanye, B.T.& Davidson, R.M. 2014. The late summer crustacean zooplankton in western U.S.A reservoirs reflects ecoregion, temperature and latitude. Freshwater Biology, 59: 1173-1186.

Brendonck, L. & De Meester, L. 2003.Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. Hydrobiologia, 491:65-84.

Brooks, J.L. & Dodson, S.I. 1965.Predation, Body Size, and Composition of Plankton. Science, 150(3692): 28-35.

Burks, R.L., Lodge, D.M., Jeppesen, E. & Lauridsen, T.L. 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. Freshwater Biology, 47: 343–365.

Burns, C.W. 1968. The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and maximum size of particle ingested. Limnology and Oceanography, 13:675-678.

Burns, C.W. & Rigler, H. 1967. Comparison of filtering rates of *Daphnia rosea* in lake water and in suspensions of yeast. Limnology and Oceanography, 12:492-502.

Cáceres, C.E. &Tessier A. J. 2004. Incidence of diapause varies among populations of *Daphnia pulicaria.* Oecologia, 141: 425-431.

Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. & Hodgson. 1985. Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. BioScience, 35(10): 634-639.

Carpenter, S.R. & Biggs, R. 2009.Freshwaters: Managing Across Scales in Space and Time. In. Chapin, F. S.,Kofinas, G.P. & Folke, C. (eds.), Principles of Ecosystem Stewardship.Springer: 197-220.

Cassol, A.P.V., Pereira Filho, W., Oliveira, MA., Domingues, AL., Correa, FS., Buriol, GA. 2014. First record of a bloom of the invasive species *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans 1925 in Rio Grande do Sul state, Brazil. Brazilian Journal of Biology, 74(2):515-517.

Castilho-Noll, M.S.M., Figueira Câmara, C., Favaron Chicone, M. & Hissashi Shibata, É. 2010. Pelagic and littoral cladocerans (Crustacea, Anomopoda and Ctenopoda) from reservoirs of the Northwest of São Paulo State, Brazil.Biota Neotropica, 10(1): 021-030.

Coronel, J., X. Aguilera, S. Decleck & L. Brendonck, 2009.Resting 330 egg bank reveals high cladoceran species richness in high-altitude temporary peat land pools. Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental, 25:51-67.

Dumont, H.J., Van de Velde, I. & Dumont, S. 1975. The Dry Weight Estimate of Biomass in a Selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the Plankton, Periphyton and Benthos of Continental Waters. Oecologia (Beri.): 19: 75-97.

García-Rodríguez, F., Sprechmann, P., Metzeltin, D., Scafati, L., Melendi, D. L., Volkheimer, W., Mazzeo, N., Hiller, A.,von Tümpling W. & Scasso Jr, F. 2004. Holocene trophicstate changes in relation to sea level variation in LakeBlanca, SE Uruguay. Journal of Paleolimnology, 31:99–115.

Gelós, M., Teixeira de Mello, F., Goyenola, G., Iglesias, C., Fosalba, C., García-Rodríguez, F., Pacheco, J.P., García, S. & Meerhoff, M. 2010. Seasonal and diel changes in fish activity and potential cascading effects in subtropical shallow lakes with different water transparency". Hydrobiologia, 646: 173-185.

Gillooly, J. F. & Dodson S. I. 2000. Latitudinal Patterns in the Size Distribution and Seasonal Dynamics of Cladocera. Limnology and Oceanography, 45:22-30.

Gotelli, N.J. & Collwel, R.K. 2001.Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecology Letters, 4: 379-391.

Gyllström, M. & Hansson, L. A. 2004. Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. Aquatic Sciences, 66: 274–295.

Hairston, N.G. 1996. Zooplankton eggs bank as biotic reservoirs in changing environments. Limnol.Oceanogr., 41(5): 1087-1092.

Hart, R. C. 2004. Cladoceran periodicity patterns in relation to selected environmental factors in two cascading warm-water reservoirs over a decade. Hydrobiologia, 526: 99–117.

Havens, K.E., Beaver, J.R., Manis, E.E & East.T.L. 2015. Inter-lake comparisons indicate that fish predation, rather than high temperature, is the major driver of summer decline in Daphnia and other changes among cladoceran zooplankton in subtropical Florida lakes. Hydrobiologia, 750: 57-67.

Herzig, A. 1974.Some population characteristic of planktonic Crustaceans in Neusiedler See.Oecologia, 15:127-141.

Hillebrand H., Dürselen, C.D., Kirschtel, D., Pollingher U.& Zohary,T. 1999.Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. Journal of Phycology, 35: 403 - 424.

Iglesias, C., Goyenola, G., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Rodó, E. & E. Jeppesen. 2007. Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. Hydrobiologia, 584: 179-189

Iglesias, C., Mazzeo, N., Goyenola, G., Fosalba, C., Teixeira De Mello, F., García, S. & Jeppesen, E. 2008. Field and experimental evidence of the effect of Jenynsia multidentata, a small omnivorous–planktivorous fish, on the size distribution of zooplankton in subtropical lakes. Freshwater Biology, 53: 1797–1807.

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. , Scasso, F., Kruk, C., Goyenola, G., García, J., Amsinck S.L., Paggi, J.C., José de Paggi, S. & E. Jeppesen. 2011. High predation is the key factor for dominance of small-bodied zooplankton in warm lakes - evidence from lakes, fish exclosures and surface sediment. Hydrobiologia, 667:133–147.

Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S.A.J., De Meester, L., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Bjerring, R., Conde-Porcuna, J.M., Mazzeo, N., Iglesias, C., Reizenstein, M., Malmquist, H.J., Liu, Z., Balayla, D., & Lazzaro, X. 2010. Impact of Climate warming on lake fish community structure and potential effect on ecosystem function. Hydrobiologia, 646: 73-90.

Jeppesen, E., Meerhoff, M., Jacobsen, B.A., Hansen, R.S., Søndergaard, M., Jensen, J.P., Lauridsen, T. L., Mazzeo N. & Branco C. W. C. 2007. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate. Hydrobiologia, 581:269–285.

Jiménez-Valverde, A. & Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. RevistaIbérica de Aracnología, 8: 151-161.

Koroleff, F. 1983. Determination of ammonia, pp. 150-157. In: Methods of Seawater Analysis, 2nd Ed.K. Grasshoff, M. Ehrhardt& K. Kremling, eds. VerlagChemie, Weinhein, Germany.419 p.

Korovchinsky, N. & O. Boikova, 1996. The resting eggs of the Ctenopoda (Crustacea: Branchiopoda): a review. Hydrobiologia 320:131-140.

Kruk, C., Rodríguez-Gallego, L., Meerhoff, M., Quintans, F., Scasso, F., Lacerot, G., Mazzeo, N., Paggi, J., Peeters, E. &Scheffer, M. 2009. Determinants of diversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). Freshwater Biology 54: 2628-2641.

Lazzaro X. 1997. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs?. Verhhandlungen International VereinigungfürTheoretische und AngewandteLimnologie, 26: 719-730.

Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Numerical Ecology (2nd English edn). Amsterdam, TheNetherlands: Elsevier, 853 pp.

Lemly, A. D. & Dimmick, J. F. 1982. Structure and dynamics of zooplankton communities in the littoral zone of some North Carolina lakes. Hydrobiologia 88:299-307

Maia-Barbosa, P., R. Peixoto & Guimarães, A.2008.Zooplankton in littoral waters of a tropical lake: a revisited biodiversity. Brazilian Journal of Biology 68:1069-1078.

Marcus, N. H. 1990. Calanoid copepod, cladoceran, and rotifer eggs in sea-bottom sediment of northern Californian coastal waters: identification, occurrence and hatching. Marine Biology, 105: 413-418.

Mazzeo, N., Rodríguez-Gallego, L., Kruk, C., Meerhoff, M., Gorga, J., Lacerot G., Quintans, F., Loureiro, M., Larrea D. &García-Rodríguez, F. 2003.Effects of EgeriadensaPlanch beds in a shallow lake without piscivorous fish.Hydrobiologia, 506-509: 591-602.

Mazzeo, N., Iglesias, C., Teixeira-de Mello, F., Borthagaray, A., Fosalba, C., Ballabio, R., Larrea, D., Vilches, J., García, S., Pacheco, J.P.&Jeppesen, E. 2010. Trophic cascade effects of Hopliasmalabaricus (Characiformes, Erythrinidae) in subtropical lakes food webs: a mesocosm approach. Hydrobiologia, 644: 325–335.

McCauley, E. 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. In Downing, J. A. & F. H. Rigler (eds). A Manual for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters. Blackwell Scientific, Oxford: 228-265.

Meerhoff, M.,Clemente, J.M., Teixeira de Mello, F., Iglesias, C., Pedersen, A.R. & Jeppesen , E. 2007a. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes?.Global Change Biology, 13: 1888–1897.

Meerhoff, M., C. Iglesias, F. Teixeira de Mello, J. M. Clemente, E. 381 Jensen, T. L. Lauridsen & E. Jeppesen, 2007b. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. Freshwater Biology 52:1009-1021.

Moore, M.V., Folt, C.F. &Stemberger, R.S. 1996. Consequences of elevated temperatures for zooplankton assemblages in temperate lakes. Arch Hydrobiol, 135: 289–319.

Moss, B. 2008. Water pollution by agriculture. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B 363: 659-666.

Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R.W., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., Luc De Meester, L., Hans Paerl, H. &Scheffer, M. 2011. Allied attack: climate change and eutrophication. Inland Waters, 1: 101-105.

Müller R. & Wiedemann, F. 1955. Die Bestimmung des Nitrats in Wasser. Jahrbuchfür Wasserchemie und Wasserreinigungs-technik. Verlag Chemie, Renibek. Acta, 12: 247-271.

Murphy, J. & Riley, J. P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural water. Analyt. Chem., 27: 31-36.

Nagdali, S.S. & Gupta, P.K. 2002. Impact of mass mortality of a mosquitofish, Gambusiaaffinis on the ecology of a fresh water eutrophic lake (Lake Naini Tal, India). Hydrobiologia, 468: 45-52.

Onbé, T. 1978. Sugar flotation method for sorting the resting eggs of marine cladocerans and copepods from sea-bottom sediment. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, 44(12): 1411.

Pace, M. L., Carpenter, S. R., Johnson, R. A. & Kurtzweil, J. T. 2013.Zooplankton provide early warnings of a regime shift in a whole lake manipulation. Limnology and Oceanography, 58(2): 525–532.

Pacheco, J.P., Iglesias, C., Meerhoff, M., Fosalba, C., Goyenola, G., Teixeira-de Mello, F., García, S., Gelós, M &García-Rodríguez, F. 2010. Phytoplankton community structure in five subtropical shallow lakes with different trophic status (Uruguay): a morphology-based approach. Hydrobiologia, 646: 187–197.

Paggi, J. C. &Paggi, S. 1974. Primeros estudios sobre el zooplancton de las aguas loticas del Parana medio. Physis, 33: 91–114.

Pallazzo, F., C. C. Bonecker & A. P. C. Fernandes, 2008. Resting cladoceran eggs and their contribution to zooplankton diversity in a lagoon of the Upper Paraná River floodplain. Lakes & Reservoirs: Research & Management, 13:207-214.

Pollingher, U. 1988. Freshwater armored dinoflagellates: Growth, reproduction, strategies, and population dynamics. In Sandgren, C. D., ed. Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press. p. 134-174.

Rocha, O. & Gunrzel, A. 1999. Crustáceos Branchiopodos. In Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX (D. Ismael, W.C. Valenti, T. Matsumura-Tundisi, & O. Rocha, eds.). FAPESP, São Paulo, p. 107-20. (v. 4, Invertebrados de Água Doce)

Rojas, N. E. T., Marins, M. A. & Rocha, O. 2001. The effect of abiotic factors on the hatching of *Moina micrura* Kurz, 1874 (Crustacea: Cladocera) ephippial eggs. Brazilian Journal of Biology, 61:371- 376.

Santangelo, J. M., Araújo, L. R., Esteves, F. d. A., Manca, M. & Bozelli, R. L. 2011. Method for hatching resting eggs from tropical zooplankton: effects of drying or exposing to low temperatures before incubation. Acta Limnologica Brasiliensia, 23:42-47.

Santangelo, J. M., Bozelli, R. L., Esteves F. d. A. & Tollrian, R. 2010. Predation cues do not affect the induction and termination of diapause in small-bodied cladocerans. Freshwater Biology 55:1577-1586.

Scheffer, M. 1998. Ecology of shallow lakes.Population and Community Biology.Series 22.Chapman & Hall, London.

Sommer, U., Gliwicz, Z.M., Lampert, W. & Duncan, A. 1986.The PEG model of a seasonal succession of planktonic events in fresh waters. Arch. Hydrobiol., 106:433–71.

Sommer,U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J.J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lürling, M., Molinero, J.C., Mooij, W.M., van Donk, E. & Winder, M. 2012. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms Driving Plankton Succession. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 43:429–48.

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.

Stross, R.G. 1966. Light and temperature requirements for diapause development and release in Daphnia. Ecology, 47(3):368-374.

Teixeira de Mello. F., Meerhoff, M., Pekcan-Hekim, Z. &Jeppesen, E. 2009.Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. Freshwater Biology, 54: 1202–1215.

Timms, R. M. & B. Moss. 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zoopkankton grazing in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. Limnology and Oceanography, 29 (3):472-48.

Utermöhl, H. 1958. Zür Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitteilungen Internationale Vereinigung Limnologie, 9: 1-38.

Vadadi-Fülöp, C.; Hufnagel, L. & Zsuga, K. 2010. Effect of sampling effort and sampling frequency on the composition of the planktonic crustacean assemblage: a case study of the river Danube. Environ. Monit.Assess., 163:125–138.

Valderrama, J. C. 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural water.Mar. Chem., 10: 102-122.

Vandekerkhove, J.; Declerck, S.; Vanhove, M.; Brendonck, L.; Jeppesen, E.; Conde-Porcuna, J. M. & De Meester, L. 2004. Use of ephippial morphology to assess richness of anomopods: potentials and pitfalls. Journal Limnoogyl, 63(1): 75-84.

Vandekerkhove, J., Declerck, S., Jeppesen, E., Conde-Porcuna ,J. M., Brendonck, L., De Meester, L. 2005a. Dormant propagule banks integrate spatio-temporal heterogeneity in cladoceran communities. Oecologia, 142: 109-116.

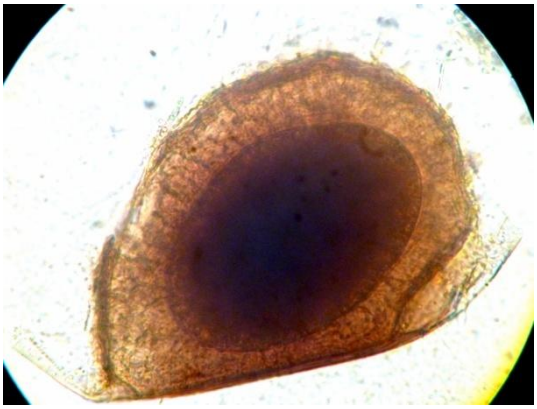
Vandekerkhove, J., Declerck, S., Brendonck, L., Conde- Porcuna, J. M., Jeppesen, E., Johansson L. S & De Meester, L. 2005b Hatching of cladoceran resting eggs: temperature and photoperiod Freshwater Biology, 50: 96–104.

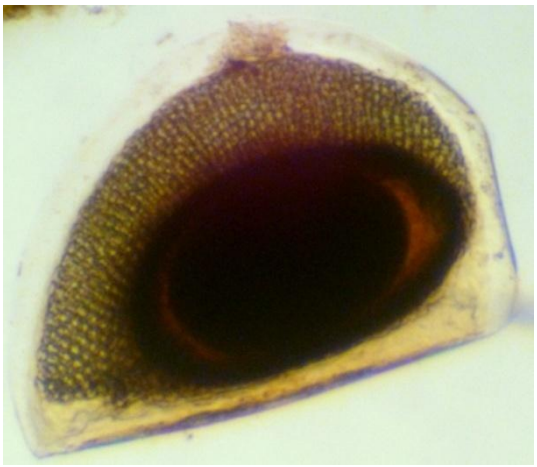
Vandekerkhove, J., Declerck, S., Brendonck, L., Conde- Porcuna, J. M., Jeppesen, E., Johansson L. S & De Meester, L. 2005c. Uncovering hidden species: hatching diapausing eggs for the analysis of cladoceran species richness. Limnology and Oceanography, Methods, 3: 399–407.

Wagner, A., Hülsmann, S., Dörner, H., Janssen, M., Kahl, U., Mehner, T. &Benndorf, J. 2004. Initiation of the midsummer decline of Daphnia as related to predation, non-consumptive mortality and recruitment: a balance. Arch. Hydrobiol., 160(1): 1–23.

8. Anexo 1.

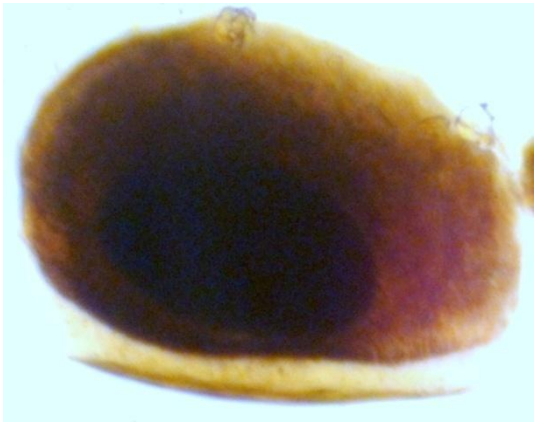
Foto y descripción de los morfotipos (MFT) encontrados en el banco de huevos de resistencia de cladóceros de laguna Blanca. Se presenta el grupo taxonómico al que fueron asignados según clasificación morfológica. Se incluye el número de huevos, pigmentación, tamaño y descripción general según Vandekerkhove *et al*. (2004) y Coronel *et al*. (2009).

Foto	Características
	MFT 1. *Alona* sp.1 • 1 huevo • Oscuro • 175-250 µm • Ensanchada caudalmente
	MFT 2. *Bosmina* sp. • 1 huevo • Transparente • 225-350 µm • Espina en la parte inferior del margen caudal



MFT 3. *Ceriodaphnia* sp. 1

- 1 huevo
- 225-475 µm
- Huevo ubicado en parte dorsal
- A menudo con células flotantes

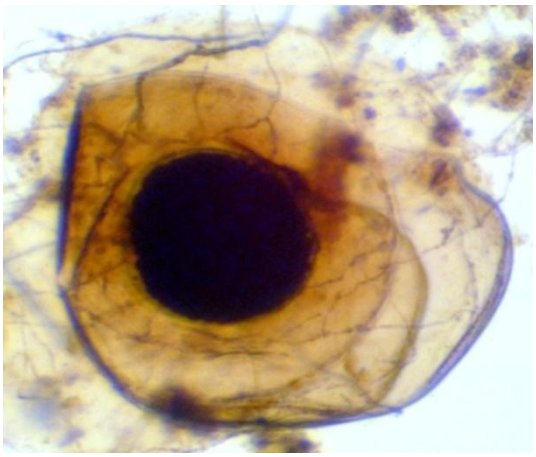


MFT 4. *Moina* sp.

- 1 huevo
- Oscuro
- 375-450 µm
- Forma ovalada
- A menudo con células flotantes pequeñas

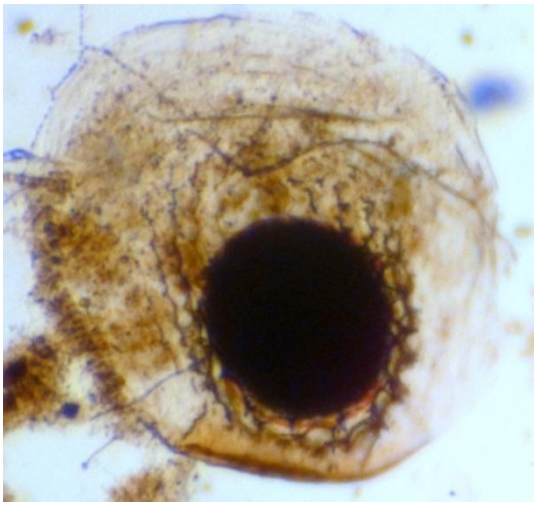
MFT 5. *Camptocercus* sp.

- 1 huevo
- Transparente
- 450-625 µm
- Forma ovalada
- Crestas lingitudinales en las valvas



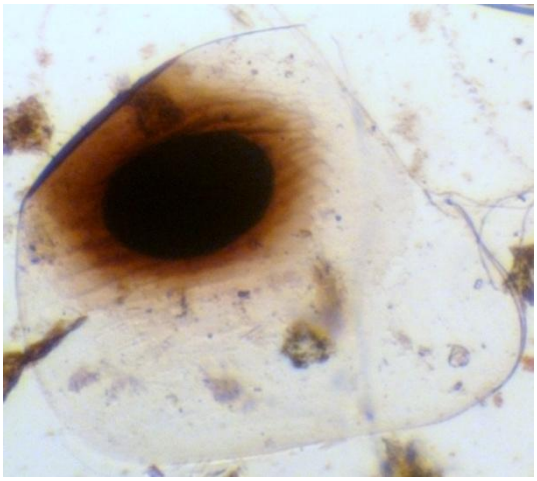
MFT 6. *Chydorus* sp.

- 1 huevo
- Transparente
- 325 µm
- Forma circular



MFT 7. *Ilyocriptus* sp.

- 1 huevo
- Tranpsrente
- 375 µm
- Forma circular
- Dibujo de círculos concéntricos
- Pelos en el margen caudal

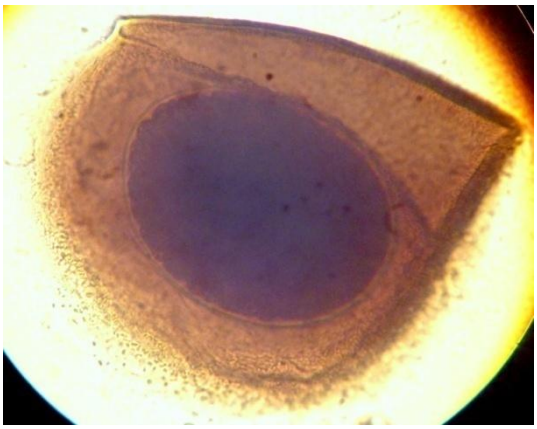


MFT 8. *Alona* sp. 2

- 1 huevo
- Transparente con color en zona dorsal
- 225-425 µm
- Crestas lingitudinales en las valvas
- Pequeño grupo de pelos en la parte anterior del margen caudal

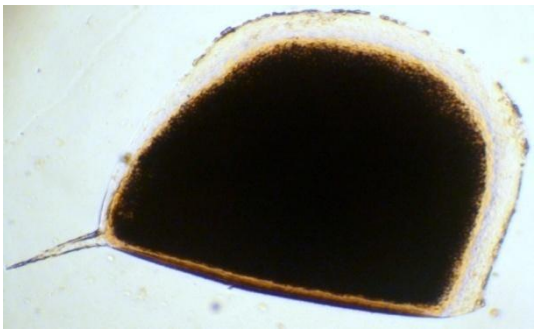
MFT 9. *Daphnia* sp. 1

- 2 huevos
- Coloreada
- 450-625 µm
- A menudo con células flotantes



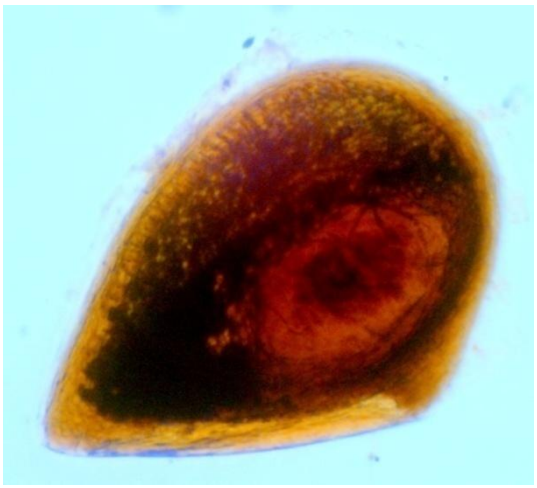
MFT 10. *Chydoridae/Pseudochydorus*

- 1 huevo
- Coloreado y oascuro
- 175-200 µm
- Ángulo posteroventral prominente



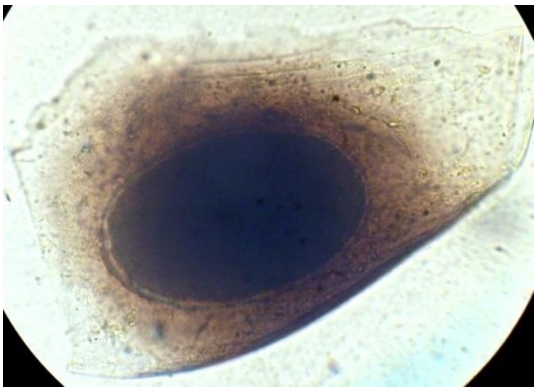
MFT 11. *Daphnia* sp. 2

- 2 huevos
- Ocuro y opaco
- 650 µm



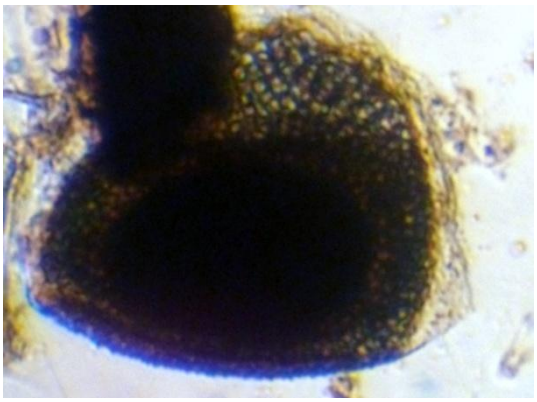
MFT 12. *Simocephalus* sp.

- 1 huevo
- Oscuro
- 550 µm
- Estrechamiento en la zona posteroventral



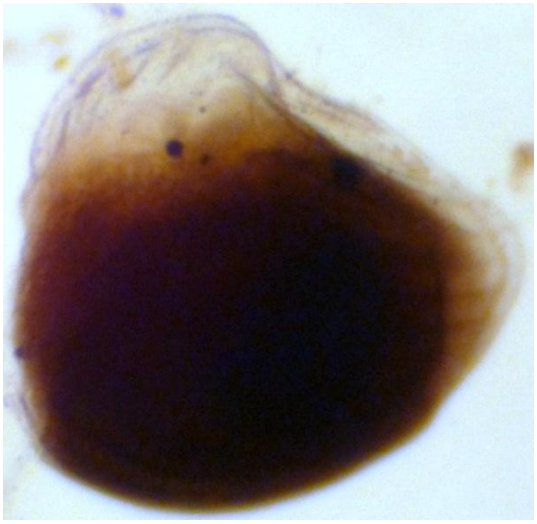
MFT 13. *Alona* sp. 3.

- 1 huevo
- Transparente con color en zona dorsal
- Forma ovalada
- Sin dato de talla



MFT 14. *Ceriodaphnia* sp. 2

- 1 huevo
- Coloreado y Oscuro
- 275µm
- Huevo ubicado en parte dorsal
- A menudo con células flotantes



MFT 15. *Alona/Alonella* sp.

- 1 huevo
- Transparente y coloreado en la zona central
- Con un grupo de pelos en la parte anterior del margen caudal
- Crestas lingitudinales en las valvas en el margen posterior caudal.
- Sin dato de talla