



UNIVERSIDAD
DE LA REPUBLICA
URUGUAY



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

Tesis de Maestría PEDECIBA Biología - Opción Ecología

IMPLICANCIAS DEL ZOOPLANCTON EN LA EXPORTACIÓN DE CARBONO EN LAGOS SUBTROPICALES

Carmela Carballo Portela

Montevideo, Marzo 2016
Universidad de la República - Facultad de Ciencias

Implicancias del Zooplancton en la Exportación de Carbono en Lagos Subtropicales

Autor: Carmela Carballo Portela
(ccarballo@fcien.edu.uy)

**Directores: Danilo Calliari (dcalliar@fcien.edu.uy), Carla Kruk (ckruk@yahoo.com),
Gissell Lacerot (glacerot@gmail.com).**

RESUMEN

En los ecosistemas acuáticos, el zooplancton cumple un papel fundamental debido entre otros procesos a su impacto en los flujos verticales de carbono orgánico (C) mediante el rápido hundimiento de su *pellets* fecales. Las tasas de producción de *pellets*, así como las características de los *pellets* producidos varían entre grupos taxonómicos. Por tanto, la estructura comunitaria del zooplancton se presume un factor crítico en la cantidad del material sedimentado. Sin embargo, la comprensión de la contribución del zooplancton en la exportación y potencial secuestro de C es aún incompleta, particularmente en ecosistemas continentales. El objetivo de este trabajo fue evaluar el papel del zooplancton límnic en los flujos verticales de C de pequeños lagos subtropicales. Se muestrearon en dos épocas del año lagos artificiales con profundidades entre 5 y 15 m. En cada lago se colocaron trampas de sedimentación durante 24 h en la zona de mayor profundidad, y a partir de las cuales se estimaron los flujos de C en forma de *pellets*, fitoplancton y materia orgánica particulada total (MOP); se cuantificó la estructura de la comunidad zooplanctónica y se estimaron diversas variables ambientales. Se registraron rangos amplios de condiciones ambientales y de estructura de las comunidades zooplanctónicas, las que se vieron reflejadas en los flujos verticales de C. Por ejemplo, los flujos verticales de C a través de *pellets* fecales tuvieron valores en un rango de 1.0-14 mgC m² d⁻¹ y de 0.1-7.2 mgC m² d⁻¹ durante el verano e invierno respectivamente. A su vez los altos valores de flujos verticales de C de MOP estimados en este estudio (3274 mgC m² d⁻¹) indicarían que la transferencia de MOP al sedimento es un proceso importante en estos lagos en comparación a aquellos medidos en otros ecosistemas límnicos y marinos.

ABSTRACT

In aquatic ecosystems, zooplankton plays a key role because, amongst other processes, their fecal pellets constitute an important vehicle for vertical organic carbon (C) fluxes. The pellet production rate and the characteristics of the pellets produced vary between different taxonomic groups. Therefore, the structure of the zooplankton community is presumed to be critical for the amount of sedimented material. However, the understanding of the contribution of the zooplankton to the export and in potential C sequestration is still incomplete, particularly in continental ecosystems. The aim of this study was to evaluate the role of freshwater zooplankton in vertical C fluxes in small subtropical lakes. A set of artificial lakes with depths between 5 and 15 m was sampled in two seasons of the year. In each lake sedimentation traps were moored for 24 h in the deepest zone of the lake to estimate the vertical flux of pellets, phytoplankton and total particulate organic matter (POM); the structure of the zooplankton community was quantified and various environmental variables were estimated as well. Wide ranges of zooplankton community structure and environmental conditions were recorded, which were reflected in widely different vertical C fluxes. For example, vertical C fluxes through fecal pellets ranged between 1.0-14 mgC m² d⁻¹ and 0.1-7.2 mgC m² d⁻¹ during the summer and winter, respectively. The high vertical C fluxes of POM observed in the present study (3274 mgC m² d⁻¹) implies that the transfer of MOP sediment is an important process in these lakes compared to studies done in other freshwater and marine ecosystems.

AGRADECIMIENTOS

A Danilo Calliari por su orientación científica, por todo el tiempo y esfuerzo que ha puesto para la realización de esta tesis.

A Gige y Carla, gracias infinitas por estar siempre.

A Cecilia Alonso, Guillermo Chalar y Mariana Meerhoff por aceptar ser parte del tribunal de esta tesis y por sus valiosas sugerencias.

A Ignacio Alcántara, Emilio Bonora, Mariano Martínez, Pablo Píriz, Maite Colina y Angel Segura por la colaboración en los muestreos.

Al Grupo de Ecología Funcional de Sistemas Acuáticos.

A todos mis amigos y compañeros del piso 9.

A Martín y Anita.

A mis amigos del alma y de siempre.

A mi padre.....a Valentina, Gonzalo y Antonia.

Agradecer a CSIC que contribuyó a financiar este trabajo mediante el programa CSIC i+d 1037 y beca de Posgrado.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES	6
La comunidad zooplanctónica y su función en los ecosistemas acuáticos	6
La función del zooplancton en los ciclos biogeoquímicos	7
Ecosistemas continentales	11
HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	13
Hipótesis	13
Objetivos	13
METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO	14
Área de estudio	14
Muestreo, colocación de trampas de sedimentación y mediciones <i>in situ</i>	15
Análisis Físico-Químicos	17
Análisis de las comunidades biológicas	17
Análisis de <i>pellets</i> fecales.....	18
Velocidades de sedimentación y flujos verticales de C.....	19
Análisis de datos.....	19
RESULTADOS	21
Caracterización de los lagos	21
Variables ambientales y comunidad fitoplanctónica	26
Estructura de las comunidades zooplanctónicas.....	28
Relaciones entre variables ambientales y la comunidad zooplanctónica	32
Flujos verticales de C	34
Relaciones entre velocidades de sedimentación y flujos verticales de C vs. variables ambientales ..	35
Relaciones entre flujos verticales de C y la comunidad zooplanctónica	39
DISCUSIÓN	41
Características ambientales y zooplancton de los lagos estudiados	41
<i>Pellets</i> fecales	44
Flujos verticales de C orgánico y relación con variables ambientales	45
Flujos verticales de C y la estructura de la comunidad zooplanctónica	48
Comparación con valores de otros estudios	49
CONCLUSIONES	51
PERSPECTIVAS	51
BIBLIOGRAFÍA	52
ANEXOS	63

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

La comunidad zooplanctónica y su función en los ecosistemas acuáticos

El zooplancton es la comunidad de organismos heterótrofos que viven en suspensión en la columna de agua. Tiene funciones y orígenes filogenéticos muy diversos y constituye la mayor biomasa animal en los océanos y lagos (Turner, 2002; Tönnesson, 2005). Esta alta biomasa posiciona al zooplancton como una de las comunidades de metazoarios más abundante sobre la Tierra, ya que solamente el grupo de los copépodos son los organismos multicelulares que se encuentran en mayor número (Schminke, 2007). A su vez el zooplancton tiene una importancia fundamental en la estructuración y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos tanto marinos como continentales (Brooks y Dodson, 1965; Cottingham y Schindler, 2000; Lampert y Sommers, 2007; Richardson, 2008) jugando un papel central en los ciclos biogeoquímicos (Turner, 2002; Tsugeki et al., 2009) y en los flujos de energía hacia niveles tróficos superiores (Frost, 1972; Gliwicz y Pijanowska, 1989; Sarma et al., 2005; Richardson, 2008).

El zooplancton continental comprende una gran variedad de organismos que difieren en sus tamaños, desde unas pocas micras hasta milímetros (Sommer, 1989). El zooplancton marino es aún más diverso, ya sea en tamaños corporales (desde micras hasta metros), como en origen filogenético (Gasca y Suárez Morales, 1996) (Tabla I). Entre los organismos más pequeños de ambientes marinos y límnicos se encuentran, por ejemplo, organismos unicelulares, como los ciliados y flagelados heterótrofos que se alimentan de pequeñas partículas, principalmente bacterias, picoplancton y flagelados en el caso de ciliados (Lavaniegos, 2007). Incluso dentro del mesozooplancton existe diversidad de estrategias alimenticias (Bruland y Silver, 1981; Gasca y Suárez Morales, 1996; Patonai et al., 2011).

Tabla I. Grupos de zooplancton marino y continental y su rango de tamaño corporal (μm), a partir de clasificación modificada de Le Quéré et al. (2005).

	Rango de tamaño (μm)	Ejemplos
Zooplancton marino		
<u>Micro-zooplancton</u>	0.15×10^2 - 2×10^2	Flagelados heterótrofos
	2×10^2 - 1×10^3	Ciliados
	1×10^2 - 1×10^3	Rotíferos
<u>Meso-zooplancton</u>	1×10^3 - 5×10^3	Copépodos
	2×10^2 - 1×10^3	Cladóceros
	1.5×10^2	Apendicularias
	2×10^4	Anfípodos
	2×10^4 - 1.5×10^5	Ctenóforos
	1×10^4 - 3×10^4	Pterópodos
<u>Macro-zooplancton</u>	2×10^3 - 1.2×10^5	Quetognatos
	1×10^4 - 3×10^4	Eufáusidos
	1×10^3 - 2×10^6	Taliáceos (Salpas y Doliolidos)
Zooplancton continental		
<u>Micro-zooplancton</u>	0.15×10^2 - 2×10^2	Ciliados
	2×10^2 - 10×10^2	Flagelados heterótrofos
	1×10^2 - 10×10^2	Rotíferos
<u>Meso-zooplancton</u>	3×10^2 - 1.5×10^2	Copépodos
	2×10^2 - 3×10^3	Cladóceros
	8×10^2 - 1.3×10^2	Chaoborus

La función del zooplancton en los ciclos biogeoquímicos

Flujo vertical de carbono

Conocer el ciclo del carbono (C) en los ecosistemas acuáticos es necesario para entender y predecir de mejor manera como el cambio climático afecta el funcionamiento del sistema Tierra (Longhurst y Harrison, 1988; Post et al., 1990; Siegenthaler y Sarmiento, 1993; Urban-Rich et al., 1998; Richardson, 2008; Kosten et al., 2010; Jeppesen et al., 2015). Esto es particularmente importante hoy en día debido al aporte antropogénico constante y acelerado de compuestos de C hacia la atmósfera (Siegenthaler y Sarmiento, 1993), siendo el CO_2 uno de los más importantes. El desconocimiento de los mecanismos asociados al ciclo de C dificulta predecir el aumento de la temperatura global debido al incremento de estos compuestos de C (Cole et al., 2007; Jeppesen et al., 2015).

La concentración de CO_2 en los sistemas acuáticos está relacionada con múltiples procesos físicos, químicos y biológicos (Richardson, 2008). Uno de los puntos claves y sin embargo, no suficientemente conocidos es el flujo de material orgánico particulado hacia el fondo de océanos y lagos, denominado flujo vertical de C (Turner y Ferrante, 1979; Turner, 2002). El flujo vertical de C orgánico a partir del consumo del fitoplancton por la comunidad zooplanctónica constituye un mecanismo de primer orden en la remoción de C de aguas

superficiales a aguas más profundas (conocida como “bomba biológica de C”) (Volk y Hoffert, 1985; Wollast y Chou, 2001; Buesseler et al., 2007), el cual contribuye a mitigar las causas del calentamiento global. La bomba biológica de C en escalas geológicas ha removido C desde la atmósfera al agua y en última instancia contribuido a la formación de rocas sedimentarias en los fondos de los ecosistemas acuáticos, en un proceso de secuestro continuo (Ocampo Torres y García, 2007). Por lo tanto, toneladas de C al año pueden ser depositadas en los fondos de los ecosistemas acuáticos del mundo, constituyendo lo que llamamos “sumidero de C” (Longhurst, 1991; Flanagan y McCauley, 2008). El océano actúa como un gran sumidero de C principalmente de origen antropogénico, mientras que el papel de los ecosistemas acuáticos continentales en este proceso no ha sido del todo explorado (Wollast y Chou, 2001; Kosten, 2010). Tradicionalmente, debido a su pequeña extensión superficial en los continentes, se ha subestimado a los ecosistemas acuáticos continentales y sobretodo lagos pequeños, como potenciales reservorios de C (Downing et al., 2006; Cole et al., 2007). Sin embargo se ha comprobado que los volúmenes de enterramiento de C en el fondo de pequeños lagos y embalses puede llegar a ser similar al almacenamiento que ocurre en los sedimentos oceánicos (Downing et al., 2008; Tranvik et al., 2009). Esta área de estudio sigue siendo una incertidumbre en estudios limnológicos, siendo necesario que se generen protocolos de muestreo precisos y cálculos exactos sobre el ciclo de C en estos ecosistemas para poder llegar a tener una mejor estimación global (Downing, 2010).

Papel del zooplancton en el ciclo de C

Los organismos zooplanctónicos son un factor clave, a través de su actividad en la zona pelágica, en modificar drásticamente el flujo vertical de carbono de los ecosistemas acuáticos (Angel, 1984; Noji, 1991; Martynova, 2003; Kosobokova et al., 2005). La importancia funcional del zooplancton en los balances globales de C y por lo tanto en la regulación potencial del clima hace necesario estudiar y comprender sus respuestas a las variaciones ambientales (Richardson, 2008). Para estudiar el papel del zooplancton es necesario evaluar como participa éste de las diversas funciones ecosistémicas. Sin embargo, esto se dificulta debido a la diversidad de su dieta, niveles de organización y de tamaños corporales (Richardson, 2008). Por ejemplo y de acuerdo a sus preferencias alimenticias, el zooplancton puede ser clasificado como detritívoro, carnívoro, omnívoro o herbívoro (Gasca y Suárez Morales, 1996). Las tasas de consumo del zooplancton van a depender directamente de la palatabilidad del alimento, es decir de su tamaño, su dimensión lineal máxima, presencia de espinas, mucílago, producción de toxinas y calidad nutricional entre otros (Sommer, 1989). Se

ha estimado, en ecosistemas marinos, que alrededor de un 20% del fitoplancton es procesado como alimento por organismos del zooplancton con hábitos herbívoros (Lavaniegos, 2007).

Uno de los principales vehículos para los flujos verticales de C en los ecosistemas acuáticos lo constituyen las partículas grandes que se hunden rápidamente, como los *pellets* fecales, diatomeas, agregados de células y mudas de diversos organismos (Hernández de la Torre y Gaxiola Castro, 2007). En la zona pelágica de océanos y lagos, el zooplancton es el mayor reservorio de biomasa animal, lo cual lo convierte en el principal productor de *pellets* fecales (Richardson, 2008) (Fig. 1). Estudios en ecosistema marinos sugieren que la contribución relativa de los *pellets* fecales puede constituir hasta el 100% del flujo vertical de C (Urrère y Knauer, 1981; Urban-Rich et al., 1999; Stamieszkin et al., 2015). Las preferencias alimenticias y forma de alimentación del zooplancton influyen directamente en la cantidad y calidad del material que sedimenta (Urban-Rich et al., 1998), transformando al fitoplancton en partículas agregadas, *pellets* fecales, de diversas morfologías y consistencias (Gowing y Silver, 1985; Urban-Rich et al., 1998; Turner, 2002; Tönnesson, 2005; Tiselius et al., 2012).

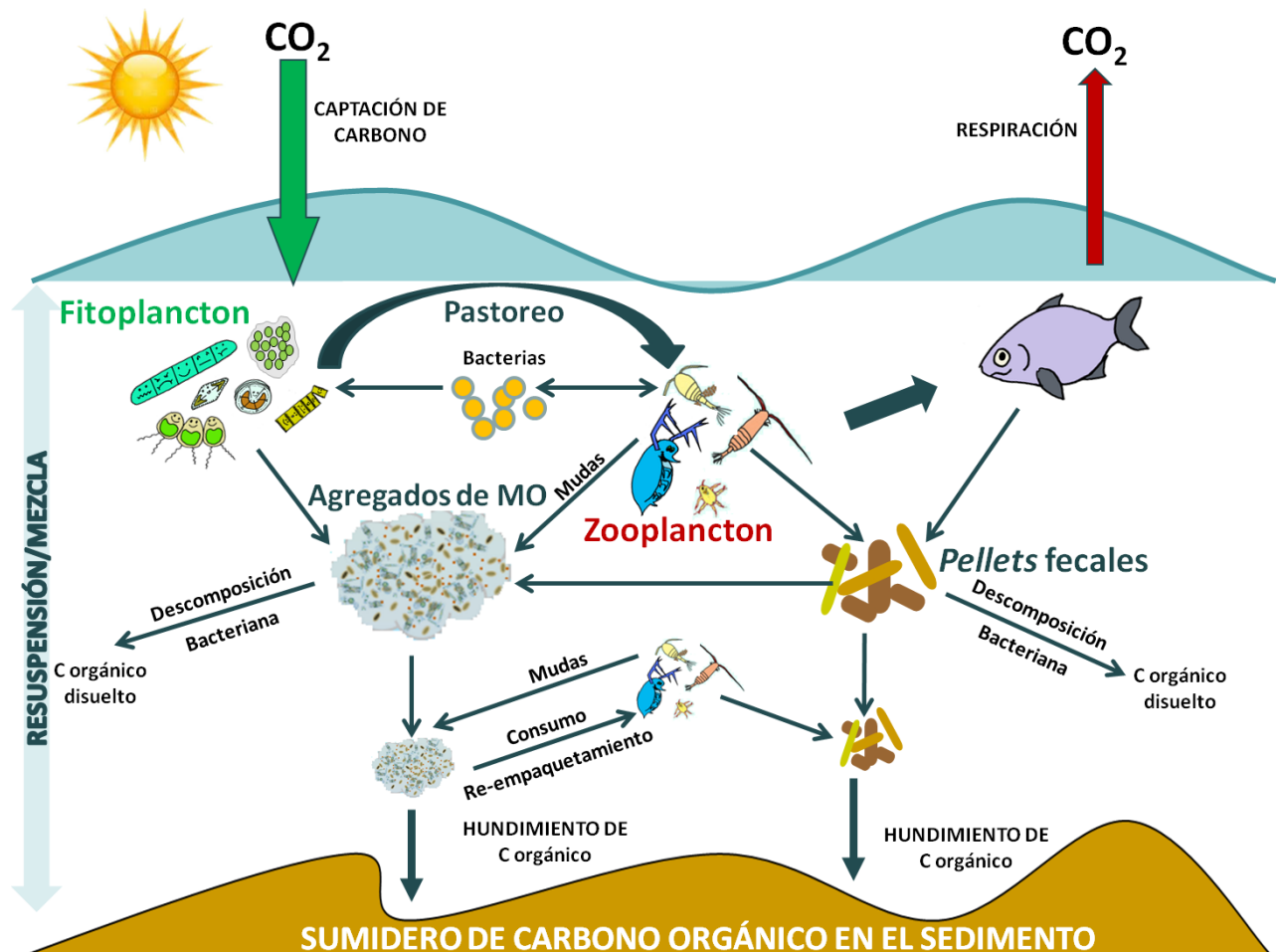


Figura 1. Diagrama simplificado de la contribución directa al flujo vertical de C por parte del zooplancton.

En sistemas marinos y continentales, gran parte de los *pellets* fecales son producidos por copépodos; estos encapsulan sus fecas dentro de una membrana peritrófica (compuesta por quitina y proteínas que libera el intestino), generando mayor integridad e incrementando la posibilidad de que estos *pellets* se hundan hacia las zonas profundas (Turner y Ferrante, 1979; Bathelt y Schelske, 1983; Wotton y Malmqvist, 2001; Richardson, 2008) (Fig. 2). A su vez, en ecosistemas límnicos, especies pertenecientes al grupo de los cladóceros incrementan las tasas de sedimentación transformando grandes cantidades de alimento (células pequeñas y con muy bajas tasas de sedimentación) en partículas más grandes, las cuales sedimentan más rápidamente, aumentando así los flujos de C hacia el sedimento (Kalff, 2002; Lavaniegos, 2007). Sin embargo, cladóceros como por ejemplo del género *Daphnia* suelen liberar fecas sueltas (Fig. 3), lo cual las hace más propensas a ser degradadas antes de llegar al sedimento (Turner y Ferrante, 1979; Wotton y Malmqvist, 2001). Estas fecas fragmentadas contribuyen al detritus suspendido (Smetacek, 1980) y vuelven a ser parte de la red trófica (Wassmann, 1998).

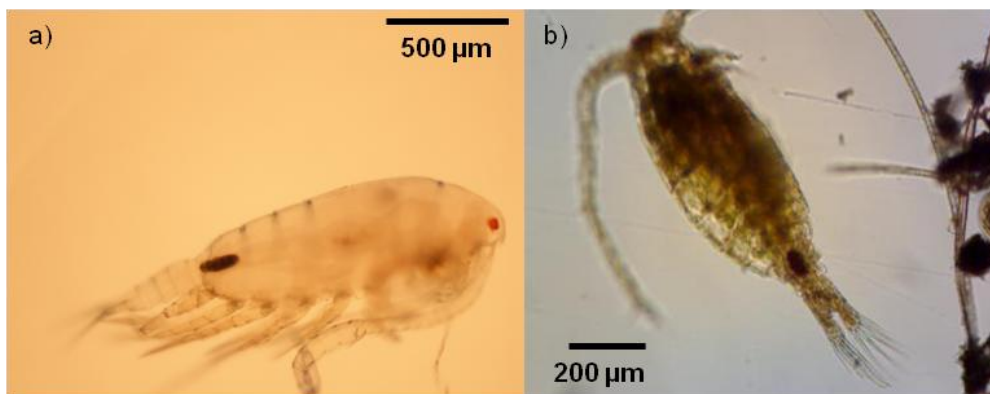


Figura 2. Copépodos calanoides liberando sus fecas encapsuladas: a) Copépodo macho Calanoide sp. y b) Copepodito de *Notodiptomus incompositus*. Foto a): cortesía Fabre, A.

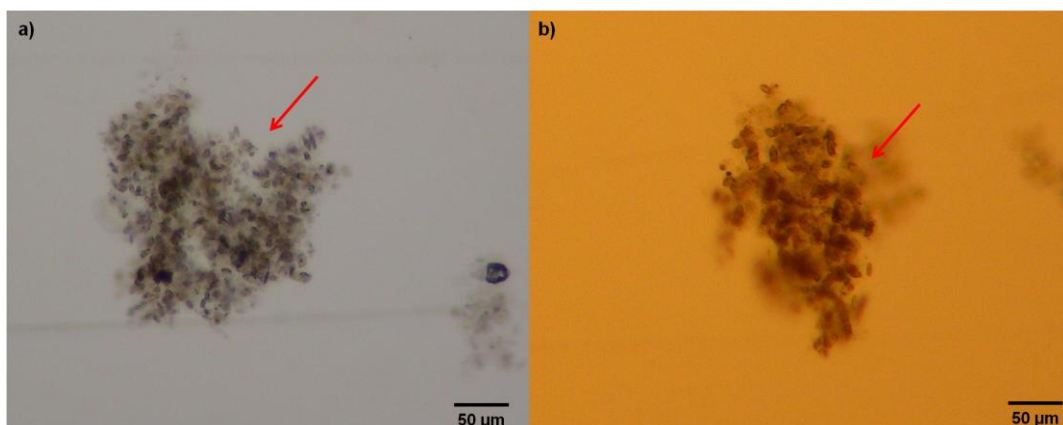


Figura 3. Micrografías de fecas sueltas de cladóceros (indicadas por la flecha roja) correspondientes a: a) *Ceriodaphnia dubia* y b) *Daphnia pulex*. Imágenes tomadas a partir de experimentos realizados en la Sección de Limnología, Facultad de Ciencias, UdelaR.

Varios estudios han reportado la importancia de los *pellets* fecales como componentes que llegan al sedimento en el océano profundo (Bruly y Silver, 1981; Dilling y Alldredge, 1993; Turner, 2002; Eskinazi-Sant'Anna, 2006; Poulsen y Kiørboe, 2006; Stukel et al., 2013; Cavan et al., 2015; Stamieszkin et al., 2015). Si bien no son numerosos, también existen reportes de ambientes someros y ecosistemas acuáticos continentales donde se ha evaluado el papel del zooplancton en la sedimentación de elementos particulados (Ansell, 1974; Seki et al., 1974; Ferrante y Parker, 1977; Turner y Ferrante, 1979; Turner, 2002; Lavaniegos, 2007). Estos trabajos demostraron que cambios en la estructura comunitaria en el zooplancton resultan en alteraciones de los procesos de sedimentación, principalmente debido a las diferencias de biomasa, sexo y estados de desarrollo intra e inter-específicas (Turner y Ferrante, 1979; Verity, 1985; Ikeda et al., 2001). Sin embargo, la comprensión de la contribución del plancton a partir de su papel en las interacciones tróficas, y en la exportación y secuestro de C hacia los sedimentos de los ecosistemas acuáticos es incompleta (Elser et al., 1995; Turner, 2002; Lavaniegos, 2007). Esto genera incertidumbre a la hora de evaluar y modelar el comportamiento de la bomba biológica de C en un escenario de cambio global, especialmente en ecosistemas continentales.

Ecosistemas continentales

Los ecosistemas continentales, aunque representan una pequeña porción de las reservas de agua del planeta, son de gran importancia para la biodiversidad y desempeñan varias funciones como provisión de agua potable, espacios naturales y de recreación (Moss, 1998).

Lagos subtropicales

Actualmente la información acerca de los sistemas acuáticos proviene en su mayoría de trabajos realizados en el hemisferio norte (Crisman y Streever, 1996; Roldán y Ramírez, 2008). En regiones subtropicales el interés científico hacia estos ecosistemas ha sido marginal, principalmente sobre pequeños lagos naturales, ríos y humedales. Sin embargo, son varias las investigaciones realizadas en los últimos años que contribuyen a revertir la situación (Chalar et al., 2002; Meerhoff et al., 2007; Danger et al., 2009; Kruk et al., 2009). A pesar de ello, rara vez los ecosistemas subtropicales son considerados como potenciales componentes importantes del ciclo del carbono ya sea a escalas globales o regionales (Cole et al., 2007).

Los lagos subtropicales presentan una mayor complejidad y diversidad de los componentes de las tramas tróficas en comparación con los templados, lo que resulta en un mayor número de

interacciones biológicas (Meerhoff, 2006). Estas características les confieren un alto valor ecológico y ambiental, a la vez que dificultan la extrapolación de resultados de zonas templadas (Jeppesen et al., 2005). El zooplancton de lagos subtropicales, principalmente cladóceros y copépodos, ha recibido importante atención en las últimas décadas (Crisman y Streever, 1996; Meerhoff et al., 2007; Lacerot et al., 2013). Se han encontrado diferencias importantes entre las comunidades de zooplancton de zonas templadas y subtropicales. En regiones templadas son comunes los cladóceros de gran tamaño como *Daphnia* sp., mientras que en las regiones subtropicales dominan pequeños cladóceros (ej: *Ceriodaphnia* sp., *Moina* sp.), rotíferos y copépodos (Gillooly y Dodson, 2000; Jeppesen et al., 2005; Sarma et al., 2005). Entre las forzantes de dicho patrón, la comunidad de peces aparece como uno de los más importantes (George y Harris, 1985; Meerhoff et al., 2007; Lacerot et al., 2010).

Lagos en Uruguay

En Uruguay, en las dos últimas décadas existe un creciente interés por el conocimiento de la ecología de lagos y específicamente de los someros (ej. Kruk, 2001; Kruk y De León, 2002; Mazzeo et al., 2003; Rodríguez-Gallego et al., 2004; Vidal y Kruk, 2008; Kruk et al., 2009; Fabre et al., 2010).

Los lagos profundos presentan condiciones ambientales en el ambiente pelágico claramente distinguibles de aquellas presentes en lagos someros (Scheffer, 1998). En nuestro país, principalmente en la Ciudad de la Costa (Departamento de Canelones), se encuentran varios lagos artificiales relativamente profundos. Estos lagos son producto de la extracción de arena (Sommaruga, 1987; Fabián y Cruz-Pizarro, 1997; Píriz, 2007; Vidal y Kruk, 2008; Fabre et al., 2010) y como resultado de procesos de urbanización reciente y poco planificados algunos han quedado inmersos en una matriz urbana con viviendas sobre los márgenes con un uso principalmente recreativo y receptor de efluentes (Somma, 2014). Son lagos que se han comenzado a estudiar hace varios años, pero mayoritariamente poniendo el foco de estudio en el fitoplancton, siendo escasa la información sobre la estructura de la comunidad zooplanctónica (Fabián y Cruz-Pizarro, 1997). Son importantes sistemas para ser estudiados, ya que no existen en nuestro país lagos profundos naturales de estas características, presentan eventos de estratificación y generalmente se encuentran en estado eutrófico.

Esta tesis analiza por primera vez el papel del zooplancton límnic sobre los flujos verticales de C en sistemas lénticos de Uruguay. Para ello se realizó un estudio de campo centrado en la

medición de tasas de sedimentación de materia orgánica bajo diferentes formas en varios lagos de la costa sur este de nuestro país.

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Hipótesis

En los lagos el zooplancton contribuye en un alto porcentaje al flujo vertical de C. La diversidad de formas de alimentación y rangos de partículas ingeribles por diferentes grupos zooplanctónicos implica que la capacidad de procesar y exportar materia orgánica por parte del zooplancton sea función de la estructura de la comunidad. La temperatura a través de las tasas metabólicas de la comunidad zooplanctónica también tiene un efecto modular de los flujos verticales de C.

De acuerdo con la hipótesis se predice, primero que habrá una relación positiva entre los flujos de C y la abundancia, biomasa y tamaño individual medio del zooplancton. Segundo se predice que lagos con fitoplancton con rangos de tamaño ingeribles y palatables para el mesozooplancton, es decir fitoplancton con un diámetro $> 10 \mu\text{m}$ y $\leq 60 \mu\text{m}$, tendrán mayor flujo de *pellets*. Tercero se predice que lagos con zooplancton de mayor tamaño tendrán flujos verticales de C más altos. Cuarto se predice una relación positiva entre biomasa de copépodos y flujos verticales de C. Por último se predice que se verificará una relación positiva entre la temperatura y los flujos verticales de C.

Objetivos

General

El objetivo general de esta tesis es evaluar el papel del zooplancton en los flujos verticales de C orgánico en lagos relativamente profundos de similar origen, tamaño de cuenca y estado trófico del sureste de Uruguay (Departamento de Canelones) y explorar la potencialidad de estos lagos como sumideros de este elemento.

Específicos

1. Caracterizar una serie de lagos seleccionados en cuanto a las variables ambientales físicas y biológicas y la estructura de su comunidad zooplanctónica.

2. Cuantificar los flujos verticales de C orgánico de los lagos estudiados y evaluar el efecto de la estructura comunitaria del zooplancton y las variables ambientales en dichos flujos.

METODOLOGÍA Y ÁREA DE ESTUDIO

Área de estudio

Se estudiaron 7 lagos ubicados en el Departamento de Canelones, Uruguay, cercanos a la costa atlántica (Fig. 4). El área de estudio está formada por depósitos arenosos y arenos arcillosos del holoceno (Spoturno et al., 2004) y se caracteriza por ser una zona de urbanización reciente y con fuerte crecimiento poblacional.

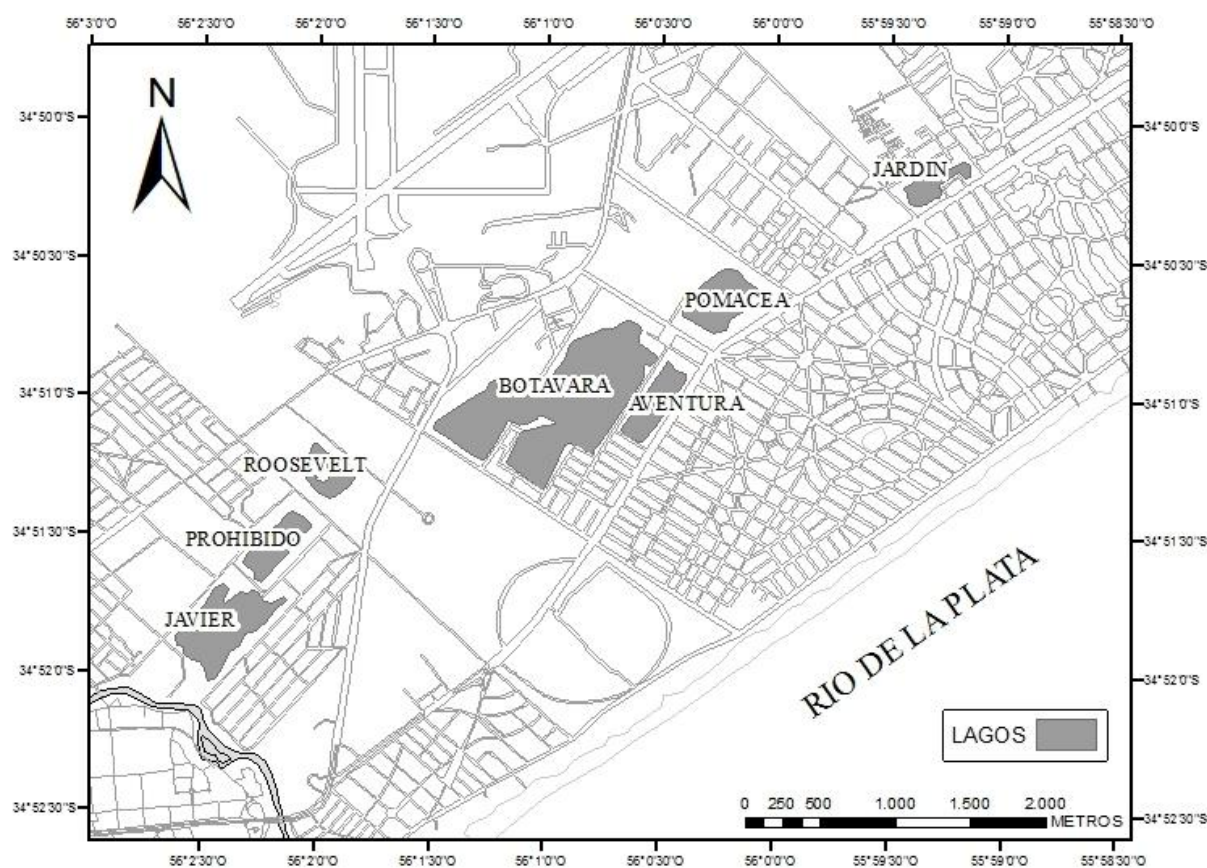


Figura 4. Ubicación de los lagos estudiados en el Departamento de Canelones, Uruguay. Mapa realizado por S. Haakonsson.

Todos los lagos son artificiales, originados por la remoción de arena para construcción. Los lagos estudiados se seleccionaron de manera de tener en general una profundidad máxima ≥ 5.0 m y la presencia *a priori* de comunidades zooplanctónicas y fitoplanctónicas diferentes (ej. biomasa, riqueza) (Tabla II). Cada lago fue georreferenciado y se estimaron el área (A) y el perímetro (Per) utilizando imágenes satelitales Google Earth empleando la grilla UTM-

WGS84 que se digitalizó con ArcMap 10.0 (ESRI). A partir del perímetro y el área se calculó el desarrollo de la línea de costa (DLC).

Tabla II. Profundidad máxima ($Z_{\text{máx}}$), coordenadas, número de muestreos realizados en verano (V) e invierno (I) y año de muestreo en los lagos seleccionados para este estudio.

Lago	$Z_{\text{máx}}$ (m)	Coordenadas		Nº	Año
		S	W		
Aventura	11.0	34°51'00"	56°00'32"	2V/2I	2013
Botavara	11.5	34°50'57"	56°00'49"	4V/8I	2012/2013
Jardín	8.0	34°50'13"	55°59'21"	2V/4I	2012/2013
Javier	11.0	34°51'49"	56°02'26"	2V/2I	2013
Pomacea	9.0	34°50'37"	56°00'14"	2V/4I	2012/2013
Prohibido	7.0	34°51'31"	56°02'11"	2V/4I	2012/2013
Roosevelt	5.0	34°51'17"	56°01'55"	2V/2I	2013

Muestreo, colocación de trampas de sedimentación y mediciones *in situ*

El trabajo de campo se centró en la medición de variables bióticas (comunidad de zooplancton, fitoplancton y concentración de clorofila *a* (Clo *a*)), abióticas (profundidad (Z), temperatura (T), oxígeno disuelto (OD), conductividad (K), pH, penetración de la luz fotosintéticamente activa (PAR), materia orgánica particulada (MOP) y seston), flujos verticales de C orgánico bajo forma de *pellets* fecales de zooplancton como material derivado directamente del fitoplancton y como flujo total. Mediante esta aproximación se caracterizaron los flujos verticales de C y la contribución de los *pellets* a dicho flujo, y se evaluó como la estructura comunitaria del zooplancton se relaciona con las tasas de producción y sedimentación de *pellets*. Se realizaron 42 muestreos (Tabla II). Todos los lagos fueron muestreados en su zona de profundidad máxima ($Z_{\text{máx}}$) durante dos días consecutivos (día 1 y día 2) en dos estaciones del año (verano e invierno) durante los años 2012 y 2013. Dentro de una misma estación del año los lagos se muestrearon en diferentes fechas. El lago Botavara fue muestreado en todas las campañas y se utiliza como referencia. Para el resto de los lagos se logró tener al menos un muestreo correspondiente a verano e invierno (Tabla II). En cada lago se colocaron 2 trampas de sedimento (réplicas) de 5 cm de diámetro y 40 cm de largo (día 1) (Fig. 5), las que fueron recuperadas 24 h más tarde (día 2). Cada trampa fue previamente llenada con agua MiliRo a una temperatura de 4 °C. Al ser retiradas (día 2) el contenido de la trampas fue homogeneizado y se tomaron muestras para estimación de C orgánico en forma de *pellets* (50 mL), concentración de pigmentos *in vivo* (Clo *a* y ficocianina (Fico) como unidades de fluorescencia relativa (UFR)) con fluorómetro de campo (Turner *Aquafluor*), Clo *a* por extracción (50 mL) y MOP y seston (250-300 mL). Las muestras para

determinación de *pellets* fueron fijadas inmediatamente con solución Lugol 4%. Las muestras para Clo *a* por extracción, MOP y seston fueron llevadas en bruto y procesadas en el laboratorio. La T (°C) del aire y la velocidad del viento (Vel) (km h⁻¹) se determinaron promediando los datos meteorológicos diarios para la zona (Tutiempo Network, S.L., <http://www.tutiempo.net/>).

In situ se determinó Z (Ecosonda, Garmin *Echo 100*) y se registraron perfiles de T, OD, K y pH (sensor Horiba U-50) cada 50 cm. A partir de los perfiles se determinó la profundidad de la zona de mezcla (Zme). También se obtuvo un perfil de la PAR (LiCor Li-250/2π) para determinar su coeficiente de extinción (Kd) y la profundidad de la zona eufótica (1 % de la luz subsuperficial, Zeu). Se extrajeron muestras de agua subsuperficial y de fondo con botellas Hydrobios de 5 L de donde se extrajeron muestras para cuantificación de pigmentos *in vivo* (según descrito más arriba) y para los posteriores análisis de Clo *a* por extracción, MOP, seston, fitoplancton y concentración de *pellets* en agua. Todas las muestras fueron mantenidas a 4°C hasta su procesamiento.

Para el análisis cuantitativo de la comunidad de zooplancton se obtuvieron muestras por triplicado utilizando red cónica con tamaño de poro de 68 μm. Se realizó un arrastre vertical desde la profundidad de colocación de la trampa hasta la superficie. El volumen (V, m³) de agua filtrado por la red se obtuvo con la fórmula:

$$V = \pi r^2 d$$

donde r es el radio de la boca de la red (m) y d la distancia de arrastre (m). Las muestras fueron fijadas con solución Lugol 4% y mantenidas en oscuridad hasta el momento del análisis.

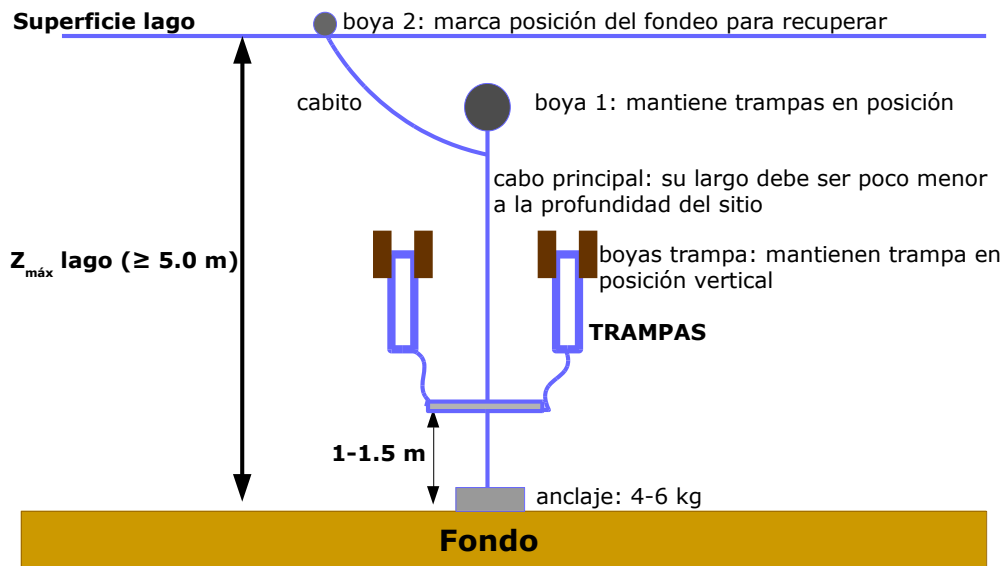


Figura 5. Esquema mostrando la forma de colocación de las trampas de sedimentación.

Análisis Físico-Químicos

Las muestras de agua y trampas para determinar la MOP (mg L^{-1}) y seston (mg L^{-1}) fueron filtradas a través de filtros Whatman GF/F (tamaño de poro nominal ca. $0.7 \mu\text{m}$) prequemados a $500 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 30 min y prepesados con precisión de 10^{-4} g. Luego de filtradas las muestras, cada filtro fue secado en estufa a $50\text{-}60 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 24 h y pesado para obtener la concentración de seston, por último se quemó el filtro a $475\text{-}500 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 15 min y se pesó nuevamente para así estimar la concentración de MOP (Arocena y Conde, 1999).

Análisis de las comunidades biológicas

Comunidad zooplanctónica

Los conteos de zooplancton se efectuaron en alícuotas según Paggi y José de Paggi, (1974). Dependiendo de la densidad de organismos, cada muestra de zooplancton fue llevada a 50, 100 o 200 mL en un recipiente graduado. Luego de homogeneizar se retiró una alícuota de 5 mL con una pipeta automática y fue contada en cámaras Sedgewick-Rafter de 2 y 5 mL a 100 X. Se cuantificaron al menos un total de 50 organismos de la especie más abundante de cada grupo por muestra. En cada muestra se midieron hasta 30 individuos de las especies más abundantes utilizando microscopio óptico (Olympus BX 40) a 40 X y 100 X. La abundancia se expresó como ind L^{-1} y las especies se agruparon en grandes grupos taxonómicos (copépodos, cladóceros y rotíferos). La biomasa de cada especie de microcrustáceos fue estimada según ecuaciones específicas para cada grupo considerado, y se expresó en μg peso seco L^{-1} ($\mu\text{gPS L}^{-1}$). La biomasa de los rotíferos se calculó mediante fórmulas de biovolumen

propuestas por Ruttner-Kolisko, (1977) y para los microcrustáceos (copépodos y cladóceros) se utilizaron ecuaciones de regresión largo-peso publicadas (Bottrell et al., 1976; McCauley, 1984). Para estimar el tamaño individual en la comunidad, el tamaño medio de cada especie fue ponderado en función de su abundancia (Beamud et al., 2015). Se identificó cada individuo hasta el mayor nivel taxonómico posible y se tomaron fotos de los organismos encontrados.

Comunidad fitoplanctónica

Se calculó el cociente (Fico/Clo *a*) como estimador de la importancia relativa de cianobacterias. Para determinar la concentración de Clo *a* (mg L⁻¹) por extracción en las muestras de agua y de trampas se filtraron volúmenes apropiados de muestra por filtros Whatman GF/F (tamaño de poro nominal ca. 0.7 µm) que se conservaron a -20 °C por no más de 2 semanas. El pigmento se extrajo con etanol 95% durante 24 h en oscuridad a 4 °C (Jespersen y Christoffersen, 1987). La fluorescencia del extracto se midió en un espectrofotómetro (Thermo Scientific Genesys 10s UV-Vis) y la concentración de Clo *a* y feopigmentos se estimó según Arocena y Conde (1999).

Las muestras de fitoplancton fueron contadas y medidas en microscopio óptico de acuerdo al método de Utermöhl (1958) utilizando cámaras de sedimentación. Se identificaron los organismos a nivel de género y hasta nivel específico en los casos que fue posible. En total se midieron por muestra aproximadamente 30 organismos de cada especie y se contó hasta llegar a los 100 individuos de la especie más frecuente (Lund et al., 1958). Se calculó la abundancia expresada en org mL⁻¹. El biovolumen de los principales grupos taxonómicos de fitoplancton (Cianobacterias, Clorofitas, Diatomeas y Dinoflagelados) se estimó como el volumen de cada grupo multiplicado por su abundancia y se expresó en mm³ L⁻¹. El volumen de cada grupo se consideró como el promedio del volumen de los organismos medidos de cada muestra.

Análisis de pellets fecales

Para el análisis de *pellets* fecales en agua y trampas, las muestras fueron filtradas por malla de 20 µm. y luego colocadas en cámaras Sedgewick-Rafter de 5 mL. En cada muestra se contó el total de *pellets* producidos por el grupo de los copépodos y se midieron (largo, diámetro) hasta 30 de ellos bajo microscopio óptico Olympus BX a 40 X y 100 X, y fueron clasificados de acuerdo a su forma, color, tamaño (ancho y largo) y volumen. El volumen de los *pellets* se calculó asumiendo una forma cilíndrica (Urban-Rich et al., 1998). Para la conversión del

volumen de los *pellets* (x) a C (y) se utilizó la ecuación volumétrica $y = 3.66x + 3.05$ (Urban-Rich et al., 1998). Se tomaron fotos de los *pellets* encontrados.

Velocidades de sedimentación y flujos verticales de C

A partir de los resultados obtenidos en los análisis de MOP, seston, pigmentos y *pellets* fecales se obtuvieron las velocidades de sedimentación y flujos correspondientes a cada componente (Kalff, 2002). Las velocidades de sedimentación y los flujos verticales de C fueron expresados en m d^{-1} y $\text{mgC m}^2 \text{d}^{-1}$, respectivamente. Se utilizaron factores estándar para conversión a C de pigmentos (cociente Clo a/C ca. 50) (Montagnes et al., 1994), MOP y seston (40% del total de cada variable corresponde a C orgánico) (Schlensinger y Melack, 1981).

Análisis de datos

El análisis de la estructura de la comunidad de zooplancton se abordó mediante diferentes aproximaciones. Se realizó una clasificación de los taxa del zooplancton contemplando aspectos taxonómicos y funcionales (ejemplo, hábitos alimenticios) de los organismos. Se analizó la contribución de cada grupo taxonómico considerado en este estudio (copépodos, cladóceros y rotíferos) a la abundancia y biomasa total del zooplancton. Se realizaron histogramas para analizar la distribución de los datos que determinan la estructura de la comunidad (abundancia, tamaño, biomasa y riqueza específica (S)). A su vez a través de la bibliografía se analizó el potencial aporte de cada grupo a los flujos verticales de C (Turner, 2002; Lavaniegos, 2007). A partir de esta revisión se decidió, en el caso de los cladóceros, analizar por separado a las especies pertenecientes al género *Daphnia* por su gran capacidad filtradora respecto a las demás especies encontradas (Lampert, 1987; Lampert y Sommers, 2007). Por otro lado se decidió separar a los copépodos en dos órdenes, Calanoida y Cyclopoida, ya que presentan diferencia marcadas en sus hábitos alimenticios (Sommer, 1989). Los copépodos se caracterizan por ser selectivos, los calanoides tiene hábitos herbívoros-omnívoros (Kalff, 2002), sin embargo los ciclopoideos son predominantemente carnívoros (DeMott, 1986; Knisely y Geller, 1986; Sommer, 1989). Los nauplios (fase larval de los copépodos), fueron analizados separadamente de los copépodos por presentar aspectos funcionales diferenciales en comparación a sus fases juvenil y adulta (Sommer et al., 2000; Kalff, 2002; Tönnesson, 2005). Para analizar la relación entre las variables ambientales y la estructura de la comunidad zooplanctónica se organizaron los datos en dos matrices. Una

matriz incluyó los datos de las especies de zooplancton (abundancia, tamaño, biomasa y riqueza específica) para cada lago. Por otro lado se realizó una matriz “ambiental”, donde se ingresaron las variables físico-químicas y el fitoplancton. Separadamente, se relacionaron los flujos verticales de C y velocidades de sedimentación con la comunidad zooplanctónica organizando una tercera matriz con dichos datos. Se realizaron análisis de correlación no paramétrica (Spearman r_s) para determinar relaciones entre variables. Las variables se consideraron significativamente correlacionadas con nivel $p \leq 0.05$. A su vez se exploraron los datos de los diferentes grupos de la comunidad zooplanctónica y flujos de C entre verano e invierno mediante gráficos de cajas, y se evaluaron diferencias significativas entre estaciones del año con prueba Kruskal-Wallis. Para analizar el efecto de la estructura zooplanctónica sobre los flujos verticales de C se realizaron modelos de regresiones múltiples. Para cada modelo las mejores variables independientes fueron seleccionadas mediante *forward selection*. Los análisis mencionados anteriormente se llevaron a cabo con el programa estadístico Statistica versión 6.0 (2001).

Se realizaron análisis de ordenación, primeramente explorando mediante DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) el largo del gradiente para determinar qué método utilizar, unimodal (largo del gradiente ≥ 4) o lineal (largo del gradiente ≤ 3) (Leps y Smilauer, 1999). A partir de este análisis se seleccionaron modelos lineales. Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para caracterizar los lagos estudiados en función de las variables ambientales: T, OD, Kd, Zeu, Zeu/Zme, pH, K, MOP, seston, Clo *a*, viento, variables morfométricas: A, DLC y el biovolumen de los principales grupos fitoplanctónicos analizados (BV). Se realizó un segundo ACP para analizar la distribución en función del tamaño de los diferentes grupos zooplanctónicos en los lagos entre el verano y el invierno. Para este análisis el tamaño fue transformado con $\log_{10}(x + 1)$. Al mismo tiempo mediante análisis de redundancia (RDA, *Redundancy Analysis*), primero se estudió qué variables ambientales explicaron mejor la variabilidad de la biomasa del zooplancton. Segundo, a través de la "partición de varianza" se evaluó la contribución relativa de las variables ambientales y la estructura de la comunidad zooplanctónica sobre los flujos de C. Para este último se realizaron dos análisis parciales donde las variables ambientales y el fitoplancton fueron usadas como variables explicatorias y la estructura de la comunidad zooplanctónica como co-variable y viceversa. Todas las variables fueron transformadas con $\log_{10}(x + 1)$. La selección de las variables explicativas se realizó a través del método *forward selection* y el modelo fue testeado con el test de permutación de Monte Carlo. Para evitar multicolinealidad entre las

variables seleccionadas se eliminaron los valores con factores de inflación (VIFs) mayores a 20 (Peeters, 2001). Todos los análisis de ordenación fueron realizados con el programa CANOCO 4.5 (ter Braak y Smilauer, 1998).

RESULTADOS

Caracterización de los lagos

El área de los lagos varió en un factor de ca. 20 con valores entre $35.0 \times 10^3 \text{ m}^2$ (Roosevelt) y $739.0 \times 10^3 \text{ m}^2$ (Botavara), y estuvo positivamente correlacionada con el perímetro ($r_s = 0.87$, $p < 0.05$). La mayoría de los lagos superaron los 7.0 m de profundidad, siendo el Roosevelt el que presentó menor profundidad y Botavara el más profundo (Tabla II). El DLC fue mayor a 1 en casi todos los casos, indicando que la forma de los lagos se aleja de la circular, excepto el lago Pomacea que tuvo un DLC muy cercano a 1. En general la forma de los lagos fue aproximadamente rectangular, no dendrítica.

El ACP realizado no estaría indicando que ninguna de las variables ambientales analizadas entre los días 1 y 2 de muestreo presentó grandes diferencias (Fig. 12 a y b), excepto en los lagos Pomacea, Jardín y Roosevelt que presentaron leves diferencias en sus perfiles de temperatura entre ambos días (Fig. 6 d, e y f). Por otra parte, las medidas de las variables ambientales correspondientes al lago Botavara, entre muestreos dentro de una misma estación del año, presentaron baja variabilidad (Tabla III).

En los muestreos de invierno todos los lagos se encontraron mezclados excepto Pomacea que presentó estratificación en invierno del 2012 (Fig. 6 d). En los muestreos de verano, los lagos estratificados fueron Botavara, Jardín, Pomacea, Javier y Roosevelt (Fig. 6 b, c, d y e). Estos tres últimos presentaron estratificación uno de los dos días muestreados.

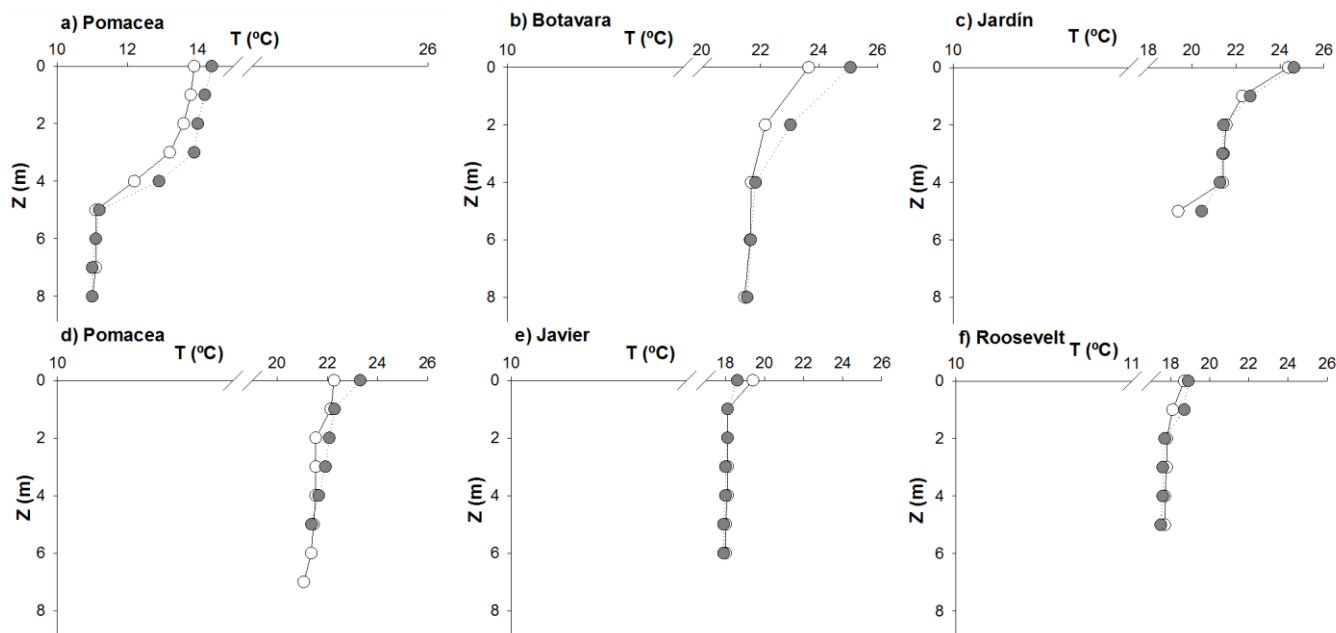


Figura 6. Perfil de temperatura (T) en función de la profundidad (Z) del los lagos que presentaron estratificación: a) Pomacea durante el muestreo de invierno del 2012 y b) Botavara, c) Jardín, d) Pomacea, e) Javier y f) Roosevelt durante los muestreos de verano del 2013. Los círculos blancos y grises corresponden a los días 1 y 2 respectivamente.

La temperatura varió entre 9.41 y 13.4 °C en invierno y entre 18.7 y 25.1 °C en verano. El sistema con mayor Kd fue Javier y el más claro Roosevelt (Tabla III). El OD fue muy variable entre ambas estaciones del año (Tabla III, Fig. 7).

Durante el verano el OD presentó valores mínimos (hipoxia $OD < 1 \text{ mg L}^{-1}$) cerca del fondo en los lagos Jardín y Pomacea, y máximos en el lago Prohibido (Tabla III, Fig. 7 a). En invierno los valores mínimos de OD (ca. 5 mg L^{-1} , normoxia) se registraron en el lago Pomacea en fondo y los máximos (saturación) en los lagos Aventura, Jardín y Javier (Tabla III, Fig. 7 b). El OD se correlacionó positivamente con la velocidad media del viento ($r_s = 0.55$, $p < 0.01$), negativamente con la temperatura ($r_s = -0.42$, $p < 0.01$) y con Kd ($r_s = -0.33$, $p < 0.05$). La mayor relación Z_{eu}/Z_{me} se observó en los lagos Jardín durante el verano y Prohibido durante el invierno (Tabla III).

Tabla III. Media y rango de variación de los perfiles de las variables físico-químicas para cada lago estudiado en verano e invierno: temperatura (T), coeficiente de extinción de la luz (Kd), relación zona eufótica/zona de mezcla (Zeu/Zme) y oxígeno disuelto (OD).

Lago	T (°C)		Kd (m ⁻¹)		Zeu/Zme		OD (mg L ⁻¹)	
	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno
Aventura	18.6 (18.4-19.3)	10.4 (10.1-10.5)	1.47 (1.39-1.55)	1.23 (1.17-1.28)	0.29 (0.27-0.30)	0.38 (0.36-0.39)	8.83 (8.22-9.62)	13.7 (13.0-15.1)
Botavara	20.5 (18.5-25.1)	10.8 (9.54-13.6)	1.77 (1.68-1.82)	1.49 (0.88-1.98)	1.42 (0.29-2.57)	0.34 (0.21-0.66)	9.11 (6.2-12.8)	13.0 (11.0-15.5)
Jardín	21.9 (19.4-24.6)	11.7 (9.0-14.8)	1.52 (1.47-1.52)	1.76 (0.57-3.13)	3.79 (3.66-3.92)	0.55 (0.21-1.01)	5.84 (0.97-13.9)	12.9 (11.6-15.0)
Javier	18.2 (17.9-19.4)	10.2 (9.97-10.5)	4.14 (3.52-4.75)	3.31 (2.84-3.78)	0.78 (0.17-1.38)	0.20 (0.17-0.23)	7.84 (7.0-10.8)	13.0 (12.5-13.5)
Pomacea	21.9 (21.1-23.3)	11.1 (9.59-13.9)	1.80 (1.76-1.85)	1.80 (1.33-2.36)	1.43 (0.37-2.49)	0.66 (0.24-1.16)	2.22 (0.90-4.67)	8.66 (5.20-12.3)
Prohibido	22.1 (21.6-22.7)	9.34 (9.31-9.50)	2.50 (2.23-2.76)	0.57 (0.53-0.60)	0.31 (0.27-0.34)	1.36 (1.27-1.44)	11.8 (8.00-15.3)	13.2 (12.7-14.2)
Roosevelt	18.0 (17.5-18.9)	10.3 (9.92-10.7)	0.73 (0.58-0.88)	0.85 (0.75-0.96)	3.34 (1.44-5.23)	1.09 (0.96-1.23)	6.5 (5.0-8.91)	13.0 (12.3-13.4)

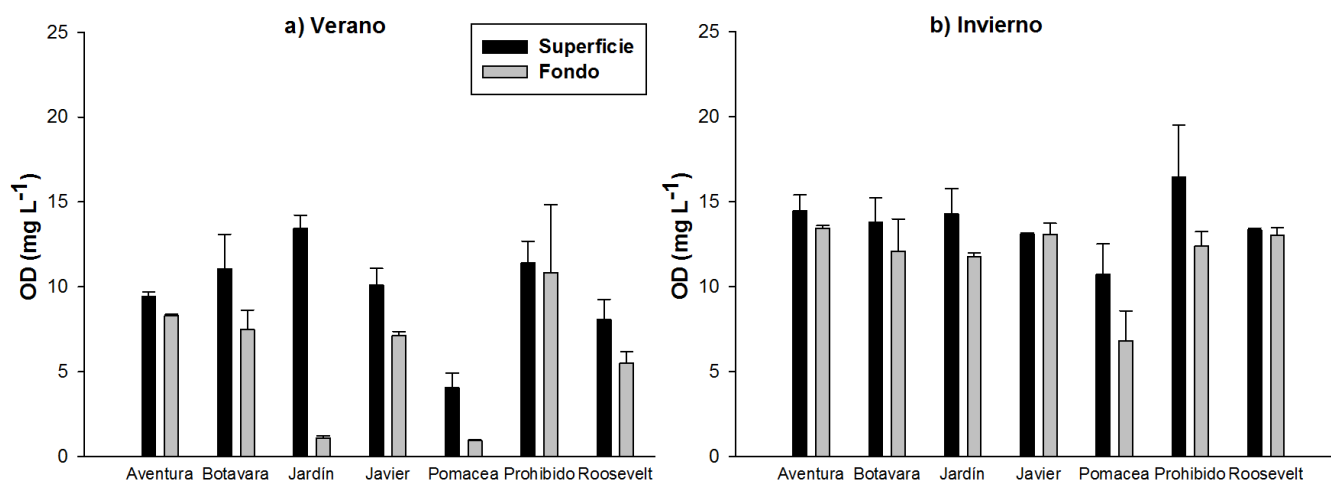


Figura 7. Concentración para cada lago de OD durante los muestreos de a) verano y b) invierno, las barras indican el promedio en superficie y fondo y las líneas el desvío estándar.

El Kd estuvo positivamente correlacionado con Clo *a* por extracción, concentración de seston y MOP ($r_s = 0.35, 0.45$ y 0.44 respectivamente, $p < 0.05$). Las variables ambientales más estables durante todos los muestreos fueron el pH y la conductividad, los valores de pH estuvieron en su mayoría dentro del rango alcalino (ver Anexo I).

La Clo *a* varió en un rango de 3.63-76.4 $\mu\text{g L}^{-1}$ en verano y 4.74-66.7 $\mu\text{g L}^{-1}$ en invierno. En todos los casos se encontraron valores muy similares de Clo *a* en superficie y fondo (Fig. 8). En base a la clasificación trófica de Salas y Martino (1990) y según los niveles de Clo *a* durante los muestreos de verano e invierno todos los lagos fueron clasificados como eutróficos, Jardín y Pomacea que fueron mesotróficos en invierno y el lago Javier que fue clasificado como hipereutrófico para ambas estaciones del año (Fig. 8).

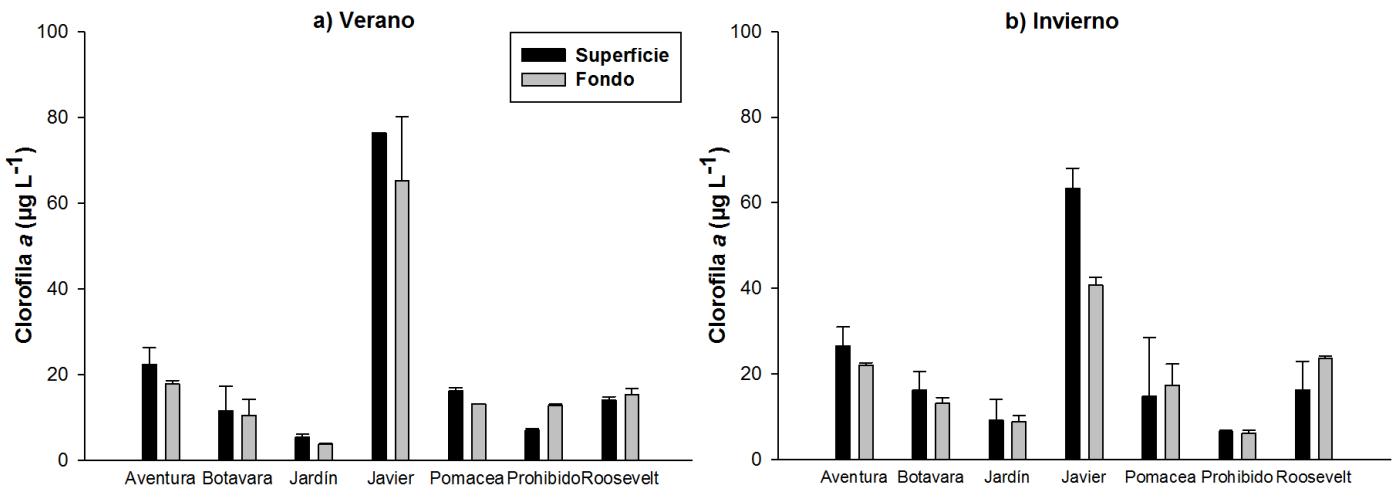


Figura 8. Concentración para cada lago de clorofila fitoplanctónica (Clo *a*) durante los muestreos de a) verano y b) invierno, las barras indican el promedio en superficie y fondo y las líneas el desvío estándar.

Las variables seston y MOP mostraron un patrón muy similar durante el verano e invierno (Fig. 9 y 10). La mayoría de los lagos presentaron en verano valores más altos de seston y MOP en comparación a los valores de invierno (Fig. 9 y 10). Aventura y Botavara tuvieron mayores valores de seston en invierno y Aventura mayores valores de MOP también en dicha época del año (Fig. 9 b y 10 b).

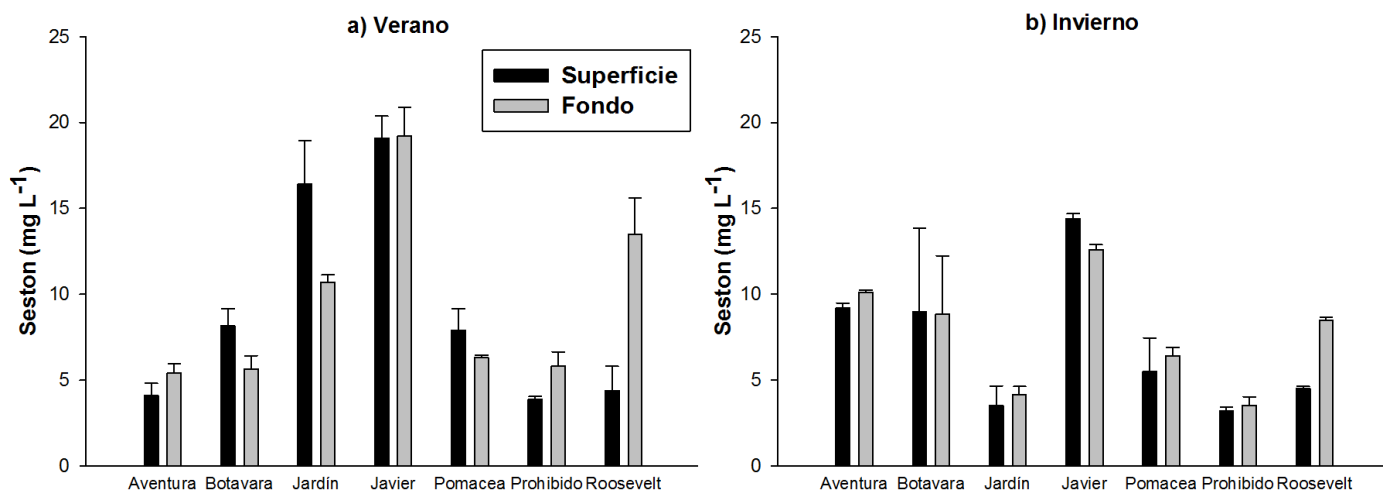


Figura 9. Valores de seston para cada lago durante los muestreos de a) verano y b) invierno, las barras indican el promedio en superficie y fondo y las líneas el desvío estándar.

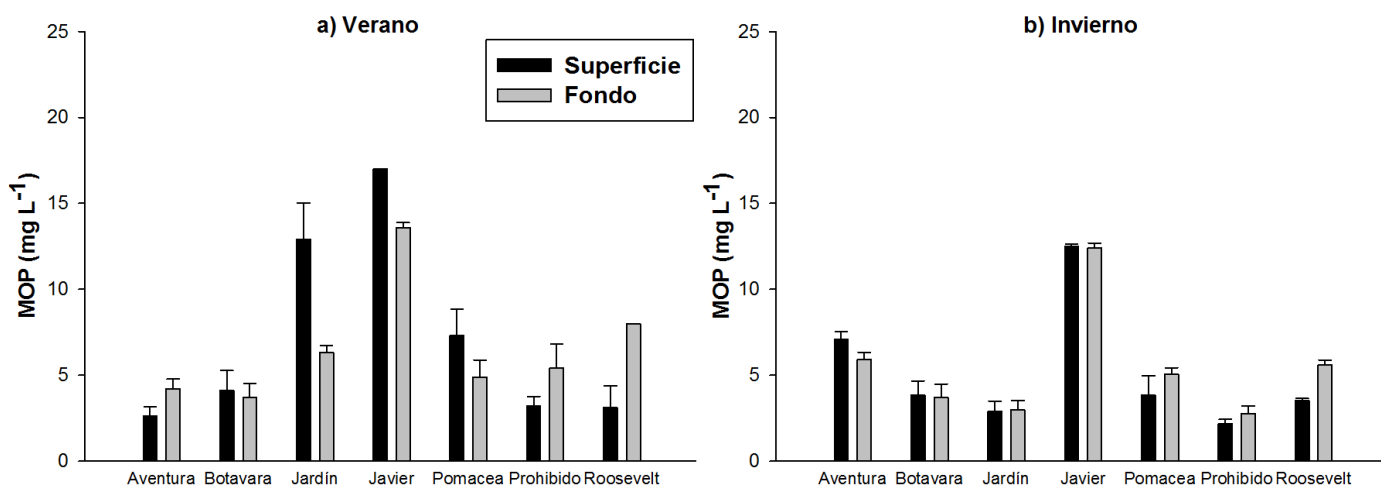


Figura 10. Valores de materia orgánica particulada (MOP) para cada lago durante los muestreos de a) verano y b) invierno, las barras indican el promedio en superficie y fondo y las líneas el desvío estándar.

Estructura de las comunidades fitoplanctónicas

Al igual que las variables ambientales, la comunidad fitoplanctónica no presentó grandes diferencias entre días sucesivos de muestreo pero si existió un amplio rango de variación entre lagos. El biovolumen total de fitoplancton tuvo un valor mínimo de $0.13 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ y un valor máximo de $88.5 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ correspondientes a los lagos Roosevelt y Javier, respectivamente, durante el verano. En invierno el biovolumen tuvo un mínimo de $0.18 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ y un valor máximo de $134 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ en el lago Roosevelt y Botavara, respectivamente.

Se observaron diferencias importantes entre lagos respecto a la estructura de las comunidades fitoplanctónicas y en cada lago respecto a la estación del año muestreada. Durante los muestreos de verano las cianobacterias fueron el grupo dominante en los lagos Aventura y Javier, las clorofitas en el lago Botavara, las diatomeas en el lago Jardín y los dinoflagelados en el lago Roosevelt (Fig. 11 a). Los lagos Pomacea y Prohibido no presentaron una dominancia clara para ninguno de los grupos taxonómicos (Fig. 11 a). Las especies de cianobacterias dominantes en los muestreos de verano fueron colonias pertenecientes al Complejo *Microcystis aeruginosa* (CMA) (Watanabe et al., 1996; Otsuka et al., 1999; Otsuka et al., 2000) en el lago Aventura y CMA y *Cylindrospermopsis raciborskii* en el lago Javier. En el lago Botavara dominó la clorofita unicelular *Pediastrum* spp., en el lago Jardín la diatomea *Aulacoseira* sp. y en el lago Roosevelt el dinoflagelado *Peridinium* sp. Durante los muestreos de invierno, las cianobacterias fueron dominantes en los lagos Jardín, Javier y Pomacea, las clorofitas en los lagos Aventura, Prohibido y Roosevelt y diatomeas filamentosas en el lago Botavara (Fig. 11 b). En los lagos Jardín, Javier y Pomacea las especies dominantes fueron del CMA. El lago Aventura estuvo codominado por clorofitas unicelulares de aproximadamente 4 µm de diámetro y *Staurastrum* sp., Prohibido estuvo codominado por las clorofitas *Pediastrum* sp. y *Oocystis* sp. y el lago Roosevelt por una clorofita no identificada. En el lago Javier estuvo presente junto con las cianobacterias dominantes la especie *Ceratium hirudinella* durante todos los muestreos realizados.

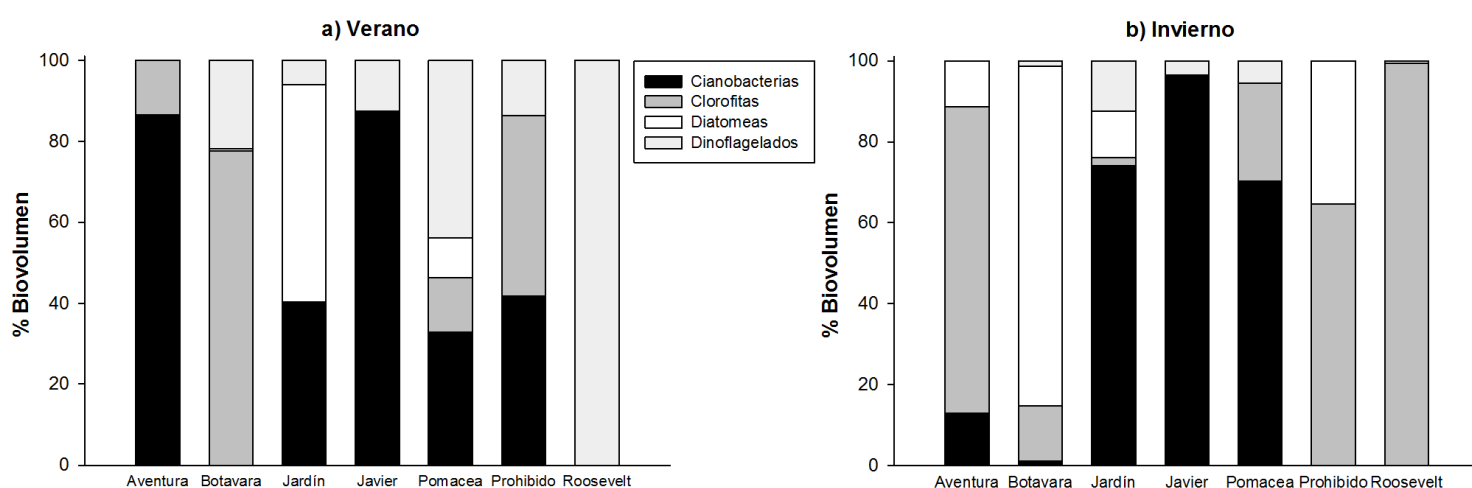


Figura 11. Biovolumen relativo de los principales grupos taxonómicos de fitoplancton presentes en cada lago durante los muestreos de a) verano ($n = 16$) y b) invierno ($n = 25$).

Variables ambientales y comunidad fitoplanctónica

El biovolumen fitoplanctónico total estuvo positivamente correlacionado con el K_d ($r_s = 0.53$, $p < 0.05$) y con la clorofila a ($r_s = 0.57$, $p < 0.01$). A su vez el biovolumen de cianobacterias,

clorofitas y dinoflagelados estuvieron correlacionados positivamente con la clorofila *a* ($r_s = 0.44, 0.34$ y 0.54 respectivamente, $p < 0.05$). El biovolumen total, de cianobacterias y de dinoflagelados se correlacionó negativamente con la profundidad de la zona eufótica ($r_s = -0.52, -0.65$ y -0.35 respectivamente, $p \ll 0.01$). A su vez el biovolumen de cianobacterias estuvo negativamente correlacionado con la concentración de oxígeno disuelto ($r_s = -0.35$, $p < 0.05$).

La organización de los lagos en función de las variables ambientales y fitoplancton en el ACP varió en función de la estación del año muestreada. La varianza explicada por los dos primeros ejes fue de 74.3 % para los muestreos de verano y de 73.1 % para los de invierno (Fig. 12). Según el análisis, durante los muestreos de verano, Botavara se caracterizó por presentar alto biovolumen de clorofitas, baja concentración de MOP, seston, Clo *a* y valores medios de transparencia de agua. Los lagos Javier y Aventura mostraron un mayor biovolumen de cianobacterias, altas concentraciones de Clo *a*, MOP y valores bajos de transparencia. El lago Roosevelt fue el lago más pequeño, con una mayor transparencia del agua y con poca concentración de fitoplancton (Fig. 12 a). El ACP perteneciente a los muestreos de invierno mostró diferencias en la organización de los lagos respecto al de verano (Fig. 12 b). El lago Botavara durante los muestreos del 2013 presentó mayor biovolumen de diatomeas y clorofitas, sin embargo durante el 2012 presentó valores intermedios.

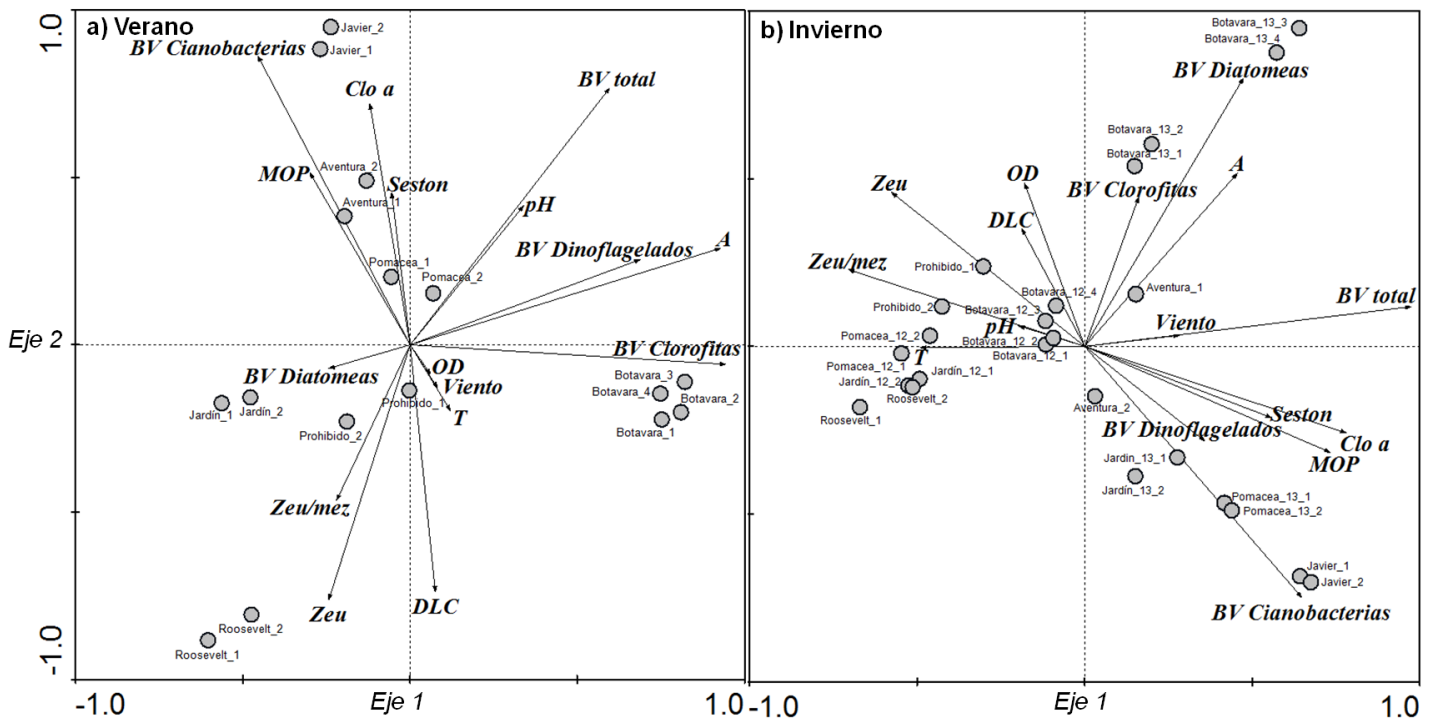


Figura 12. Diagrama del análisis de componentes principales (ACP) para a) verano y b) invierno. Los lagos están representados por círculos grises y las variables ambientales seleccionadas por flechas. Los códigos de las variables se corresponden con los detallados anteriormente en el texto. Las abreviaturas para los lagos son los siguientes: 12 (año 2012), 13 (año 2013), 1 y 3 (día 1), 2 y 4 (día 2).

Estructura de las comunidades zooplanctónicas

Se identificaron un total de 61 especies de zooplancton donde 34 pertenecieron al Phylum Rotifera, 23 al Suborden Cladocera y 4 a la Subclase Copepoda (Fig. 13). Los géneros más representativos de los rotíferos fueron *Polyarthra*, *Hexarthra*, *Conochilus* y *Keratella*. Los géneros más dominantes entre los cladóceros fueron *Bosmina*, *Ceriodaphnia* y *Daphnia*; los copépodos estuvieron representados en todos los lagos por el género *Notodiaptomus* (ver Anexo II). En invierno *Daphnia* sp. estuvo presente en todos los lagos, excepto en el Javier. En verano *Daphnia* sp. se registró en la mayoría de los lagos excepto Javier y Prohibido (Fig. 14). Javier fue el único lago donde esta especie estuvo ausente durante ambas estaciones del año (Fig. 14 d).

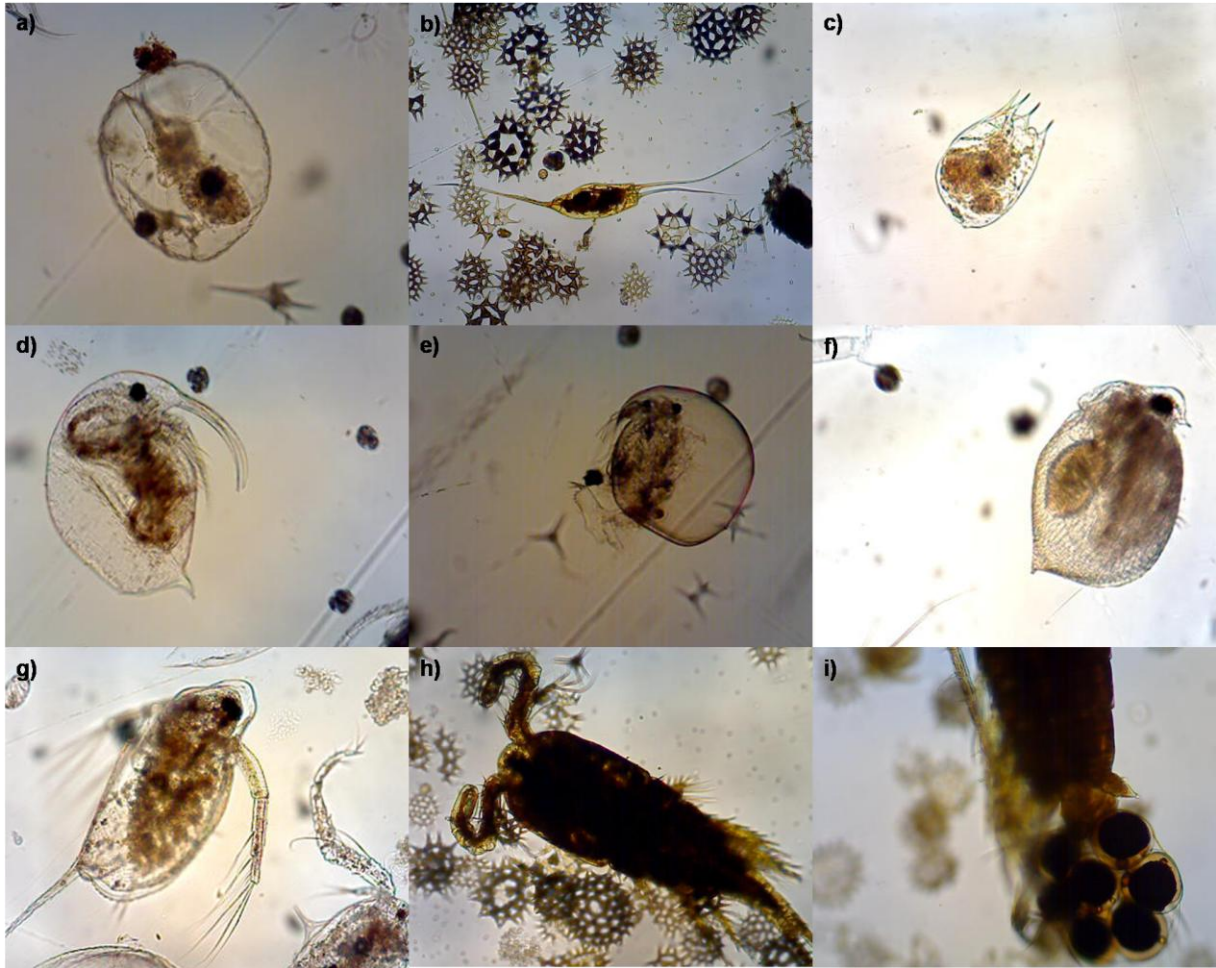


Figura 13. Algunos de los géneros de zooplancton presentes en los lagos pertenecientes al Phylum Rotífera: a) *Testudinella*, b) *Filinia* y c) *Brachionus*; al Suborden Cladóceras: d) *Bosmina*, e) *Chydorus*, f) *Ceriodaphnia* y g) *Daphnia* y a la Subclase Copépoda: h) macho de *Ciclopoide* sp. e i) hembra de *Notodiptomus* con huevos.

La abundancia total de zooplancton varió entre 10.70 y 256.9 ind L⁻¹ en verano y entre 13.90 y 25.63 ind L⁻¹ en invierno. La biomasa total varió en un amplio rango entre 13.51 y 1512 µgPS L⁻¹ en verano y entre 7.840 y 223.6 µgPS L⁻¹ en invierno (Tabla IV). Todos los lagos tuvieron mayor biomasa zooplanctónica durante el verano, excepto el lago Aventura que presentó mayor biomasa y abundancia total durante invierno (Tabla IV, Fig. 14). El lago Prohibido tuvo abundancia más alta en invierno, pero lo contrario ocurrió con la biomasa total (Tabla IV).

Tabla IV. Abundancia (Ab), y biomasa (Biomasa) total de la comunidad zooplanctónica en cada lago en cada época del año.

Lago	Ab (ind L ⁻¹)		Biomasa (µgPS L ⁻¹)	
	Verano	Invierno	Verano	Invierno
Aventura	10.70	13.90	13.51	30.80
Botavara	13.90	20.06	29.17	29.17
Jardín	27.95	18.25	223.6	15.93
Javier	20.06	17.99	10.90	223.6
Pomacea	256.9	22.45	1512	19.01
Prohibido	18.25	22.59	37.88	10.90
Roosevelt	28.53	25.63	39.80	7.840

Se observaron diferencias a nivel de estructura comunitaria entre lagos durante invierno y verano, así como también para un mismo lago. Botavara mostró diferencias de biomasa entre ambos inviernos analizados, sin embargo la estructura comunitaria se mantuvo estable entre estaciones y, la mayor diferencia se observó en la biomasa de los cladóceros (Fig. 14 b). Los lagos Jardín y Pomacea son los que presentaron mayor diferencia entre verano e invierno en la biomasa de rotíferos (Fig. 14 c y e). En Pomacea en verano estuvieron *Testudinella patina* fue la especie dominante entre los rotíferos, y presentó 90.2% de la biomasa total (ver Anexo II).

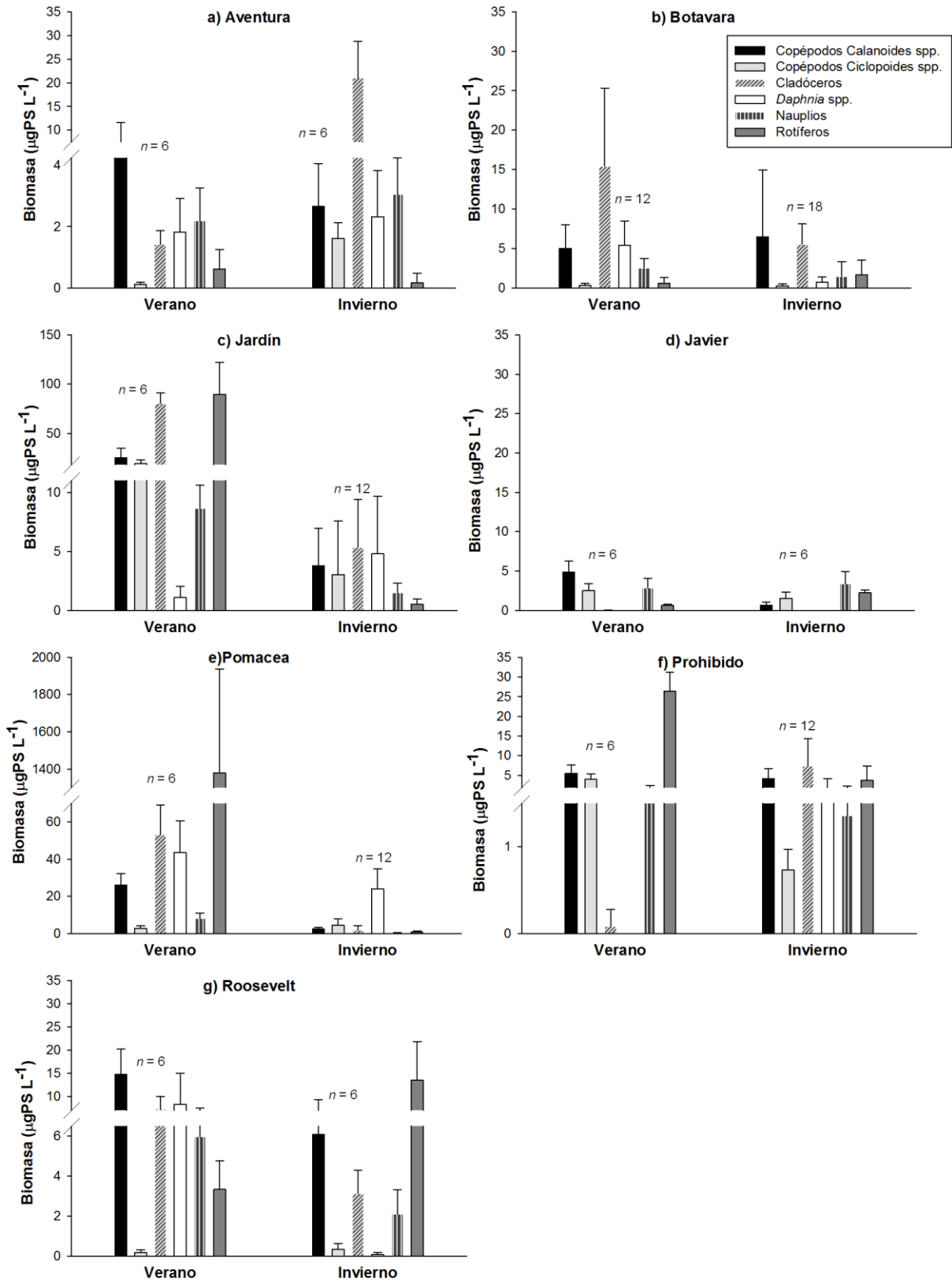


Figura 14. Biomasa ($\mu\text{gPS L}^{-1}$) de la comunidad zooplanctónica durante los muestreos de Verano e Invierno para los lagos a) Aventura (corte 4.25-7.5), b) Botavara, c) Jardín (corte 11-18), d) Javier, e) Pomacea (corte 70-1300), f) Prohibido (corte 1.5-1.9) y g) Roosevelt (corte 6.5-7.0). Las barras indican el promedio para cada grupo y las líneas el desvío estándar. La escala es la misma en todos los lagos excepto en Jardín y Pomacea.

Los primeros dos ejes del ACP explicaron el 76.2% y 92.1% de la varianza total de la estructura de tamaño de la comunidad zooplanctónica en verano e invierno respectivamente (Fig. 15). En verano los organismos de menor tamaño se vieron asociados principalmente al lago Pomacea. Por otro lado especies de gran tamaño como *Daphnia* sp. y el tamaño promedio de la comunidad también se mostraron asociados a Pomacea (Fig. 15 a). Copépodos, nauplios y calanoides se asociaron a los lagos Aventura y Roosevelt (Fig. 15 a). La distribución del tamaño de la comunidad zooplanctónica fue diferente entre estaciones y mostró un patrón inverso, por ejemplo, el grupo de los rotíferos se vio asociado al lago Javier (Fig. 15 b). Los ciclopoideos y *Daphnia* sp. presentaron mayor relación con el lago Pomacea (Fig. 15 b).

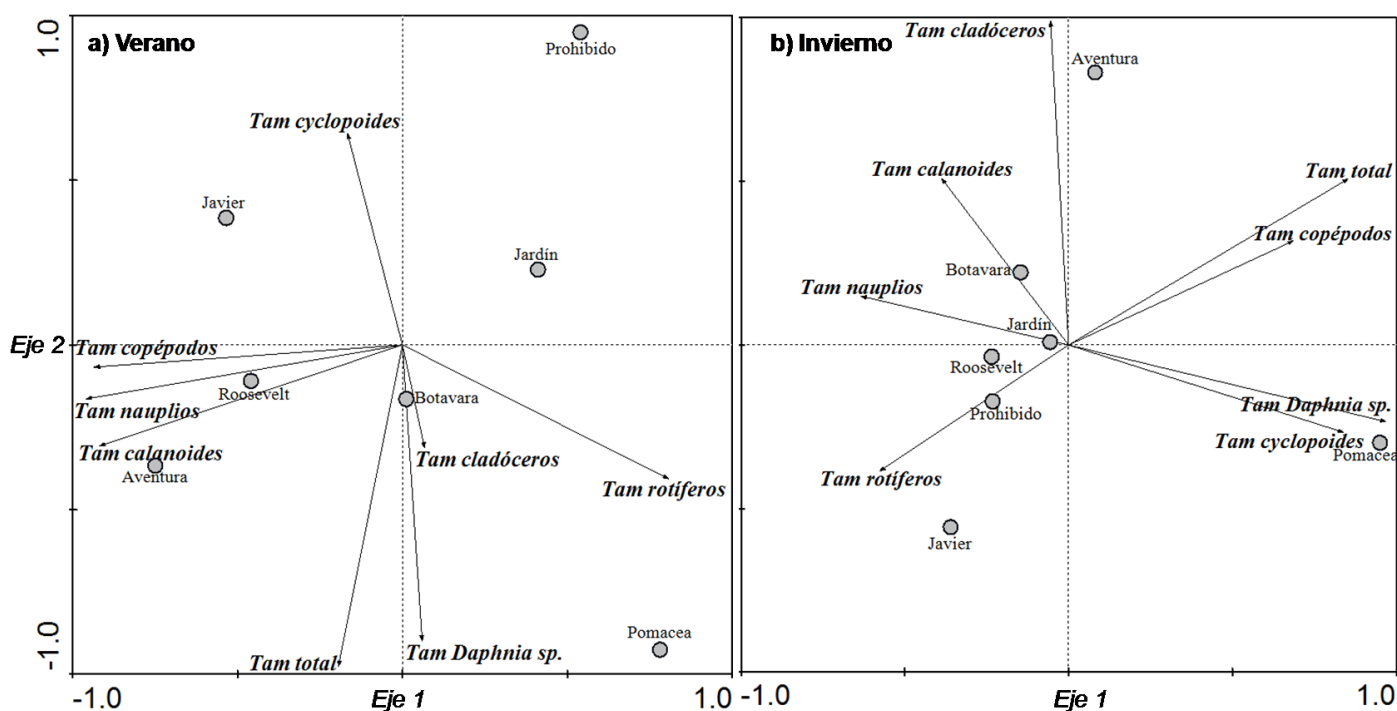


Figura 15. Análisis de componentes principales (ACP) del tamaño de la comunidad zooplanctónica para todos los lagos para a) verano y b) invierno. Círculos grises corresponden a lagos. Las abreviaturas de las variables (flechas negras) son: Tam (tamaño de la comunidad zooplanctónica para cada grupo analizado).

Relaciones entre variables ambientales y la comunidad zooplanctónica

Durante el verano fue mayor la biomasa total de la comunidad zooplanctónica y la de todos los grupos analizados (Fig. 14), y significativamente diferentes que las biomásas de invierno para la mayoría de los grupos zooplanctónicos analizados, excepto ciclopoideos, cladóceros y *Daphnia* sp. (Tabla V).

Tabla V. Comparación de niveles de biomasa de los distintos grupos zooplanctónicos entre estaciones del año, verano ($n = 48$) e invierno ($n = 78$). Se indica el valor estadístico H de Kruskal-Wallis y el valor p correspondiente.

Grupo zooplanctónico	H	p
Total zooplancton	16.3	< 0.01
Total copépodos	25.7	< 0.01
Calanoides	35.8	< 0.01
Ciclopoides	1.84	0.175
Total cladóceros	1.88	0.170
<i>Daphnia</i> sp.	1.68	0.195
Nauplios	34.0	< 0.01
Rotíferos	7.83	< 0.01

La abundancia y la biomasa total aumentaron significativamente con la temperatura ($r_s = 0.50$, $p \ll 0.01$ y $r_s = 0.26$, $p < 0.01$ respectivamente) (Fig. 16 a y b). El tamaño individual promedio de toda la comunidad por el contrario mostró una relación negativa ($r_s = -0.21$, $p < 0.05$) (Fig. 16 c).

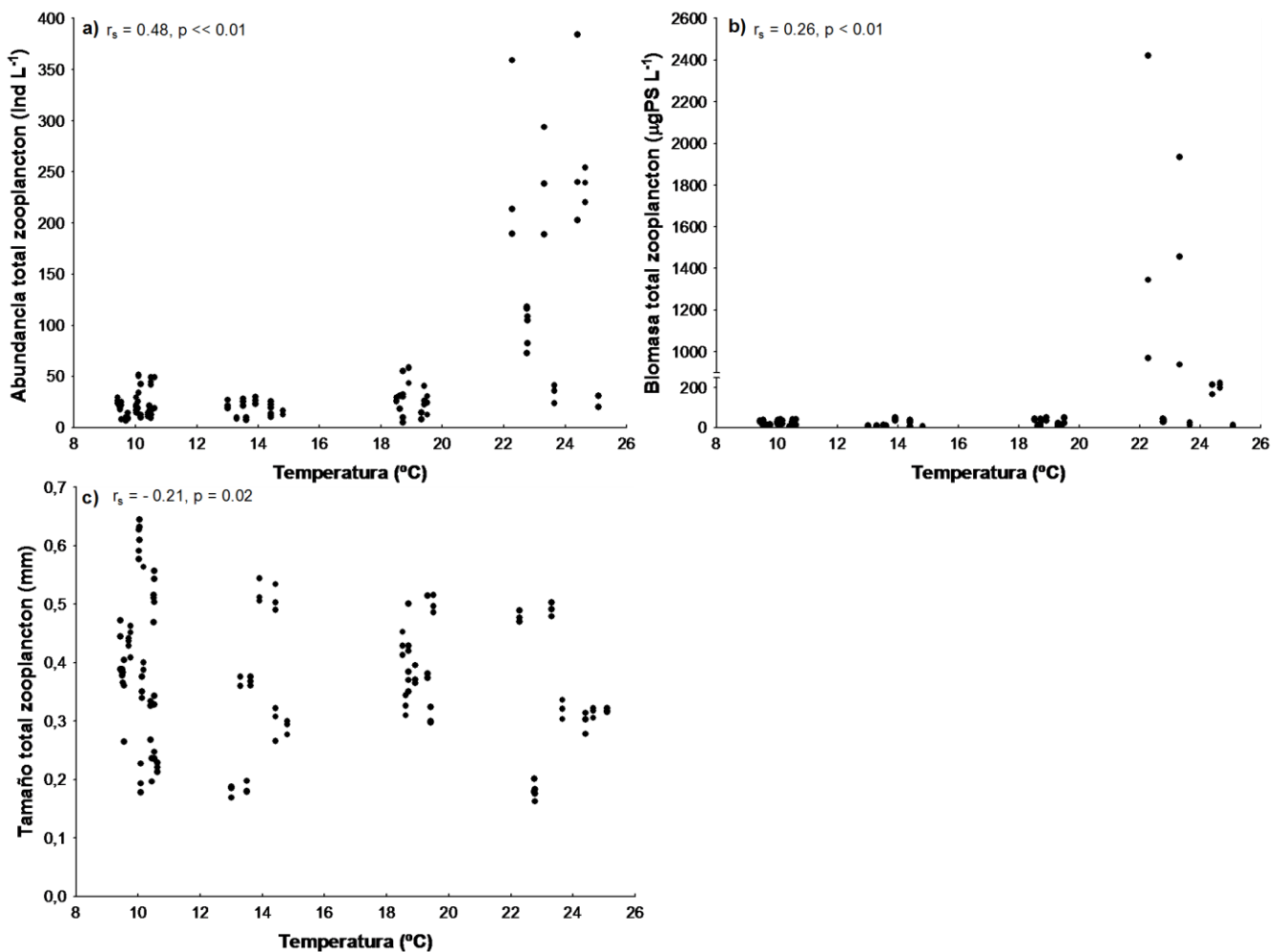


Figura 16. Correlación entre a) la abundancia total, b) la biomasa (corte 250-900) y c) el tamaño ponderado total de la comunidad zooplanctónica con la temperatura. Se indican los coeficientes de correlación de Spearman (r_s) y el nivel de significancia (p). $n = 126$.

La biomasa de calanoides y la riqueza total de especies se correlacionaron positivamente con la temperatura (Tabla VI). La biomasa total de la comunidad zooplanctónica presentó una relación positiva con el cociente Z_{eu}/Z_{me} y negativa con el OD, la $Clo\ a$ y pH. La biomasa de copépodos y copépodos calanoides se relacionaron en su mayoría de manera similar con las mismas variables ambientales, ambos se correlacionaron negativamente con $Z_{m\acute{a}x}$, Área, Viento, OD y positivamente con Z_{eu}/Z_{me} y pH. Al analizar la concentración de $Clo\ a$ se correlacionó negativamente con la biomasa de copépodos calanoides, cladóceros y con la riqueza total. El BV de cianobacterias se relacionó positivamente con la biomasa total de copépodos y específicamente con la de ciclopoideas. A su vez la biomasa de cladóceros se relacionó positivamente con el BV de diatomeas (Tabla VI).

Tabla VI. Coeficientes de correlación de Spearman (r_s) con $p < 0.05$ entre la biomasa (Bio, $\mu\text{gPS L}^{-1}$) y riqueza específica (S) de los diferentes grupos zooplanctónicos y las variables ambientales, las abreviaciones se detallan anteriormente. $n = 40$.

VARIABLES	Bio total	Bio Copépodos	Bio Calanoides	Bio Ciclopoideas	Bio Cladóceros	S total
T (°C)	0.26		0.31			0.50
$Z_{m\acute{a}x}$ (m)		- 0.41	- 0.32	- 0.40		
Área (m ²)		- 0.38	- 0.33			
Viento (m s ⁻¹)		- 0.33	- 0.37			
Z_{eu}/Z_{me}	0.32	0.33	0.34			0.56
OD (mg L ⁻¹)	- 0.45	- 0.53	- 0.43			
pH		0.40	0.43		0.33	0.35
$Clo\ a$ ($\mu\text{g L}^{-1}$)	- 0.40		- 0.33		- 0.32	- 0.37
BV Cianobacterias (mm ³ L ⁻¹)		0.33		0.55		
BV Diatomeas (mm ³ L ⁻¹)					0.34	

Flujos verticales de C

Pellets fecales

Se observaron diferencias en el tamaño y color de los *pellets* fecales encontrados (Tabla VII, Fig. 17). En función de la co-ocurrencia se estableció que aquellos tamaños más pequeños corresponden a copepoditos calanoides y ciclopoideas mientras que los de mayor tamaño pertenecen a la fase adulta del calanoide *Notodiaptomus incompositus* (Tabla VII).

Tabla VII. Diferentes categorías de *pellets* fecales identificados en las muestras analizadas, distinguidos por forma, color, rango de tamaño (largo).(ancho) y su probable productor. n.i. (no identificado).

Tipo de <i>pellet</i> fecal	Color	Rango de tamaño (μm)	Probable productor
cilíndricos grandes	marrón oscuro	(70-260).(70-90)	Adultos de <i>Notodiaptomus incompositus</i>
cilíndricos medianos	marrón claro-oscuro	(65-130).(30-90)	Copepoditos calanoides n.i. y copepoditos de <i>N. incompositus</i>
cilíndricos grandes	marrón claro	(90-175).(65-90)	Adultos de <i>Eucyclops</i> sp. y <i>Tropocyclops prasinus</i>
cilíndricos pequeños	marrón claro	(30-60).(30-60)	Copepoditos calanoides y ciclopoideos n.i.
cilíndricos medianos	Dorado	(90-200).(30-50)	Adultos y copepoditos de <i>Acanthocyclops robustus</i>

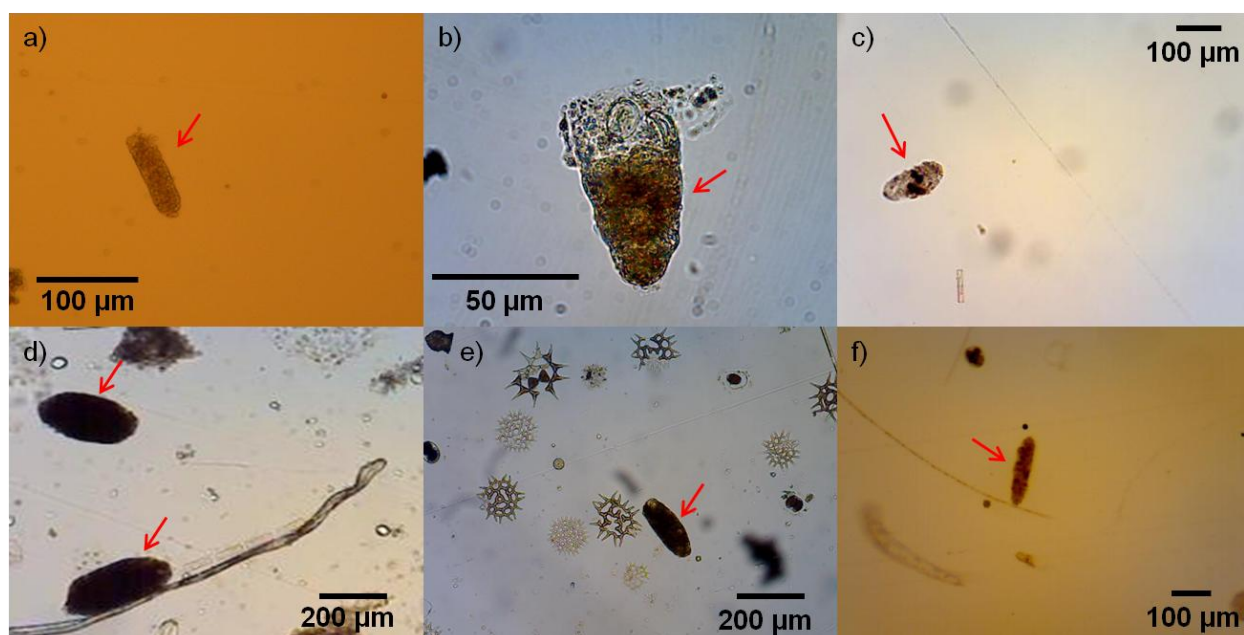


Figura 17. Micrografías de *pellets* fecales (indicados por la flecha roja), correspondientes a diferentes organismos del grupo de los copépodos: a) copepodito ciclopoide, b-d) Calanoides spp. e) *N. incompositus* y f) *Acanthocyclops robustus*.

Relaciones entre velocidades de sedimentación y flujos verticales de C vs. variables ambientales

Las velocidades de sedimentación máximas y mínimas correspondieron a los *pellets* fecales (168 m d^{-1}) y $\text{Clo } a$ (0.34 m d^{-1}), respectivamente. Los flujos de C para cada componente mostraron un amplio rango de valores. El flujo de *pellets* varió en tres órdenes de magnitud mientras que el de $\text{Clo } a$ y MOP en dos órdenes de magnitud. En cuanto a los flujos de C

orgánico, el valor más alto fue el de MOP (3274 mgC m⁻² d⁻¹) y el más bajo de *pellets* fecales (0.10 mgC m⁻² d⁻¹) (Tabla VIII).

Las velocidades de sedimentación mostraron diferencias significativas entre estaciones del año únicamente para *pellets* fecales y Clo *a* (Tabla VIII). Por otro lado, los flujos de C que se diferenciaron significativamente entre verano e invierno fueron los correspondientes a *pellets* fecales y MOP (Tabla VIII).

Tabla VIII. Media, rango de variación (entre paréntesis) y comparación de niveles de las velocidades de sedimentación (m d⁻¹) y los flujos verticales de C (mgC m⁻² d⁻¹) para cada componente durante los muestreos de verano (*n* = 16) e invierno (*n* = 24). Se indica el valor estadístico H de Kruskal-Wallis y el valor p correspondiente.

	Verano	Invierno	H	p
Velocidad sedimentación <i>pellets</i>	51.7 (13.0-168)	24.5 (1.15-90.0)	9.22	< 0.01
Flujo de C <i>pellets</i>	3.40 (0.97-13.9)	1.75 (0.10-7.24)	8.4	< 0.01
Velocidad sedimentación Clo <i>a</i>	1.4 (0.34-3.5)	1.53 (0.37-6.73)	3.84	0.05
Flujo Clo <i>a</i>	1078 (335.1-2545)	970.1 (332-2120)	3.32	0.068
Velocidad sedimentación MOP	8.0 (3.24-16.5)	7.8 (4.0-15.2)	2.22	0.136
Flujo de C MOP	1764 (1111-3274)	1331 (673-3015)	13.3	< 0.01
Velocidad sedimentación seston	11.2 (3.93-25.7)	11.0 (5.71-19.0)	0.72	0.392
Flujo de C seston	2780 (990.1-5697)	2497 (856.4-5670)	2.22	0.136

Se observaron diferencias en las tasas y velocidades de sedimentación entre lagos durante invierno y verano, así como también para un mismo lago. Las diferencias más notorias entre estaciones del año fueron observadas en los valores de los flujos y velocidades de sedimentación de C a través de *pellets* (Fig. 18). A su vez, las velocidades de sedimentación más altas, también correspondieron a las medidas a través de los *pellets* fecales, siendo el lago Jardín el que presentó valores más altos entre todos los muestreos (Fig. 18 a). El lago Jardín fue el que más se diferenció en los flujos verticales de C de MOP y seston entre estaciones de año (Fig. 18 f y h). En cuanto al flujo de C de clo *a* entre verano e invierno los lagos que mostraron más diferencias fueron el Aventura, Jardín y Pomacea (Fig. 18 d).

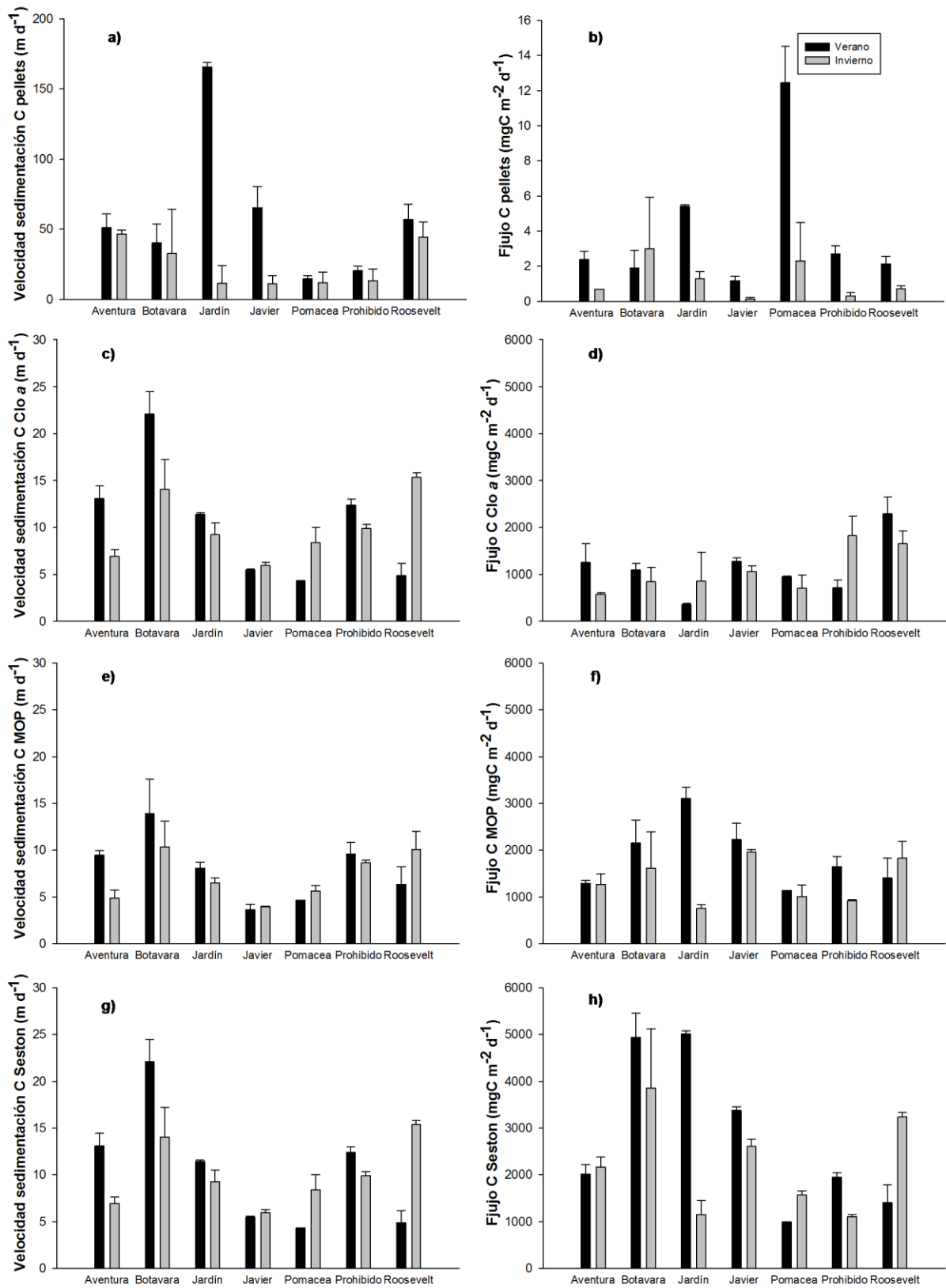


Figura 18. Valores de velocidades de sedimentación y flujos verticales de C para cada componente y lago durante los muestreos de verano ($n = 16$) e invierno ($n = 24$), las barras indican el promedio y las líneas el desvío estándar. Diferencia en escala para los gráficos a) y b).

Al analizar la relación entre todas las variables medidas y los flujos verticales de C de *pellets* y MOP las únicas variables que se relacionaron de manera significativa, fueron la temperatura del agua y el biovolumen de la comunidad fitoplanctónica (Tabla X, Fig. 19 y 20).

Tabla X. Regresiones múltiples *forward selection* de los flujos verticales de C a través de *pellets* fecales y MOP y las variables ambientales. Se detallan los valores de R^2 , coeficientes β y p de las variables significativas. $n = 40$.

Variable dependiente	R^2	P	Variables explicativas	Coefficiente β
\log_{10} Flujo de C <i>pellets</i>	0.75	0.0002	\log_{10} Temperatura	0.371
\log_{10} Flujo de C MOP	0.86	0.0015	\log_{10} Biovolumen total fitoplancton	0.318

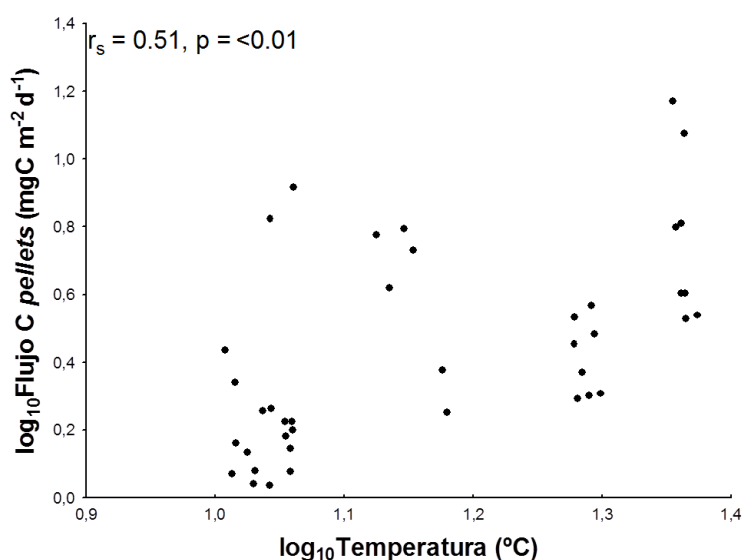


Figura 19. Correlación entre el flujo vertical de C a través de *pellets* fecales y la temperatura. Se indican los coeficientes de correlación de Spearman (r_s) y el nivel de significancia (p). $n = 40$.

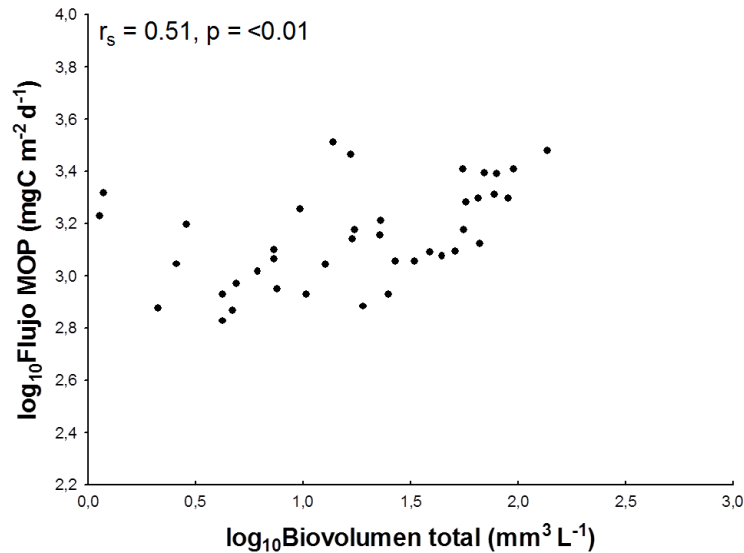


Figura 20. Correlación entre el flujo vertical de C a través de MOP y el biovolumen total de fitoplancton. Se indican los coeficientes de correlación de Spearman (r_s) y el nivel de significancia (p). $n = 40$.

Relaciones entre flujos verticales de C y la comunidad zooplanctónica

A partir de todas las variables abióticas y bióticas (velocidad del viento, DLC, T, Kd, Zeu/Zmez, OD, Cla *a*, biovolumen de cianobacterias, clorofitas, diatomeas y dinoflagelados, tamaño ponderado y biomasa de copépodos, calanoides, ciclopoideos, cladóceros, *Daphnia* sp., nauplios, rotíferos, riqueza específica de copépodos, cladóceros, rotíferos) se realizó un RDA para detectar aquellas más asociadas estadísticamente con los flujos verticales de C (flujo de C pellets, Clo *a*, MOP). El *forward selection* permitió identificar las siguientes 6 variables significativas y con un bajo factor de inflación: DLC, T, Clo *a*, tamaño de nauplios, biomasa de calanoides y *Daphnia* sp.. La varianza total explicada de los flujos de C por estas 6 variables fue de 80.5% ($p \ll 0.01$). La variables abióticas y la comunidad fitoplanctónica (con las variables zooplanctónicas como co-variables) explicaron el 23.2% ($p < 0.05$) sobre los flujos de C. Por otro lado las variables relacionadas con la comunidad zooplanctónica (con las variables abióticas y la comunidad fitoplanctónicas como co-variables) explicaron el 17.0% ($p < 0.05$) sobre los flujos de C. Las variables abióticas y la comunidad fitoplanctónica explicaron un 6.2% más de varianza que la comunidad zooplanctónica (Fig. 21). La varianza compartida entre las variables fue de un 40.3% (Fig. 21).

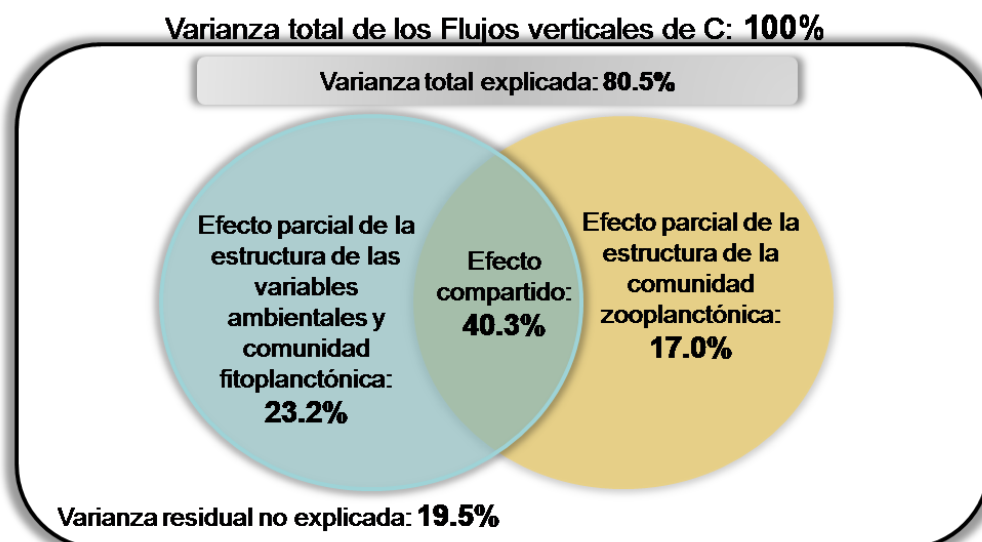


Figura 21. Partición de la varianza de los flujos verticales de C (flujo de *C pellets*, *Clo a*, MOP) entre variables indicadoras del efecto del ambiente (DLC, T, Kd, OD, *Clo a*, y biovolumen de cianobacterias, clorofitas y dinoflagelados) y variables indicadoras de la estructura zooplanctónica (tamaño de nauplios, biomasa de calanoides y *Daphnia* sp.).

La relación entre los flujos de C y la estructura de la comunidad zooplanctónica fue significativa (Tabla XI, Fig. 22). El flujo de C de *pellets* se relacionó con la biomasa total de zooplancton y específicamente con la biomasa de copépodos (Tabla XI, Fig. 22). A su vez la biomasa de calanoides, a pesar de no haber sido retenida para explicar el flujo de C de *pellets* mostró una correlación significativamente positiva con este (Fig. 22 b).

Tabla XI. Regresiones múltiples de los flujos verticales de C en función de la estructura de la comunidad zooplanctónica. Se detallan los valores de R^2 , coeficiente β y p de las variables significativas. $n = 40$.

Variable dependiente	R^2	p	Variables explicativas	Coficiente β
\log_{10} Flujo de C <i>pellets</i>	0.85	0.017	\log_{10} Biomasa copépodos	0.32
			\log_{10} S total	0.906
			\log_{10} Biomasa zooplancton total	2.15
\log_{10} Flujo de C <i>Clo a</i>	0.4	0.0036	\log_{10} S copépodos	-0.40
			\log_{10} Tamaño Calanoides	0.528
\log_{10} Flujo de C MOP	0.6	0.002	\log_{10} S rotíferos	1.18
			\log_{10} Biomasa nauplio	0.58
			\log_{10} Biomasa cladóceros sin <i>Daphnia</i>	-1.3
			\log_{10} Biomasa zooplancton total	0.85

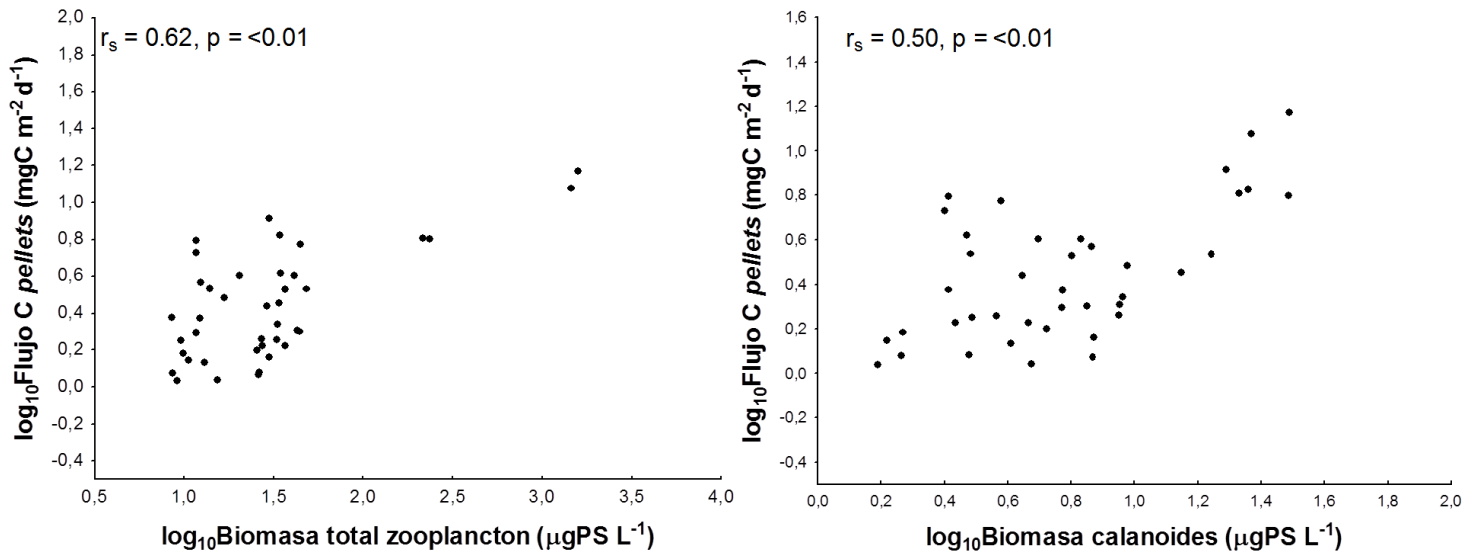


Figura 22. Correlación entre el flujo vertical de C a través de *pellets* fecales y a) biomasa total de la comunidad zooplanctónica y b) biomasa de calanoides. Se indican los coeficientes de correlación de Spearman (r_s) y el nivel de significancia (p). $n = 40$.

DISCUSIÓN

Esta tesis se enfocó en cuantificar los flujos verticales de C orgánico en un grupo de lagos subtropicales relativamente profundos y en evaluar el efecto del ambiente y de la estructura comunitaria del zooplancton sobre dichos flujos. Se encontró que los flujos de C de MOP tuvieron valores entre 673 y 3274 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$, los cuales fueron en general más altos a los observados en otros trabajos en lagos profundos de regiones templadas (Mulholland y Elwood, 1982; Schlesinger, 1997; Downing et al., 2008) y tropicales (Henry y Maricato, 1996; Saijo et al., 1997; Chalar y Tundisi, 2001). A su vez los flujos de C de *pellets* fecales se encontraron en un rango de 0.10-14.0 $\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$, valores similares a aquellos encontrados en ecosistemas marinos (Urban-Rich et al., 1999). Los siete lagos estudiados son geográficamente cercanos entre sí, pero cada uno de ellos presentó características físicas y biológicas distintivas y una importante variabilidad en las tasas de los flujos cuantificados. En conjunto se registraron condiciones amplias de las potenciales forzantes y respuestas ecológicas, permitiendo una evaluación robusta de los mecanismos hipotetizados. Los mayores flujos verticales de C de MOP se observaron en lagos con mayor biomasa de copépodos, fitoplancton más palatable y mayor temperatura.

Características ambientales y zooplancton de los lagos estudiados

Las características bióticas y abióticas mostraron una amplia variabilidad temporal para cada lago y entre lagos. Por ejemplo, la concentración de OD en el lago Pomacea tuvo rangos entre

0.90 y 4.67 y entre 5.20 y 12.3 mg L⁻¹ durante el verano e invierno respectivamente. Entre lagos y como por ejemplo, el Kd en los ecosistemas Roosevelt y Javier en verano fue de 0.73 y 4.14 m⁻¹, respectivamente. A su vez, el conjunto de lagos evidenció un importante rango de variación en la estructura comunitaria del fitoplancton y zooplancton. Por ejemplo, la comunidad de zooplancton presentó valores de biomasa de rotíferos que variaron entre ca. 0.5 y 1454 µg peso seco L⁻¹.

Las diferencias encontradas en la composición y contribución relativa de diferentes grupos de las comunidades biológicas podrían resultar de la variabilidad morfológica e hidrológica que presentan estos lagos. El área y la profundidad máxima de un lago influyen en los períodos de estratificación y mezcla, condicionando de esta manera a las comunidades biológicas que los habitan (Sommer, 1989; Wetzel, 2001; Píriz, 2007; Fabre et al., 2010). En general se espera que lagos profundos tengan una mayor área y presenten eventos de estratificación estando dominados por zooplancton de mayor tamaño (Jeppesen et al., 2003). En lagos someros con mezcla completa de la columna de agua se espera una comunidad de zooplancton de menor tamaño dominada por mayor proporción de organismos asociados a la zona litoral (Scheffer, 1998).

En el lago Botavara, los grupos fitoplanctónicos dominantes durante el verano fueron clorofitas unicelulares y el dinoflagelado *C. hirudinella*. Otros lagos, como el Aventura estuvieron caracterizados por la presencia de cianobacterias potencialmente tóxicas, incluso durante los muestreos de invierno, coincidiendo con trabajos anteriores que también reportaron tolerancia de estos organismos a bajas temperaturas (Fabre et al., 2010). Dentro de las cianobacterias, se destacaron las especies *Cylindrospermopsis raciborskii* y *Microcystis aeruginosa*, asociadas tradicionalmente a altas temperaturas (Paerl y Huisman, 2008). Sin embargo, coincidiendo con registros previos (Bonilla et al., 2011) se encontraron, en alta abundancia inclusive a bajas temperaturas, como *M. aeruginosa* que fue dominante entre 9.17 y 10.5 °C. *Microcystis aeruginosa* es una cianobacteria colonial de gran tamaño, con mucílago y aerotopos, capaz de regular su posición en la columna de agua y ubicarse cerca de la superficie (Oliver y Ganf, 2000). La dominancia de *M. aeruginosa* es más frecuente en sistemas que desarrollan estratificación (Steinberg y Hartmann, 1988; Fabre et al., 2010). Este es el caso del lago Pomacea, que presentó estratificación térmica durante invierno y verano y a su vez presencia de esta cianobacteria en ambas estaciones del año. Este lago posee una cortina arbórea importante al reparo del viento y permite un período de estratificación más largo. Sin embargo, también hubo casos como el del lago Aventura donde *M. aeruginosa*

estuvo presente durante todos los muestreos pero sin sucesos de estratificación en las fechas muestreadas. Este resultado contradice trabajos previos donde se afirma que la presencia de *M. aeruginosa* estaría favorecida por eventos de estratificación a escala diaria (Reynolds et al., 2002; Ehrenhaus y Vigna, 2006).

Respecto al zooplancton, existieron lagos donde los rotíferos dominaron numéricamente y en biomasa (Pomacea, invierno); mientras que en otros lagos los cladóceros fueron los dominantes numéricamente (Aventura, invierno). En tanto en un tercer conjunto de lagos los copépodos resultaron más importantes en términos de biomasa (Aventura y Rossevelt, verano). Finalmente, existieron múltiples casos de co-dominancia por dos o tres grupos del zooplancton (Jardín y Javier, verano; Botavara y Prohibido, invierno). Estas variaciones encontradas entre lagos y estaciones es esperable en ambientes fluctuantes como los de estos lagos (Fabián y Cruz-Pizarro, 1997; Fabre et al., 2010). De acuerdo a la hipótesis de trabajo planteada, este resultado podría implicar diferencias en los flujos de C, especialmente flujos bajo forma de *pellets* entre los diferentes lagos estudiados.

En prácticamente todos los lagos la comunidad zooplanctónica estuvo caracterizada por una gran diversidad de tamaños corporales pero en general con dominancia numérica de especies de pequeño tamaño corporal (60-500 μm de largo). Esto concuerda con patrones asociados a la región subtropical donde es esperable encontrar organismos más pequeños que en regiones templadas, donde son comunes los grandes herbívoros del género *Daphnia* (Gillooly y Dodson, 2000; Gillooly, 2000; Iglesias et al., 2011; Lacerot et al., 2010). Este género suele ser menos frecuente e inclusive ausente a bajas latitudes debido a su vulnerabilidad frente a depredadores visuales como son los peces planctívoros comunes en nuestra región (Lazzaro, 1997; Gillooly y Dodson, 2000; Meerhoff et al., 2007; Iglesias et al., 2011; Lacerot et al., 2010). La alta abundancia de peces planctívoros en estos lagos afecta la estructura de la comunidad de zooplancton disminuyendo su tamaño y diversidad (Iglesias et al., 2011).

Interesantemente *Daphnia* sp. se encontró en lagos con presencia de cianobacterias potencialmente tóxicas como *C. raciborskii* y *M. aeruginosa* cuando tradicionalmente se la asocia a condiciones de alimento más palatable y de mayor calidad (Sommer, 1989; Wetzel, 2000). Sin embargo, hay estudios donde no se ha evidenciado una disminución en la biomasa de *Daphnia* en lagos con floraciones de *M. aeruginosa* ya sean tóxicas o no tóxicas (Benndorf y Hennin, 1989). A su vez, estudios experimentales y genéticos mostraron que el género

Daphnia es capaz de coadaptarse y coevolucionar junto a especies de fitoplancton tóxico haciendo posible su consumo y permanencia en los ecosistemas (Lemaire et al., 2012).

Pellets fecales

A partir de la metodología y procesamiento de las muestras realizadas en esta tesis fue posible contabilizar y analizar los *pellets* fecales producidos por los copépodos. El tiempo de duración de colocación de las trampas (24 h) y su rápida fijación permitió que los *pellets* aún conservaran su membrana peritrófica sin sufrir degradación. La colonización microbiana, descomposición y coprofagia sobre esta membrana puede alterar la estructura de las fecas (Ferrante y Ptak, 1978; Small et al., 1979; Turner y Ferrante, 1979). La degradación significativa de los *pellets* de copépodos, dependiendo de cada ecosistema y las condiciones climáticas dadas, puede comenzar en un rango de entre 3 h y 21 días (Honjo y Roman, 1978; Turner y Ferrante, 1979). Este es un punto importante a tener en cuenta para este tipo de estudios, ya que las membranas corren el riesgo de ser degradadas haciendo difícil, hasta imposible la identificación y medición de los *pellets* fecales (Bathelt y Schelske, 1983). Sumado a lo anterior, pueden existir errores en las medidas producto de la hidrodinámica del sistema en el período de puesta de la trampa, contaminación por "nadadores" y solubilización del material sedimentado (Buesseler et al., 2007). Los resultados de esta tesis en comparación con otros estudios realizados nos estarían indicando que la densidad de *pellets* encontrados en las trampas implicó una recuperación de *pellets* adecuada a través de la metodología utilizada (Goldthwait y Steinberg, 2008; Stukel et al., 2013).

En este estudio se estimó un flujo de *pellets* máximo de hasta aproximadamente $600 \text{ pellets m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ considerando únicamente la producción correspondiente al grupo de los copépodos. Estos valores son similares o incluso mayores a los obtenidos en otros estudios. Por ejemplo, Goldthwait y Steinberg (2008) en sistemas marinos con biomasa de copépodos similares a los encontrados en nuestros lagos y en condiciones de productividad máxima registraron flujos a partir de $500 \text{ pellets m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Dichos flujos, involucraron no solo fecas de copépodos sino también de eufáusidos. Cabe destacar que los eufáusidos integran uno de los grupos que más contribuye a los flujos de *pellets* en sistemas marinos (Komar et al., 1981). La falta de información y estudios de flujos de *pellets* fecales en lagos no permite una comparación directa con ecosistemas similares a los utilizados en esta tesis.

Los *pellets* fecales fueron variables en su tamaño (30-260 μm de largo), color (dorado, marrón claro/oscuro) y forma (cilíndricos y elipsoidales) entre muestreos y lagos. Existe una relación directa entre el largo de los *pellets* fecales y el largo del prosoma de copépodos, la cantidad y la calidad del alimento consumido (Martynova, 2003). Los *pellets* de mayor tamaño (ca. 230 μm de largo) estuvieron asociados a la ocurrencia de adultos de la especie *N. incompositus*. El tamaño de *N. incompositus* fue máximo en lago Aventura en verano (0.95 mm), donde dominaron cianobacterias potencialmente tóxicas, mientras que en invierno fue mayor en el lago Botavara donde el fitoplancton dominante fueron las diatomeas. Estos resultados no concuerdan con estudios que reportan una relación positiva entre el tamaño de los copépodos y la disponibilidad de alimento palatable y de buena calidad nutricional (Gaudy, 1974; Breteler et al., 1990; DeMott, 2003; Lampert y Sommers, 2007). En el caso de las cianobacterias, estas representan alimento poco palatable, potencialmente tóxico y nutricionalmente inadecuado para el zooplancton (Lampert, 1987; Lindholm et al., 1989; Sinistro et al., 2007; Colina et al., 2015). Sin embargo, la dieta de copépodos tradicionalmente considerados herbívoros se caracteriza no sólo por consumir organismos fitoplanctónicos sino que puede incluir componentes no algales como protozoarios y detritus (Sterner y Hessen, 1994).

Flujos verticales de C orgánico y relación con variables ambientales

Los flujos verticales de C y la cantidad de material sedimentado de un lago dependen de las comunidades que lo habitan y de la variabilidad abiótica. Los sedimentos de un ecosistema acuático son el resultado integrado de todos los procesos que ocurren en este. Los factores ambientales de un lago varían según las estaciones del año y consecuentemente también modifican los valores de material sedimentado en los fondos de los lagos (Legendre et al., 1999; Ramírez y Noreña, 2001). Los resultados obtenidos apoyan esa idea, el efecto compartido de las variables bióticas y abióticas fueron los que mejor explicaron los valores de los flujos verticales de C.

La resuspensión es un problema potencial en estimaciones de flujos verticales cuando las trampas se sitúan a una profundidad cercana al fondo. En términos generales, en el presente estudio la resuspensión no pareció ser un problema de significancia. La resuspensión de los sedimentos cobra importancia, particularmente en ambientes someros (Kozerski, 1994; Ramírez y Noreña, 2001) donde las ondas generadas por el viento alcanzan la superficie de los sedimentos contribuyendo con grandes cantidades de materiales particulados a la columna

de agua (Evans, 1994; Chalar y Clemente, 2005). Puede esperarse que en los lagos estudiados, el carácter profundo y la estratificación limitaran la resuspensión de sedimentos. La observación directa bajo microscopio del material recogido en las trampas permitió descartar que la resuspensión del fondo haya sido un factor importante. En términos generales no se encontraron cantidades significativas de sedimentos inorgánicos, detritos con alto grado de descomposición, fracciones de *pellets* u otros restos que podrían estar indicando resuspensión de sedimentos. Estos resultados son consistente con el haber elegido para este trabajo lagos que pueden ser clasificados como profundos, es decir, con más de 5 m, eventos de estratificación durante el verano y área mayor a 1 há (Hutchinson, 1957; Moss, 1998; Scheffer, 1998; Wetzel, 2001).

El componente del flujo vertical de C orgánico medido en estos lagos fue en todos los casos mayores para la MOP, lo cual es claramente esperable. Al discriminar los aportes al flujo total, el fitoplancton fue el que contribuyó de forma más importante. Los pigmentos aportaron entre un 50 % y 70 % al flujo de C orgánico total. Esto concuerda con lo planteado, en ecosistemas marinos, por Legendre y Rassoulzadegan (1996) donde a través de un modelo con datos de literatura y campo pudieron determinar que las características de los flujos de C están determinadas por la estructura de la comunidad de productores primarios y el acople, a través del pastoreo, con la comunidad zooplanctónica. A su vez el componente que mostró mayor variabilidad fue el flujo a través de los *pellets* fecales, lo cual reafirma las conclusiones de estos autores. Por otro lado el flujo de C de MOP mostró una clara relación con el biovolumen total de la comunidad fitoplanctónica. Estudios realizados en esta línea han determinado que sistemas más eutróficos y con mayor producción fitoplanctónica tienen una mayor exportación de C hacia los sedimentos producto de los procesos biológicos de los organismos (Dam et al., 1995; Downing et al., 2008; Anderson et al., 2014; Jeppesen et al., 2015).

La hipótesis planteada en este trabajo predice que lagos con fitoplancton palatable tendrán mayor flujo de *pellets*. En una primera aproximación parecería que los resultados son contrarios ya que los lagos con mayores concentraciones de fitoplancton de tamaño palatable no fueron los que presentaron mayores flujos de C a través de los *pellets*. Por el contrario, los flujos de *pellets* más altos coincidieron con lagos donde hubo una importante presencia de cianobacterias. Si bien las cianobacterias en general no se consideran un alimento adecuado para el zooplancton, hay evidencia, sobre todo para el grupo de los copépodos, que estos pueden alimentarse de ellas (Panosso et al., 2003; Colina et al., 2015). Sin embargo, al

analizar en mayor detalle los resultados, normalizando los flujos de *pellets* por la abundancia de organismos productores (es decir, estimando el flujo de *pellets* copépodo⁻¹ m⁻² d⁻¹) puede verificarse que el lago que presentó mayor flujo normalizado de *pellets* fecales fue el Botavara durante invierno (308427 *pellets* copépodo⁻¹ m⁻² d⁻¹) que estuvo caracterizado por una dominancia de diatomeas y una muy baja concentración de cianobacterias; y el lago con menor flujo normalizado de *pellets* fue el Pomacea (1231 *pellets* copépodo⁻¹ m⁻² d⁻¹) donde dominaron las cianobacterias. El lago Roosevelt, con dominancia de alimento potencialmente palatable presentó flujos de 25880 *pellets* copépodo⁻¹ m⁻² d⁻¹ y el lago Javier que registró la mayor concentración de cianobacterias tuvo valores de 4625 *pellets* copépodo⁻¹ m⁻² d⁻¹. Estos resultados son en gran medida consistentes con la hipótesis planteada y a su vez, estarían indicando la capacidad de los copéodos de seleccionar y utilizar diferentes fuentes de alimento (Kleppel, 1993).

La temperatura se relacionó significativamente con el flujo de *pellets* fecales y el flujo de MOP con la concentración de fitoplancton. Esto estaría coincidiendo con otra de las predicciones que se plantea una relación positiva entre la temperatura y los flujos verticales de C. Asimismo ambos flujos mostraron una fuerte relación con la estación de año. Durante el verano los flujos de MOP fueron significativamente mayores respecto al invierno. Los lagos templados muestran este mismo patrón, con valores máximos durante el periodo estival (Kalff, 2002). A su vez, lagos polimícticos, pueden registrar una gran variabilidad intra-anual en sus tasas de sedimentación de MOP (Kalff, 2002). Este patrón también fue apreciado en nuestro estudio ya que el lago Botavara, muestreado varias veces en ambas estaciones del año, presentó una fuerte variación en sus flujos verticales de C entre muestreos.

Las variaciones en los flujos de MOP también se relacionaron con la biomasa fitoplanctónica. Los lagos que presentaron las más altas abundancias de diatomeas, Jardín (Verano) y Botavara (Invierno) presentaron a su vez los flujos verticales de C más elevados. Esto puede deberse a que las velocidades de sedimentación de las diatomeas son típicamente las más altas dentro del fitoplancton, (> 6 m d⁻¹), sobre todo cuando se encuentran en estado de senescencia (Horn y Horn, 1993). Las velocidades de sedimentación de Clo *a* fueron ~6.7 m d⁻¹ en los lagos con mayor concentración de diatomeas lo que es consistente con los valores descriptos por Horn y Horn (1993).

Flujos verticales de C y la estructura de la comunidad zooplanctónica

Las diferencias más notorias entre estaciones del año fueron observadas en los valores de los flujos y velocidades de sedimentación de C a través de *pellets*. Esto podría estar indicando que la estructura de la comunidad de zooplancton es un modulador importante de los flujos verticales de C orgánico de *pellets* fecales coincidiendo con varios trabajos (Urban-Rich et al., 1999; Stukel et al., 2013; Cavan et al., 2015; Stamieszkin et al., 2015). En este sentido, Stamieszkin et al. (2015) encontraron que el flujo de C de *pellets* fecales en el Golfo de Maine está determinado por la estructura de la comunidad de copépodos y que la cantidad de *pellets* que llegan al sedimento está mayormente asociado al tamaño corporal de los copépodos sobre la abundancia de los mismos. A su vez observaron que el tamaño de estos organismos estuvo fuertemente condicionado a cambios en las variables físicas como la temperatura. Stukel et al. (2013), analizaron la contribución de *pellets* fecales del zooplancton a los flujos verticales de C en zonas costeras de California y observaron que estas partículas pueden llegar a ser responsables en un 100 % del material que sedimenta en el fondo de estos ecosistemas. Los mismos autores determinaron que la contribución de los *pellets* al flujo vertical de C disminuye en las zonas menos productivas, donde gran parte del material sedimentado corresponde a "nieve marina" y partículas no identificadas. Por otro lado, Cavan et al. (2015), encontraron en el Mar de Scotia, Océano Atlántico, que gran parte del MOP que llega al sedimento (200 m de profundidad) corresponde a la producción de *pellets* de la comunidad zooplanctónica, los rangos de valores fueron de 0-91 mgC m⁻² d⁻¹ y de 0-78 mgC m⁻² d⁻¹ para el flujo de MOP y *pellets* fecales. En dicho estudio los autores también pudieron observar que la mayor parte de *pellets* fecales se caracterizaron por ser de color marrón lo cual estaría indicando un consumo mayoritariamente fitoplanctónico por parte del zooplancton.

Los resultados en esta tesis estarían indicando que los flujos verticales de C a través de *pellets* fecales son un proceso importante pero altamente variable en estos lagos, al igual que ocurre en ecosistemas marinos donde se han registrado valores desde 3.5 mgC m⁻² d⁻¹ a 135 mgC m⁻² d⁻¹ (Bathmann et al., 1987; Stukel et al., 2013), y trabajos experimentales donde se registran velocidades de sedimentación de *pellets* fecales entre 50 y 300 m d⁻¹ (Eppley y Peterson, 1979).

En resumen, la diversidad de condiciones encontradas en relación a la estructura de las comunidades zooplanctónicas fue reflejada en los flujos verticales de C orgánico. Los flujos verticales de C en forma de *pellets* tuvieron un rango de un orden de magnitud por estación

del año, es decir $1.0-14 \text{ mgC m}^2 \text{ d}^{-1}$ y de $0.1-7.2 \text{ mgC m}^2 \text{ d}^{-1}$ durante el verano e invierno respectivamente. Las velocidades de sedimentación de *pellets* variaron en un rango de $1.15-168 \text{ m d}^{-1}$ entre todos los muestreos. El lago con mayor abundancia y biomasa zooplanctónica presentó los mayores flujos de C en forma de *pellets* (Pomacea) y lo opuesto se observó en el lago con menor abundancia de zooplancton (Javier). A su vez la estructura comunitaria de ambos lagos fue completamente diferente, esto estaría demostrando que cambios en la estructura comunitaria en el zooplancton resultan en alteraciones de los procesos de sedimentación al igual que fue observado por diferentes autores en comunidades de ecosistemas marinos (Turner y Ferrante, 1979; Urban-Rich et al., 1999; Turner, 2002; Kosobokova et al., 2005; Lavaniegos, 2007).

En este estudio, el grupo zooplanctónico que mejor se relacionó con el flujo de *pellets* fue el de copépodos. Dentro de los copépodos fue con los calanoides que mostró una mayor relación. A su vez los flujos de *pellets* mostraron una relación positiva con la temperatura, con diferencias entre verano e invierno, que indicaría un efecto estacional en la cantidad de material particulado que producen los copépodos. Esto es lo esperable ya que la comunidad se verá afectada por el alimento disponible en las diferentes estaciones del año. Urban et al. (1993) han demostrado que los *pellets* pueden encontrarse en diferentes grados de compactación siendo más o menos densos en función de la estación del año. Esto estaría asociado a cambios en la alimentación. Por ejemplo, se ha registrado que si el alimento disponible son ciliados y flagelados, con cuerpos blandos y suaves, la compactación es mejor que si el alimento dominante son diatomeas, las cuales tiene menor capacidad de ser compactadas por su condición de cuerpo más duro (Urban et al., 1993).

Comparación con valores de otros estudios

Los resultados obtenidos implican un gran aporte en la información sobre la potencialidad de los ecosistemas acuáticos continentales como reservorios de C (Tabla XII). Los sistemas marinos han sido históricamente más estudiados en cuanto a su capacidad de retención del C, en sus sedimentos siendo casi inexistentes los estudio en ecosistemas límnicos (Downing et al., 2008). Debido a su pequeña extensión superficial, se ha subestimado a los ecosistemas acuáticos continentales y sobretudo lagos pequeños, como potenciales reservorios de C (Downing et al., 2006; Cole et al., 2007; Tranvik et al., 2009; pero ver también Kosten et al., 2010). Sin embargo las tasas de hundimiento de C registradas en este trabajo también indican

que los sedimentos de pequeños lagos profundos pueden llegar a ser importantes sitios de almacenamiento.

Tabla XII. Potencial secuestro de C en sedimentos de diferentes tipos de ecosistemas acuáticos. Valores de los flujos verticales de C medidos como MOP total, a partir de tabla modificada de Downing et al. (2008).

Ecosistema^a	Rango Z (m)	Media (mgC m⁻² d⁻¹)	Rango (mgC m⁻² d⁻¹)
Lagos pequeños mesotróficos	5-45	258	30-542
Lagos pequeños oligotróficos	12-34	74	8-350
Lagos grandes mesotróficos	100-200	49	27-82
Lagos grandes oligotróficos	70-700	16	5-25
Lagos tropicales	3-33	540	40-1360
Embalses eutróficos	5-35	5814	405-47649
Embalse oligotrófico	3-40	2320	960-3680
Embalse tropical	3-30	1100	840-1360
Humedales	—	85	21.9-287
Sistemas marinos con vegetación	—	381	227-413
Ecosistemas marinos	200-1500	85	46.6-123
Este estudio ^b	5-11.5	3110	673-3274

^a Datos para lagos de (Mulholland y Elwood, 1982; Saijo et al., 1997), datos para embalses (Henry y Maricato, 1996; Chalar y Tundisi, 2001; Downing et al., 2008), datos para humedales de (Schlesinger, 1997) y datos de ecosistemas marinos de (Duarte et al., 2005). ^b Incluye el promedio de los valores de MOP.

El flujo promedio de C orgánico registrado en el presente estudio estuvo entre los máximos medidos para diferentes tipos de cuerpos de agua (Tabla XII). El flujo vertical de C orgánico que llega a los sedimentos puede considerarse como el potencial de secuestro de C por parte del ecosistema. El C efectivamente secuestrado será aquel que resulte aislado del compartimiento atmosférico por un período prolongado (en el orden de miles de años), es decir enterrado en los sedimentos e incorporado a procesos diagenéticos (Mulholland y Elwood, 1982; Post et al., 1990; Turner, 2002; Hernández de la Torre y Gaxiola Castro, 2007). Normalmente el C secuestrado es sólo una pequeña fracción de aquel que llega al fondo, ya que una vez en los sedimentos el C orgánico es pasible de ser respirado por organismos bentónicos, o regresar a la columna de agua por procesos de resuspensión físicos y biológicos (Evans, 1994; Sarmiento, 2006; Hernández de la Torre y Gaxiola Castro, 2007). De esta forma, el flujo de C orgánico medido en profundidades cercanas al fondo de los cuerpos de agua (como fue realizado en el presente estudio) representa una buena aproximación al máximo pasible de ser secuestrado, o potencial de secuestro de C, por un cuerpo de agua dado.

CONCLUSIONES

En general se encontraron resultados concordantes con la hipótesis de trabajo planteada para esta tesis, con algunas excepciones como se detallan a continuación:

- Se encontró una relación positiva entre los flujos de C en forma de *pellets* y la abundancia, biomasa y tamaño individual medio del zooplancton, siendo los copépodos y en particular los calanoides los organismos que más aportaron a los flujos de C.
- No se encontró la relación predicha entre la biomasa de fitoplancton palatable para el mesozooplancton y los flujos de *pellets*, sin embargo al normalizar los flujos por el número de copépodos la relación resultante apoyó la hipótesis.
- Lagos con zooplancton de mayor tamaño y con mayor biomasa de copépodos tuvieron los flujos verticales de C más altos.
- Por último se verificó una relación positiva entre la temperatura y los flujos verticales de C.

PERSPECTIVAS

Este trabajo pretende ser el disparador de una nueva línea de investigación para nuestro país, ya que es el primer estudio de este tipo en ecosistemas continentales en Uruguay. Además, contribuir junto a otros estudios regionales y mundiales a una mejor comprensión y predicción de las alteraciones del ciclo de C y sus efectos en el clima. Se considera necesario incluir en nuevos estudios el papel de la comunidad microbiana y de peces en los flujos verticales de C. A su vez realizar experimentos para evaluar la biodegradabilidad de las distintas fracciones que sedimentan.

BIBLIOGRAFÍA

Anderson N.J., Bennion H. y Lotter A.F. 2014. Lake eutrophication and its implications for organic carbon sequestration in Europe. *Global Change Biology* 20: 2741-2751.

Angel M.V. 1984. Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems. En: *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*, Fasham M.J. (Ed.), pp. 475-516, Plenum Press, New York.

Ansell A.D. 1974. Sedimentation of organic detritus in Lochs Etive and Creran, Argyll, Scotland. *Marine Biology* 27: 263-273.

Arocena R. y Conde D. 1999. *Métodos en ecología de aguas continentales*. DIRAC. Montevideo.

Bathelt R.W. y Schelske C.L. 1983. Degradation of the peritrophic membrane of fresh-water zooplankton fecal pellets. *Transactions of the American Microscopical Society* 102: 288-299.

Bathmann U.V., Noji T.T., Voss M. y Peinert R. 1987. Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986. *Marine Ecology Progress Series* 38: 45-51.

Beamud S.G., León J.G., Kruk C., Pedrozo F. y Diaz M. 2015. Using trait-based approaches to study phytoplankton seasonal succession in a subtropical reservoir in arid central western Argentina. *Environmental Monitoring and Assessment* 5: 187:271.

Benndorf J. y Hennin M. 1989. *Daphnia* and toxic blooms of *Microcystis aeruginosa* in Bautzen Reservoir (GDR). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 74: 233-248.

Bonilla S., Aubriot L., Soares M.C.S., González-Piana M., Fabre A., Huszar V.L.M., Lüring M., Antoniadis D., Padisák J. y Kruk C. 2011. What drives the distribution of the bloom forming cyanobacteria *Planktothrix agardhii* and *Cylindrospermopsis raciborskii*? *FEMS Microbiology Ecology* 79: 594-607.

Bottrell H.H., Duncan A., Gliwicz Z.M., Grygierek E., Herzig A., Hillbricht-Ilkowska A., Kurasawa H., Larsson P. y Weglenska T. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24: 419-456.

Breteler W.C.M.K., Schogt N. y Gonzalez S.R. 1990. On the role of food quality in grazing and development of life stages, and genetic change of body size during cultivation of pelagic copepods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 135: 177-189.

Brooks J.L. y Dodson S.I. 1965. Predation, body size and composition of the plankton. *Science* 50: 28-35.

Bruland K.W. y Silver M.W. 1981. Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (Salps, Pteropods, Doliolids). *Marine Biology* 63: 295-300.

Bruly K.W. y Silver M.W. 1981. Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (Salps, Pteropods, Doliolids). *Marine Biology* 63: 295-300.

Buesseler K.O., Antia A.N., Chen M., Fowler S.W., Gardner W.D., Gustafsson O., Harada K., Michaels A.F., Rutgers van der Loeff M., Sarin M., Steinberg D.K. y Trull T. 2007. An assessment of the use of sediment traps for estimating upper ocean particle fluxes. *Journal of Marine Research* 65: 345-416.

Cavan E.L., Le Moigne F.A.C., Poulton A.J., Tarling G.A., Ward P., Daniels C.J., Fragoso G. y Sanders R.J. 2015. Zooplankton fecal pellets control the attenuation of particulate organic carbon flux in the Scotia Sea, *Southern Ocean Geophysical Research Letters* 42: 821-830.

Cole J.J., Prairie Y.T., Caraco N.F., McDowell W.H., Tranvik L.J., Striegl R.G., Duarte C.M., Kortelainen P., Downing J.A., Middelburg J.J. y Melack J. 2007. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems* 10: 171-184.

Colina M., Calliari D., Carballo C. y Kruk C. 2015. A trait-based approach to summarize zooplankton–phytoplankton interactions in freshwaters. *Hydrobiologia* DOI: 10.1007/s10750-10015-12503-y.

Cottingham K.L. y Schindler D.E. 2000. Effects of grazer community structure on phytoplankton response to nutrient pulses. *Ecology* 81: 183-200.

Crisman T.L. y Streever W.J. 1996. The legacy and future of tropical limnology. En: *Perspectives in Tropical Limnology*, Schiemer F. y Boland K.T. (Eds.), pp. 27-42, Academic Publishing bv, Amsterdam, The Netherlands.

Chalar G. y Clemente J. 2005. Tasa de resuspensión de fósforo y sedimentos en un cuerpo de agua muy somero (Laguna de Rocha, Uruguay). En: *Taller Internacional de Eutrofización y Embalses CYTED VXII B*, J. V.P.I.P.K. (Ed.), pp. 89-108, Patagonia Impresores, Chile.

Chalar G., De León L., Brugnoli E., Clemente J. y Paradiso M. 2002. Antecedentes y nuevos aportes al conocimiento de la estructura y dinámica del Embalse Salto Grande El agua en Sudamérica: de la Limnología a la Gestión en Sudamérica. En: *Aprovechamiento y Gestión de los Recursos Hídricos*, Fernández-Cirelli A. y Chalar G. (Eds.), pp. 123-142, CYTED, Buenos Aires.

Chalar G. y Tundisi J.G. 2001. Phosphorus fractions and fluxes in the water column and sediments of a tropical reservoir (Lobo-Broa – SP). *International Review of Hydrobiology* 86: 183-194.

Dam H.G., Zhang X., Butler M. y Roman M.R. 1995. Mesozooplankton grazing and metabolism at the equator in the central Pacific: Implications for carbon and nitrogen fluxes. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 42: 735-756.

Danger M., Lacroix G., Kâ S., Ndour H., Corbin D. y Lazzaro X. 2009. Food-web structure and functioning of temperate and tropical lakes: A stoichiometric viewpoint. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 45: 11-21.

DeMott W.R. 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia* 69: 334-340.

DeMott W.R. 2003. Implications of element deficits for zooplankton growth. *Hydrobiologia* 491: 177-184.

Dilling L. y Alldredge A.L. 1993. Can chaetognath fecal pellets contribute significantly to carbon flux? *Marine Ecology Progress Series* 92: 51-58.

Downing J.A. 2010. Emerging global role of small lakes and ponds: little things mean a lot. *Limnetica* 29: 9-24.

Downing J.A., Cole J.J., Middelburg J.J., Striegl R.G., Duarte C.M., Kortelainen P., Prairie Y.T. y Laube K.A. 2008. Sediment organic carbon burial in agriculturally eutrophic impoundments over the last century. *Global Biogeochemical Cycles* 22:GB1018. doi: 10.1029/2006GB002854.

Downing J.A., Prairie Y.T., Cole J.J., Duarte C.M., Tranvik L.J., Striegl R.G., McDowell W.H., Kortelainen P., Caraco N.F., Melack J.M. y Middelburg J.J. 2006. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography* 51: 2388-2397.

Duarte C.M., Middelburg J.J. y Caraco N. 2005. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences* 2: 1-8.

Ehrenhaus C. y Vigna M.S. 2006. Changes in the phytoplankton of Lake Planetario after restoration process. *Darwibiana* 44: 319-328.

Elser J.J., Foster K. y Hecky R.E. 1995. Effects of zooplankton on sedimentation in pelagic ecosystems: theory and test in two lakes of the canadian shield. *Biogeochemistry* 30: 143-170.

Eppley R.W. y Peterson B.J. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* 282: 677-679.

Eskinazi-Sant'Anna E.M. 2006. *Sticholonche zanclea* (Protozoa, Actinopoda) in fecal pellets of copepods and *Euphausia* sp. in Brazilian coastal waters. *Brazilian Journal of Biology* 66: 839-847.

Evans R.D. 1994. Empirical evidence of the importance of sediment resuspension in lakes. *Hydrobiologia* 284: 5-12.

Fabián D. y Cruz-Pizarro L. 1997. Variaciones espaciales y temporales del zooplancton en un lago monomítico eutrófico (lago Ton-Ton, Uruguay). *Limnetica* 13: 55-68.

Fabre A., Carballo C., Hernández E., Píriz P., Bergamino L., Mello L., González S., Pérez G., León J.C., Aubriot L., Bonilla S. y Kruk C. 2010. Nitrogen and morphometry explain cyanobacterial blooms in subtropical lakes. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 5: 112-125.

Ferrante J.G. y Parker J.I. 1977. Transport of diatom frustules by copepod fecal pellets to the sediments of Lake Michigan. *Limnology and Oceanography* 22: 92-98.

Ferrante J.G. y Ptak D.J. 1978. Heterotrophic bacteria associated with the degradation of zooplankton fecal pellets in lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research* 4: 221-225.

Flanagan K.M. y McCauley E. 2008. Warming and depth interact to affect carbon dioxide concentration in aquatic mesocosms. *Freshwater Biology* 53: 669-680.

- Frost B.W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography* 17: 805-815.
- Gasca R. y Suárez Morales E. 1996. Introducción al estudio del zooplancton marino. El Colegio de la Frontera Sur. Chetumal, Quintana Roo, México.
- Gaudy R. 1974. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Marine Biology* 25: 125-141.
- George D.G. y Harris G.P. 1985. The effect of climate on long-term changes in the crustacean zooplankton biomass of Lake Windermere, UK. *Nature* 316: 536-539.
- Gillooly J.F. y Dodson S.I. 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnology and Oceanography* 45: 22-30.
- Gillooly J.S. 2000. Effect of body size and temperature on generation time in zooplankton. *Journal of Plankton Research* 22: 241-251.
- Gliwicz Z.M. y Pijanowska J. 1989. The role of predation in zooplankton succession. En: *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*, Sommer U. (Ed.), pp. 253-296, Springer-Verlag, New York, U.S.A.
- Goldthwait S.A. y Steinberg D.K. 2008. Elevated biomass of mesozooplankton and enhanced fecal pellet flux in cyclonic and mode-water eddies in the Sargasso Sea. *Deep Sea Research Part II* 55: 1360-1377.
- Gowing M.M. y Silver M.W. 1985. Minipellets: a new and abundant size class of marine fecal pellets. *Journal of Marine Research* 43: 395-418.
- Henry R. y Maricato F.E. 1996. Sedimentation rates of tripton in Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil). *Limnologica* 26: 15-25.
- Hernández de la Torre B. y Gaxiola Castro G. 2007. Carbono en ecosistemas acuáticos de México. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat. Ensenada, B.C. México.
- Honjo S. y Roman M.R. 1978. Marine copepod fecal pellets: production, preservation and sedimentation. *Journal of Marine Research* 36: 45-57.
- Horn H. y Horn W. 1993. Sedimentary losses in the reservoir Saldenbach: flux and sinking velocities of dominant phytoplankton species. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 78: 39-57.
- Hutchinson G.E. 1957. A treatise on limnology. Volume 1. Geography, physics and chemistry. John Wiley & Sons. New York.
- Iglesias C., Mazzeo N., Meerhoff M., Lacerot G., Clemente J.M., Scasso F., Kruk C., Goyenola G., García-Alonso J., Amsinck S.L., Paggi J.C., José de Paggi S. y Jeppesen E. 2011. High predation is of key importance for dominance of small bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia* 667: 133-147.

Ikeda T., Kanno Y., Ozaki K. y Shinada A. 2001. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature. *Marine Biology* 139: 587-596.

Jeppesen E., Jensen J.P., Jensen C., Faafeng B., Hessen D.O., Søndergaard M., Lauridsen T., Brettum P. y Christoffersen K. 2003. The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the arctic. *Ecosystems* 6: 313-325.

Jeppesen E., Søndergaard M., Mazzeo N., Meerhoff M., Branco C.C., Huszar V. y Scasso F. 2005. Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. En: *Tropical eutrophic lakes: their restoration and management*, Reddy V. (Ed.), pp. 331-359, Science Publishers Inc., Enfield.

Jeppesen E., Trolle D., Davidson T.A., Bjerring R., Søndergaard M., Johansson L.S., Lauridsen T.L., Nielsen A., Larsen S.E. y Meerhoff M. 2015. Major changes in CO₂ efflux when shallow lakes shift from a turbid to a clear water state. *Hydrobiología*.

Jespersen A.-M. y Christoffersen K. 1987. Measurements of chlorophyll-a from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. *Archiv für Hydrobiologie* 109: 445-454.

Kalff J. 2002. *Limnology: inland water ecosystems*. Prentice-Hall, Inc. Upper Saddle River, NJ.

Kleppel G.S. 1993. On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series* 99: 183-195.

Knisely K. y Geller W. 1986. Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oecologia* 69: 86-94.

Komar P.D., Morse A.P., Small L.F. y Fowler S.W. 1981. An analysis of sinking rates of natural copepod and euphausiid fecal pellets. *Limnology and Oceanography* 26: 172-180.

Kosobokova K., Martynova D. y Prudkovsky A. 2005. Contribution of Zooplankton to Vertical Carbon Fluxes in the Kara and White Seas. *Polarforschung* 75: 77-82.

Kosten S. 2010. *Aquatic ecosystem in hot water. Effects of climate on the functioning of shallow lakes*. Wageningen University. Wageningen, Neatherland.

Kosten S., Roland F., Da Motta Marques D.M.L., Van Nes E.H., Mazzeo N., Sternberg L.D.S.L., Scheffer M. y Cole J.J. 2010. Climate-dependent CO₂ emissions from lakes. *Global Biogeochemical Cycles* 24: GB2007.

Kozerski H.-P. 1994. Possibilities and limitations of sediment traps to measure sedimentation and resuspension. *Hydrobiologia* 284: 93-100.

Kruk C. 2001. Sucesión fitoplanctónica en un lago hipereutrófico en proceso de restauración. Maestría. Universidad de la República, Montevideo.

Kruk C. y De León L. 2002. Asociaciones de fitoplancton en lagos y embalses del Uruguay: validación y aplicación a la gestión de sistemas acuáticos. En: *El agua en Iberoamérica: de la limnología a la gestión en Sudamérica*, Fernández-Cirelli A. y Chalar G. (Eds.), pp. 143-155, CYTED XVII y CETA

- Kruk C., Rodríguez-Gallego L., Meerhoff M., Quintans F., Lacerot G., Mazzeo N., Scasso F., Paggi J.C., Peeters E.T.H.M. y Scheffer M. 2009. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology* 54: 2628-2641.
- Lacerot G., Kruk C., Lürling M. y Scheffer M. 2013. The role of subtropical zooplankton as grazers of phytoplankton under different predation levels. *Freshwater Biology* 58: 494-503.
- Lacerot G., Paggi J.C., José de Paggi S., Castelo Branco C., Jeppesen E., Lürling M., Kosten S., Mazzeo N., Coimbra L., Carballo C. y Sheffer M. 2010. Effects of climate on Size structure and functioning of aquatic food webs. En: Fish size explains zooplankton size along a latitudinal gradient in South America, University W. (Ed.), pp. 43-57, Wageningen.
- Lampert W. 1987. Feeding and nutrition in *Daphnia*. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia* 45: 143-192.
- Lampert W. y Sommers U. 2007. *Limnoecology*. Oxford University Press. New York.
- Lavaniegos B.E. 2007. El papel del zooplancton en la transferencia del Carbono. En: Carbono en ecosistemas acuáticos de México, Gaxiola G. y Hernández B. (Eds.), pp. 129-139, Ensenada, B.C. México.
- Lazzaro X. 1997. Do the trophic hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? . *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 26: 719-730.
- Le Quéré C., Harrison S.P., Prentice I.C., Buitenhuis E.T., Aumont O., Bopp L., Claustre H., Da Cunha L.C., Geider R., Giraud X., Klaas C., Kohfeld K.E., Legendre L., Manizza M., Platt T., Rivkin R.B., Sathyendranath S., Uitz J., Watson A.J. y Wolf-Gladrow D. 2005. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology* 11: 2016-2040.
- Legendre L. y Rassoulzadegan F. 1996. Food-web mediated export of biogenic carbon in oceans: hydrodynamic control. *Marine Ecology Progress Series* 145: 179-193.
- Legendre L., Rassoulzadegan F. y Michaud J. 1999. Identifying the dominant processes (physical versus biological) in pelagic marine ecosystems from field estimates of chlorophyll *a* and phytoplankton production. *Journal of Plankton Research* 21: 1643-1658.
- Lemaire V., Brusciotti S., Gremberghe I.v., Vyverman W., Vanoverbeke J. y Meester L.D. 2012. Genotype x genotype interactions between the toxic cyanobacterium *Microcystis* and its grazer, the waterflea *Daphnia*. *Evolutionary Applications* 5: 168-182.
- Leps J. y Smilauer P. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Faculty of Biological Sciences. University of South Bohemia. České Budejovice.
- Lindholm T., Eriksson J.E. y Meriluoto J.A.O. 1989. Toxic cyanobacteria and water quality problems-Examples from a eutrophic lake on Åland, South West Finland. *Water Research* 23: 481-486.
- Longhurst A.R. 1991. Role of the marine biosphere in the global carbon cycle. *Limnology and Oceanography* 36: 1507-1526.

Longhurst A.R. y Harrison W.G. 1988. Vertical nitrogen flux from the oceanic photic zone by diel migrant zooplankton and nekton. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 35: 881-889.

Lund J.W.G., Kipling C. y Le Cren E.D. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11: 143-170.

Martynova D.M. 2003. Copepod faecal pellets and their role in organic matter flux in the White Sea. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences* 299: 83-90.

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

McCauley E. 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. En: *A manual on methods for the assesment of secondary productivity in freshwaters*, Downing J.A. y Riegler F.H. (Eds.), pp. 228-265, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London.

Meerhoff M. 2006. The structuring role of macrophytes on trophic dynamics of shallow lakes under a climate warming scenario. PhD. University of Aarhus, Denmark.

Meerhoff M., Iglesias C., Teixeira de Mello F., Clemente J.M., Jensen E., Lauridsen T.L. y Jeppesen E. 2007. 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.

Montagnes D.J.S., Berges J.A., Harrison P.J. y Taylor F.J.R. 1994. Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 39: 1044-1060.

Moss B. 1998. *Ecology of freshwaters: man and medium, past to future*. Blackwell Science. Liverpool.

Mulholland P.J. y Elwood J.W. 1982. The role of lake and reservoir sediments as sinks in the perturbed global carbon cycle. *Tellus* 34: 490-499.

Noji T.T. 1991. The influence of macrozooplankton on vertical particulate flux. *Sarsia* 76: 1-9.

Ocampo Torres F.J. y García H. 2007. La interacción entre el océno y la atmósfera: aspectos físicos relevantes en la transferencia de gases. En: *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*, Gaxiola G. y Hernández B. (Eds.), pp. 29-42, Ensenada, B.C. México.

Oliver R. y Ganf G. 2000. Freshwater blooms. En: *The Ecology of Cyanobacteria*, Whiton B. y Potts M. (Eds.), Kluwer Academic Press, Dordrecht.

Otsuka S., Suda S., Li R., Matsumoto S. y Watanabe M.M. 2000. Morphological variability of colonies of *Microcystis* morphospecies in culture. *The Journal of General and Applied Microbiology* 46: 39-50.

Otsuka S., Suda S., Li R., Watanabe M., Oyaizu H., Matsumoto S. y Watanabe M.M. 1999. Characterization of morphospecies and strains of the genus *Microcystis* (Cyanobacteria) for a reconsideration of species classification. *Phycological Research* 47: 189-197.

Paerl H. y Huisman J. 2008. Blooms Like It Hot. *Science* 320: 57-58.

Paggi J. y José de Paggi S. 1974. Primeros estudios sobre el zooplancton de las aguas lólicas del Paraná medio. *Physis* 33: 94-114.

Panosso R., Carlsson P., Kozlowsky-Suzuki B., Azevedo S. y Graneli E. 2003. Effect of grazing by a neotropical copepod, *Notodiaptomus*, on a natural cyanobacterial assemblage and on toxic and non-toxic cyanobacterial strains. *Journal of Plankton Research* 25: 1169-1175.

Patonai K., El-Shaffey H. y Paffenhöfer G.-A. 2011. Sinking velocities of fecal pellets of doliolids and calanoid copepods. *Journal of Plankton Research* 33: 1146-1150.

Peeters E.T.H.M. 2001. Benthic macroinvertebrates and multiple stressors. Quantification of the effects of multiple stressors in field, laboratory and model settings. Thesis Wageningen University. The Netherlands.

Píriz P. 2007. Grupos funcionales de fitoplancton en lagos artificiales del Uruguay. Tesina Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo.

Post W.M., Peng T.-H., Emanuel W.R., King A.W., Dale V.H. y DeAngelis D.L. 1990. The global carbon cycle. *American Scientist* 78: 310-326.

Poulsen L.K. y Kiørboe T. 2006. Vertical flux and degradation rates of copepod fecal pellets in a zooplankton community dominated by small copepods. *Marine Ecology Progress Series* 323: 195-204.

Ramírez J.J. y Noreña J.F. 2001. Comportamiento de la tasa de sedimentación del material sestónico en dos periodos climáticos contrastantes en un lago urbano raso: laguna del Parque Norte, Medellín (Colombia). *Actualidades Biológicas* 74: 65-74.

Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L. y Melo S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417-428.

Richardson A.J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 65: 279-295.

Rodríguez-Gallego L., Mazzeo N., Gorga J., Meerhoff M., Clemente J., Kruk C., Scasso F., Lacerot G., García J. y Quintans F. 2004. The effects of an artificial wetland dominated by free-floating plants on the restoration of a subtropical, hypertrophic lake. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 9: 203-215.

Roldán G.A. y Ramírez J.J. 2008. Fundamentos de limnología neotropical. Universidad de Antioquia. Colombia.

Ruttner-Kolisko A. 1977. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Archiv für Hydrobiologie* 8: 71-76.

Saijo Y., Mitamura O. y Barbosa F.A.R. 1997. Chemical studies on sediments of four lakes. En: *Limnological studies on the Rio Doce Valley Lakes, Brazil*, Tundisi J.G. y Saijo Y. (Eds.), pp. 161-167, Brazilian Academy of Sciences, Rio de Janeiro.

Salas H. y Martino P. 1990. Metodologías simplificadas para la evaluación de eutrofización en lagos cálidos tropicales. CEPIS/HPE/OPS. Lima.

Sarma S., Nandini S. y Gulati R. 2005. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia* 542: 315-333.

Sarmiento J.L. 2006. *Ocean Biogeochemical Dynamics*.

Scheffer M. 1998. *Ecology of shallow lakes*. Chapman & Hall. London.

Schlensinger W.H. y Melack J.M. 1981. Transport of organic carbon in the world's rivers. *Tellus* 33: 172-187.

Schlesinger W.H. 1997. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. Elsevier. New York.

Schminke H.K. 2007. Entomology for the copepodologist. *Journal of Plankton Research* 29: 149-162.

Seki H., Tsuji T. y Hattori A. 1974. Effect of zooplankton grazing on the formation of the anoxic layer in Tokyo Bay. *Estuarine and Coastal Marine Science* 2: 145-151.

Siegenthaler U. y Sarmiento J.L. 1993. Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature* 365: 119-125.

Sinistro R., Sánchez M.L., Marinone M.C. y Izaguirre I. 2007. Experimental study of the zooplankton impact on the trophic structure of phytoplankton and the microbial assemblages in a temperate wetland (Argentina). *Limnologica* 37: 88-99.

Small L.F., Fowler S.W. y Unlu M.Y. 1979. Sinking rates of natural copepod fecal pellets. *Marine Biology* 51: 233-241.

Smetacek V. 1980. Zooplankton standing stock, copepod faecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. *Estuarine and Coastal Marine Science* 11: 477-490.

Somma A. 2014. El papel de la luz y la temperatura en la dinámica de cianobacterias en un lago de uso recreativo. Tesina de grado. UdelaR, Montevideo.

Sommaruga R. 1987. Dinámica de la interfase agua-sedimento en un sistema eutrófico, lago Ton-Ton (Canelones, Uruguay) con una caracterización físico-química y biológica del sedimento. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UdelaR, Montevideo, Uruguay.

Sommer F., Stibor H., Sommer U. y Velimirov B. 2000. Grazing by mesozooplankton from Kiel Bight, Baltic Sea, on different sized algae and natural seston size fractions. *Marine Ecology Progress Series* 199: 43-53.

Sommer U. 1989. *Plankton Ecology. Succession in Plankton Communities*. Springer Verlag. Berlin.

Spoturno J., Oyhançabal P., Goso C., Aubet N., Casaux S., Huelmo S. y Morales E. 2004. Memoria Explicativa, Carta Geológica y de Recursos Minerales del Departamento de Canelones a escala 1:100.00. PROYECTO CONYCIT 6019, Fondo Clemente Estable. Montevideo.

Stamieszkin K., Pershing A.J., Record N.R., Pilskalns C.H., Dam H.G. y Feinberg L.R. 2015. Size as the master trait in modeled copepod fecal pellet carbon flux. *Limnology and Oceanography*.

Steinberg C.E.W. y Hartmann H.M. 1988. Planktonic bloom-forming Cyanobacteria and the eutrophication of lakes and rivers. *Freshwater Biology* 20: 279-287.

Sterner R.W. y Hessen D.O. 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 1-29.

Stukel M.R., Ohman M.D., Benitez-Nelson C.R. y Landry M.R. 2013. Contributions of mesozooplankton to vertical carbon export in a coastal upwelling system. *Marine Ecological Progress Series* 491: 47-65.

ter Braak C.J.F. y Smilauer P. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power. New York.

Tiselius P., Hansen B.W. y Calliari D. 2012. Fatty acid transformation in zooplankton: from seston to benthos. *Marine Ecological Progress Series* 446: 131-144.

Tönnesson K. 2005. Zooplankton - their role in the pelagic food web and in structuring the pelagic ecosystem. Ph.D. Thesis. University of Gothenburg. Gothenburg.

Tranvik L.J., Downing J.A., Cotner J.B., Loiselle S.A., Striegl R.G., Ballatore T.J., Dillon P., Finlay K., Fortino K., Knoll L.B., Kortelainen P.L., Kutser T., Larsen S., Laurion I., Leech D.M., McCallister S.L., McKnight D.M., Melack J.M., Overholt E., Porter J.A., Prairie Y., Renwick W.H., Roland F., Sherman B.S., Schindler D.W., Sobek S., Tremblay A., Vanni M.J., Verschoor A.M., Wachenfeldt E.v. y Weyhenmeyer G.A. 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology and Oceanography* 54: 2298-2314.

Tsugeki N.K., Ishida S. y Urabe J. 2009. Sedimentary records of reduction in resting egg production of *Daphnia galeata* in Lake Biwa during the 20th century: a possible effect of winter warming. *Journal of Paleolimnology* 42: 155-165.

Turner J.T. 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology* 27: 57-102.

Turner J.T. y Ferrante J.G. 1979. Zooplankton fecal pellets in aquatic ecosystems. *BioScience* 29: 670-677.

Urban-Rich J., Hansell A.D. y Roman M.R. 1998. Analysis of copepod fecal pellet carbon using a high temperature combustion method. *Marine Ecological Progress Series* 171: 199-208.

- Urban-Rich J., Nordby E., Andreassen I.J. y Wassmann P. 1999. Contribution by mesozooplankton fecal pellets to the carbon flux on Nordvestbanken, north Norwegian shelf in 1994. *Sarsia* 84: 253-264.
- Urban J.L., Deibel D. y Schwinghamer P. 1993. Seasonal variations in the densities of fecal pellets produced by *Oikopleura vanhoeffeni* (C. Larvacea) and *Calanus finmarchicus* (C. Copepoda). *Marine Biology* 117: 607-613.
- Urrère M.A. y Knauer G.A. 1981. Zooplankton fecal pellet fluxes and vertical transport of particulate organic material in the pelagic environment. *Journal of Plankton Research* 3: 369-387.
- Utermöhl H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte. Limnologie* 9: 1-38.
- Verity P.G. 1985. Ammonia excretion rates of oceanic copepods and implications for estimates of primary production in the Sargasso Sea. *Biological Oceanography* 3: 249-283.
- Vidal L. y Kruk C. 2008. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) extends its distribution to Latitude 34°53'S: taxonomical and ecological features in Uruguayan eutrophic lakes. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3: 142-151.
- Volk T. y Hoffert M.I. 1985. Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-drive atmospheric CO₂ changes. *Geophysical Monographs* 32 99-110.
- Wassmann P. 1998. Retention versus export food chains: processes controlling sinking loss from marine pelagic systems. *Hydrobiologia* 363: 29-57.
- Watanabe M.F., Harada K.-i., Carmichael W.W. y Fujiki H. 1996. *Toxic Microcystis*. CRC Press. Boca Raton.
- Wetzel R.G. 2000. Freshwater ecology: changes, requirements and future demands. *Limnology and Oceanography* 1: 3-9.
- Wetzel R.G. 2001. *Limnology: lake and river ecosystems*. Academic Press. San Diego.
- Wollast R. y Chou L. 2001. The carbon cycle at the ocean margin in the northern Gulf of Biscay. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 48: 3265-3293.
- Wotton R.S. y Malmqvist B. 2001. Feces in aquatic ecosystems. *BioScience* 51: 537-544.

ANEXOS

Anexo I. Media y rango de variación de las variables fisicoquímicas, pH y conductividad (K) de los lagos estudiados en verano e invierno.

Lago	pH		K ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	
	Verano	Invierno	Verano	Invierno
Aventura	8.2 (8.1-8.3)	7.0 (7.4-6.6)	415 (415-416)	467 (466-468)
Botavara	8.1 (7.3-8.7)	8.1 (6.7-8.6)	356 (342-375)	366 (341-389)
Jardín	7.6 (6.6-8.9)	8.1 (7.7-8.3)	568 (557-602)	579 (555-604)
Javier	8.2 (8.0-8.4)	6.6 (6.5-7.0)	434 (434-435)	509 (506-513)
Pomacea	8.7 (8.5-9.0)	7.9 (7.4-10)	609 (606-611)	602 (566-629)
Prohibido	8.15 (7.7-8.8)	8.1 (7.9-8.4)	458 (456-462)	472 (462-549)
Roosevelt	7.4 (7.3-7.4)	7.1 (6.5-7.7)	472 (469-475)	553 (550-554)

Anexo II. Composición específica del zooplancton de los lagos estudiados.

Aventura Botavara Jardín Javier Pomacea Prohibido Roosevelt

ROTIFERA

<i>Anuraeopsis</i> sp.			X					
<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse. 1851)					X			
<i>Asplanchna</i> sp.				X			X	
<i>Asplanchna herricki</i> (De Guerne. 1888)	X							
<i>Bdelloidea</i> sp.			X					X
<i>Brachionus angularis</i> (Gosse. 1851)					X			
<i>Brachionus calyciflorus</i> (Pallas. 1766)					X			
<i>Brachionus caudatus</i> (Barrois y Daday. 1894)				X				
<i>Brachionus falcatus</i> (Gosse. 1851)								X
<i>Brachionus havanaensis</i> (Russet. 1911)							X	
<i>Cephalodella</i> sp.							X	
<i>Colurella</i> sp.						X		
<i>Conochilus coenobasis</i> (Bände. 1978)		X	X					X
<i>Conochilus unicornis</i> (Rousselet. 1892)	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Filinia opoliensis</i> (Zacharias. 1898)				X				
<i>Filinia terminalis</i> (Plate. 1886)		X			X	X		
<i>Gastropus</i> sp.								X
<i>Hexarthra intermedia brazilensis</i> (Wiszniewski. 1929)	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Keratella americana</i> (Carlin. 1943)	X	X	X				X	
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse. 1851)		X	X	X	X			
<i>Keratella tecta</i> (Gosse. 1851)					X			
<i>Keratella tropica</i> (Apstein. 1907)		X				X		
<i>Lecane</i> sp.		X	X			X	X	X
<i>Lecane bulla</i> (Gosse. 1851)						X		
<i>Lecane luna</i> (Müller. 1776)				X		X		
<i>Lepadella</i> sp.		X					X	
<i>Polyarthra</i> sp.	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Pompholyx complanata</i> (Gosse. 1851)		X	X	X				X
<i>Pompholyx sulcata</i> (Hudson. 1885)					X			
<i>Synchaeta</i> sp.		X			X			X
<i>Testudinella patina</i> (Hermann. 1783)	X	X	X			X		X
<i>Trichocerca</i> sp.								X
<i>Trichocerca</i> cfr. <i>pusilla</i> (Lauterborn. 1898)				X				
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski. 1893)		X			X		X	

CLADOCERA

<i>Alona</i> sp.				X				
<i>Bosmina</i> sp.				X		X	X	
<i>Bosmina hagmanni</i> (Stingelin. 1904)	X	X	X		X			X
<i>Bosmina huaronensis</i> (Delachaux. 1918)	X	X						
<i>Bosmina longirostris</i> (Müller. 1776)	X	X	X				X	X
<i>Ceriodaphnia</i> sp.		X					X	X
<i>Ceriodaphnia</i> cfr. <i>reticulata</i> (Jurine. 1820)	X	X						
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> (Sars. 1886)		X	X			X		
<i>Ceriodaphnia dubia</i> (Richard. 1895)	X	X	X			X		X
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> (Sars. 1862)	X					X		
<i>Chydorus</i> sp.		X						
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)				X				

Anexo II. Continuación.

CLADOCERA

<i>Daphnia</i> sp.	x	x	x			x	
<i>Daphnia</i> cfr. <i>gessneri</i> (Herbst, 1967)					x		
<i>Daphnia gessneri</i> (Herbst, 1967)	x	x	x			x	x
<i>Daphnia parvula</i> (Fordyce, 1901)							
<i>Daphnia pulicaria</i> (Forbes, 1893)	x				x		x
<i>Diaphanosoma</i> sp.				x			x
<i>Diaphanosoma birgei</i> (Korinek, 1981)		x	x		x		
<i>Diaphanosoma chilense</i> (Daday, 1902)	x						
<i>Moina</i> sp.	x					x	x
<i>Moina minuta</i> (Hansen, 1899)			x		x		x
<i>Moina micrura</i> (Kurz, 1875)					x		

COPEPODA

<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars, 1863)		x	x	x	x		
<i>Eucyclops</i> sp.					x	x	
<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fischer, 1860)		x				x	
<i>Calanoide</i> sp.				x		x	
<i>Ciclopoide</i> sp.	x	x	x	x	x	x	x
<i>Notodiaptomus incompositus</i> (Brian, 1925)	x	x	x	x	x	x	x