en Roldán Pérez, G. & J.J. Ramírez Restrepo (eds.) (2022): Fundamentos de Limnología Neotropical, 3a edición. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Julio Carrizosa Valenzuela, Bogotá, Colombia.

Capítulo 16

El ensamble zooplanctónico

:471-512.

[1]*Juan Pablo Alvarez-Silva,* [2]*Camilo Andrade-Sossa,*
[3]*Nelson Aranguren-Riaño,* [4]*Santiago Gaviria-Melo,*
[5]*Silvia Lucía Villabona-González*

Generalidades

El zooplancton de aguas continentales está conformado por organismos heterótrofos microscópicos pertenecientes a diferentes categorías taxonómicas e intervalos de tamaño (entre 0,02 a 5 mm, generalmente), que tienen en común estar suspendidos y desarrollar la mayor parte del ciclo de vida en la columna de agua y cuya capacidad de locomoción no les permite nadar en contra de las corrientes (Margalef, 1983; Esteves, 2011). Los principales grupos que lo conforman son protozoos y rotíferos que hacen parte del microzooplancton; así como los cladóceros y copépodos (ciclopóideos y calanóideos) que constituyen el mesozooplancton. En algunos ecosistemas hacen parte del zooplancton larvas de insectos como las del género *Chaoborus*, que son incluidas en el macrozooplancton (Tundisi & Matsumura Tundisi, 2008).

Los rotíferos dominan frecuentemente la riqueza y en muchas ocasiones también la densidad en sistemas del Neotrópico (Ríos Pulgarín *et al*., 2020). Sus cortos ciclos de vida, su plasticidad alimentaria y su fácil dispersión hacen que la mayoría de sus poblaciones respondan rápidamente a las expresiones del ambiente (biótico y abiótico) y, por tanto, presenten una mayor capacidad de ajuste a los cambios ambientales que caracterizan estos ecosistemas (García-Chicote, 2015). En contraste, los ciclos de vida más complejos y extendidos en el tiempo son comunes a la mayoría de especies del mesozooplancton (cladóceros y copépodos), lo que se refleja en un amplio espectro de diversidad, que varía según factores históricos, locales y regionales

1 Investigador y consultor independiente, jpalvarezs@unal.edu.co
2 Universidad del Cauca, ceandrade@unicauca.edu.co
3 Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, nelson.aranguren@uptc.edu.co
4 Universidad de Viena, Austria, santiago.gaviria@gmx.at
5 Universidad Católica de Oriente, svillabona@uco.edu.co

(Aranguren-Riaño *et al*., 2011). Los protozoos pueden llegar a ser predominantes, especialmente en lugares con altas cargas de materia orgánica; no obstante, son los menos estudiados dentro del zooplancton tropical, debido a que sus métodos de recolección, preservación, identificación y conteo requieren técnicas particulares.

Las especies del zooplancton desempeñan un papel importante en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos, por su rol como dinamizadoras del flujo de materia y energía desde niveles basales hasta niveles tróficos superiores, tanto por vías consumidoras como recuperadoras (Dejen *et al*., 2004). Además, se consideran buenas indicadoras de cambios físicos, hidrológicos y climáticos, pues su presencia, crecimiento y reproducción, dependen de un conjunto de condiciones físicas como la temperatura, la disponibilidad lumínica y la hidrodinámica, así como de procesos químicos del agua como la concentración y distribución de gases disueltos y otros compuestos; así mismo, sus poblaciones son dependientes de la oferta alimentaria (bacterioplancton, fitoplancton, otros organismos del zooplancton o detritus) y la depredación por peces e invertebrados (Tundisi & Matsumura-Tundisi, 2008). Estas condiciones y procesos varían de forma regular o aleatoria en espacio y tiempo, con incidencia en la composición, estructura y función del ensamble (Figura 16.1).

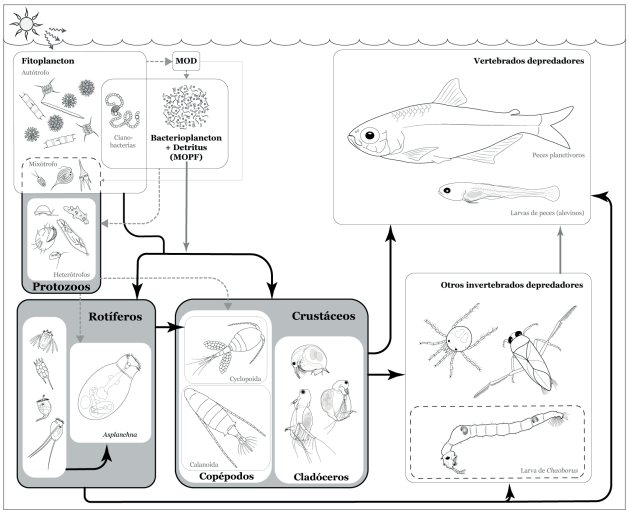


Figura 16.1. Esquema simplificado de la ubicación en la red trófica de los principales grupos de zooplancton (recuadros de fondo gris) en el subsistema limnético de ambientes acuáticos neotropicales. Transferencia de materia orgánica por la ruta de herbivoría desde niveles tróficos inferiores a superiores (flechas negras) y originada en el bucle (*loop*) microbiano (flechas discontinuas en gris). Las flechas continuas en gris indican otros flujos. Los recuadros de línea punteada comprenden organismos también considerados en la comunidad zooplanctónica por distintos autores. MOD: materia orgánica disuelta; MOPF: materia orgánica particulada fina. Las vías de desmineralización de materia orgánica, excreción y transformación de biomasa a detritos, no están representadas para los organismos heterotróficos. *Fuente*: Ilustración: Álvarez-S., J.P.

Principales grupos taxonómicos de zooplancton (generalidades)

Una síntesis y comparación entre las características de los grupos principales de zooplancton epicontinental se presenta en la Tabla 16.1 y posteriormente se detallan diversos aspectos de cada uno de ellos.

Tabla 16.1. Comparación entre grupos del zooplancton epicontinental.

Característica	Protozoos	Rotíferos	Cladóceros	Copépodos
Talla aproximada (µm)	2 – 200	40 – 1000	200 – 7000	500 – 5000
Rango más frecuente, tallas comunes y raras (µm)	La mayoría < 100 Pocos hasta 3000	La mayoría <300 Pocos hasta 2000	La mayoría < 3000 Muy pocos hasta 7000	La mayoría <2000 Pocos hasta 10000
Reproducción	Asexual: fisión binaria, fisión múltiple o gemación. Sexual: Conjugación.	Partenogénesis cíclica facultativa Reproducción sexual menos frecuente y solo en Monogononta	Partenogénesis cíclica facultativa Reproducción sexual menos frecuente	Sexual
Desarrollo	Directo	Directo	Directo	Indirecto: con estados larvarios (nauplio) y copepoditos
Formas de resistencia más usuales	Quistes	Monogononta: huevos de resistencia. Bdelloidea: organismos en estado de dormancia (anhidrobiosis, anabiosis, criptobiosis)	Huevos de resistencia, efipios	Huevos de resistencia Diapausa en copepoditos
Generación (días)	<1	1 — 7	5 — 24	7 — 32
Tendencia más frecuente en estrategias evolutivas	R	R	Transición R-K	K
Métodos de captura de alimento más frecuentes	Difusión, transporte activo o pinocitosis (saprotróficos) Fagocitosis (holozoicos) Filtración (en ciliados)	Sedimentadores micrófagos, usando su corona de cilios y canal oral. Algunos raptoriales utilizando su trofi	Filtradores usando sus apéndices torácicos. Algunos, ocasionalmente planctónicos, tienen hábitos raspadores	Cyclopoida: macrófagos raptoriales. Calanoida: "filtradores activos" (suspensívoros)
Alimento: rango de tamaños más usuales (µm)	0,2 — 20	1 — 20	1 — 50	2 — 200
Tipo de alimento más frecuente	Bacterias, materia orgánica particulada (MOP), otros protozoos, nanofitoplancton	Algas pequeñas principalmente unicelulares (usualmente <25 µm - criptoficeas, crisoficeas y algunos dinoflagelados), detritus, protozoos, bacterias, rotíferos	Algas unicelulares y coloniales, bacterias, detritos	Cyclopoida: algas, ciliados, rotíferos Calanoida: algas (principalmente clorofíceas y diatomeas).
Tasa de filtración	Alta sólo en ciliados filtradores	Muy baja	Alta	Baja
Frecuencia de depredación por invertebrados	Alta	Alta	Moderada	Moderada en estado adulto Alta en estado larval
Frecuencia de depredación por peces	Muy baja por peces adultos Moderada por larvas de peces	Muy baja por peces adultos Baja por larvas de peces	Moderada por peces adultos Alta por larvas de peces	Baja por peces adultos Moderada por larvas de peces
Ecosistemas donde predominan usualmente	Más abundantes en ambientes eutróficos y con copiosa acumulación de materia orgánica Algunos sólo presentes en ambientes oligotróficos	En ambientes mesotróficos y eutróficos, ecosistemas con alta cobertura de vegetación acuática o con gran abundancia de peces planctívoros o de larvas de peces en general	Formas grandes en ambientes oligotróficos y sin peces planctívoros o larvas de peces. Formas pequeñas en ambientes mesotróficos y eutróficos o con peces planctívoros o larvas de peces	Calanoideos en ambientes oligotróficos Cyclopoideos y estados de nauplio, en ambientes mesotróficos y eutróficos

Fuente: Modificada desde Allan (1976), Pourriot & Meibeck (1995), Conde-Porcuna *et al.* (2004) y Sigee (2005). Con algunos aportes de F. Lansac-Tôha (Comunicación personal, abril del 2021).

Protozoos (protistas heterotróficos)

Caracterización general

Los protozoos son organismos unicelulares simples que, aunque presentan características del reino animal como la movilidad y la fagotrofía, pertenecen

al reino Protista. Algunos además tienen la capacidad de ser mixotróficos (heterótrofos y autótrofos). Su nombre proviene del griego *proto*: primero y *zoo*: animal (Georg Goldfuss, 1818) y son uno de los grupos biológicos más antiguos. Son el grupo de menor tamaño (entre 0,02 – 2 mm, donde la mayoría de taxones están cercanos al intervalo inferior) y poseen los ciclos de vida más cortos dentro del zooplancton continental. Por otra parte, muchas de sus especies son de vida libre y otras son parásitos de interés en salud pública. Algunos taxones forman quistes de resistencia, lo que ha permitido su colonización y éxito reproductivo en una amplia diversidad de ecosistemas y hábitats, incluyendo aquellos que tienen condiciones ambientales extremas. No obstante, algunas especies también pueden tener una distribución limitada. Este grupo es el menos estudiado dentro del zooplancton tropical de vida libre, debido a que sus métodos de recolección, conteo, identificación y preservación requieren procedimientos más específicos.

Aspectos morfológicos

Los protozoos según su nivel de organización pueden ser unicelulares o coloniales, con formas elipsoidales, alargadas o de apariencia amorfa. Algunas especies están cubiertas por cápsulas protectoras (testas), o tienen vacuolas gaseosas y gotas de aceite que facilitan su flotabilidad. Se mueven por medio de flagelos, pseudópodos o cilios. Se clasifican generalmente en tres grandes grupos:

Ameboides: son amorfos, asimétricos o con simetría radial. Poseen extensiones fluídas del cuerpo denominadas pseudópodos, utilizados para moverse y capturar presas. Estos se dividen en amebas desnudas, que pueden desarrollarse como parásitos del hombre u otros animales (ej: *Entamoeba hartmanni*, *Entamoeba coli*, *Entamoeba histolytica*) y en condiciones de vida libre. De estas últimas existen pocos trabajos en el neotrópico (Rojas *et al*., 2017). También existen las amebas tecadas (tecamebas), cubiertas por una teca compuesta de material endógeno (sílice, carbonato de calcio, proteínas) o exógeno (granos de cuarzo, frústulas de diatomeas) que las protege contra la depredación y las alteraciones ambientales (Figura 16.2 A - C). Estas son las más estudiadas en el neotrópico (Schwind *et al*., 2013; Sigala *et al*., 2016), son muy diversas en suelos, sedimentos y entre la vegetación de humedales tropicales (Bobrov *et al*., 2019, 2013), aunque también pueden llegar a ser un componente regular del plancton en diversos ambientes. Particularmente especies de los géneros *Arcella* y *Difflugia* han sido hallados de forma abundante en el plancton, *Trinema* y *Phryganella* dentro de las macrófitas y *Centropyxis* en los sedimentos (Lansac-Tôha *et al.*, 2014). En este mismo hábitat, Escobar *et al*., (2005) reportan a *Arcella vulgaris* y *Centropyxis aculeata* como especies dominantes.

Ciliados: son el grupo más numeroso dentro de los protozoos, presentan gran diversidad de formas (ovoides, elipsoidales o alargadas) y simetría cercana a la bilateral (Figura 16.2 D - J). Poseen un macro y un micronúcleo de funciones vegetativa y reproductiva respectivamente. Tienen una boca (citostoma) con posición variable y estructuras para una locomoción rápida como son los cilios, que presentan una estructura interna compleja pero análoga a los flagelos; algunos son sésiles. En sistemas lóticos pueden alcanzar una riqueza entre 20 y 200 especies. Son tolerantes bajas concentraciones de oxígeno e incluso anoxia, por lo que pueden vivir en aguas contaminadas y ricas en materia orgánica (González, 1988). *Coleps*, *Colpoda*, *Paramecium*, *Vorticella* y *Euplotes* se registraron como un componente importante de sistemas lóticos de Cuba (Ymas & Prieto, 2012), mientras Pinilla (2007) en estudios de un lago amazónico de aguas claras, documentó predominio de ciliados dentro de los protozoos del nanoplancton. Algunos géneros como *Vorticella, Paramecium*, *Frontonia*, *Loxodes*, *Spirostomum*, *Stylonychia* y *Euplotes* han sido hallados en simbiosis con algas (Benavides & Espitia, 2005) y *Paramecium* en particular, es consumido frecuentemente por rotíferos (Uyaban-Sandoval, 2018).

Flagelados (mastigóforos): pueden ser redondeados, ovoides o alargados, con con cierto grado de simetría. Todos poseen uno o varios flagelos que usan para la locomoción (Figura 16.2 K - L), que se pueden distinguir con facilidad del cuerpo y tienen diferente ubicación dependiendo del género y la especie. Aunque su forma es muy variable, en general presentan una extremidad anterior redondeada y allí se insertan los flagelos. Se dividen en fitoflagelados (presentan cloroplastos y uno o dos flagelos, la mayoría son de vida libre) y zooflagelados (sin cloroplastos, heterótrofos, con uno a ocho flagelos, de vida libre, comensales, simbiontes o parásitos). Viven en diversos ambientes lóticos y lénticos, incluso en charcas temporales. Grandes abundancias pueden indicar ambientes con altas cargas de materia orgánica, producto de actividades antrópicas (Reynolds & Descy, 1996). Andramunio (2013) los señala como primeros colonizadores en el sistema lagunar Yahuarcaca, Amazonas. Por otra parte, Mayén-Estrada *et al.* (2014), documenta para México 146 especies de flagelados propiamente heterótrofos, de las cuales 54 son de vida libre, siendo las del género *Bodo* ubicuas en mayor variedad de hábitat. En el capítulo del fitoplancton se ofrece mayor información de los fitoflagelados.

Ciclos de vida, reproducción, hábitos alimenticios

Se reproducen principalmente por fisión binaria, fisión múltiple o gemación (asexual) y en algunos casos por conjugación (sexual). Algunos alternan la reproducción entre sexual y asexual. Viven aproximadamente una semana, dependiendo de

las condiciones ambientales. Muchos son parásitos, que pueden alternarse entre formas de vida libre y activa (trofozoíto) y formas de resistencia como quistes o esporas para sobrevivir a las condiciones adversas o para la dispersión.

Obtienen la energía mediante heterotrofía, autotrofía y mixotrofía (combinan heterotrofía y autotrofía). Se alimentan de bacterias, otros protozoos, hongos y algas mediante una gran diversidad de modos de nutrición: filtración, omnívoría, detritívoría, depredación e histofágia (se alimentan de tejidos). También existen algunos géneros osmotróficos que se alimentan por pinocitosis u otros mecanismos de transporte de membrana (Adl, 2019). Algunos tienen interacciones importantes con otros organismos que incluyen el comensalismo, el mutualismo y el parasitismo (Alves Moraes *et al*., 2017).

Origen, composición y diversidad taxonómica

En la actualidad hay unas 80.000 especies de protozoos descritas. Su clasificación ha sido arbitraria, especialmente la de los flagelados, pues muchas especies presentan características del reino animal y vegetal simultáneamente. La clasificación detallada de este grupo se puede consultar en Adl *et al.* (2019). Muchas morfoespecies de ameboides, flagelados y ciliados son cosmopolitas. En el trópico hay un bajo porcentaje de endemismo de estos grupos (Green, 1994), pero esto es probablemente un artefacto del submuestreo en esta región, particularmente en la subregión amazónica. Por ejemplo, Reczuga *et al.*, (2015) descubrieron la especie *Arcella peruviana*, indicadora de humedad en turberas tropicales. Asimismo, Féres *et al.* (2016) describieron a *Arcella gandalfi* en aguas brasileñas y la señalan como posible endémica suramericana. En hábitat edáficos en su mayoría asociados a bosque húmedo en los Andes peruanos, Bobrov *et al.* (2019) reconoció 15 taxones de distribución limitada a estos ambientes, con poca abundancia, pertenecientes a los géneros *Certesella*, *Apodera* y *Argynnia*, junto con algunas especies particulares de *Centropyxis* y *Cyclopyxis*.

Algunos géneros reportados comúnmente en ecosistemas acuáticos neotropicales son:

Aspidisca, Campanella, *Epistylis*, *Euplotes*, *Glaucoma*, *Stentor*, *Paramecium*, *Tintinnopsis*, *Vorticella* (ciliados), *Arcella*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Difflugia*, *Euglypha*, *Nebela*, *Plagiopyxis* (ameboides), *Entosiphon*, *Etalomonas*, *Euglena*, *Peranema*, *Trachelomona*, *Phacus* (flagelados) (Escobar *et al.*, 2005; Villabona-González *et al*., 2011; Reczuga *et al.*, 2015; Debastiani *et al*., 2016; Andramunio-Acero *et al.*, 2018; Bobrov *et al*., 2019, Lansac-Tôha *et al*., 2014).

Ubicación en la red trófica

Los protozoos o protozoarios son fundamentales dentro de los ecosistemas tropicales por su papel en la descomposición y remineralización de materia orgánica y nutrientes, en los ciclos biogeoquímicos, la producción primaria (los fotosintéticos) y la transferencia de energía en las redes tróficas, tanto de pastoreo como del consumo de detrito (Parra-García *et al*., 2020), cambiando la idea de una cadena trófica lineal, en la medida en que el *microbial loop* podía transferir una gran cantidad de energía (10-50% del carbono de la fotosíntesis) a través de la vía alternativa: carbono orgánico disuelto - bacteria - protozoos (Torres-Bejarano, 2013).

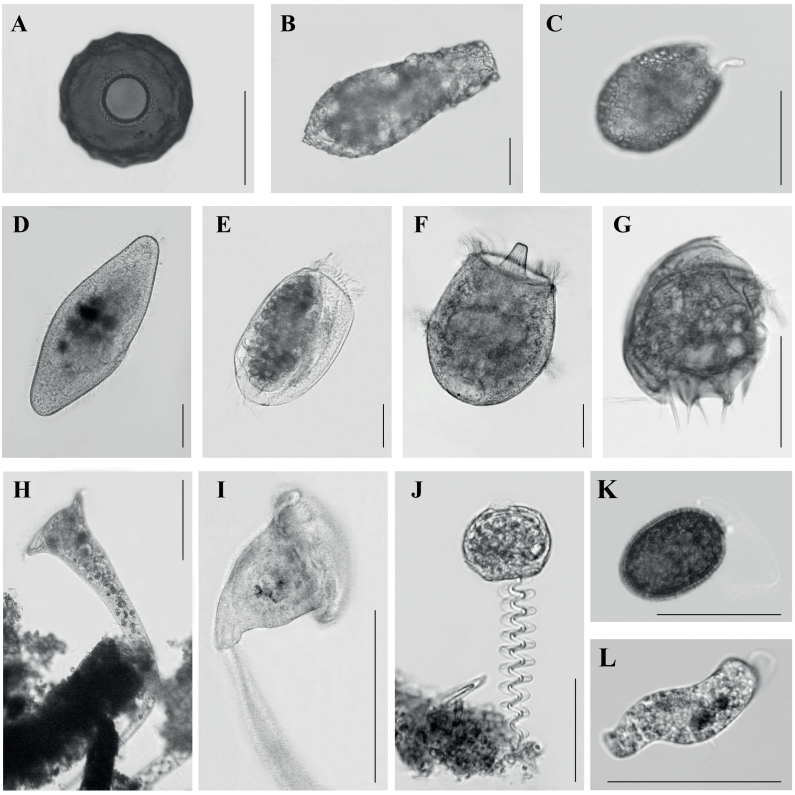


Figura 16.2. Ejemplos de grupos principales de protistas de vida libre**.** Ameboides (tecados), A – C: *Arcella* sp. (A), *Difflugia* spp. (B y C); Ciliados, D – J: *Paramecium* sp. (D), *Euplotes* sp. (E), *Didinium* sp (F), *Saprodinium* (G), *Stentor* sp. (H), *Vorticella* sp. (I), *Vorticella* sp., espécimen contraído (J); Flagelados, K – L: *Trachelomonas* sp. (K), *Astasia* sp. (L). Barra de escala: 50 µm. Humedal Jaboque (Bogotá - Colombia). *Fuente*: Fotografías: Alvarez-S., J.P.

Algunos taxones han sido utilizados como bioindicadores (Debastiani *et al*., 2016; Arrieira *et al*., 2017), en particular de condiciones polisapróbicas en quebradas tropicales (Aguirre *et al*., 2008). Consumen la materia orgánica de aguas residuales y las bacterias en los efluentes finales de las aguas tratadas. Son uno de los grupos de hidrobiota que participa en la autodepuración de ecosistemas donde se han alterado fuertemente las condiciones de oxígeno disuelto, de los sulfatos, y de la materia orgánica (Benavides & Espitia, 2005).

Rotíferos

Caracterización general

Son un grupo de invertebrados de pequeño tamaño, eutélicos, triblásticos, bilaterales y blastocelomados, con muy pocas especies alcanzando los 2 mm (la mayoría entre 0,04 a 1 mm), que se distinguen por presentar una corona de cilios y una faringe muscular denominada mástax (Wallace, 2002; Wallace *et al.*, 2006, Brusca *et al*., 2018). Existen cerca de 2.000 especies (Segers, 2007; Segers, 2013), tienen su mayor diversidad en ecosistemas acuáticos continentales y están también presentes en ambientes semi-terrestres, por ejemplo, asociados a la superficie de suelos húmedos, a musgos o fitotelmata.

Aspectos morfológicos y alimentarios

En los ambientes acuáticos epicontinentales, los rotíferos son muy diversos morfológicamente. Los de la Clase Bdelloidea, de apariencia y movimientos telescópicos, suelen estar más asociados a sedimentos en el bentos, a vegetación acuática o fragmentos sumergidos de la misma. Los de la Clase Monogononta presentan algunas especies asociadas estrechamente a sustratos, con formas sésiles o coloniales, pero la mayoría son típicamente planctónicas o habitantes del litoral, pueden ser de forma sacciforme, cilíndrica, oval o cuadrangular entre otras, también provistas o no de un pie u otras proyecciones corporales.

Un carácter distintivo del cual se deriva el nombre del grupo, comprende una corona de cilios en la región cefálica, los cuales se mueven metacrónicamente y dan la apariencia de una rueda girando, lo que despierta rápidamente el interés de aquellos que observan por primera vez la vida microscópica presente en los ambientes acuáticos (Figura 16.3 A). Esta corona puede ser simple, como ocurre en la mayoría de especies planctónicas del orden Ploima o disponerse en discos trocales con variado nivel de complejidad, como se presenta en el orden Flosculariaceae, en

el cual muchas especies viven asociadas a sustratos, siendo más sésiles o sedentarias con la capacidad de formar estructuras mucilaginosas o tubulares, si bien otras pueden conformar colonias flotantes (Wallace *et al*., 2006).

Se distinguen también por la presencia de una faringe mandibular denominada mástax, conformada por una estructura esclerotizada de siete piezas que en conjunto reciben el nombre de trofi (Figura 16.3 D-I), así como por los músculos circundantes que soportan su movimiento. Su diversificación es una de las principales causas del éxito evolutivo de los rotíferos, haciendo viables distintas estrategias de captura y procesamiento del alimento. Tres tipos de trofi, denominados maleado (presente en las familias Brachionidae, Epiphanidae, Lecanidae, Euchlanidae, Lepadellidae, Mytilinidae), maleorramado (Flosculariadae, Conochilidae, Hexartridae, Testudinellidae, Trochosphaeridae) y ramado (único en los Bdelloidea) (Fontaneto & De Smet, 2015), están morfológicamente dispuestos para triturar o moler el material conducido a la cavidad oral, que es primero capturado con la ayuda del movimiento de los cilios de la corona. Las suspensiones de alimento que ingieren incluyen algas, bacterias, flagelados heterotróficos y muy pequeños ciliados, en las fracciones de tamaño del pico y nanoplancton (menores a 20 μm). Debido a la variedad de partículas que consumen, participan activamente en las vías de transferencia de materia y energía que se dan por herbivoría e incluso a veces su papel puede ser mayor en la del detritus, influyendo en el *loop* microbiano en los ecosistemas acuáticos (Arndt, 1993; Wallace *et al*., 2015). En el Neotrópico, las especies con estos tipos de trofi suelen ser más abundantes en la medida que aumenta el estado trófico de los ambientes acuáticos, aunque también en ecosistemas relativamente pobres en nutrientes pero con considerable flujo de energía por vías detríticas, por ejemplo en lagos de aguas negras amazónicas en Colombia (Andrade-Sossa *et al.*, 2011).

Otros rotíferos poseen un trofi virgado succionador (Trichocercidae, Synchaetidae, Gastropodidae, Notommatidae), con un músculo hipofaríngeo que ayuda a esta función, mientras los unci (plural del uncus) cortan y agujerean el alimento, que en ocasiones consiste principalmente en algas de pequeño tamaño (Wallace *et al*., 2015). Otros tienen un trofi cardado, que solo se encuentra en la familia Lindiidae, poco frecuentes en ambientes neotropicales, los cuales succionan el alimento mediante el movimiento de sus piezas del trofi y consumen principalmente algas y organismos asociados al detritus (Wallace *et al*., 2006). Los trofi forcipado e incudado (Figura 16.3 I), son exclusivos de Dicranophoridae y Asplanchnidae respectivamente y corresponden a organismos depredadores, aunque en especies de *Asplanchna* también es frecuente la omnivoría. El trofi

uncinado es exclusivo de Collothecaceae, que son rotíferos sésiles depredadores de organismos pequeños, que capturan con ayuda de una corona modificada a manera de apéndices o haces de setas.

La epidermis de los rotíferos es sincitial y presenta una lámina cuticular intracitoplasmática, que puede ser alta, moderada o escasamente desarrollada, por lo que algunos autores hablan de rotíferos loricados o aloricados (Brusca *et al*., 2018), formando en los primeros una cutícula más rígida. Allí pueden desarrollarse muy variadas proyecciones, a manera de espinas anteriores y/o posteriores (Figura 16.3 C), presentes en géneros frecuentes en los ambientes neotropicales, como *Brachionus*, *Keratella*, *Plationus* y *Platyias*, las cuales varían en número, forma, disposición y tamaño entre las especies. Su longitud en algunos casos puede cambiar dentro de una misma población, en función de aspectos físicos como la temperatura, que les permite a través del aumento de la relación superficie/volumen disminuir su tasa de hundimiento en aguas más cálidas, pero principalmente estos polimorfismos o variaciones morfológicas se dan como respuesta a la presencia, abundancia y tipo de ciertos depredadores (Zhang *et al*., 2017).

En géneros planctónicos aloricados también existen, por ejemplo, proyecciones a manera de brazos (*Hexarthra*), cerdas filiformes y alargadas (*Filinia*) o remos con forma de plumas aplanadas (*Polyarthra*), que son muy útiles en su locomoción y flotabilidad (Wallace *et al*., 2006). En particular en *Polyarthra*, estos apéndices les permiten desplazarse en rápidos saltos, con un promedio de velocidad de escape a depredadores de 35 mm/seg (Wallace *et al*., 2006), lo que parcialmente puede explicar su alta frecuencia y abundancia en la zona limnética en distintos ecosistemas neotropicales del norte de Suramérica. La capacidad de desplazarse, sumado a su impredecible dirección de fuga, evita la captura por otros rotíferos como *Asplanchna*, que llegan a ser eficientes depredadores de rotíferos loricados de menor movilidad, por ejemplo algunas especies planctónicas de *Keratella* y *Brachionus* (Conde-Porcuna & Sarma, 1995; Chang *et al*., 2010).

Muchos presentan un pie proyectado desde el cuerpo, a veces retráctil, con dos dedos separados o fusionados y de muy diversa morfología (Figura 16.3 A-B). La presencia, desarrollo y forma de estas estructuras guarda relación con los hábitos de las distintas especies de rotíferos, los microambientes que frecuentan, su actividad y formas de desplazamiento, que les permiten adherirse temporalmente a sustratos o ayudar en la locomoción, junto con contracciones de su cuerpo y movimiento de la corona de cilios.

Ciclos de vida y reproducción

En general tienen tiempos de vida cortos y generacionales entre uno y siete días. Poseen desarrollo directo y presentan partenogénesis facultativa, usual en Monogononta u obligada como en Bdelloidea, en la que no se conocen machos. La reproducción predominante en hembras consiste en un ciclo asexual, amíctico, que origina nuevos individuos partenogenéticos, en la medida que son favorables las condiciones físico-químicas del agua, la oferta de alimento y la presión por interacciones como competencia y depredación. Este ciclo se interrumpe cuando hay algún estrés ambiental, que en ambientes neotropicales suelen estar relacionados con la disminución del nivel del agua o desecación del ecosistema en época de estiaje, concentraciones bajas oxígeno, incremento de depredadores o de sus frecuencias de contacto, entre otros aspectos, lo que conduce a la producción de hembras mícticas. A través de meiosis las últimas dan lugar a machos haploides, así como a huevos mícticos susceptibles de ser fecundados.

El resultado de la fertilización en esta fase sexual, son huevos de resistencia diploides que tienen una fuerte cubierta protectora (Figura 16.3 J-K), que entran en diapausa hasta que las condiciones ambientales vuelven a ser favorables, cuando eclosionan como hembras amícticas nuevamente (Wallace & Snell, 2010). En Bdelloidea, una opción alternativa a los cambios ambientales bruscos en la humedad es la anhidrobiosis, en la que los organismos entran en etapa latente, luego de perder un gran porcentaje de agua corporal sin que sus células sufran daño importante, y literalmente vuelven a la vida (anabiosis) cuando la humedad en el medio otra vez es favorable (Ricci & Fontaneto, 2009).

Origen, composición y diversidad taxonómica

Los rotíferos incluyen tres grupos claramente definidos (cada uno como un clado monofilético), aunque existe discusión en cuanto a las relaciones entre ellos y la categoría taxonómica a la que pertenecen (José de Paggi *et al*., 2020): los Seisonacea, que presentan dos ovarios (digonontas) y sólo tienen representantes marinos, los Bdelloidea (también digonontas) y los Monogononta. Estos tres grupos tradicionalmente se han agrupado como un solo filo, a la vez relacionados con el filo Acanthocephala por la presencia de lámina intra-citoplasmática en la epidermis, no obstante, el uso de diversos marcadores moleculares no sólo también ha evidenciado su relación filogenética (más estrecha con los Seisonacea), sino que ha puesto en el contexto varias hipótesis sobre la evolución de estos cuatro taxones, algunas de las cuales podrían conducir inclusive a que dejen de considerarse filos aparte (Fontaneto & De Smet, 2015) (Figura 16.3).

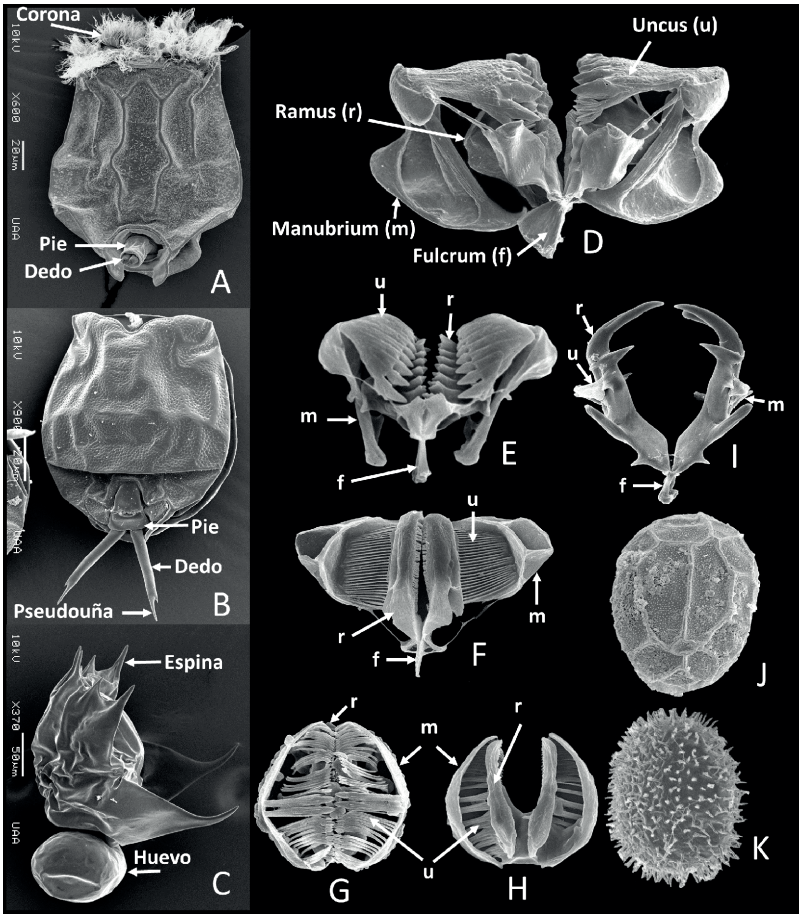


Figura 16.3. Rotíferos: aspectos morfológicos y estructuras de resistencia**.** A. *Brachionus bidentatus*, B. *Lecane papuana*, C. *Brachionus araceliae*. Algunos tipos de trofi: D. Maleado (*Brachionus*), E. Maleado (*Epiphanes*), F. Maleorramado (*Filinia*), G-H. Ramado (Bdelloidea), I. Incudado (*Asplanchna*). J – K. Huevos de resistencia. Fotografías modificadas con permiso de los autores: Marcelo Silva Briano, Araceli Adabache Ortiz y Gerardo Guerrero Jiménez (Laboratorio de Ecología – Universidad de Aguascalientes, México). Muestras recolectadas en ambientes acuáticos del estado de Aguascalientes, México.

En este texto y por fines prácticos se consideran los Bdelloidea y Monogononta en la categoría de clase, siguiendo a José de Paggi *et al*. (2020). En conjunto, ambas están representadas por 34 familias y 132 géneros a nivel mundial (Segers, 2007; 2013), de las cuales en el Neotrópico se conocen 30 familias y 94 géneros, con un número aproximado de especies en aguas continentales de 623 en Monogononta y 121 en Bdelloidea (José de Paggi *et al*., 2020). La región neotropical en su extensión posee amplia variación latitudinal, altitudinal y geomorfológica, que

se traduce en variedad de climas, ecosistemas y tipos de aguas, que inciden diferencialmente sobre la distribución geográfica de las especies de rotíferos. En esta amplia diversidad de ambientes, muchos ecosistemas e incluso algunas cuencas hidrográficas, presentan aún escaso conocimiento sobre su composición o poseen información taxonómica dudosa. Existen revisiones locales de inventario para Jamaica (Koste *et al*., 1993), Venezuela (Vasquez *et al*., 1998), Guatemala y Belize (Garcia-Morales & Elias-Gutierrez 2007), Brasil (Garraffoni & Lourenço, 2012), Argentina (Ferrando & Claps, 2016), Ecuador (López *et al*., 2020) y se proyecta una para Colombia (Andrade *et al*., en prep.). Además, dos publicaciones sobresalen como referencia ya que lograron reunir en listas de chequeo las especies reportadas para la región neotropical, las cuales datan ya de hace algunas décadas (Koste & José de Paggi, 1982; José de Paggi & Koste, 1995).

Entre los más ampliamente distribuidos y diversificados en aguas dulces neotropicales, se incluyen los géneros *Lecane* (Lecanidae), *Brachionus* y *Keratella* (Brachionidae), y *Trichocerca* (Trichocercidae), la mayoría más ricos en especies en ambientes con desarrollo de vegetación acuática. Otros muy comunes en el plancton pero con menos registros de especies, son *Polyarthra* y *Synchaeta* (Synchaetidae), *Asplanchna* (Asplanchnidae), *Filinia* (*Flosculariidae*), *Hexarthra* (Hexartridae), *Conochilus* (Conochilidae), *Epiphanes* (Epiphanidae), *Ascomorpha* (Gastropodidae) y *Testudinella* (Testudinellidae).

Se ha encontrado que organismos de diferentes zonas geográficas o inclusive coexistentes, con morfología aparentemente similar o leves variaciones consideradas inicialmente plasticidad fenotípica, en realidad corresponden a distintas especies (*sibling species*, especies gemelas o especies hermanas) producto de especiación críptica. Estos hallazgos se han logrado con aproximaciones integrativas, que incluyen morfometría geométrica, microscopía electrónica de barrido y técnicas moleculares, como el uso de aloenzimas y posteriormente la variación en distintos marcadores, como los espaciadores internos transcritos nucleares (ITS) o los genes mitocondriales como 16S rRNA y citocromo c oxidasa subunidad 1 (COI), que han permitido reconocer cerca de 43 complejos de especies crípticas de rotíferos a nivel global (Gabaldón *et al*., 2017).

En el Neotrópico, estos complejos incluyen como ejemplos a *Lecane bulla*, para el cual se hallaron 13 especies crípticas (García-Morales & Domínguez-Domínguez, 2020), así como en el grupo *Brachionus plicatilis* (Gómez y Snell, 1996; Mills *et al*., 2017; Guerrero- Jiménez *et al.,* 2019). El uso de códigos de barras (COI) en México, también señala evidencias para otras especies de *Lecane, Brachionus*, *Ascomorpha*, *Platyias* y *Mytilina* (García-Morales y Elias-Gutierrez, 2013). Es relevante destacar que pese a las grandes similitudes morfológicas entre

especies crípticas (alopátricas y simpátricas), se han identificado variaciones en rasgos ecológicamente relevantes entre ellas, con diferenciación de nicho facilitada por distintas respuestas a las fluctuaciones en el entorno físico y divergencias en las historias de vida y estructura demográfica (Gabaldón *et al*., 2017; Zhang *et al.,* 2019), sin embargo, la mayoría de los estudios en este tema han sido hechos en zonas diferentes a la región neotropical.

Cladóceros

Caracterización general

Son un grupo de pequeños crustáceos pertenecientes a la clase Branchiopoda, evolutivamente exitosos en la colonización de ambientes epicontinentales, donde han alcanzado su mayor diversificación morfológica y ecológica, por su eficiente modo de reproducción y mecanismos de dispersión, si bien algunos han ocupado secundariamente las aguas oceánicas. En general reciben la denominación de *pulgas de agua,* por el movimiento aparente a manera de saltos que describen muchas especies durante su desplazamiento, habitan en una amplia variedad de ambientes epicontinentales lacustres y palustres (temporales o permanentes), asimismo son más representativos en aquellos de tipo léntico (e.g. lagos, estanques, embalses, etc.). Presentan especies que típicamente habitan la zona pelágica (o limnética) de los cuerpos de agua, aunque una parte importante de su diversidad la constituyen formas litorales asociadas a sustratos sumergidos (e.g. plantas acuáticas) o son habitantes de fondo en intersticios de los sedimentos superficiales, entre sus hábitats más frecuentes.

Su diversidad aún no es bien conocida, Forró *et al*. (2008) señalaron cerca de 620 especies en aguas continentales (cifra subestimada en dos a cuatro órdenes de magnitud según estos autores), representadas por dos órdenes en la región neotropical (Anomopoda y Ctenopoda) y 186 especies, de las cuales alrededor de la mitad se consideraban fauna endémica. Más recientemente, se listan no menos de 700 especies distribuidas en más de 100 géneros a nivel global (Kotov *et al*., 2013), el conocimiento de su diversidad y distribución geográfica se encuentra en una etapa de actualización, gracias a estudios morfológicos más detallados y el apoyo de herramientas moleculares (e.g. códigos de barras), no sólo en aguas neotropicales sino también en otras regiones del mundo.

Aspectos morfológicos

Los cladóceros se distinguen por su tamaño pequeño, en aquellos órdenes de más amplia distribución (Ctenopoda y Anomopoda), su longitud corporal oscila entre

0,2 y 7 mm, aunque la mayoría de especies no superan los 3 mm (poco más del 90%) (Rizo *et al*., 2019).

Se caracterizan por una cabeza relativamente corta y bien definida, diferenciable de un caparazón que recubre lateral y dorsalmente lo que resta del cuerpo. Este carece de segmentación visible en comparación con otros crustáceos, por tanto, en la práctica se considera que consta de un tronco, donde están alineados los apéndices torácicos (4 a 6 pares, en general provistos de numerosas sedas), y de una región abdominal que se curva ventralmente llamada postabdomen, que lleva un par de garras terminales y dos cerdas proximales. Poseen un par de antenas natatorias conspicuas, ubicadas a cada lado de la cabeza, segmentadas, regularmente birrámeas (conformadas por una base, una rama interna y otra externa) y dotadas de largas sedas. En la cabeza se distingue además un par de anténulas tubulares con función sensorial, usualmente no segmentadas, más cortas y en posición ventral. Es característico en la parte dorsal del animal, un espacio formado entre el caparazón y el tronco, conocido como cámara de incubación, donde se desarrollan sus huevos (Figura 16.4).

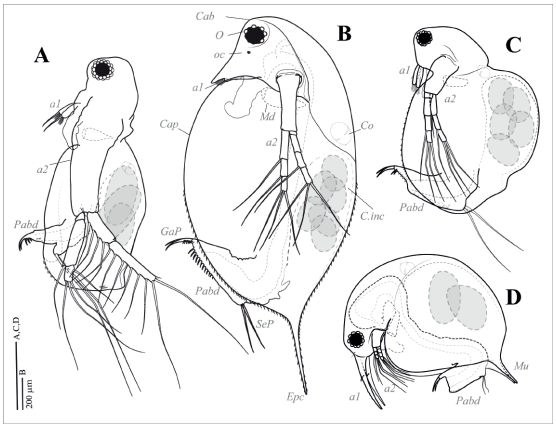


Figura 16.4. Familias de cladóceros frecuentes en el zooplancton. Orden Ctenopoda: (A) Sididae (*Neodiaphanosoma*). Orden Anomopoda: (B) Daphniidae (*Daphnia*), (C) Moinidae (*Moina*), (D) Bosminidae (*Bosmina*). Convenciones: a1, anténula; a2, antena; Cab, cabeza; Cap, caparazón; Pabd: postabdomen; O, ojo compuesto; oc, ocelo; Md, mandíbula; C.inc, cámara incubadora; Co, corazón; GaP, garra postabdominal; SeP, seda postabdominal; Epc, espina posterior del caparazón; Mu, mucrón. Apéndices torácicos no ilustrados. *Fuente*: Ilustración: Álvarez-S., J.P.

Las antenas representan el principal órgano de locomoción en las formas planctónicas, en tanto que, en aquellas asociadas a sustratos, su desplazamiento también se complementa mediante movimientos del primer par de apéndices torácicos y del postabdomen, que tiende a ser más grande y ornamentado. Dicho

postabdomen se usa en la limpieza o remoción de materiales en exceso o extraños, que pueden acumularse entre los apéndices torácicos.

Tienen un único ojo compuesto, rodeado por varias lentes hialinas, acompañado habitualmente por una mancha pigmentada accesoria (ocelo). Hacia el límite entre la cabeza y el caparazón bivalvo, se localizan sus piezas bucales (labro con función secretora, mandíbulas, maxílulas y maxilas, las últimas rudimentarias o ausentes), mientras que su sistema digestivo poco diferenciado en su recorrido, se extiende a lo largo del animal y termina en un ano dorsal ubicado en el postabdomen (Figura 4). Los apéndices torácicos, permiten la adquisición, manipulación y concentración de partículas de alimento, estas son conducidas hacia una ranura o surco que recorre el tronco y progresivamente a la parte anterior, donde son procesadas por las mandíbulas antes de entrar apertura bucal. La respiración se realiza a través de superficies internas, facilitada por el movimiento continuo de los apéndices torácicos, que producen corrientes de agua al interior del caparazón durante la alimentación.

Poseen un sistema circulatorio abierto, con un corazón simple ubicado en la parte dorsal, con el que se impulsa la hemolinfa a diferentes partes del cuerpo. Los individuos son relativamente translúcidos, tienen un exoesqueleto formado por una cutícula quitinosa, que periódicamente es renovada en la medida que van creciendo hasta cierto límite, produciéndose mudas (exuvias) durante todo su ciclo de vida.

El dimorfismo sexual suele ser suficientemente marcado, los machos además de tener menores tallas que las hembras, poseen anténulas más desarrolladas, especializaciones en el primer par de patas (presencia de ganchos o “clasper”, que les permite sujetar a las hembras), la cámara dorsal del caparazón es reducida, y su postabdomen suele ser más simplificado.

Algunas poblaciones muestran apreciable plasticidad fenotípica, con cambios característicos en su morfología denominados polimorfismos. Si este fenómeno se produce cíclica o estacionalmente, por definición es más apropiada su denominación de ciclomorfosis. En la zona templada están bien documentados ejemplos de dicha variación cíclica en cladóceros planctónicos, la mayoría en especies del género *Daphnia* y *Bosmina* (Dumont & Negrea, 2002). En *Daphnia* se incluyen cambios en el tamaño del cuerpo, en la longitud relativa de la espina posterior del caparazón, es muy particular el alargamiento apical de la cabeza en una punta o en una cresta dorsal, que reciben el nombre de yelmos, así como otras proyecciones cefálicas (dentículos o espinas laterales). En el género *Bosmina* es posible encontrar cambios en la longitud y curvatura de las antenas, así como en la extensión de las espinas postero-ventrales del caparazón (llamadas mucrones).

Se han propuesto diferentes hipótesis acerca de las causas de este fenómeno, uno de los mecanismos que ha recibido más atención es la respuesta defensiva inducida por depredadores (vertebrados e invertebrados), quienes de forma involuntaria liberan sustancias químicas que alertan de su presencia (conocidas como "kairomonas"), por tanto, el desarrollo de estructuras de defensa es una de las múltiples estrategias que pueden tener los organismos frente a la presión selectiva de dichas interacciones (Dumont & Negrea, 2002; Diel *et al*., 2020).

En aguas neotropicales, la variación polimórfica parece no presentar un marcado componente estacional. Algunos taxones presentes en la región para los cuales se reconoce polimorfismo morfológico son *Daphnia gessneri* (Arcifa, 1976), *D. ambigua* (Benzie, 2005), *Ceriodaphnia* cf. *cornuta* (Zaret, 1972), reconocida como un grupo de especies, especies de *Bosmina* (Elmoor-Loureiro, 1989), así como el cladócero invasor *D. lumholtzi* (Sorensen & Sterner, 1992). Este último, de procedencia afro-asiática-australiana, fue introducido en Norte América y ya cuenta con registros en Brasil (Simões et al., 2009), Argentina (Kotov & Taylor, 2014) y México (Silva-Briano *et al*., 2010).

Ciclo de vida y reproducción, hábitos alimentarios

El desarrollo de los cladóceros es directo (no incluye fases larvales), tiene lugar en la cámara incubadora dorsal, e incluye una serie de 3 a 4 estadios (instar), luego a través del proceso de muda los individuos juveniles (neonatos) son liberados, con una morfología prácticamente idéntica a la de los adultos.

La madurez sexual se alcanza en el intervalo de días a semanas y pueden producir decenas de camadas en su ciclo vital. Su esperanza de vida es variable entre especies y por lo general no excede los cuatro o cinco meses (Dumont & Negrea, 2002), naturalmente su longevidad, tasas de crecimiento y reproducción, entre otras características de su historia de vida, guardan estrecha relación con las condiciones de temperatura y alimentación en que se desarrollan estos organismos (Sarma *et al*., 2005).

Sus poblaciones se conforman casi exclusivamente por hembras, que se reproducen de manera asexual por partenogénesis. En este modo de reproducción las hembras (partenogenéticas) producen huevos diploides (amícticos), a partir de los cuales se desarrolla progenie del mismo sexo. En respuesta a señales ambientales que indican condiciones desfavorables o de deterioro del hábitat (desecamiento, déficit de oxígeno, escasez de alimento, sobrepoblación, o en ambientes con estacionalidad climática marcada, la variación en la temperatura y fotoperiodo, etc.), se da una transición a una fase sexual, donde se estimula la

producción de machos diploides. Estos individuos se ocupan de la fertilización de huevos haploides (mícticos) producidos por hembras sexuales (gamogenéticas), lo que da origen a la formación de huevos de resistencia, como su mecanismo más generalizado (Dumont & Negrea, 2002).

En los anomópodos se encapsulan uno a dos huevos en una estructura llamada "efipio", que se caracteriza por una cubierta fuertemente quitinizada y pigmentada que puede conservar parte del caparazón. En los ctenópodos no se forman dicha estructura y los huevos latentes se caracterizan por una protección más simple.

Estas estructuras de resistencia les permiten entrar en una fase de diapausa o latencia, lo que asegura su supervivencia hasta que las condiciones se restablezcan, y constituyen un importante mecanismo para su dispersión en diferentes escalas espaciales y temporales. Este proceso puede encontrarse mediado por agentes como el viento (anemocoria), las corrientes de agua (hidrocoria) y algunos animales (zoocoria), incluido el hombre. Como ejemplos particulares, en estudios en llanuras aluviales de la Argentina se ha identificado el papel de las macrófitas acuáticas, como reservorios y vehículos de dispersión de estas formas latentes, al ser arrastradas durante los pulsos de inundación (Battauz *et al*., 2017), así como la endozoocoria en peces iliófagos del género *Prochilodus*, que se caracterizan por sus largos desplazamientos (Battauz *et al*., 2015).

Muchas de estas formas de resistencia pueden no eclosionar sincrónicamente o incluso no encontrar las condiciones apropiadas para hacerlo, por lo cual se acumulan en los sedimentos formando "bancos de huevos". Allí son preservados como subfósiles junto con otros restos quitinizados disociados (a diferencia de otros grupos zooplanctónicos, cuyos restos se conservan poco), por tanto, constituyen un archivo de cambios históricos y evolución de los ambientes acuáticos en el pasado reciente, con uso potencial en reconstrucciones paleolimnológicas junto con otros indicadores, como se ha aplicado en Centroamérica (Wojewódka *et al*., 2016). Así mismo, la inducción de la eclosión de estos propágulos latentes, que permanecen viables varios años e incluso décadas en capas superficiales, son de gran utilidad en estudios de diversidad, ya que los datos de emergencia de distintas especies permiten complementar los de la fauna activa obtenidos por técnicas convencionales, entre otras posibles aplicaciones como lo muestra la revisión reciente en Sudamérica de estos estudios (Iglesias *et al*., 2016).

En general los cladóceros se alimentan indistintamente de todo tipo de partículas pequeñas disponibles en el agua, la mayoría consumen algas, que a la vez son complementadas con bacterias o detritos (Gliwicz, 2004). Su modo de adquisición es complejo, en los diferentes grupos taxonómicos está asociado con

el grado de especialización morfológica y funcional que tienen los apéndices torácicos, que reflejan diferencias en su historia evolutiva y adaptaciones para usar distintos recursos y hábitats en el ambiente acuático. En los ctenópodos, esta serie de apéndices torácicos presenta un patrón morfológico similar (salvo el sexto par) y poseen una función esencialmente filtradora, que posibilita la retención de partículas disponibles en suspensión en el medio, que son tamizadas por un entramado de sedas y pequeñas sétulas. Los anomópodos en comparación, presentan diferenciación morfológica y funcional entre pares de apéndices, algunos pueden estar más especializados para la filtración, como se presenta en distintos organismos planctónicos (e.g. familias Daphnidae y Moinidae), o para el raspado de biopelículas en distintos sustratos como sucede en algunas formas litorales (e.g, Chydoridae y Macrothricidae). Otros anomópodos tienen adaptaciones particulares en sus apéndices y son más especialistas en su dieta, alimentándose de restos de crustáceos en descomposición (*Pseudochydorus*) o de tejidos vivos del cnidario *Hydra* (*Anchistropus*) (Dumont & Negrea, 2002).

Origen, composición y diversidad taxonómica

Su origen en aguas continentales es antiguo. Sin embargo, es incierta la edad aproximada en su diferenciación, ya que el registro fósil es fragmentario y escaso. Se plantea que posiblemente se produjo en el Paleozoico, donde se ha recuperado importante evidencia paleontológica de otros grupos de branquiópodos de mayor tamaño; además en estratos del Mesozoico, donde se reconocen los restos más antiguos de los cladóceros, había ya evidencia de distintos linajes (Van Damme & Kotov, 2016). Se considera que la evolución de distintos depredadores (e.g. peces e invertebrados) y de hábitats disponibles (asociada con la radiación de las plantas acuáticas superiores), influyeron como factores principales en la historia evolutiva y diversificación de los cladóceros en los ambientes acuáticos continentales (Van Damme & Kotov, 2016).

Los cladóceros forman un agrupamiento monofilético entre los branquiópodos, como lo soportan distintos análisis basados en datos morfológicos y/o moleculares (Richter *et al*., 2007; Olesen, 2009; Schwentner *et al*., 2018). Su posición taxonómica en el sistema de clasificación, que se encuentra en revisión permanente, es aceptada al nivel de superorden (Cladocera), con cuatro órdenes representados en la fauna actual: Ctenopoda y Anomopoda, distribuidos en casi todos los continentes, y Haplopoda y Onychopoda, cuyas especies de agua dulce son exclusivas de la región Holártica.

En la región neotropical se incluyen representantes de dos familias de ctenópodos y ocho de anomópodos, mientras que en la actualidad este inventario puede reunir

más de 215 especies pertenecientes a 65 géneros. Aparte de aquellas endémicas y descritas en la región, se reconoce un variado número de taxones que se presume poseen amplia distribución, no obstante, varios de ellos posiblemente constituyen grupos de especies emparentadas con escasa diferenciación morfológica y ámbitos geográficos más restringidos, como lo indican estudios basados en estándares morfológicos más detallados y/o marcadores moleculares.

Por ejemplo, para algunos cladóceros planctónicos mencionados muy frecuentemente en el neotrópico que se asumían cosmopolitas, se han revelado patrones de endemismo continental e incluso linajes con divergencia regional, como en los complejos de especies de *Ceriodaphnia* cf. *cornuta* (Elías-Gutiérrez *et al*., 2008a; Sharma & Kotov, 2013) y *Moina* cf. *micrura* (Elías-Gutiérrez *et al*., 2019), cuyas especies nominales en el sentido estricto, sólo se distribuyen respectivamente en las regiones australiana y paleártica occidental. Otro ejemplo se relaciona con el complejo *Daphnia* cf. *obtusa* en Argentina, allí se reconocieron tres linajes distintos, además con amplia divergencia de otras especies norteamericanas pertenecientes al grupo, con el uso de dos marcadores moleculares (Adamowicz *et al*., 2004).

En este sentido, la información de inventario de los cladóceros en la región neotropical se encuentra en permanente revisión y actualización. Varias especies han sido descritas en las últimas décadas y cada vez es más común un enfoque integrativo para la delimitación de las mismas, de gran utilidad para el conocimiento de su diversidad, así como para la identificación de patrones biogeográficos o filogeográficos más precisos, en la medida que se posibilitan muestreos exhaustivos en distintas localidades y hábitats.

En relación con países de la región neotropical se dispone de varias recopilaciones de inventario, donde puede consultarse mayor información sobre la distribución de distintas especies. El alcance de este capítulo no permite un listado exhaustivo, no obstante, pueden citarse las contribuciones en México, Belize y Guatemala (Elías-Gutiérrez *et al*., 2006), Venezuela (Zoppi de Roa & López, 2008), Cuba (Elías-Gutiérrez & Varela, 2009), Colombia (Kotov & Fuentes, 2015), Chile (De los Ríos & Kotov, 2015) y Ecuador (López *et al*., 2018). En Brasil durante las últimas dos décadas ha habido un avance significativo en listas de chequeo regionales, las más recientes corresponden a Zanata *et al*. (2017); Sousa *et al*. (2018) y Da Silva *et al.* (2020).

La zona limnética o de aguas abiertas en los ecosistemas continentales neotropicales, se encuentra representada habitualmente por ensambles de especies propiamente planctónicas, como los anomópodos de las familias

Daphniidae (*Daphnia* y *Ceriodaphnia*), Moinidae (*Moina*) y Bosminidae (*Bosmina* y *Bosminopsis*), así como por los ctenópodos de las familias Sididae (*Neodiaphanosoma* y *Diaphanosoma*) y Holopediidae (*Holopedium*, restringida a la cuenca amazónica en el Neotrópico). Así mismo, puede también incluir especies propias de hábitat litorales, que pueden ser arrastradas y dispersadas pasivamente por las corrientes de agua, por lo cual en el sentido amplio se consideran parte del zooplancton limnético. Además, la presencia de estas formas litorales con mayor frecuencia puede darse en ambientes poco profundos, con amplio desarrollo de bancos de macrófitas acuáticas, predominio de vegetación sumergida y/o influencia periódica de procesos de mezcla y circulación del agua, que permite el acoplamiento entre distintos compartimentos del ecosistema acuático, como por ejemplo sucede en lagunas someras y de planos inundables.

En el hábitat litoral, las especies pueden estar en mayor o menor medida asociadas a plantas acuáticas (fitófilas) o a los sedimentos (bentónicas o epibentónicas). Allí son comunes los anomópodos de las familias Chydoridae y Macrothricidae, que reúnen importante diversidad de especies (con 39 y 8 géneros en aguas neotropicales), así como representantes de los géneros *Simocephalus* (Daphniidae), *Moinodaphnia* (Moinidae), *Ilyocryptus* (de hábito bentónico, Ilyocryptidae), *Acantholeberis* (Acantholeberidae) y *Eurycercus* (Eurycercidae). Entre los ctenópodos, se pueden incluir especies de *Pseudosida*, *Sida*, *Sarsilatona* y *Latonopsis* (Sididae). Los cladóceros en general poseen mayor diversidad taxonómica en esta zona, que en general es más heterogénea en estructura y variedad de sustratos, comparada con el sector de aguas abiertas (Alvarez-S., 2010; Castilho-Noll *et al*., 2010; Villabona-González *et al.*, 2011).

Algunos géneros como *Scapholeberis* (Daphnidae) y *Dadaya* (Chydoridae) son hiponeustónicos, pueden permanecer bajo la película superficial del agua, adheridos allí mediante adaptaciones en la estructura y ornamentación del borde ventral de las valvas del caparazón. Otras especies de Chydoridae en la región neotropical poseen hábitats muy particulares, por ejemplo, en bosques húmedos asociados a musgos (*Bryospilus repens*) (Frey, 1980) o fitotelmata (*Alona bromelicola*) (Smirnov, 1988), o incluso en pequeños riachuelos (*Kisakiellus aweti*) (Sousa & Elmoor-Loureiro, 2018).

Otras especies son más tolerantes a condiciones salinas como se ha observado en *Daphnia menucoensis* y *Moina eugeniae* en lagunas de ambientes semiáridos de la Pampa Argentina (Battauz *et al.*, 2013), mientras que en ecosistemas estuarinos neotropicales, en periodos de marea alta y entrada limitada de agua dulce, es común la presencia de especies propiamente marinas como *Penilia avirostris* (Sididae) y

Pseudevadne tergestina (Podonidae: Onychopoda) (Alvarez - Silva *et al*., 2006; Sterza & Fernandes, 2006; Márquez-Rojas *et al.*, 2013).

Ambos órdenes de cladóceros presentes en ambientes epicontinentales en la región neotropical, se caracterizan por su papel como consumidores primarios de partículas. En la zona de aguas abiertas es ampliamente reconocida la importancia de las especies filtradoras en el control de las poblaciones de organismos autótrofos en particular, así como de otros microorganismos presentes en el plancton, por tanto, inciden diferencialmente sobre las principales vías de transferencia de materia y energía hacia niveles superiores de la red trófica en el ecosistema.

Los cladóceros como grupo, ecológicamente se asemejan más a los rotíferos, por sus pequeñas dimensiones, rápido desarrollo y ciclos reproductivos (Margalef, 1983). Dado que muchas especies planctónicas exhiben comparativamente mayor talla, esto les posibilita consumir un espectro aún más amplio en tamaño de partículas, por ejemplo, se encuentra alrededor de 1–50 µm de diámetro en especies de *Daphnia* (Gliwicz, 2004). Si bien existe cierto grado de selectividad por tamaño, que en su límite inferior se da por el espacio intersetular de sus apéndices filtradores y el superior por el espaciamiento entre las valvas del caparazón y pares de apéndices, en general no sucede discriminación según otras propiedades del alimento, que extraen indistintamente de suspensiones mixtas que contienen algas usadas como su recurso principal, así como bacterias y detritos (Gliwicz, 2004). Debido a la poca selectividad que en general poseen, en especies planctónicas de mayor talla (e.g. *Daphnia*), también se reconoce el efecto negativo que tiene para sus poblaciones las floraciones de cianobacterias de morfología filamentosa o colonial, frecuentes en ambientes eutróficos, ya que además de producir interferencia mecánica en su aparato filtrador, varias tienen la capacidad de producir metabolitos tóxicos que pueden afectar su fecundidad y supervivencia, con una respuesta variable según la tolerancia de las especies (Ger *et al*., 2014).

Los cladóceros pueden ser descritos como la presa universal del mundo limnético, el espectro de depredadores que se alimentan de ellos es amplio, e incluye aves, peces (en particular sus estados juveniles), anfibios, insectos (e.g. larvas de *Chaoborus*) turbelarios, ácaros, cnidarios, copépodos y otros crustáceos (Dumont & Negrea, 2002; Esteves *et al*., 2011), incluso en aguas tropicales hacen parte de los ítem consumidos por la planta acuática carnívora *Utricularia foliosa* (Lentibulariaceae) (Sanabria-Aranda *et al*., 2006).

Copépodos

Caracterización general

Los copépodos son pequeños crustáceos de tamaño entre 0,3 y 7 mm, pero la mayoría son inferiores a 2 mm. Junto con los nemátodos, se consideran, los metazoos más abundantes del planeta. Han conquistado todos los ambientes acuáticos y se les encuentra también en ambientes semi-terrestres húmedos. Muchos son parásitos en otros metazoos marinos. En ecosistemas continentales, los hay como parásitos de peces (Luque *et al*., 2013; Gaviria & Aranguren, 2019). Aquellos de vida libre habitantes de las aguas continentales, pertenecen a cuatro órdenes: Gelyelloida, Harpacticoida, Cyclopoida y Calanoida (Figura 16.5). El primero de ellos contiene exclusivamente especies subterráneas y está limitado al Paleártico occidental. Harpacticoida no tiene representantes en el plancton. La mayoría de las especies de Calanoida son planctónicas, y unas pocas viven en charcas. Cyclopoida domina en el bentos y en las aguas subterráneas, y presenta algunas especies de vida planctónica, que forman grandes poblaciones en lagos, ciénagas y embalses.

Aspectos morfológicos

El cuerpo de un copépodo está cubierto por un exoesqueleto, y está dividido en cabeza (cefalosoma), tórax (metasoma) y abdomen (urosoma) (Figura 16.5). Todos los copépodos de agua dulce tienen un solo ojo (central). En la cabeza se insertan los apéndices (siempre en pares) usados en locomoción (primer par de antenas) y alimentación (segundas antenas, mandíbulas, primeras y segundas maxilas y maxilípedos). El tórax está compuesto por cinco segmentos torácicos, cada uno de ellos con un par de apéndices ventrales, usados en locomoción y reproducción. En el primer par de antenas se insertan elementos mecanoreceptores (setas) y quimiorreceptores (estetascos). El abdomen posee pocos segmentos, proximalmente se desarrolla un somita genital, que en la mayoría de hembras corresponde a la fusión de los dos segmentos anteriores del urosoma, mientras que en la parte distal y posterior al segmento anal, se localiza un par de ramas caudales características (denominadas furca), las cuales llevan seis (raramente siete) cerdas de diferente longitud.

Los Calanoida se diferencian de Cyclopoida por la relación de tamaño entre el cefalotórax y el abdomen: en Calanoida el primero es mucho más grande que el segundo. Otro caracter es la longitud de las anténulas: en Calanoida llegan hasta el abdomen (Figura 5) mientras que en Cyclopoida sobrepasan el cefalosoma sin alcanzar el abdomen, excepto en 3 géneros bentónicos y de aguas subterráneas -

Paracyclops, *Diacyclops* y *Graeteriella* - en los cuales las antenas son muy cortas (como en Harpacticoida) y no sobrepasan el cefalosoma (Figura 16.5).

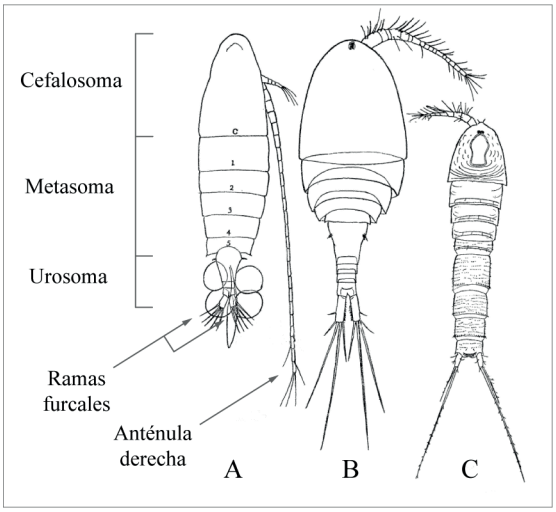


Figura 16.5. Comparación de la forma del cuerpo (hembras) de los 3 órdenes de copépodos de vida libre de las aguas continentales. A. Calanoida, plancton, B. Cyclopoida, plancton, bentos, aguas subterráneas, C. Harpacticoida, bentos, aguas subterráneas, semiterrestre.
Fuente: Esquema modificado de Dussart (1967).

Ciclos de vida, reproducción, hábitos alimentarios

La longevidad de las especies es muy variada. Mientras que en algunas poblaciones de Cyclopoida (e.g. *Thermocyclops*) es de un mes (hasta 3 meses), en Calanoida puede llegar a ser de un año en lagos fríos del superpáramo (e..g. *Boeckella occidentalis*).

Los sexos son separados en Calanoida y Cyclopoida, y se presenta partenogénesis solamente en algunas especies de Harpacticoida (*Elaphoidella bidens, E. grandidieri*). Los machos presentan adaptaciones morfológicas (anténula y quinta pata derecha en Calanoida, ambas anténulas en Cyclopoida) que facilitan sujetar a la hembra durante la cópula, para traspasar las espermatecas por contacto entre los abdómenes (en Cyclopoida) o con ayuda de la quinta pata izquierda (en Calanoida).

El desarrollo ontogénico y crecimiento en Calanoida y Cyclopoida se realiza a través de mudas de la cutícula. Existen seis estados larvarios o nauplios (N1 – N6) y cinco estados juveniles o copepoditos (CI – CV). El dimorfismo sexual se manifiesta en el estado juvenil copepodito V. El animal deja de mudar cuando

alcanza la edad adulta. La fecundación de los huevos es externa, en el receptáculo seminal de la hembra, y los huevos fecundados se depositan en sacos ovígeros (uno en Calanoida, dos en Cyclopoida) adheridos al segmento genital.

Tanto en Cyclopoida como en Harpacticoida, se presenta el fenómeno de diapausa, que es una detención del desarrollo durante el desarrollo ontogenético, motivado por sobrecalentamiento del medio, mínimos niveles de agua o presión depredatoria durante el verano estacional. El animal se enquista en estado juvenil en la fase de copepodito IV o V, durante la época caliente (Hutchinson, 1967), y pasa de ser planctónico a bentónico, lo cual ocurre en las zonas templadas y subpolares. En Suramérica, esto se presenta en la zona templada del cono sur. En el trópico, la diapausa se manifiesta en época de verano y disminución del volumen de agua (Esteves, 1988). Al final de la diapausa, los quistes se rompen y el animal regresa a la zona pelágica y continúa su desarrollo (Kiefer, 1978).

Algunas especies de Calanoida que viven en charcas temporales, usan otra estrategia para proteger a la población en épocas con condiciones ambientales extremas, por ejemplo durante la sequía, producen huevos de resistencia que aguantan el desecamiento. Estos se desarrollan cuando regresan las aguas con la inundación, de igual manera como lo hacen los grandes branquiópodos de los grupos Spinicaudata en los Llanos de Colombia (Roessler, 1995) y Venezuela, y Anostraca en las lagunetas costeras y llanuras del Caribe (Gaviria *obs. pers*.).

Calanoida y Cyclopoida representan un grupo dominante (Copepoda) en el zooplancton limnético y constituyen un eslabón importante en la red trófica en las aguas libres de lagos, embalses, estanques y charcas, y en el ciclo de nutrientes (Esteves, 1988). Según su etapa de desarrollo pueden tener un impacto diferencial sobre los recursos alimenticios, ya que sus formas larvales son principalmente microfiltradoras, mientras que los adultos pueden utilizar espectros mayores de tamaño en su dieta. Las especies de Calanoida son filtradoras y se alimentan selectivamente de algas del fitoplancton. Por su parte, los Cyclopoida tienen alimentación de tipo raptorial (captura selectiva de presas), y son en términos generales omnívoros o carnívoros. A su vez, sirven de alimento a larvas y adultos de peces (Papa & Holynska, 2013), a larvas de algunos insectos anfibióticos (Hutchinson, 1967) y a aves acuáticas (Gaviria, 1993). *Boeckella* es alimento predilecto de los flamingos en los salares del altiplano boliviano y peruano, y forman parte de la dieta alimenticia de patos migratorios andinos. La dispersión de las especies de *Boeckella* en las lagunas de la puna y el páramo andinos, se ha logrado por el transporte de huevos de resistencia, adheridos a las plumas o en el tracto digestivo de las aves migratorias (Löffler, 1968).

Algunas especies de Cyclopoida como *Mesocyclops aspericornis* actúan como depredadoras de larvas de mosquito del género *Aedes* (Suárez *et al*., 1984). Estas últimas son transmisoras del dengue y la malaria. Por esta propiedad alimenticia, la especie se cultiva en tanques en las zonas de posible contagio.

Origen, composición y diversidad taxonómica

Los Calanoida están representados en el Neotrópico por seis familias, Acartidae (*Acartia*), Pseudodiaptomidae (*Pseudodiaptomus*), Temoridae (*Temora*), Lucicutidae (*Lucicutia*), Centropagidae (*Boeckella, Neoboeckella*, *Osphranticum*, *Parabroteas*) y Diaptomidae (Dussart & Defaye, 2002; Gaviria & Aranguren, 2019). *Acartia* se presenta en lagunas salobres costeras (Pearse, 1915), mientras que *Pseudodiaptomus* lo hace esporádicamente en el plancton de este mismo hábitat, siendo más que todo un género epibentónico marino (Walter, 1989). *Lucicutia* es un elemento marino que entra accidentalmente a lagunas costeras con la marea (Fuentes-Reinés *et al*, 2013), al igual que las especies de *Temora*.

Los Centropagidae son una familia típicamente oceánica, no obstante, su diversificación en aguas continentales del hemisferio sur, se plantea relacionada con eventos de colonización a partir de ambientes salobres y estuarinos, que antecedieron a la progresiva fragmentación de Gondwana. Salvo *Osphranticum*, el cual es un género de distribución neártica que se extiende en América Central hasta Panamá, en el Neotrópico la familia se restringe al sur del continente y a lagunas de la Cordillera de Los Andes, como sucede con el género *Boeckella*, cuya distribución más septentrional se presenta en Colombia, en lagunas del páramo de Santa Bárbara en el departamento de Santander (obs. Gaviria. 02.2020). Con ámbito más restringido se encuentra *Parabroteas* en las regiones Patagónica y Sub-Antártica, que a diferencia de otros representantes del orden, se distingue por ser un activo depredador de otros organismos del zooplancton incluidos rotíferos y otros crustáceos (Reissig *et al*., 2004), mientras que *Neoboeckella*, se distribuye en la región central de Los Andes (Perú y Bolivia).

La familia Diaptomidae es la de mayor diversidad en géneros y especies. Con excepción de *Arctodiaptomus*, que es de origen holártico, los géneros de Diaptomidae en el continente suramericano son endémicos. Uno de ellos (*Prionodiaptomus*) distribuido desde el Perú hasta Colombia, logró atravesar la transgresión terciaria del norte de Panamá, y hoy en día se distribuye hasta México (Suárez-Morales *et al.* 1996) y el sureste de los Estados Unidos de América (Reid, 2007). Los géneros de Diaptomidae con mayor número de especies en América del Sur son *Notodiaptomus* (36 especies), *Argyrodiaptomus* (12) y *Rhacodiaptomus*

(8). Les siguen *Odontodiaptomus* (3), *Calodiaptomus* (2), *Tumeodiaptomus (*2) y *Prionodiaptomus* (2) (Walter & Boxshall, 2021). Hay un buen número de géneros monoespecíficos (e.g. *Aspinus*, *Austrinodiaptomus, Colombodiaptomus, Dactylodiaptomus*, *Dasydiaptomus*, *Idiodiaptomus, Pectenodiaptomus*). Con pocas excepciones, los diaptómidos se distribuyen en el territorio al oriente o al norte de la Cordillera de Los Andes. Las excepciones son *Tumeodiaptomus* en Chile (Ruiz & Bahamonde, 1989), *Notodiaptomus cannarensis* en el Ecuador (Alonso, 2017), *Colombodiaptomus* y *Notodiaptomus henseni* en Colombia (Gaviria & Aranguren-Riaño, 2019), *Prionodiaptomus* en Colombia y el Perú. En América Central, los géneros son principalmente de origen holárctico (*Arctodiaptomus*), neártico (*Mastigodiaptomus*, *Leptodiaptomus*) o limitados a México (*Microdiaptomus*) (Elias-Gutiérrez & Suárez-Morales, 1998). En las Antillas Menores, encontramos *Pectenodiaptomus caperatus* (Dussart & Defaye, 2002). *Arctodiaptomus* tiene un solo representante (*A. dorsalis*) en el norte de América del Sur. Su centro de distribución incluye ambientes subtropicales y tropicales bordeando el Golfo de México y el Mar Caribe, desde el sur de Estados Unidos, a través de Centro América hasta Colombia y Venezuela, además de las Antillas Mayores, con observaciones que sugieren expansión de su ámbito de distribución en América del Norte posiblemente promovidos por la actividad humana (Reid, 2007).

Los Cyclopoida más comunes del plancton neotropical son *Thermocyclops* y *Mesocyclops*. Ambos géneros están ampliamente diversificados en la región, con 9 y 15 especies respectivamente. La especie pantropical *T. decipiens*, parece ser la más común en la América tropical (Gaviria & Aranguren, 2007, Gaviria & Aranguren-Riaño 2019). Con excepción de Costa Rica, la especie *T. crassus* parece no existir en el Neotrópico. Algunos de sus reportes pueden ser errores de identificación y corresponden a *T. decipiens* (Collado *et al*., 1984; Reid,1985; Gaviria & Aranguren-Riaño, 2019), o se trata de ejemplares introducidos. Dos *especies T. orghidani* y *T. antillensis* son endémicas de las Antillas, la primera de Cuba y la segunda de Guadeloupe (Dussart & Defaye, 2006). De igual manera, el género *Metacyclops* tiene amplia distribución: *M. mendocinus* se registra en la región neotropical desde Centroamérica hacia el sur del continente, mientras que *M. leptopus*, *M. laticornis* y *M. tredecimus*, parecen encontrarse restringidas a Sudamérica. *M. mendocinus* se señala tolerante a diferentes condiciones ambientales (eurioica), mientras que el grupo de *M. leptopus* incluye taxones localizados en lagos de alta montaña (Reid *et al.*, 1990). *Metacyclops tredecimus* se encuentra al oriente de la Cordillera de Los Andes, con reportes en los Llanos de Colombia y Venezuela, así como en Argentina y Paraguay. Altitudinalmente, las cuatro especies muestran rangos de

distribución relativamente distintos, al menos en Colombia: *M. tredecimus* <300 m.s.n.m., *M. mendocinus* 0 - 2.600 m., *M. laticornis* 2.600 m., *M. leptopus leptopus* 2.700 - 3.500 m. y *M. leptopus totensis* 3.000 - 3.700 m. (Gaviria, 1994; Gaviria & Aranguren-Riaño, 2019). No se han encontrado dos especies del mismo género en el mismo cuerpo de agua (Gaviria, 1988).

Algunas especies del género *Tropocyclops* como *T. prasinus meridionalis,* son habitantes de las aguas libres de lagos y embalses, como ocurre en el Lago Helvetia en Minas Gerais, Brasil. La especie habita en este lago en el metalimnion, mientras que *Thermocyclops minutus* vive en el epilimnion (Okano, 1980). En general, tanto *T. prasinus* como *T. minutus* se consideran buenos indicadores de estado trófico en embalses suramericanos (Perbiche-Neves *et al*., 2021). Otros géneros que tienen especies en el plancton son *Acanthocyclops*, y esporádicamente *Eucyclops, Microcyclops, Paracyclops, Ectocyclops* y *Macrocyclops*, pero estas son típicamente bentónicas o asociadas al litoral, y se capturan accidentalmente en muestras de plancton realizadas cerca a la orilla, o en lagos y ciénagas pandas. Estos géneros no se consideran en este capítulo.

En lagunas costeras con distintos grados de salinidad, se encuentran además especies planctónicas de los géneros *Halicyclops*, *Neocyclops* y *Oithona.* Información adicional sobre estos géneros se puede consultar en Rocha (1985, 1986), Rocha & Carvalho-Bjornberg (1988), Dussart & Defaye (2006) así como en Gaviria & Aranguren- Riaño (2019).

Códigos de barras y taxonomía integrativa en el zooplancton

A inicios del presente siglo, Hebert *et al.* (2003a) propusieron el uso de una secuencia genética estandarizada para la identificación de especies, implementando la herramienta molecular del código de barras de ADN para reconocer y/o describir nuevas especies. Este código de barras es un sistema basado en cortas secuencias estándar de ADN que, para ser eficientes, deben permitir distinguir la variación que se da entre especies cercanas evolutivamente (interespecífica) de aquella usual dentro de cada una de estas especies y debida a la variabilidad genética intraespecífica (Paz *et al*., 2011). El método se propuso en principio usando un fragmento de un gen mitocondrial denominado citocromo c oxidasa subunidad 1 (COI) y que está conformado por aproximadamente 650 pares de bases y al tener una alta tasa de cambio en la secuencia, por sustitución de nucleótidos, muestra una señal filogenética y hace posible discriminar entre especies estrechamente relacionadas, como lo son las de un mismo género y las llamadas especies crípticas (Hebert *et al*., 2003b, Pires & Marinoni, 2010). Las secuencias son depositadas y

están muchas veces disponibles, en plataformas o bases de información genética ampliamente utilizadas como BOLD SYSTEMS y Genbank.

Esta herramienta, aunada a las ya desarrolladas aproximaciones morfológicas usando microscopía óptica y de barrido, dio pie a lo que se conoce como la taxonomía integrativa (Pires & Marinoni, 2010), que ha potenciado el descubrimiento de nuevas especies y dado más evidencia de que en el caso del zooplancton, como ya lo sugería Frey (1982), el cosmopolitismo muchas veces no es real, aún en especies que presentan una reproducción con prevalencia de procesos partenogenéticos y solo algunos períodos con la etapa sexual y estructuras de resistencia y latencia, con aparente fácil dispersión, como es el caso de los cladóceros y los rotíferos.

En particular en el zooplancton, además del uso del código de barras con COI, se han introducido otros tipos de marcadores entre los cuales se encuentran los fragmentos de genes 16s (mitocondrial) y 18s (nuclear), o el espaciador transcrito interno (*ITS-2*) en el ADN ribosómico nuclear (ADNr) y al usarlos en conjunto con herramientas sistemáticas, han permitido no solo hacer indicaciones de tipo taxonómico sino también filogenético y filogeográfico (Kotov *et al*., 2016; Mills *et al*., 2017, Bekker *et al*., 2018, Dumont *et al*., 2021; Neretina *et al*., 2021). Cada vez es más evidente que lo que se vislumbraba en general como el futuro de la taxonomía (Padial *et al*., 2010) es ahora el presente más próspero de ella. Sin embargo, el uso de la taxonomía integrativa con zooplancton no se ha extendido ampliamente en el neotrópico y la mayoría de los trabajos, incluyendo los más recientes, se han realizado principalmente en la zona norte (Elías-Gutiérrez *et al*., 2019; García-Morales & Domínguez-Domínguez, 2019; Guerrero-Jiménez *et al*., 2019; Montoliu-Elena *et al*., 2019; Gutiérrez-Aguirre *et al*., 2020; Andrade-Sossa *et al*., 2020).

Aspectos ecológicos del zooplancton

La ecología de un grupo como el zooplancton, generalmente hace referencia al estudio de procesos de interacción entre los organismos y su entorno físico y biológico, que explican los patrones de distribución y abundancia, así como la variación de estos en el tiempo. Para la adecuada comprensión de estos procesos se deben considerar, entre otros aspectos: la heterogeneidad en las historias de vida de los organismos zooplanctónicos, mencionada en apartes anteriores de este capítulo; la variedad de ambientes acuáticos y de hábitat; diferente grado de plasticidad en las respuestas a las exigencias del ambiente; y el grado de incertidumbre que se incrementa con el nivel de organización ecológico a tratar (población, comunidad, ecosistema). Este contexto será fundamental para generar, orientar y delimitar las preguntas de investigación (Figura 16.6).

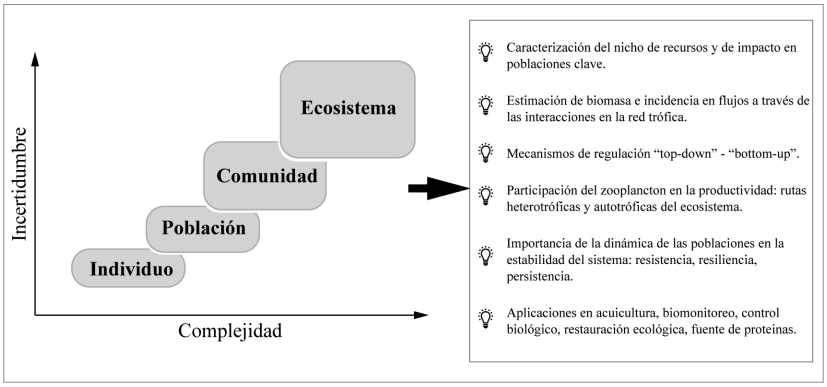


Figura 16.6. Niveles de organización ecológica y preguntas de investigación en zooplancton

Una de las primeras y llamativas observaciones es la mayor diversificación (filos y especies) del zooplancton marino en comparación al epicontinental. Margalef (1983), lo explica como posible producto de las características efímeras, fluctuantes y más exigentes de los ambientes acuáticos epicontinentales. Sin embargo, esta generalización requiere precisión cuando se considera de forma diferencial cada grupo taxonómico de interés dentro del plancton animal.

En relación con la riqueza de especies, es frecuente encontrar una mayor contribución de los rotíferos con respecto a los crustáceos planctónicos, tendencia que se acentúa en ambientes acuáticos tropicales (Lewis, 1996). Esto se relaciona con la capacidad de colonización de hábitats y de ocupación de diferentes nichos en la columna de agua y la zona litoral (Esteves, 2011). Sin embargo, factores históricos, regionales y locales incidirán en la magnitud y proporcionalidad de la riqueza por grupo, así como en la composición taxonómica de las especies que se expresan en cada ambiente acuático (Tabla 16.2).

Los procesos que dan origen a los patrones en la distribución geográfica de las especies zooplanctónicas en el Neotrópico son de naturaleza compleja, lo que se explica en la diversidad de nodos y rutas de dispersión, en un contexto de amplia heterogeneidad climática, geológica, geomorfológica y ecosistémica en la región. Por ejemplo en Sudamérica la presencia de Los Andes, junto a la expresión de extensas planicies, algunas inundables según el pulso de grandes ríos y otras con histórica influencia marina, son elementos de gran relevancia para comprender la distribución de distintas especies del zooplancton, lo cual se ha evidenciado especialmente en crustáceos planctónicos (Gaviria 1989; Dumont *et al*., 2012; Menu-Marque *et al*., 2000).

Tabla 16.2. Factores históricos, regionales y locales que influyen en la estructura del zooplancton dulceacuícola

Factor	Ejemplo	Aspectos de mayor interés
Histórico	• Tiempo • Matriz geológica • Origen del ecosistema • Latitud	• Riqueza • Endemismos • Distribución y dispersión de especies
Regional	• Altitud • Conectividad - corredores • Vegetación • Patrón y variabilidad del clima • Tipos de suelo y usos	• Composición taxonómica • Diversidad Beta • Umbrales de riqueza • Procesos de colonización y extirpación • Grupos funcionales de especies
Local	• Geomorfología • Patrón de estratificación y/o mezcla • Espesor de la zona fótica • Estabilidad física • Acoplamiento con zona litoral y bentónica • Productividad • Presencia de depredadores • Usos de suelo en la cuenca • Contaminación	• Grupos y especies dominantes – rasgos funcionales • Dinámica poblacional • Interacciones biológicas – algas, animales del plancton, peces • Distribución vertical y horizontal • Biomasa y producción biológica • Cascadas tróficas • Tolerancias fisiológicas • Estabilidad ecosistémica

Es conocida la incidencia de factores regionales y locales sobre la riqueza de especies en el zooplancton. Sin embargo, no es posible generalizar las características de estas relaciones y sus mecanismos de acción debido al legado histórico en sus patrones biogeográficos, a diferencias en la forma como operan los distintos filtros ambientales o al desbalance en la cantidad y calidad de información disponible a nivel regional para lograr comprenderlos (Pinto-Coelho *et al*. 2005). El estado trófico del sistema y la temperatura se han considerado tradicionalmente factores de primer orden para comprender las diferencias en la riqueza de especies en comunidades acuáticas y en el zooplancton estos mecanismos pueden cambiar según el grupo taxonómico. Respecto a la temperatura, una observación frecuente es la mayor representación de cladóceros y copépodos en la región limnética de lagos y embalses fríos localizados a mayor altitud, en contraste con la mayor representación de especies de rotíferos en los lagos y embalses cálidos de zonas bajas. En general la variedad de especies zooplanctónicas tiende a ser mayor en las zonas bajas y cálidas. Acerca del estatus trófico, en algunos casos se puede observar una relación unimodal con indicadores como la concentración de fósforo total (Barnett & Beisner, 2007); o una relación directa con la cantidad de clorofila, también usada como indicador (De Los Ríos & Soto, 2007).

Otros factores que podrían tener incidencia sobre la riqueza de crustáceos y rotíferos planctónicos que se han explorado en sistemas del Neotrópico son: el tamaño de los lagos, la estabilidad temporal interanual en las condiciones del hábitat y la calidad del recurso alimenticio. Se destaca el éxito en la colonización de los rotíferos en ambientes altamente cambiantes debido a su alta fecundidad, sus cortos ciclos de vida, su plasticidad trófica y su fácil dispersión (Alvarez-S., 2013; Villabona-González *et al*., 2011). Por el contrario, es común una relación negativa entre los crustáceos con el grado de estabilidad, opuesto a la relación positiva con la variedad en la calidad del recurso alimenticio medido como riqueza de pigmentos fotosintéticos (Aranguren-Riaño *et al*., 2011).

En planos de inundación y embalses son también de gran relevancia factores de orden hidrológico (Bonecker *et al*., 2009). En planos inundables de la región amazónica colombiana y de las cuencas de los ríos Magdalena y San Jorge, durante las fases de aguas altas y sus transiciones, se halló la mayor riqueza de especies, promovido por el incremento de la conectividad en los complejos, además de un efecto positivo del desarrollo de la vegetación acuática en estos periodos (Andrade-Sossa *et al*., 2011; Alvarez-S., 2013; Villabona *et al*., 2011). Dicha vegetación aumenta la relación superficie/volumen, lo que se traduce en mayor disponibilidad de micro-hábitats con una consecuente baja competencia interespecífica (Lansac-Tôha *et al.*, 2003).

Estas observaciones coinciden con las realizadas en planos inundables de otras latitudes en el Neotrópico, como sistemas asociados al río Paraná, que destacan, además, a los rotíferos como el grupo más representativo en variedad de especies (Bonecker *et al.* 2009; Simões *et al.* 2013). Respecto a los embalses, las diferentes condiciones hidro-sedimentológicas que se dan sobre el eje longitudinal promueven la heterogeneidad de hábitat y la consecuente oferta de nichos, lo que favorece la riqueza de taxones. Es esperable que la cantidad y proporción de especies por grupo taxonómico varíe entre las zonas lacustre, de transición y ribereña del embalse, siendo esta última donde por lo general se restringe la colonización de varias poblaciones planctónicas (especialmente de cladóceros y copépodos adultos) por la prevalencia de condiciones del ecosistema lótico como la alta turbulencia y turbidez (Ríos Pulgarín *et al*., 2020). Esta heterogeneidad también puede estar condicionada por la presencia de palizadas de madera que disminuyen la presión de las perturbaciones al ofrecer una gran disponibilidad de hábitats, refugios y nichos para el zooplancton e incrementan la oferta de recursos alimenticios (Scheffer, *et al.*, 2006; Velásquez-Duque *et al*., 2021).

En síntesis, de la forma como se dé la interacción entre los factores regionales y locales, se determinará la expresión de la composición y riqueza en un ambiente en

particular (Shurin *et al.,* 2000). Sin embargo, en algunos casos, los factores locales pueden tener mayor incidencia sobre la expresión particular de la composición y riqueza de algunos grupos del zooplancton, especialmente asociados con procesos antropogénicos como transformación de la matriz geológica, de suelos y vegetación de la cuenca, modificación de los patrones hidro-sedimentarios, alteración de condiciones físicas y químicas del agua, contaminación por tóxicos e introducción de especies exóticas, entre otros.

En cuanto a la estructura del zooplancton que integra la composición taxonómica específica, la expresión de tamaños corporales, biomasas y abundancias, es importante resaltar que los mecanismos que operan derivan de la interacción entre los factores regionales y locales (Shurin *et al.,* 2000; Beisner *et al.*, 2006). Sin embargo, la forma y sus efectos dependen de la naturaleza del ecosistema acuático (Tabla 16.3). En embalses y planos de inundación tropicales, factores locales como la calidad de los recursos alimenticios, en el caso de los rotíferos, y el estado trófico, especialmente en cladóceros, juegan un papel fundamental en la expresión diferencial de su estructura (Bonecker *et al*., 2007; González *et al*., 2011; Villabona-González *et al.*, 2014; Villabona-González *et al*., 2015) (Tabla 16.3).

Tabla 16.3. Características del zooplancton según el tipo de ecosistema

	Ríos	Embalses	Lagos
Estructura de la comunidad zooplanctónica	Dominada por formas pequeñas como protozoos, bosmínidos y juveniles de copépodos. Se pueden observar organismos bentónicos, en ocasiones muy abundantes como quidóridos, harpacticóideos y ostrácodos. Mayor representatividad de la comunidad en los planos inundables.	Variación de la estructura según la zona del embalse en el eje longitudinal. Mayor riqueza y representatividad típica de grupos zooplanctónicos en zona lacustre.	Aporte diferencial de los grandes grupos a la riqueza y dominancia, según origen, geomorfología y metabolismo de los lagos. Incidencia de organismos del zoobentos y del litoral según grado de acoplamiento.
Desarrollo de la comunidad zooplanctónica	Bajo grado de desarrollo, ciclos de vida cortos y reactivos. En planos inundables, procesos de colonización y estabilización ajustados a dinámica hidrológica.	Generalmente, el máximo desarrollo se observa en la zona de transición. Mayor grado de persistencia en la zona lacustre.	Relativamente mayor estabilidad y abundancia de grupos euplanctónicos. Factores hidro-climáticos explican cambios temporales. Heterogeneidad horizontal por corrientes, vientos y parches de vegetación.
Alimentación en el zooplancton	Detritus particulado, fuentes alóctonas predominantes.	Detritus particulado, fracciones de materia orgánica disuelta. En algún grado componentes algales planctónicos.	El fitoplancton es la fuente principal. Evidencia de cascadas tróficas – depredación selectiva por tamaños. Bucle microbiano puede tener alta relevancia según origen y metabolismo del lago.
Producción por zooplancton	Baja e intermitente. Efecto negativo del flujo, turbiedad y baja concentración de oxígeno disuelto.	Baja a moderada. Regulada por cantidad y calidad de oferta de recursos, además del efecto negativo de la turbiedad.	Moderada a alta. Fluctuante según disponibilidad de recursos, metabolismo y depredación.

Fuente: Modificado de Wetzel (2001)

Dodson *et al.* (2009), en un estudio sobre la incidencia de factores locales y regionales en la estructura del zooplancton de 52 lagos de zonas templadas, destaca al tamaño de los lagos y el gradiente trófico como factores determinantes,

con agrupamientos de especies y tamaños corporales característicos asociados a un espectro de estos gradientes. En este análisis un mecanismo complementario que puede ser determinante sobre la estructura de las comunidades acuáticas es el disturbio y su régimen (Urban, 2004). Así, la naturaleza del disturbio, junto a la capacidad de ajuste de los organismos zooplanctónicos, determinará no solo la estructura en un momento dado, también incidirá sobre la dinámica de las poblaciones y su expresión en el tiempo. Los diversos grados de tolerancia, las historias de vida y el azar se entrelazan para, en un contexto regional regulado por la capacidad de dispersión (diferencial según el grupo taxonómico), determinar los componentes de la comunidad y su evolución en el corto plazo. Se conoce sobre la mayor incidencia de las fuerzas físicas como reguladoras de las poblaciones en ambientes sujetos a disturbios de alta magnitud y baja frecuencia, es decir poco predecibles, mientras que, bajo disturbios de menor magnitud y mayor frecuencia, ambientes más predecibles, los procesos de interacción biológica son determinantes de la estructura y dinámica de las poblaciones (Sousa, 1984).

Los mecanismos de regulación de las poblaciones desde la base de la estructura trófica (*bottom up*) o desde la parte superior (*top down)* son ejemplo de la importancia de las interacciones biológicas. Estudios en el Neotrópico han hallado una relación directa entre la densidad del zooplancton y el fitoplancton (Osorio-Marín, 2020; Rios-Pulgarín *et al.*, 2020). Las algas más palatables son las de las clases Chlorophyceae, Cryptophyceae y Dinophyceae (Orejuela, 2016), ya que son muy ricas nutricionalmente en carbohidratos y lípidos; además, no tienen mucílagos, espinas o coraza que puedan atorar los sistemas digestivos del zooplancton. Por otro lado, el detrito puede ser una forma importante de alimento para el zooplancton y en particular para los rotíferos, pues no solo las algas satisfacen todos los requerimientos nutricionales en una comunidad zooplanctónica (Kruk, 2010). El vínculo entre el fitoplancton y el zooplancton es más fuerte en sistemas tropicales con bajo enriquecimiento y se va debilitando a medida que incrementa el estado trófico, cuando el fitoplancton está dominado por componentes que normalmente no son aprovechados directamente por el zooplancton, aumenta la importancia del detrito como recurso alternativo (Gliwicz, 2004; Lampert, 1987).

La relación con los peces es otra interacción de gran relevancia para el zooplancton. Rejas *et al*. (2005), bajo condiciones controladas en un plano inundable, plantea la forma de operación de estos mecanismos y resalta la relevancia de la actividad de los peces sobre el zooplancton, bien por el potencial efecto en la reducción de las poblaciones de organismos de mayor tamaño por depredación, o por el incremento de la producción primaria al potenciar la circulación de nutrientes usados por las algas con un efecto positivo en las poblaciones de plancton herbívoro.

Un experimento de mesocosmos en lagos andinos con presencia de trucha (*Oncorhynchus mikiss)*, evidenció la preferencia de peces juveniles sobre presas de mayor rango de tamaño, como el copépodo calanoideo *Colombodiaptomus brandorffi.* La preferencia selectiva sobre zooplancton de diferentes tamaños también incidió en la estructura de tamaños y biomasa del fitoplancton, como un efecto del conocido proceso de cascada trófica (Herrera *et al*., 2017).

La cuantificación de biomasa a través de medidas de peso seco de diferentes organismos zooplanctónicos constituye una mejor aproximación a la estructura trófica del ecosistema, permite inferir sobre la estructura de un ambiente acuático independiente de la taxonomía, provee una unidad común para evaluar los diferentes grupos de zooplancton en un mismo ecosistema e incluso entre diferentes ambientes (Brito *et al.,* 2013) y es una herramienta valiosa para el cálculo de la producción secundaria (Melão & Rocha, 2004). En consecuencia, para el estudio de la estructura de la comunidad, la estimación de biomasa es más útil que la densidad, pues mientras grupos muy abundantes como rotíferos y protozoarios frecuentemente tienen una baja representatividad en biomasa los de mayor tamaño y menos numerosos, como copépodos y cladóceros, pueden contribuir de forma muy importante en ella (Bonecker *et al*., 2007). La estimación de biomasa cobra aún más relevancia si se relaciona con el estado trófico de los cuerpos de agua (Rocha *et al.,*1995), pues se ha encontrado que generalmente ambientes eutróficos soportan mayores valores que ambientes oligotróficos (González *et al.,* 2011), aunque esto no puede ser generalizado a todos los grupos de zooplancton, ni a todos los ecosistemas acuáticos (Villabona-González *et al.*, 2014).

La heterogeneidad espacial del medio acuático y los cambios temporales en sus condiciones y recursos, son determinantes para comprender patrones de distribución espacial – horizontal y vertical – de las diferentes poblaciones zooplanctónicas. El viento, la morfometría y las corrientes internas son factores relevantes para comprender estos patrones. Se pueden promover zonas de mayor concentración o dilución en la densidad de organismos, con variabilidad en términos de horas. Este efecto está condicionado por eventos de estratificación o mezcla (Rinke *et al.,* 2007), y puede ser modulado por el momento hidroclimático (Roldán & Ramírez, 2008). Sobre el eje vertical en la columna de agua durante un ciclo nictemeral se puede evidenciar desplazamiento ascendente o descendente de una fracción del zooplancton, conocido como migración vertical directa (ascendente durante la noche) o inversa (ascendente durante el día), comportamiento asociado con la variación en la concentración de oxígeno disuelto, la temperatura y la densidad de depredadores (Hutchinson, 1967; Esteves, 2011). En sistemas con baja transparencia y profundidad, la mayor concentración de organismos se puede hallar próxima al

límite de la zona fótica, donde habría mayor oferta de recurso alimenticio, menor probabilidad de detección por depredadores y suficiente oxigenación, sin que se exprese un proceso migratorio típico (Villabona-González *et al*., 2007).

Los procesos y mecanismos descritos, confirman la importancia de los organismos del zooplancton en el funcionamiento del ecosistema acuático.

Para comprender con mayor profundidad este rol, es necesario explorar cuánto de este control está determinado por las identidades de las especies presentes, por su número, por la cantidad de roles funcionales diferentes que estas especies representan o por cuáles roles funcionales están representados (Tilman *et al*., 1997). En el zooplancton estos aspectos se valoran y analizan dentro del contexto de la diversidad funcional (Hébert *et al*., 2017), para lo cual se usan: rasgos funcionales morfológicos, fisiológicos, comportamentales y de historias de vida (Gomes *et al*., 2019); expresión de razones isotópicas (Middelburg, 2014); descriptores bioquímicos (Guisande, 2006), entre otros. Braghin *et al.* (2021), en un estudio de diversidad funcional con 368 especies de zooplancton en planos inundables del río Paraná, analizaron seis rasgos funcionales (tamaño corporal, selección de hábitat, tipo de alimentación, tipo de reproducción, tiempo de vida y estrategias anti depredadores); mediante descriptores de riqueza, divergencia y equitatividad funcional, establecieron que la expresión de la diversidad funcional del zooplancton fue sensible a procesos hidro-geomorfológicos y a la disponibilidad de alimento. En un pequeño reservorio y con el tiempo de retención hidráulico como variable predictora, se estableció una relación negativa con la riqueza funcional del zooplancton, lo que se explicó como el efecto positivo de la variabilidad temporal en las condiciones del hábitat (transparencia, oxígeno disuelto y nutrientes) y de la productividad del sistema, sobre el espectro funcional de las especies (Barrera-Herrera *et al.*, 2020).

La relevancia del zooplancton en la red trófica, se puede comprender mediante análisis de isótopos estables de $\delta^{15}N$ y $\delta^{13}C$. En planos de inundación del río Amazonas, se estableció que hay un amplio espectro en el uso de recursos, además del fitoplancton, se identifica al perifiton y detrito como fuentes importantes; se describe una significativa variación temporal en estas interacciones (Torres-Bejarano *et al*., 2014). De esta forma, habría una incidencia clara de las zonas litoral y bentónica en el flujo del carbono al que se integran los organismos zooplanctónicos (Caraballo *et al*., 2016). Este amplio espectro de diversidad y plasticidad trófica en las poblaciones del zooplancton se ha confirmado en lagos del norte de suramérica mediante la caracterización de aminoácidos, que ha permitido aproximarse a dimensionar el nicho de uso de recursos, grado de solapamiento,

redundancia y variabilidad asociada a los recursos y las condiciones del hábitat (Aranguren-Riaño *et al.* 2018).

A pesar de los significativos avances en el conocimiento de la ecología del zooplancton y considerando la gran heterogeneidad de ambientes y la diversidad biológica en el Neotrópico, aún son muchos los retos y preguntas por resolver.

Métodos generales para estudio del zooplancton

Métodos de colecta y preservación

Las condiciones del muestreo (sitios, frecuencia, volumen recolectado) dependerán del objetivo de estudio y del ecosistema seleccionado. Los métodos más comunes incluyen un muestreo cualitativo previo mediante arrastres verticales y horizontales, con redes de plancton de 20 µm de diámetro de poro, si se quiere capturar los organismos más pequeños del microzooplancton (protozoos), 45 o 50 µm para capturar rotíferos y larvas de copépodos y de 80 a 150 µm si sólo se va a capturar meso y macrozooplancton. También son muy eficientes las trampas de luz (Montes-Ortiz & Elías-Gutiérrez, 2018), con las que se capturan muchos organismos aún de las especies raras en el ecosistema, siendo efectivas para crustáceos, pero no tanto para rotíferos. En el caso de protozoos usualmente hay que tomar muestras vivas de manera directa, pues muchos de ellos se deterioran con las redes y no resisten los fijadores.

El muestreo cuantitativo se realiza recolectando volúmenes determinados de agua, a profundidades definidas, considerando la migración vertical y la profundidad de la capa fótica y luego filtrando por una red de 45 o 50 µm, para retener desde organismos pequeños, como algunos protozoos ciliados, protozoos tecados, rotíferos y nauplios de copépodos, hasta organismos más grandes como cladóceros y copépodos adultos. El volumen de agua a filtrar puede variar según el nivel trófico del sistema, prefiriéndose tomar muestras de al menos 20 o 30L por cada profundidad, especialmente en ambientes oligo o mesotróficos, si se desea asegurar capturar la diversidad de todo el zooplancton presente en el lugar, aunque esto puede también definirse usando curvas de diversidad acumulada. Se utilizan principalmente los siguientes equipos (Baird *et al*., 2017; Suthers *et al*., 2019): 1. Tubos muestreadores, de volúmenes pequeños y usados principalmente para protozoos y a poca profundidad. 2. Botellas de diversos volúmenes de capacidad (usualmente entre 2 y 8L), horizontales tipo van Dorn y verticales tipo Niskin y Ruttner, que son prácticas en ambientes poco profundos, pero solo son eficientes para capturar organismos de pequeño tamaño y menor capacidad de huida, como

protozoos y rotíferos. 3. Trampas Schindler-Patalas, de volúmenes usuales entre 10 y 30L, apropiadas para capturar, además de protozoos y rotíferos, organismos de mayor capacidad de escape, como cladóceros y copépodos. 4. Bombas de succión, si se requiere muestrear un mayor volumen de agua o recolectar bajo la vegetación acuática flotante o entre la vegetación sumergida. 5. Redes de arrastre acondicionadas con un flujómetro, para calcular el volumen filtrado. También, como las tipo Nansen, que se pueden cerrar luego de hacer arrastres verticales en determinadas profundidades y antes de ser retiradas del agua.

El zooplancton para análisis moleculares es preservado usando exclusivamente alcohol al 96% (Montes-Ortiz & Elías-Gutiérrez, 2018). Para los demás fines, los organismos son frecuentemente conservados en formaldehido al 4% (v/v, concentración final) y en ocasiones en alcohol al 70% (Baird *et al.*, 2017) o en solución transeau (seis partes de agua, tres de alcohol al 96% y una de formol al 90%). Previo a esto, los organismos se pueden narcotizar con agua carbonatada o mentol para disminuir su contracción y distorsión, especialmente en rotíferos aloricados. En muestras con mucho material suspendido se puede teñir con rosa de bengala al 0,04% (Baird *et al*., 2017). Se recomienda recolectar de forma paralela una muestra cualitativa de zooplancton vivo y transportarla al laboratorio, sin fijador, en una nevera refrigerada, con el fin de adelantar parte de la taxonomía. Los ciliados y los rotíferos aloricados no se pueden identificar en muestras preservadas, ya que pierden su forma original y se comprimen, lo que conlleva al ocultamiento de estructuras importantes en la taxonomía.

Códigos de barras: Se propone además, no solo hacer arrastres verticales y horizontales con redes de plancton, sino también usar trampas de luz en muestreos nocturnos, que hacen más eficiente la captura de un gran número de individuos, hasta de las especies raras, para tener suficiente material requerido en la taxonomía integrativa (Montes-Ortiz & Elías-Gutiérrez, 2018).

Se han propuesto protocolos mejorados, para acelerar la implementación de líneas de referencia de códigos de barras para el zooplancton de agua dulce en la región y la optimización de la calidad de las muestras. Entre estos se sugiere que para asegurar la preservación adecuada del material genético tan pronto se recolecten los organismos, se use un filtro para su lavado con alcohol frío (al 96%), con el fin de extraer el agua y luego se fijen las muestras con este mismo alcohol. Las muestras se deben mantener permanentemente refrigeradas en campo y tan pronto sea posible colocarlas a -18^{o}C durante al menos dos semanas, antes de empezar a trabajar con los especímenes (Elías-Gutiérrez *et al*., 2018).

La implementación de plataformas y creación de líneas base de referencia genética, taxonómica y molecular confiables, ha permitido la implementación de técnicas para estudiar y monitorear la diversidad del zooplancton dulceacuícola con ADN ambiental (eDNA) y *metabarcoding*, que tienen gran desarrollo en otras regiones (Weigand *et al*., 2019; Yang & Zhang, 2020; Yang *et al*., 2017), pero a pesar de su gran utilidad, aún no se han consolidado en el Neotrópico, ya que solo para México se han hecho avances importantes (Elías-Gutiérrez *et al*., 2018).

Métodos de laboratorio

Identificación taxonómica

Inicialmente se revisan las muestras cualitativas con el fin de hacer las determinaciones taxonómicas, elaborar el listado y tomar fotografías. Los métodos taxonómicos dependen de cada grupo e implican con frecuencia realizar disecciones, en el caso de copépodos y cladóceros en un medio de glicerina diluida o en polivinil lactofenol y la extracción del trofi utilizando hipoclorito en el caso de rotíferos. Para la identificación taxonómica se utilizan claves específicas para cada grupo taxonómico, entre las cuales se destacan las siguientes:

Protozoos: Foissner & Berger (1996), Tsyganov *et al*. (2016), Jeuck & Arndt (2013).

Rotíferos: Ruttner-Kolisko (1974), Koste (1978); Koste & Shield (1987); Shield & Koste (1992); De Smet & Pourriot (1995), Nogrady *et al.* (1995), De Smet (1996), Nogrady & Segers (2002), Segers (2007), Joko (2011), José de Paggi *et al*. (2020).

Cladóceros: Korovchinsky (1992), Smirnov (1992), Paggi (1995), Smirnov (1996), Elmoor-Loureiro (1997), Elmoor-Loureiro *et al*. (2004), Orlova-Bienkowskaja (2001), Benzie (2005), Kotov & Štifter (2006), Elías-Gutiérrez *et al*. (2008b), Perbiche-Neves (2015).

Copépodos: Sendacz & Kubo (1982), Reid (1985), Bayly (1992), Suárez-Morales *et al*. (1996), Gaviria (2000), Gaviria & Aranguren (2003), Ueda & Reid (2003), Suárez-Morales *et al*. (2020), Elías-Gutiérrez *et al*. (2008b).

Estimación de la densidad

De acuerdo con Baird *et al*. (2017) cuando la abundancia es menor a 200 individuos en la muestra se debe contar completa. Si la abundancia es mayor, se extraen y se cuentan submuestras sucesivas, teniendo precaución de homogenizar

eficientemente la muestra antes de cada extracción, mezclando muy bien o realizando un burbujeo con una pipeta (José de Paggi & Paggi, 1995). El volumen de estas alícuotas dependerá del tamaño de los organismos y puede estar usualmente entre 1 y 5 mL. Para el microzooplancton o para todos los grupos, si la muestra está muy concentrada, se puede contar en una cámara Sedgwick-Rafter usando un microscopio compuesto a un aumento 20x. Para el meso y macrozooplancton, los individuos se pueden contar en una cámara abierta, tipo Bogorov, de 5 a 10 mL, mediante un estereoscopio a un aumento entre 20-40x. También se puede realizar el conteo en microscopio invertido, dejando sedimentar la alícuota por 10-15 minutos, en una cámara tipo Utermöhl; la ventaja de este método es que se puede contar todo el zooplancton, utilizando aumento de 20x, pero pasando a 40x, cada vez que se requiera detallar algún organismo o estructura y se puede además introducir, con mucho cuidado, alguna aguja o estilete para voltear algún organismo que no se observe adecuadamente.

Las densidades se reportan en ind/L, para lo cual es necesario conocer: 1. El volumen de agua filtrada en campo expresado en litros y cuyos organismos fueron concentrados en el recipiente en el cual se preservó la muestra. 2. El volumen de la muestra en ml. 3. El número de organismos totales de cada taxón que fueron contados, sumando las alícuotas contadas. 4. El volumen de la submuestra analizada (suma de las alícuotas en ml).

Estimación de la biomasa

Para determinar la biomasa de organismos del zooplancton se seleccionan aleatoriamente treinta individuos de cada especie (o menos si la abundancia en la muestra no lo permite). La estimación de biovolumen de los rotíferos se calcula con base en las fórmulas geométricas más semejantes a la forma del cuerpo de cada especie, según lo propuesto por Ruttner-Kolisko (1977). A partir de los datos del biovolumen, se obtendrá el peso seco (PS µg) siguiendo a Rossa *et al.* (2007); considerando que 10^6 µm^3 equivalen a 1µg de peso húmedo (Bottrell *et al*., 1976) y el peso seco corresponde al 10% del peso húmedo (Pace & Orcutt, 1981), excepto para organismos de cuerpo muy blando como *Asplanchna* y *Epiphanes* (3,9% de peso húmedo) (Dumont *et al*., 1975).

La biomasa de microcrustáceos se estima a partir del método del peso seco (Dumont *et al*., 1975; Blettler & Bonecker, 2006) y el intervalo entre clases de tamaño de acuerdo con las recomendaciones de Bird & Praire (1985). El peso seco de las especies que no sean pesadas se puede extrapolar en ecuaciones de regresión longitud-peso seco más apropiadas según la especie y en lo posible propuestas para

sistemas tropicales (Dumont *et al*., 1975; Culver *et al*., 1985; King & Greenwood, 1992; Castilho & Arcifa, 2007; Monroy-González, 2008; Azevedo *et al*., 2012; Brito *et al*., 2013; Villabona-González, 2015).

También se puede expresar la biomasa como microgramos de Carbono (C(µg)) como un 48% del peso seco para rotíferos (Rossa *et al*., 2007) y como un 44% del peso seco para los grupos de artrópodos (King & Greenwood,1992).

Enlaces de Interés

Rotifer World Catalog: (http://rotifera.hausdernatur.at/). Base de conocimiento de alcance global con acceso a nomenclatura, taxonomía y clasificación de rotíferos, colecciones de historia natural, distribución geográfica, datos ambientales y bibliografía especies, géneros y familias actualmente aceptadas.

Rotífera in la Encyclopedia of Life (EOL): Imágenes y algunos aspectos de distribución http://eol.org/pages/6851/overview

*Los Rotífera SEM-trophi website***:** Por Diego Fontaneto & Giulio Melone. Fotografías electrónicas de barrido del trofi de numerosas especies de rotíferos.

http://www.rotifera.hausdernatur.at/Rotifer_data/trophi/

*An annotated checklist of the Rotifera***:** http://fada.biodiversity.be/group/show/4. Versión online de la lista de rotíferos de Segers (2007) en Zootaxa.

*Rotifer image galleries by Michael Plewka***:** http://www.plingfactory.de/index.html. Colección de imágenes de rotíferos.

Cladóceros do Brasil: (https://cladocera.wordpress.com/links/). Página con información de características, distribución y comentarios de las especies de Chydoridae y Eurycercidae reportadas para Brasil.

*Cladocera do Brasil***:** (https://cladoceradobrasil.wordpress.com/). Página con datos básicos sobre la identificación de familias de cladóceros que se dan en Brasil y métodos de estudio. También ofrece un glosario ilustrado de características de interés taxonómico.

Freshwater Animal Diversity Assessment – FADA: (http://fada.biodiversity.be/). Es una red informal de investigadores especializados en biodiversidad acuática.

Global Biodiversity Information Facility (GBIF): (https://www.gbif.org/). Red internacional que permite acceder a una base de datos de todos los grupos de organismos. Para Colombia: https://www.gbif.org/es/country/CO/summary

*Sinbiota:(*https://sinbiota.biota.org.br/). Sistema de Información Ambiental Biota proporciona la lista de especies y otra información sobre la encuesta realizada en el proyecto Biota / Fapesp, en Brasil.

World Register of Marine Species (WoRMS): (http://www.marinespecies.org/). Incluye también información de cladóceros y copépodos (http://www.marinespecies.org/copepoda/) continentales.

Barcode of Life Data System (BOLD): (https://www.boldsystems.org/). Base de datos en línea que permite adicionar y usar los datos de código de barras de ADN.

GenBank: (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/). Base de datos de secuencias genéticas, una colección anotada de las secuencias de ADN disponibles públicamente.