RELACIONES ENTRE LA FLUCTUACIÓN DEL FITOPLANCTON, ROTÍFEROS Y MICROCRUSTÁCEOS EN ESCALAS CORTAS DE TIEMPO A LO LARGO DE UN CICLO DE INUNDACIÓN EN EL LAGO YAHUARCACA (LETICIA AMAZONAS COLOMBIA)

PABLO CÉSAR FLÓREZ VIDAL

UNIVERSIDAD DEL CAUCA
UNIDAD DE POSGRADOS
MAESTRÍA EN RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS CONTINENTALES
POPAYÁN
2013

RELACIONES ENTRE LA FLUCTUACIÓN DEL FITOPLANCTON, ROTÍFEROS Y MICROCRUSTÁCEOS EN ESCALAS CORTAS DE TIEMPO A LO LARGO DE UN CICLO DE INUNDACIÓN EN EL LAGO YAHUARCACA (LETICIA AMAZONAS COLOMBIA)

PABLO CÉSAR FLOREZ VIDAL

TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TITULO DE MAGISTER EN RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS CONTINENTALES

DIRECTOR
Mg. CAMILO ANDRADE-SOSSA

UNIVERSIDAD DEL CAUCA
UNIDAD DE POSGRADOS
MAESTRÍA EN RECURSOS HIDROBIOLÓGICOS CONTINENTALES
POPAYÁN
2013

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN 1
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA 2
3. OBJETIVOS 3
3.1. OBJETIVO GENERAL 3
3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS 3
4. ANTECEDENTES 4
5. MARCO TEÓRICO 7
5.1. LOS ECOSISTEMAS ACUATICOS AMAZONICOS 7
5.2. CONCEPTO DE PULSO DE INUNDACIÓN 8
5.3. COMUNIDADES FITOPLANCTÓNICAS 9
5.4. COMUNIDADES ZOOPLANCTÓNICAS 9
5.4.1. ROTÍFEROS 11
5.4.2. COMUNIDADES DE MICROCRUSTÁCEOS PLANCTÓNICOS (COPÉPODOS Y CLADÓCEROS) 11
5.5. INTERACCIONES PLANCTÓNICAS 13
5.6. VARIABLES FÍSICAS Y QUIMICAS EN LOS SISTEMAS ACUÁTICOS 14
5.6.1. LUZ 14
5.6.2. TEMPERATURA 14
5.7. INTERACCIONES 15
6. MATERIALES Y METODOS 17
6.1. AREA DE ESTUDIO 17
6.2. FASE DE CAMPO. 18
6.3. FASE DE LABORATORIO 19
6.3.1. RECUENTO Y DETERMINACIÓN TAXONÓMICA DEL FITOPLANCTON 19
6.3.2. RECUENTO Y DETERMINACIÓN TAXONÓMICA DE ROTÍFEROS 19
6.3.3. RECUENTO Y DETERMINACIÓN TAXONÓMICA MICROCRUSTÁCEOS 19
6.4. TRATAMIENTO DE DATOS 20

7. RESULTADOS 21
7.1. VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS DEL AGUA 21
7.2. ENSAMBLAJES PLANCTÓNICOS 21
7.3. RELACIONES ECOLÓGICAS 25
7.3.1. RELACIONES CON LAS VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS DEL AGUA 25
7.3.2. RELACIONES DE HERBIVORÍA 31
7.3.3. RELACIONES DE COMPETENCIA 33
7.3.4. RELACIONES DE DEPREDACIÓN 34
8. DISCUSIÓN 36
8.1. RELACIONES CON LAS VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS 36
8.1.1. FITOPLANCTON 36
8.1.2. ZOOPLANCTON 37
8.2. ENSAMBLAJES PLANCTÓNICOS 38
8.3. RELACIONES ECOLÓGICAS 38
8.3.1. RELACIONES DE HERBIVORÍA 38
8.3.2. RELACIONES DE COMPETENCIA 40
8.3.3. RELACIONES DE DEPREDACIÓN 41
9. CONCLUSIONES 43
10. SUGERENCIAS 45
11. BIBLIOGRAFIA 46
12. ANEXOS 54

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Densidades (ind/L) de los rotíferos que sumaron el 95 % la abundancia total registrada en el Sistema Yahuarcaca..... 23

Tabla 2. Densidades (ind/L) de los cladóceros colectados en el Sistema Yahuarcaca 24

Tabla 3. Densidades (ind/L) de copépodos registrados en el Sistema Yahuarcaca 24

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Sistema de lagos Yahuarcaca. Se señalan los lagos analizados, la zona de acceso de la quebrada y del canal. 18

Figura 2.Valores promedio de las variables fisicoquímicas registrados en el Sistema lagunar Yahuarcaca……..……23

Figura 3. Gráfica de ordenación ADR entre Fitoplancton y las variables ambientales 27

Figura 4. Gráfica de ordenación ADR entre la densidad de rotíferos y las variables ambientales 29

Figura 5. Gráfica de ordenación ADR entre la densidad de cladóceros y las variables ambientales 30

Figura 6. Gráfica de ordenación ADR entre la densidad de copépodos y las variables ambientales 31

Figura 7. Gráfica de ordenación ADR herbivoría entre densidad de rotíferos y densidad de fitoplancton 32

Figura 8. Gráfica de ordenación ADR herbivoría entre densidad de cladóceros y densidad de fitoplancton 33

Figura 9. Gráfica de ordenación ADR Competencia..... 34

Figura 10. Gráfica de ordenación ADR para relaciones de depredación..... 35

LISTA DE ANEXOS

ANEXO 1. Abundancia promedio puntual en las diferentes fases de inundación. 54

ANEXO 2. Significación (valor de p) para cada variable ambiental, dentro de cada punto de muestreo probado por el método RDA. 60

ANEXO 3. Porcentaje de varianza acumulado para las diferentes relaciones ecológicas. 61

ANEXO 4. Significación (valor de p) en Herbivoría puntuales probado por el método RDA. 62

ANEXO 5. Significación (valor de p) en La relación ecológica Competencia puntuales probado por el método RDA. 61

ANEXO 6. Significación (valor de p) en Predación puntuales probado por el método RDA. 64

RESUMEN

Las relaciones entre la fluctuación del fitoplancton, rotíferos y microcrustáceos fueron estudiadas en escalas cortas de tiempo a lo largo de un ciclo de inundación en el sistema de lagos Yahuarcaca (Leticia Amazonas Colombia) haciendo énfasis en las interacciones biológicas de herbivoría, depredación y competencia y buscando además evidenciar influencias de las condiciones ambientales, a lo largo de un ciclo de inundación.

La condición que ejerce mayor influencia sobre la abundancia del fitoplancton y los rotíferos es la inundación, en tanto que en los cladóceros las familias se segregan en el ADR más de acuerdo a su preferencia por ambientes litorales y limnéticos que por variables ambientales. La mayor abundancia dentro del zooplancton la tuvieron los rotíferos, con predominio de *Polyartra vulgaris.* A partir del ADR se observaron también relaciones entre Dinophyceae y especies de *Lecane* y Chlorophyceae con algunas especies de *Filinia*, *Thrichocerca* y *Ascomorpha*. Dentro de los cladóceros, Moinidae y Chydoridae evidencian una relación de herbivoría con Dinophyceae, Chlorophyceae y Zygnematophyceae. Los cladóceros de la familia Chidoridae y especies de rotíferos podrían estar compitiendo por los recursos alimenticios. Los copépodos *Metacyclops venezolanus* y *Termocyclops decipiens* al parecer constituyen los depredadores más importantes controlando las poblaciones de rotíferos como *P. patulus* y especies de *Lecane, Ecuchlanis, Colurella* y *Anuraeopsips*.

Palabras clave: Rotíferos, cladóceros, copépodos, fitoplancton, relaciones ecológicas, pulso de inundación.

1. INTRODUCCIÓN

El plancton es la forma más abundante de vida en los sistemas acuáticos, flotando libremente en lagos, ríos, estuarios u océanos (Saha y Bandyopadhyay 2009). Un rotífero puede vivir su vida entera sobre una o dos hojas de una de las tantas plantas, y se desplaza entre irregularidades de la superficie y entre un bosque de filamentos algales en un "lago" de unos cuantos litros que terminan convirtiéndose en universos enteros para estos organismos y sus contiguos: las bacterias, el fitoplancton y el zooplancton. Lo que es pequeño y rápido para un organismo puede ser grande y lento para otro.

Cuando un sistema ambiente-población está en equilibrio: la especie está en equilibrio con el ambiente y con las otras especies, y este ambiente está totalmente ocupado o saturado haciendo de la competición la única interacción biológica importante y cumpliéndose que el número de especies coexistentes no puede exceder el número de recursos, siendo esta una regla que hace que las especies usen el ambiente en forma diferencial para poder coexistir.

Los estudios de las interacciones biológicas fito-zooplantonicas acompañados de caracterizaciones físicas y químicas de las aguas, son necesarios para obtener conocimiento fundamental sobre la biodiversidad de una región (Gaviria 1999). Hasta ahora, los estudios que incluyen varias comunidades biológicas en los sistemas acuáticos amazónicos colombianos se han enfocado principalmente en ciertos ambientes, que por su facilidad de acceso y cercanía han permitido explorar la diversidad que es posible encontrar en algunas fases de la dinámica fluvial de los ríos. Tal es el caso del sistema Yahuarcaca, sobre el cual se han realizado diversos estudios que abarcan ampliamente las comunidades de Macro-invertebrados, Zooplancton, Fitoplancton, Peces y Macrófitas acuáticas (Andrade-Sossa 2012). Los estudios realizados han enfocado sus investigaciones en aspectos taxonómicos y algunos cambios en su estructura con relación a dinámica fluvial y aspectos fisicoquímicos de las aguas llegando incluso a tipificar las aguas amazónicas de acuerdo a criterios físicos y químicos (Andrade-Sossa *et al.* 2011).

En particular en esta investigación se estudiara la relación de los grupos fito y zooplanctonicos aumentando la frecuencia de muestreo y permitiendo explorar posibles interacciones ecológicas junto con sus relaciones con las variables fisicoquímicas, análisis que se constituiría en una gran a porte al estudio de la dinámica de cambio del plancton amazónico.

2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

América del Sur, es considerada el área geográfica con mayor extensión de tierras húmedas del planeta y una de las zonas con mayor riqueza de biodiversidad a nivel global. Sin embargo, son limitados los conocimientos que tenemos sobre el funcionamiento y la dinámica de los humedales, por lo que aún no podemos estimar cómo estos ecosistemas están adaptados a las fluctuaciones ambientales naturales (Volpedo y Reyes 2008).

En los lagos asociados a la planicie de inundación se encuentra alta riqueza y abundancia de rotíferos, que juegan un papel importante en la cadena alimentaria, al transferir energía desde fuentes detríticas y los productores primarios, también extremadamente diversos, hasta niveles tróficos superiores (Robertson y Hardy 1984, Sioli 1984). Los rotíferos son particularmente importantes en el análisis de los efectos de la dinámica fluvial, debido a que presentan altas tasas de crecimiento intrínseco y cortos intervalos de renovación poblacional y con frecuencia alta tolerancia a una variedad de factores ambientales (Allan 1976). Los microcrustáceos planctónicos por su parte, desempeñan un papel importante en el flujo de energía de los productores a los consumidores terciarios por su condición de presa y/o depredador; presentan estrategias que van desde R hasta K, con tiempos generacionales desde semanas a meses (Dejen *et al.* 2004).

Teniendo en cuenta que en pocos casos se han explorado las interacciones entre los grupos antes expuestos, debido a que los muestreos han sido distanciados por periodos largos de tiempo que no son coherentes con los tiempos generacionales, se plantea resolver la siguiente pregunta:

¿Qué relaciones ecológicas es posible evidenciar al analizar la fluctuación del fitoplancton, los rotíferos y microcrustáceos a partir muestreos semanales durante un ciclo de inundación en el lago Yahuarcaca (Leticia Amazonas Colombia)?

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

- Evaluar posibles relaciones, en escalas cortas de tiempo, entre la fluctuación del fitoplancton, rotíferos y micro-crustáceos planctónicos, en el sistema de lagos Yahuarcaca (Leticia Amazonas Colombia), a lo largo de un ciclo de inundación.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir los cambios en características físico-químicas del agua y en la densidad del fitoplancton y zooplancton, durante un periodo de ascenso y descenso de la inundación por el Amazonas sobre el sistema de lagos.

- Identificar posibles relaciones de herbívora entre la fluctuación del fitoplancton, rotíferos y microcrustáceos o de competencia entre estos dos últimos a lo largo de los periodos de inundación.

4. ANTECEDENTES

4.1. FITOPLANCTON

Mediante la comparación de nueve sistemas limnológicos Venezolanos en aspectos biológicos y físico-químicos, Lewis y Weibezahn (1976) discuten que el flujo energético, la biomasa y estructura de las diferentes comunidades presentes, varían de forma que cada una de estos set de variables inciden en la composición de la comunidad fitoplanctónica

Melack (1979) reconoce tres patrones temporales entre los lagos tropicales. La mayoría exhiben unas fluctuaciones estacionales pronunciadas que corresponden con variaciones en las lluvias, descarga del río y la mezcla vertical; otros presentan fluctuaciones diarias y un tercer patrón se distingue por un cambio brusco en la comunidad algal presente

Varios autores han realizado estudios caracterizando la comunidad fitoplanctónica presente en sistemas de inundación del río Amazonas incluyendo el lago Yahuarcaca y otros ríos de la cuenca señalando alta diversidad taxonómica. Es de resaltar los trabajos de Duque (1998) y Alba *et al.* (2012) donde se registran 421 taxa de algas identificadas a nivel de género, especie, subespecie, variedad o forma, que están distribuidas en 10 clases taxonómicas.

En el estudio más actual realizado en el lago Yahuarcaca se provee una síntesis del conocimiento sobre la evolución de la relación río Amazonas- sistema lagunar de Yahuarcaca a través de las características limnológicas y de la ecología del fitoplancton durante 16 años de estudio (Alba *et al.* 2012)

Florez (2010) realiza un estudio sobre el ensamblaje fitoplanctónico en mesocosmos del lago Yahuarcaca, donde concluyo que hay otras variables que pueden estar incidiendo en el comportamiento de la densidad y la riqueza fitoplanctónica además de las físicas o químicas analizadas, entre ellas el pastoreo de especies de zooplancton y que entender las interacciones entre fitoplancton y zooplancton podría ayudar a comprender en mejor forma los resultados globales del ensamblaje fitoplanctónico.

4.2. ROTÍFEROS

En cuanto a zooplancton y en particular para el lago Yahuarcaca (Andrade-Sossa 2001) realizó un estudio acerca de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura de la comunidad de rotíferos planctónicos en el lago Yahuarcaca,

debido al pulso de inundación que ocasiona el río Amazonas y el aporte del caudal proveniente de la quebrada Yahuarcaca.

Rodríguez (2003) caracterizó la comunidad de rotíferos en el Sistema de lagos Yahuarcaca y describió el cambio en su estructura con el paso del tiempo durante la fase de llenado, desde aguas bajas hasta el desborde, valorando los cambios de las características físico-químicas del sistema de lagos a medida que el proceso de inundación avanza, y estableció que todas las variables físicas y químicas medidas durante la época de muestreo en el sistema de lagos Yahuarcaca presentaron cambios notables en respuesta a la entrada de las aguas del río Amazonas y que las variables que más evidencian la entrada del río a los lagos son la transparencia, la conductividad y el pH, sobre todo en los lugares más próximos al río

En otros lagos de la rivera colombo-peruana del Río Amazonas Pantoja (2010) describe gran parte del comportamiento zooplanctónico y la influencia del pulso de inundación sobre las comunidades planctónicas de los lagos peruanos Caballococha y Cushillococha (cuenca río Amazonas) encontrando que dentro de las comunidades planctónicas (fitoplancton y zooplancton), la riqueza específica se ve favorecida por el transporte de algas y fauna entre sectores de la llanura aluvial, que se produce durante la entrada del río Amazonas hacia los lagos, mientras que la densidad poblacional es beneficiada por la menor velocidad de corriente y disponibilidad de alimento que se evidencian en el período de aguas bajas.

Cohen (2010) realizó un estudio sobre los efectos del pulso de inundación y la conectividad en el ensamblaje de rotíferos planctónicos en los lagos: Correo, Tarapoto, Cocha Larga y Chepeten.

Chimborazo (2010), realizó un estudio sobre las comunidades zooplanctónicas en tres lagos ubicados en el plano de inundación del río Amazonas en donde especifican que realizar estudios controlados entre el zooplancton y fitoplancton, y observar más a fondo las diferentes interacciones que se dan entre la comunidad zooplanctónica, como es la competencia y depredación podrían dilucidad posibles factores que pueden influir en la presencia y ausencia de especies en los lagos y sus relaciones.

4.3. MICROCRUSTÁCEOS

En cuanto a los microcrustáceos plantónicos (copépodos y cladóceros), los estudios en la amazonía colombiana son escasos y más aun los que implican microcrustáceos planctónicos.

Duque (1997) hacen una referencia superficial sobre algunos géneros y especies de microcrustáceos planctónicos, especies que cambian rápidamente con el ciclo hidrológico; además Vargas (1996), estudia la estructura y dinámica de la

comunidad zooplanctónica de algunos lagos y meandros del río Igará-Paraná, encontrando varias especies de rotíferos y algunas especies de cladóceros.

Solarte (2008) analiza los cambios temporales y espaciales en la diversidad alfa y beta de micro-crustáceos planctónicos en respuesta al pulso de inundación del río Amazonas, tomando muestras cualitativas y cuantitativas de cladóceros y copépodos del sistema de lagos Yahuarcaca. Los análisis estadísticos permitieron establecer diferencias significativas en la riqueza y la diversidad entre los puntos de muestreo y fases de inundación, así como en conductividad, pH y transparencia.

Y el más reciente trabajo fue realizado por Cupitra (2011) quien llevo a cabo un estudio descriptivo en el sistema de lagos Yahuarcaca con el fin de determinar la influencia que ejerce la inundación en las características físicas y químicas, así como en la estructura y diversidad de las comunidades zooplanctónicas. Este autor determinó 39 especies de cladóceros y nueve de copépodos.

5. MARCO TEÓRICO

5.1. LOS ECOSISTEMAS ACUATICOS AMAZONICOS

La región Amazónica colombiana con aproximadamente el 33% del territorio Nacional (Alvarado 1998) posee 166 km de los 6.771 km, correspondiente al 1.5%, de la extensión total del río Amazonas, gran parte de estos compartidos con Perú (Bonilla 2006).

El río Amazonas, es el más grande sistema fluvial sobre la tierra y el que vierte alrededor de la quinta parte del agua dulce total en los mares del mundo (Alvarado 1998), esta gran oferta hídrica está clasificada en tres categorías acorde a sus características físico-químicas: aguas claras, blancas y negras (Arbeláez 2000) a su vez son subdivididos en tipos I, II y III (Núñez-Avellaneda *et al.* 2001).

La fertilidad de estos ecosistemas hídricos (caños, quebradas, lagos, etc.), está regulada principalmente por la carga anual (nutrientes disueltos) del río Amazonas variando en los distintos periodos de lluvia y en los tramos geográficos. La variación en los niveles del río origina una heterogeneidad espacio-temporal para las especies acuáticas, en donde se producen cambios periódicos en el hábitat, en la oferta alimenticia, en la disponibilidad de espacio y de las condiciones abióticas, que de una u otra manera influyen en sus ciclos biológicos (Bonilla 2006).

Los lagos que pertenecen a la planicie de inundación del río amazonas, sufren ciclos estacionales que son gobernados mayormente por la creciente y decreciente de los niveles del agua del rió. Estas variaciones del nivel del agua crean cambios tanto físicos como químicos que corresponden a su vez en gran medida con fluctuaciones en las abundancias y composición de especies de las comunidades que habitan estos ecosistemas (Rodríguez 2003).

Los estudios de composición de especies y estructura de comunidades, acompañados de caracterizaciones físicas y químicas de las aguas, son necesarios para obtener conocimiento fundamental sobre la biodiversidad de una región (Neves *et al.* 2003).

Los cambios en la composición de especies y la abundancia de fitoplancton pueden estar mediados por una variedad de mecanismos, incluyendo la temperatura ambiente, el ingreso de luz, el suministro de nutrientes, así como a través de la sedimentación y la depredación por el zooplancton (Reynolds *et al.* 1993). En particular en el sistema de lagos Yahuarcaca la alternancia entre la mezcla de la columna de agua (factores abióticos) y los períodos de estabilidad

(mecanismos autógenos) promueve cambios en la composición y la estructura del fitoplancton (Núñez-Avellaneda *et al.* 2001).
El plancton en especial la comunidad fitoplanctónica por encontrarse en los niveles bases de la red trófica y ser los sintetizadores y productores energéticos de los ecosistemas acuáticos se convierten en el componente biológico en el que cualquier proceso ecológico o estrés antropogénicos tiene repercusiones, respondiendo con cambios drásticos en la estructura y composición o con la dominancia y desaparición de algunos grupos, este fenómeno ha sido denominado como dinámica estacional por Moncheva *et al.* (2001)

La evaluación de la influencia de los peces principalmente filtradores sobre la comunidad fitoplanctónica también ha sido estudiada, autores como Hunt y Matveev (2005) quienes proponen un efecto cascada por la selección en la talla del zooplancton o de las macrofitas acuáticas, que beneficia a los organismos de menor tamaño que compiten directamente por los nutrientes inorgánicos y la luz (Mazzeo y Meerhoff 2004). Este mismo autor tiene en cuenta la muerte celular de peces que aporta nutrientes al sistema.

5.2. CONCEPTO DE PULSO DE INUNDACIÓN

El pulso de inundación es un importante factor condicionante de la biología y ecología de los ecosistemas amazónicos, debido al dinámico intercambio de nutrientes y de energía entre la fase acuática y la fase terrestre, que ocurre cuando el agua desborda el canal principal de los ríos y fluye hacia las zonas adyacentes. Las inundaciones son a menudo estacionales, aunque algunos ríos con pequeña área de drenaje pueden presentar inundaciones de corta duración después de fuertes tormentas (Junk 1997).

El pulso de inundación puede ser monomodal o polimodal, predecible o impredecible y con alta o baja amplitud. Los pulsos predecibles son los que favorecen la adaptación de organismos, el incremento en la productividad y la eficiencia en el uso de nutrientes (Junk y Wantzen 2004).

El concepto del pulso de inundación pronostica que los nutrientes de la planicie de inundación dependen de la cantidad y la calidad de los sólidos disueltos y suspendidos del río (Neiff y Malvárez 2004). Sin embargo, los procesos internos de la planicie de inundación y los mecanismos de transferencia de nutrientes entre la fase terrestre y acuática, influencian fuertemente el ciclo de nutrientes, la productividad primaria y secundaria y la descomposición de materia orgánica (Junk y Wantzen 2004).

Otro principio del concepto del pulso de inundación es que en el sistema río-planicie de inundación, una gran parte de la productividad primaria y secundaria ocurre en la planicie de inundación, mientras que el río es principalmente el vehículo de transporte de agua y materia disuelta y suspendida. El río también es el refugio de organismos acuáticos durante los periodos de aguas bajas y sirve como una ruta de dispersión activa y pasiva (Junk y Wantzen 2004).

Junk et al. (1989) define las planicies de inundación como "áreas que se inundan periódicamente por el desborde lateral de ríos o lagos, y/o por precipitación directa; el ambiente físico-químico resultante, causa que la biota responda morfológica, anatómica y fisiológicamente, y/o con adaptaciones etológicas, que producen una estructura de comunidad característica". La planicie de inundación es llamada la "zona de transición de acuática/terrestre" (ATTZ) porque alterna entre los ambientes acuáticos y terrestres y son consideradas como una parte integral del sistema que es periódicamente acoplado odesacoplado del río por esta zona (Junk y Wantzen 2004).

Los hidrólogos consideran el río y su planicie de inundación como una unidad, puesto que son inseparables con respecto al agua, sedimento y los compuestos orgánicos. A esta unidad se le llama "sistema río-planicie de inundación". Por consiguiente, este sistema comprende los hábitat lóticos permanentes (los cauces principales), los hábitat lénticos permanentes, y la planicie de inundación (Junk 1997) y no puede ser tratado separadamente en estudios ecológicos

5.3. COMUNIDADES FITOPLANCTÓNICAS

En regiones intertropicales, el crecimiento del fitoplancton es continuo mientras exista suficiente disponibilidad de nutrientes (Ramos-Higuera *et al.* 2008), pero está limitado por otros factores que inciden directamente en su desarrollo, como la intensidad lumínica y los movimientos de agua (Wetzel 2001).

La distribución espacial y temporal del fitoplancton en el agua no es homogénea, presenta diferencias tanto en su distribución vertical como en su distribución horizontal. La densidad y distribución del fitoplancton están reguladas por varios factores ambientales, los cuales varían su efecto e importancia en el tiempo y en el espacio (Esteves 1998)

El ciclo de crecimiento anual de cada especie es modificado, entre otros por la disponibilidad de nutrientes, la intensidad lumínica, el grado de estratificación termal, el movimiento algal, la competencia inter-algal, el pastoreo por el zooplancton y el parasitismo por protozoarios, hongos, bacterias y virus estos factores afectan directamente a la célula y definen su entorno inmediato (Margalef 1983).

La variación temporal del fitoplancton puede estimarse en días, semanas o meses, lo cual responde a la acción de cambios tempranos que obedecen a las condiciones físicas y químicas del ambiente, o también pueden ser el resultado de cambios más lentos que están regulados por el suministro externo de nutrientes y de los mecanismos de reciclaje interno (Romo y Villena 2005).

5.4. COMUNIDADES ZOOPLANCTÓNICAS

Uno de los componentes más importantes de las comunidades biológicas de los sistemas acuáticos es el zooplancton, que es el eslabón entre el fitoplancton y los consumidores secundarios (peces y algunas aves). El estudio de su estructura permite caracterizar los sistemas acuáticos y conocer algunas de las interacciones principales en ellos (Hairston *et al.* 2000).

Las comunidades zooplanctónicas dulceacuícolas están constituidas principalmente por rotíferos y micro crustáceos (cladóceros, copépodos y en ocasiones ostrácodos y concostráceos). Ocasionalmente, se encuentran también larvas de insectos (Díptera: Chaoboridae) y algunos autores incluyen también a gastrótricos, nematodos e inclusive protozoarios (Esteves 1998).

La mayoría de estos organismos tienen periodos de vida cortos y muchos de ellos son fácilmente manipulables. Ello ha permitido la formulación, a partir de hipótesis experimentales basadas en interacciones biológicas y/o físicas, de modelos sobre la estructura de comunidades más fácilmente que en los sistemas terrestres. Además, el zooplancton de agua dulce está compuesto por animales con altas tasas de crecimiento, un rasgo que permite responder rápidamente a ambientes cambiantes. Otra de sus características es su capacidad para producir abundantes huevos de resistencia que mantienen su viabilidad durante décadas o siglos (Hairston *et al.* 2000) .

Los rotíferos pueden transferir materia y energía desde bacterias y partículas detríticas de pequeño tamaño, que son recursos no utilizables por otros organismos planctónicos. Unas pocas especies pueden ser depredadoras de otras especies de rotíferos (Jeppesen *et al.* 2010).

También se encuentran en las aguas continentales, parasitan crustáceos (Seisonaceos), sirven para el cultivo para larvas de peces, son bioindicadores de biotoxicidad, recicladores, consumidores primarios y consumidores secundarios.

Los microorganismos continentales presentan características típicas de adaptación; por ejemplo los rotíferos son más pequeños y menos longevos que otros integrantes del zooplancton, también se puede decir que se relacionan con sus características genéticas y demográficas, se multiplican de forma sexual rápida, son omnívoros y con poca movilidad (Roldán y Ramírez 2008)

Existen otros aspectos ecológicos que cabe la pena resaltar acerca de los rotíferos, como el hecho de que entre ellos se pueden observar grandes variaciones de tamaño dentro de una misma especie, fenómeno conocido como ciclomorfismo, (Pennak 1955)

Muchas hipótesis fueron tenidas en cuenta para caracterizar los lagos en función de los rotíferos (Hillbricht-Ilkowska y Weglenska 1970). En estos lagos se ha encontrado alguna correlación entre el nivel trófico y determinadas especies de rotíferos. En lagos tropicales según Koste y Robertson (1983), las especies más frecuentes son *Keratella vaga*, *K. tropica*, *Filinia opoliensis*, muchas especies de

Brachionus, *Anuraeopsis* y *Hexarthra*, encontradas en cualquier ambiente independiente del nivel trófico.

5.4.1. ROTÍFEROS

Los rotíferos constituyen una parte de importante del zooplancton de agua dulce y tienen un papel fundamental en la transferencia de energía, la regeneración y el transporte de nutrientes a la cadena alimenticia, ya que incluyen en gran parte de consumidores directos de fitoplancton que constituye la producción primaria.

El Zooplancton tropical está generalmente presente en gran número y con alta riqueza de especies siendo organismos oportunistas capaces de colonizar una amplia variedad de hábitats, desde zonas temporalmente inundadas a los grandes ríos, lagos y embalses (Negreiros *et al.* 2010)

La composición y la dinámica de la comunidad de rotíferos está influenciada por condiciones del entorno y un complejo de procesos físicos, químicos y biológicos, así como las interacciones entre ellos, que pueden desempeñar un papel importante en la selección de las especies predominantes (Lehman 1991). Si bien las cifras organismos y la abundancia relativa son las características fundamentales que definen la estructura de una comunidad, los procesos locales de la competencia, la depredación y la heterogeneidad (en tiempo y espacio) del medio ambiente son los factores inmediatos que determinan la dinámica de la población en una localidad o punto de muestreo determinado, aunque en algunos ambientes particulares, las variables físicas y químicas pueden ser más importantes que las variables bióticas, o viceversa, ambos conjuntos de factores suelen operar simultáneamente a lo largo de un ciclo estacional (Negreiros *et al.* 2010)

5.4.2. COMUNIDADES DE MICROCRUSTÁCEOS PLANCTÓNICOS (COPÉPODOS Y CLADÓCEROS)

Los microcrustáceos planctónicos, están divididos en branquiópodos y copépodos. De los distintos órdenes de branquiópodos, los más conocidos y estudiados son los anomópodos y ctenópodos, denominados tradicionalmente como cladóceros (Solarte 2008). Los copépodos son crustáceos que se pueden localizar tanto en aguas continentales como en aguas marinas, siendo mucho más abundantes y diversos en aguas marinas que los rotíferos y cladóceros (Hairston 1996)

5.4.2.1. CLADÓCEROS

Son conocidos generalmente como pulgas de agua y son muy comunes en lagos y embalses. Presentan adaptaciones ecológicas y mecanismos de dispersión que les permiten estar en muchos ambientes acuáticos continentales, siendo más diversos en las zonas litorales de los ecosistemas lacustres (Esteves 1998).

El cuerpo no es claramente segmentado, siendo recubierto por un único caparazón, de apariencia bivalva, plegado dorsalmente y abierto ventralmente, que cubre casi todo el cuerpo con excepción de la zona cefálica, que está separada por una depresión o surco cervical. Esta valva y proyecciones cefálicas son importantes en mecanismos de defensa ante los predadores, ofreciéndoles flotabilidad y resistencia a condiciones ambientales desfavorables (Wetzel 2001).

Los cladóceros planctónicos presentan varios apéndices, dentro de los cuales se destacan: 5 o 6 pares de patas aplanadas y 2 pares de antenas cefálicas. Las patas de los cladóceros no les sirven como método de locomoción, sino para capturar alimento, pues éstas con su movimiento, crean una corriente continua de agua a través de las valvas (caparazón), agua que transporta partículas de alimento y oxígeno; las partículas de alimento son filtradas por medio de las cerdas de las patas (Esteves 1998). El movimiento ocurre en forma de saltos, por ello el nombre común (pulga de agua). Para esto utilizan las antenas especialmente el segundo par que es bifurcado y provisto de un número variable de cerdas (Margalef, 1983). El primer par de antenas se denominan anténulas, son generalmente más pequeñas y su función principal es la de orientar al animal a través de unas finas cerdas sensitivas (Esteves 1998).

5.4.2.1.1. ALIMENTACIÓN

Los cladóceros son organismos altamente filtradores, por lo tanto su alimentación se constituye básicamente de fitoplancton y detritus, solo muy pocas especies son depredadoras.

La tasa de filtración de agua y su consecuente ingestión depende de varios factores (Esteves 1998) entre ellos: 1. Tamaño del animal; cuanto más grande sea un individuo de una especie, mayor será la tasa de filtración. 2. Tamaño de la partícula; la tasa de filtración se reduce con el aumento del tamaño de las partículas. 3. Calidad del alimento; los alimentos con mayor valor nutricional son mejor aprovechados, por ejemplo, las algas vivas son más aprovechadas que el detritus. 4. Temperatura; con una elevación de la temperatura la tasa de filtración aumenta, pero por encima de un valor óptimo la tasa de filtración se verá reducida.

5.4.2.2. COPÉPODOS

Dentro del grupo de los pequeños crustáceos, el grupo de los copépodos es el más grande en especies; se han descrito alrededor de 8500 especies. La mayoría de

ellos marinos y son, por lo general, el componente más abundante y conspicuo de una muestra de plancton. En el plancton suelen constituir una fracción importante en la biomasa total (Gaviria 1999).

Debido a que los copépodos presentan diferentes etapas de desarrollo (nauplio, copepoditos, adultos), su papel en los ecosistemas se puede tornar más relevante que el de otros grupos zooplanctónicos. Esto es importante principalmente en el flujo de energía del ecosistema, pues gran número de especies de copépodos son herbívoros en todas sus fases de desarrollo, haciéndose significativo en la transferencia de energía entre los productores primarios y los niveles tróficos superiores (Esteves 1998). Los copépodos sufren cambios en la densidad poblacional de acuerdo al tipo de aguas que se le presenten. Según Brandorff (1978) la diversidad poblacional de copépodos es más alta en sistemas de aguas blancas donde la productividad primaria es alta y se presenta una buena cantidad de nutrientes, características que no se presentan en lagos de aguas negras. Los copépodos también son utilizados como indicadores de calidad de aguas, siendo los Cyclopoida relativamente más abundantes en aguas eutroficadas que los Calanoida (Gannon y Stemberger 1978).

5.4.2.3. ALIMENTACIÓN

En este grupo se encuentran especies herbívoras que se alimentan de gran variedad de algas, desde diatomeas unicelulares hasta algas verdes filamentosas. También hay carnívoras y omnívoras, las cuales se alimentan de microcrustáceos, larvas de dípteros, detritus y otros microorganismos. Los Calanoida son esencialmente filtradores de fitoplancton, en tanto que los Cyclopoida son denominados macrófagos raptoriales, algunos se alimentan de otros animales, que pueden ser otros microcrustáceos y otros son omnívoros (Wetzel 2001). También hay muchas especies dulceacuícolas, muy comunes en lagos, embalses y tierras húmedas. Algunas especies son parásitas de animales tanto marinos como dulceacuícolas, especialmente peces (Esteves 1998). En estos ambientes se pueden encontrar principalmente dos órdenes de copépodos planctónicos: Calanoida y Cyclopoida, aunque el segundo tiene también muchos representantes asociados a la zona litoral entre la vegetación acuática.

5.5. INTERACCIONES PLANCTÓNICAS

Inicialmente, en el estudio del plancton predominaron aproximaciones autoecológicas, interesadas en el análisis de la influencia de los factores físicos y químicos del medio sobre los organismos y su sucesión. En consecuencia, la sucesión de especies era generalmente considerada como el resultado de las diferentes formas de tolerancia ecológica a varios factores ambientales abióticos, tales como la intensidad de la luz y la densidad del agua o la viscosidad (Hutchinson 1957). En décadas más recientes los ecólogos del plancton han mostrado un interés creciente en el estudio de las interacciones bióticas, la

competencia por recursos comunes y la depredación por invertebrados, manifestando su importancia en la regulación de las comunidades acuáticas.

5.6. VARIABLES FÍSICAS Y QUIMICAS EN LOS SISTEMAS ACUÁTICOS

5.6.1. LUZ

La luz que interactúa con el espejo de agua está relacionada con la época del año, latitud, altitud, condiciones climáticas y hora del día. En aguas naturales, condiciones tales como la presencia de materia orgánica e inorgánica, plancton y partículas disueltas y en suspensión, hacen que el agua sea menos transparente, por lo tanto, la luz será reflejada en la superficie, trayendo como consecuencia una disminución en la penetración lumínica (Roldán y Ramírez 2008).

La distribución vertical de la intensidad de la luz en el agua determina el espacio en el que se dan condiciones favorables para la producción y, por tanto, la intensidad en la superficie y el clima dentro del agua son factores de producción fundamentales; cuando la intensidad de luz es muy alta, se tiene un efecto inhibidor, que se atribuye a la destrucción de clorofila por foto oxidación, indistintamente en los dos fotosistemas (Margalef 1983).

5.6.2. TEMPERATURA

A baja iluminación, la producción primaria aumenta poco cuando la temperatura asciende; para iluminaciones más intensas la producción primaria se incrementa, aunque con un coeficiente térmico menor que el de la respiración (Margalef 1974). La temperatura afecta directamente la tasa de renovación de los componentes celulares, diversos procesos químicos y la hidratación de las células, de manera que bajo temperaturas diversas, unos mismos organismos pueden tener distintas características (Margalef 1983).

5.6.3. pH

Es una forma de expresar la concentración de iones Hidrógeno [H+] o más exactamente de su actividad. Se usa universalmente para expresar la intensidad de las condiciones ácidas o alcalinas de una solución. La escala va de 0 hasta 14 y 7 representa la neutralidad. Concentraciones excesivas de H+ afectan el agua en algunos de sus usos y por esta razón es una medida de polución en potencia. El pH es el que controla el grado de disociación de muchas sustancias. (Sawyer *et al.* 2001)

5.6.4. CONDUCTIVIDAD

La conductividad específica del agua es la medida de la habilidad para transportar una corriente eléctrica, varía con el tipo y cantidad de iones que contenga y depende de la temperatura, igualmente es una medida de los sólidos disueltos

contenidos en el agua. Cualquier cambio en la cantidad de sustancias disueltas, en la movilidad de los iones disueltos y en su valencia, implica un cambio en la conductividad, y por ello el valor de la conductividad es muy usado en el análisis de aguas para obtener un estimativo rápido del contenido de sólidos disueltos. Los conductivímetros miden en µmohos/cm a 25ºC con errores menores a 1% (Sawyer *et al.* 2001).

5.6.5. OXÍGENO DISUELTO

Todos los gases de la atmósfera son solubles en agua en algún grado. El oxígeno es pobremente soluble y no reacciona químicamente con el agua. La cantidad de oxígeno que está en el agua se denomina oxígeno disuelto. La solubilidad es directamente proporcional a la presión parcial, esta medida puede utilizarse para calcular la cantidad de O2 presente en condiciones de saturación y a una temperatura dada: La solubilidad disminuye con la salinidad. En aguas frescas la concentración de OD fluctúa entre 14.6 mg/L a 0ºC y 7 mg/L a 35ºC, cuando la presión atmosférica es de una atmósfera(Sawyer *et al.* 2001).

5.6.6. TRANSPARENCIA (profundidad de Secchi)

La transparencia del agua es un parámetro clave para monitorear su calidad, y puede ser usada para detectar cambios por solidos disueltos, taninos o eutrofización entre otros. La claridad del agua (medida como la visibilidad del disco de Secchi o disco negro) ha sido reconocida como la variable relevante a medir en programas de monitoreo de la calidad del agua, en vez de la más tradicional medición de concentración de sólidos suspendidos o turbidez. Contrariamente a lo que se cree, la medición de la claridad del agua no es particularmente subjetiva y es más precisa que la medición de turbidez.(Davies-Colley y Smith 2001).

5.7. INTERACCIONES

La composición y la dinámica de una comunidad están influenciadas por condiciones del entorno y un complejo de procesos físicos, químicos y biológicos, así como las interacciones entre ellos, que pueden desempeñar un papel importante en la selección de las especies (Lehman y Tilman 1997). Si bien las riquezas de organismos y la abundancia relativa son las características fundamentales que definen la estructura de una comunidad, los procesos locales de competencia, depredación y heterogeneidad del medio ambiente (en tiempo y espacio) son los factores inmediatos que determinan la dinámica de la población en un lugar determinado. Aunque en algunos ambientes particulares, las variables físico-químicas pueden ser más importantes que las variables bióticas, o viceversa, ambos conjuntos de factores suelen operar simultáneamente a lo largo de un ciclo estacional (Negreiros *et al.* 2010).

La mayoría de las especies tienen una más distribución más limitada que lo predicho por sus tolerancias fisiológicas. Las interacciones pueden influir en esta distribución, explicando por ejemplo cómo se está consumiendo un recurso, como un organismo puede reducir la disponibilidad del recurso o puede ser en sí alimento para otros organismos. Las interacciones pueden ser indirectas cuando se explotan recursos comunes (competencia), o directa cuando se perjudican directamente uno al otro, en estos casos una población sirve de alimento a otra población ya sea depredador-presa o las relaciones parásito-hospedador. Las relaciones de competencia y depredador-presa resultan en un impacto negativo en al menos uno de los participantes. Hay también una relación simbiótica, en donde ambos individuos se benefician; por ejemplo, las bacterias nitrificantes Nitrosomonas y Nitrobacter tienen productos metabólicos finales que son recursos del uno para el otro (Lampert y Sommer 2007)

El concepto de nicho ecológico se deriva directamente del principio de exclusión competitiva, de acuerdo a este principio una sola especie puede ocupar un nicho realizado a pesar de que puede haber superposición de nichos fundamentales. La evolución de los nichos distintos es por lo tanto un mecanismo para evitar la competencia.

Dentro del plancton, las algas tienen relativamente pocos recursos (luz y nutrientes), y una parte importante de estos son casi siempre en exceso. Este problema es especialmente evidente para el fitoplancton en suspensión en un ambiente turbulento, sin medios para evitar la competencia durante el uso de sus recursos. Hutchinson (1961) describe esta contradicción entre el principio de exclusión competitiva y la gran diversidad de especies en el fitoplancton, incluso en pequeñas muestras de agua, como la "paradoja del plancton”. Su papel estimuló una serie de investigaciones teóricas y experimentales de competencia interespecífica que a la larga condujo a la teoría mecanicista de la competencia (Lehman y Tilman 1997).

6. MATERIALES Y METODOS

La fase de campo de este proyecto fue realizada en el marco del macro proyecto titulado "Efecto de la inundación sobre las comunidades planctónicas en el sistema de lagos Yahuarcaca.

6.1. AREA DE ESTUDIO

El lago Yahuarcaca está ubicado al costado izquierdo del río Amazonas, junto a la ciudad de Leticia, a 4º 12'11.76" de latitud Sur y 69º 57' 31.89" de longitud Oeste, a 71 m.s.n.m, en el sur del trapecio amazónico Colombiano que sirve como límite internacional con Perú y Brasil (Figura 1).

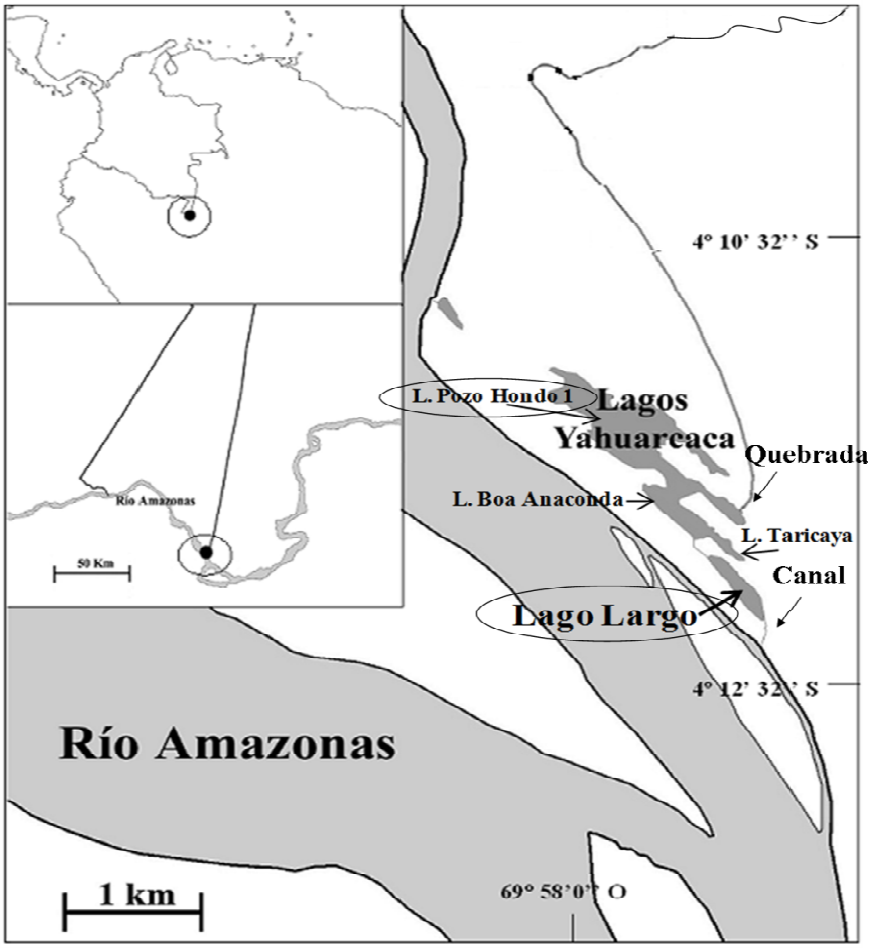

Figura 1. Sistema de lagos Yahuarcaca. Se señalan los lagos analizados, la zona de acceso de la quebrada y del canal.

Yahuarcaca es un sistema con aguas blancas amazónicas tipo I (Núñez-Avellaneda *et al.* 2001), con características mesotróficas, que tiene como afluentes la quebrada Yahuarcaca y el río Amazonas, la primera tiene influencia permanente y mayor efecto en la temporada de lluvias local, aportando aguas negras amazónicas, mientras el segundo una vez al año, influenciado por las lluvias en la cabecera de la cordillera de los Andes, en los periodos de ascenso y aguas altas, aporta un gran volumen de agua rica en nutrientes y sedimentos (Alvarado 1998, Bonilla 2006). Durante el estudio, la temporada de mayores lluvias locales se extendió del 6 de enero al 2 de febrero correspondiendo con el final del descenso e inicio del ascenso del río y un período de menor precipitación del 17 de diciembre al 30 de diciembre durante la primera época de ascenso.

6.2. FASE DE CAMPO.

En esta fase se establecieron seis puntos de muestreo: Canal, lago Largo (litoral y limnético), lago Pozo Hondo (litoral y limnético) y quebrada.

Muestras cuantitativas y cualitativas fueron colectadas semanalmente durante un ciclo hidrológico tanto en una fase de ascenso lento (ocho visitas), una de descenso (siete visitas) y una de ascenso rápido (seis visitas). En total se realizaron 20 visitas al sistema de lagos, en cada una de las cuales se tomaron muestras de las seis estaciones.

Para las muestras cualitativas de zooplancton y microcrustáceos se hicieron arrastres con redes de 33 y 150 µm de poro. Los muestreos cuantitativos se realizaron con una trampa para zooplancton Schindler-Patallas, tomando volúmenes de 20 litros a nivel subsuperficial, profundidad de Secchi (1DS, 2DS y 3DS). El volumen total de agua fue filtrado a través de una red de plancton de 33 µm de poro, obteniendo una muestra combinada de aproximadamente 100 ml. Estas muestras se fijaron con solución Transeau (Agua, alcohol y formol en proporciones 6:3:1).

Para los muestreos de fitoplancton se usó una botella Van Dorn de 2 L, tomando volúmenes a nivel superficial, profundidad de Secchi (1DS, 2DS y 3DS). El agua de todas las profundidades se combinó y de ella se extrajo de forma directa una muestra de aproximadamente 100 ml. Estas muestras se fijaron con lugol (Durán 2007). Adicionalmente se hicieron arrastres para muestras cualitativas usando una red de 24 µm de poro y fijando con Transeau.

Paralelamente al muestreo biológico se midieron *in situ* con equipos portátiles digitales: conductividad (YSI 33), oxígeno disuelto, temperatura y pH, (Equipo

YSI 55 multiparamétrico). Además se tomaron mediciones de profundidad (Ecosonda Garmin) y transparencia (profundidad de Secchi).

6.3. FASE DE LABORATORIO

6.3.1. RECUENTO Y DETERMINACIÓN TAXONÓMICA DEL FITOPLANCTON

En este proyecto se realizó la cuantificación fitoplantónica y determinación taxonómica mediante el método Utermöhl. Para el cálculo de abundancia se utiliza la técnica de recuento por campos (Brierley *et al.* 2007).

Para la identificación taxonómica se compararan fotos y dibujos con los trabajos de Bicudo y Menezes (2006), Komárek (1974), Komarek (1983). Para la determinación taxonómica se utilizó Guiry (2011).

6.3.2. RECUENTO Y DETERMINACIÓN TAXONÓMICA DE ROTÍFEROS

La determinación taxonómica se basó en Ruttner-Kolisko y Kolisko (1974),Koste y Voigt (1978), Pourriot y Meybeck (1995), Paggi *et al.* (1995), Nogrady *et al.* (1995), Segers (1995), De Smet (1996), Nogrady y Segers (2002).

Para la estimación de la densidad, se midió primero el volumen de la muestra utilizando una probeta graduada y se aplicó un colorante rosa de bengala para lograr una mejor visualización de los organismos y facilitar el conteo.

Posteriormente se homogenizó la muestra mezclándola y burbujeando con una pipeta, luego se tomaron alícuotas de 5 ml, que fueron dispuestas en una cámara de sedimentación tipo Uthermöhl; el conteo de individuos de cada especie se realizó bajo microscopio invertido NIKON TMS. Para el cálculo de la densidad, siguiendo a José de Paggi (1995), se contaron alícuotas sucesivas hasta que la especie más abundante alcanzó por lo menos 100 individuos y posteriormente se estimó el número para el volumen total de la muestra. Los datos fueron finalmente expresados en individuos por litro, para cada una de las especies de rotíferos.

6.3.3. RECUENTO Y DETERMINACIÓN TAXONÓMICA MICROCRUSTÁCEOS

Para la estimación de la densidad de los microcrustáceos planctónicos se contaron alícuotas de 5 ml una cámara de sedimentación tipo Uthermöhl, bajo microscopio invertido NIKON TMS. Se utilizó el colorante rosa de bengala para una mejor visualización de los organismos a contar. Para el cálculo de la densidad se hizo un conteo de organismos hasta revisar toda la muestra (Paggi 1995).

La determinación de los microcrustáceos planctónicos se fundamentó en Rocha y Tundisi (1976), Dussart (1984), Reid (1985), Gaviria (1999), Elmoor-Loureiro (1997), Bayly (1992), Korovchinsky (1992), Smirnov (1992), Gaviria (1994), Gaviria y Aranguren (2003), Reddy (1994), Paggi *et al.* (1995), Einsle (1996), Smirnov (1996), Karaytug (1999), Orlova-Bienkowskaja (2001), Mirabdullayev *et al.* (2003), Benzie (2005) y Kotov y Štifter (2006).

6.4. TRATAMIENTO DE DATOS

El Análisis de las características fisicoquímicas y sus cambios espaciales y temporales se realizó mediante la elaboración de diagramas y se realizó un análisis descriptivo verificando las tendencias de las variables a lo largo de los periodos hidrológicos.

La identificación de las posibles relaciones entre variables ambientales y la densidad del fitoplancton se realizó mediante análisis de correlación, utilizando el Sofware estadístico SPSS.

Adicionalmente, para verificar la existencia de relaciones entre las variables biológicas y las fisicoquímicas y para evaluar la existencia de interacciones bióticas, se aplicaron análisis de redundancia (ADR), empleando el programa CANOCO 3,12 (TerBraak y Šmilauer 2002). Todas las variables fueron transformados por la función log (x+1) antes del análisis. La prueba de Monte Carlo, con 999 permutaciones aleatorias, se utilizó para probar la significancia de las variables ambientales. En vista del gran número de especies de rotíferos y fitoplancton encontrado en las muestras, el análisis de redundancia se aplicó solo a las especies con abundancias que sumaron el 95% de densidad total.

7. RESULTADOS

7.1. VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS DEL AGUA

En promedio, la temperatura del sistema de lagos tiende a descender desde el comienzo de los muestreos, siendo la temporada más fría la comprendida entre mediados de enero y comienzos de febrero. La temperatura del agua varía de mes a mes, con el valor más alto (29,4 °C) registrada a comienzos de diciembre y la más baja (26,32 ° C) en el mes de enero (Figura 2B). El valor de profundidad más alto se presentó a finales del mes de diciembre en concordancia con el nivel del río (Figura 2D). La transparencia de Secchi (DS) presentó sus mayores valores coincidiendo con las fechas de mayor nivel del río al final de la primer época de ascenso (Figura 2E).

En cuanto al oxígeno disuelto, las mayores concentraciones se registraron durante el período de lluvias, que concuerda con el segundo ascenso del nivel del rio. El pH varía entre ligeramente ácido y alcalino, permaneciendo cerca de siete a lo largo del período de estudio (Figura 2G y 2H). La conductividad registro valores relativamente altos obteniéndose en enero y febrero los más bajos concordando con el descenso del pH y del nivel del rio (Figura 2F).

7.2. ENSAMBLAJES PLANCTÓNICOS

De las 206 especies de algas encontradas, las más abundantes están incluidas dentro de las clases Euglenophyceae, Bacillariophyceae y Cryptophyceae.

Euglenophyceae con una densidad promedio de 26. Ind ml^{-1}, y con un valor máximo de 80 Ind ml^{-1}, incluyó el género más diverso que fue *Trachelomonas* seguido de *Phacus*. La densidad promedio de la clase Bacillariophyceae estuvo en 4 Indml-1, con un máximo de 30 Ind ml^{-1}, mientras que la clase Cryptophyceae presentó una densidad promedio de 1 Ind ml^{-1} (Anexo 1).

Las clases con densidades más bajas fueron: Cyanophyceae, Zygophyceae, Dinophyceae, Chlorophyceae, con valores menores a 1 Ind ml^{-1}.

Para el zooplancton del sistema lagunar Yahuarcaca, los rotíferos fueron dominantes en todos los puntos de muestreo en el periodo de estudio. El grupo menos abundante fue Copépoda (1.82Ind L^{-1}) que se encuentra en bajas densidades en comparación con rotíferos (86.8Ind L^{-1}) y cladóceros (3.35Ind L^{-1}).

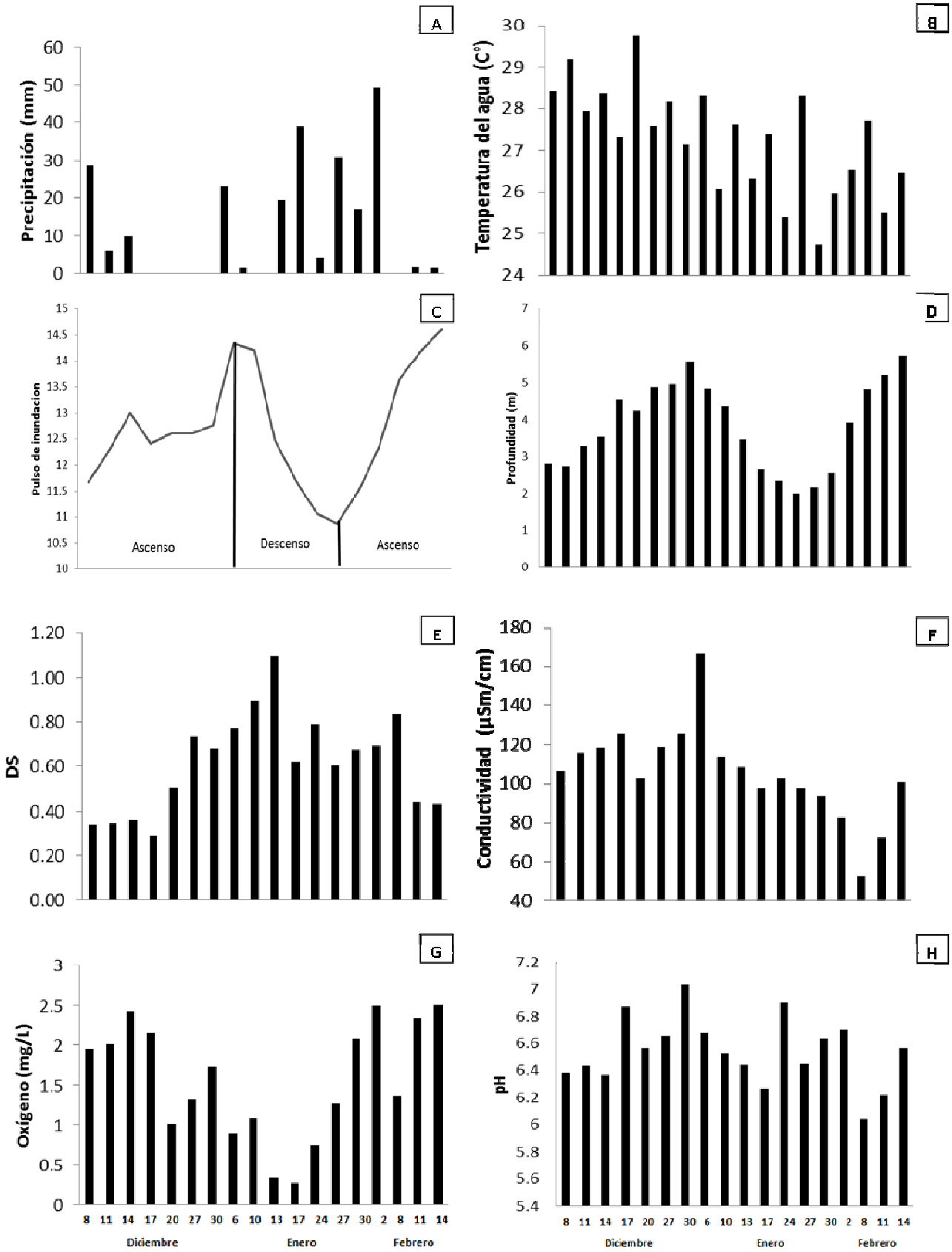

Figura 2. Valores promedio de las variables fisicoquímicas registrados en el Sistema lagunar Yahuarcaca.

El filum Rotífera estuvo representado por 142 taxones. Las especies dominantes fueron *Polyartra vulgaris,* que representaba aproximadamente el 66 % de la densidad promedio de los rotíferos, seguida de *Fillina longiseta 5.4 % Ascomorpha ecaudis* y *Conochilus (Conochiloides) coenobasis,* cada una con 2,8 % y 2,7%, *Anuraeopsis fissa* y *Synchaeta stylata*, cada una con 2,1% y *Lecane bulla, Filinia saltator, Brachionus caudatus* y *Plationus patulus macracanthus* cada una con densidades 2% (Tabla 1).

Tabla 1. Densidades (ind/L) de los rotíferos que sumaron el 95 % la abundancia total registrada en el Sistema Yahuarcaca.

	Ascenso				Descenso				Ascenso					
Nombre cientifico (Segers 2007)	**C**	**L1**	**L4**	**Q**	**C**	**L1**	**L4**	**Q**	**C**	**L1**	**L4**	**Q**	**$\bar{X}$**	**%**
Polyarthra vulgaris Carlin, 1943	4.7	64.3	76.1	25.1	21.4	68.0	42.6	7.0	3.5	68.4	332.4	8.5	**60.2**	**65.9**
Filinia longiseta (Ehrenberg, 1834)	1.4	0.4	0.7	0.7	12.9	11.4	20.1	0.2	0.0	1.6	10.0	0.1	**5.0**	**5.4**
Ascomorpha ecaudis Perty, 1850	0.0	1.5	1.7	1.1	0.8	3.7	1.8	0.3	0.0	3.6	15.4	0.1	**2.5**	**2.7**
Conochilus (Conochiloides) (Skorikov, 1914)	0.0	1.4	2.2	6.5	1.4	3.7	2.3	2.4	0.0	2.2	6.0	2.5	**2.6**	**2.8**
Anuraeopsis fissa Gosse, 1851	0.4	0.7	1.4	0.7	2.9	4.1	8.1	0.4	0.1	0.3	4.1	0.1	**1.9**	**2.1**
Synchaeta stylata Wierzejski, 1893	0.1	0.5	0.7	2.4	0.3	5.6	2.8	0.1	0.0	1.1	7.9	0.9	**1.9**	**2.1**
Plationus patulus macracanthus (Daday, 1905)	0.3	4.9	1.8	2.4	0.2	1.9	0.5	0.6	0.5	2.8	2.4	0.3	**1.5**	**1.7**
Brachionus caudatus Barrois & Daday, 1894	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	3.7	3.4	0.0	0.0	3.1	4.2	0.0	**1.3**	**1.5**
Filinia saltator (Gosse, 1886)	0.1	0.7	0.5	0.6	1.0	1.1	5.5	0.3	0.0	1.0	3.5	0.1	**1.2**	**1.3**
Lecane bulla (Gosse, 1851)	0.4	1.2	1.1	0.9	0.7	2.0	3.8	0.3	0.2	0.5	1.3	0.4	**1.1**	**1.2**
Epiphanes clavulata (Ehrenberg, 1832)	0.1	0.4	0.3	0.7	1.8	3.7	2.6	0.3	0.0	0.3	1.3	0.0	**1.0**	**1.1**
Trichocerca bicristata (Gosse, 1887)	0.1	1.6	4.1	1.4	0.1	0.1	0.0	0.2	0.0	0.2	0.6	0.0	**0.7**	**0.8**
Lecane curvicornis (Murray, 1913)	0.1	0.9	0.9	0.4	0.3	2.4	1.8	0.3	0.2	1.3	0.8	0.1	**0.8**	**0.9**
Trochosphaera aequatorialis Semper, 1872	0.0	0.1	0.7	0.3	2.7	3.6	1.8	1.3	0.0	0.0	0.2	0.0	**0.9**	**1.0**
Asplanchna sieboldii (Leydig, 1854)	0.0	0.1	0.2	0.2	0.5	2.0	0.3	0.0	0.1	1.6	3.2	0.1	**0.7**	**0.8**
Trichocerca similis (Wierzejski, 1893)	0.1	0.6	0.5	2.1	0.1	1.4	0.5	0.3	0.0	1.1	0.9	0.3	**0.7**	**0.7**
Dicranophoroides claviger (Hauer, 1965)	0.0	0.1	0.0	0.0	0.6	2.1	2.1	0.1	0.1	0.4	0.3	0.0	**0.5**	**0.5**
Lepadella (Lepadella) patella (Müller, 1773)	0.2	0.9	0.4	0.2	0.2	0.9	0.9	0.2	0.2	0.4	0.6	0.3	**0.4**	**0.5**
Colurella obtusa (Gosse, 1886)	0.2	0.7	0.3	0.6	0.3	1.6	0.5	0.2	0.1	0.3	0.1	0.1	**0.4**	**0.5**
Testudinella patina (Hermann, 1783)	0.1	0.5	0.5	0.0	0.1	1.0	1.1	0.0	0.1	0.1	0.2	0.2	**0.3**	**0.4**
Lecane closterocerca (Schmarda, 1859)	0.0	0.4	0.6	0.3	0.3	0.8	0.6	0.3	0.1	0.3	0.4	0.1	**0.3**	**0.4**
Testudinella haueriensis Gillard, 1967	0.0	0.8	0.1	0.1	0.3	1.1	0.4	0.1	0.2	0.4	0.2	0.6	**0.4**	**0.4**
Lecane cornuta (Müller, 1786)	0.1	0.5	0.5	0.7	0.2	0.4	0.5	0.2	0.1	0.4	0.1	0.0	**0.3**	**0.3**
Hexarthra intermedia brasiliensis Hauer, 1953	0.2	0.6	1.1	0.4	0.1	0.2	0.1	0.0	0.0	0.1	0.2	0.0	**0.2**	**0.3**

Para los cladóceros la especie más abundante fue *Bosminopsis deitersi,* con un 25% de la densidad total seguido de *Moina rostrata* y *Diaphanosoma spinulosum* cada una con 18% y *Moina minuta* con un 11 % (Tabla 2). La especie más abundante de los Copépodos fue *Thermocyclops decipiens* abarcando un 68.74 % de la densidad seguido de *Mesocyclops venezolanus* con un 20% (Tabla 3).

Tabla 2. Densidades (ind/L) de los cladóceros colectados en el Sistema Yahuarcaca

	Ascenso				Descenso				Descenso					
Especie	**C**	**L1**	**L4**	Q	**C**	**L1**	**L4**	Q	**C**	**L1**	**L4**	Q	$\bar{X}$	%
Bosminopsis deitersi RICHARD, 1895	0.0	0.0	0.3	1.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.6	4.0	4.1	0.86	25.63
Moina rostrata McNAIR, 1980	0.1	0.5	0.5	0.5	0.2	0.4	0.1	0.1	0.0	0.9	4.0	0.2	0.62	18.48
Diaphanosoma spinulosum HERBST, 1967	0.3	1.6	2.3	1.6	0.4	0.4	0.2	0.2	0.1	0.0	0.1	0.1	0.61	18.06
Moina minuta HANSEN, 1899	0.1	0.5	0.7	1.4	0.2	0.1	0.0	0.0	0.0	0.3	1.1	0.1	0.37	11.01
Diaphanosoma spp	0.0	0.1	0.2	0.8	1.0	0.8	0.1	0.2	0.0	0.1	0.0	0.0	0.29	8.51
Diaphanosoma brevireme SARS, 1901	0.0	0.0	0.2	0.2	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.2	0.2	0.0	0.09	2.76
Ceriodaphnia reticulata (JURINE, 1820)	0.0	0.1	0.2	0.3	0.0	0.1	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.08	2.40
Moina micrura KURZ, 1874	0.0	0.3	0.1	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.2	0.0	0.07	2.19
Macrothrix triserialis (BRADY, 1886)	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	0.1	0.1	0.0	0.06	1.89
Chydorus eurynotus SARS, 1901	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.04	1.32
Iliocryptus halyi (BRADY, 1886)	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.03	0.98
Ceriodaphnia cornuta SARS, 1886	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.03	0.77
Disparalona dadayi (BIRGE, 1910)	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.02	0.62
Chydorus pubescens SARS, 1901	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.02	0.55
Alona quadrangularis (O.F. MÜLLER, 1875)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.02	0.55
Bosmina hagmanni STINGELIN, 1904	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.02	0.53
Ceriodaphnia laticaudata P.E. MÜLLER, 1867	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.43
Pseudosida ramosa (DADAY, 1904)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.42
Chydorus sphaericus (MUELLER, 1785)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.39
Macrothrix superaculeata (SMIRNOV, 1992)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.38
Oxyurella longicaudis (BIRGE, 1910)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.37
Diaphanosoma polyspina KOROVCHINSKY, 1982	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.28
Sarsilatona KOROVCHINSKY, 1985	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.28
Ephemeroporus barroisi (RICHARD, 1894)	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.27
Chydorus nitidilus (SARS, 1901)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.26
Diaphanosoma birgei KORINEEK, 1981	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.26
Chydorus parvireticulata FREY, 1987	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.24
Kurzia latissima (KURZ, 1874)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.01	0.17

Tabla 3. Densidades (ind/L) de copépodos registrados en el Sistema Yahuarcaca

	Ascenso				Descenso				Descenso					
Especie	**C**	**L1**	**L4**	**Q**	**C**	**L1**	**L4**	**Q**	**C**	**L1**	**L4**	**Q**	**X**	**%**
Thermocyclops decipiens (KIEFER, 1929)	0.61	3.02	4.09	3.49	0.40	0.77	0.47	1.61	0.06	0.11	0.27	0.13	1.25	68.74
Mesocyclops venezolanus DUSSART, 1987	0.10	0.72	0.85	1.15	0.14	0.14	0.25	0.54	0.02	0.28	0.14	0.15	0.37	20.44
Metacyclops laticornis (LOWNDES, 1934)	0.00	0.07	0.07	0.02	0.05	0.09	0.02	0.96	0.05	0.11	0.03	0.06	0.13	7.00
Cyclopodio sp.	0.01	0.05	0.04	0.26	0.00	0.03	0.03	0.00	0.03	0.05	0.08	0.10	0.06	3.04
Notodiaptomus dilatatus DUSSART, 1984	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.13	0.01	0.77

7.3. RELACIONES ECOLÓGICAS

7.3.1. RELACIONES CON LAS VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS DEL AGUA

Los análisis de correlación entre las clases de fitoplancton y las variables físico-químicas utilizando los datos de todo el estudio, indicaron que existen las siguientes relaciones lineales significativas: 1. Directa entre Criptophyceae y temperatura (r^2 = 0,255, $F_{1,98}$ = 33,522, P 0,01); 2. Inversa entre Criptophyceae y conductividad (r^2 = 0,061, $F_{1,98}$ = 52.422, P 0,05); 3. Inversa entre Criptophyceae y pH (r^2 = 0,047, $F_{1,98}$ = 4.828, P 0,05); 4. Inversa entre Bacillariophyceae y conductividad (r^2 = 0,095, $F_{1,98}$ = 10,317, P 0,05); 5. Inversa entre Bacillariophyceae y pH (r^2 = 0,046, $F_{1,98}$ = 4.728, P 0,05).

Sin embargo, los coeficientes de correlación son muy bajos, indicando que existe gran variabilidad en los datos dentro del sistema de lagos, por lo que fue procedente realizar los análisis de acuerdo al ambiente utilizando un Análisis de Redundancia (ADR). En ADR explicó entre el 64 % y el 82 % con los dos primeros ejes, en la relación entre las variables fisicoquímicas y las clases de fitoplancton (Figura 3).

Las variables que más influenciaron sobre las algas fueron: 1. pH en el canal ($p<0.01$) relacionado positivamente con las Criptophyceae; 2. Nivel del río en los dos lagos ($p<0.01$) teniendo una relación negativa con Euglenophyceae y Cyanophyceae; 3. Temperatura ($p<0.01$) en los dos lagos (positivamente con Dinophiceae) y en la quebrada (con Euglenophyceae); 4. Profundidad en el lago Pozo Hondo y en la quebrada ($p<0.05$) con una relación inversa y directa respectivamente con las Euglenophyceae y 5. Oxígeno disuelto en Pozo Hondo relacionándose con Bacillariophyceae y Chlorophyceae (Anexo 2)

En el ADR aplicado a las poblaciones de rotíferos para el canal se obtuvo un 99% de explicación con los dos primeros ejes, mostrando como las variables relacionadas con el ascenso del río (nivel, profundidad, conductividad, pH) tienden a presentar una relación inversa con la abundancia de la mayoría de las especies, que presentan mayor densidad en los momentos de menor influencia del río y mayor transparencia (Figura 4) (Anexo 3).

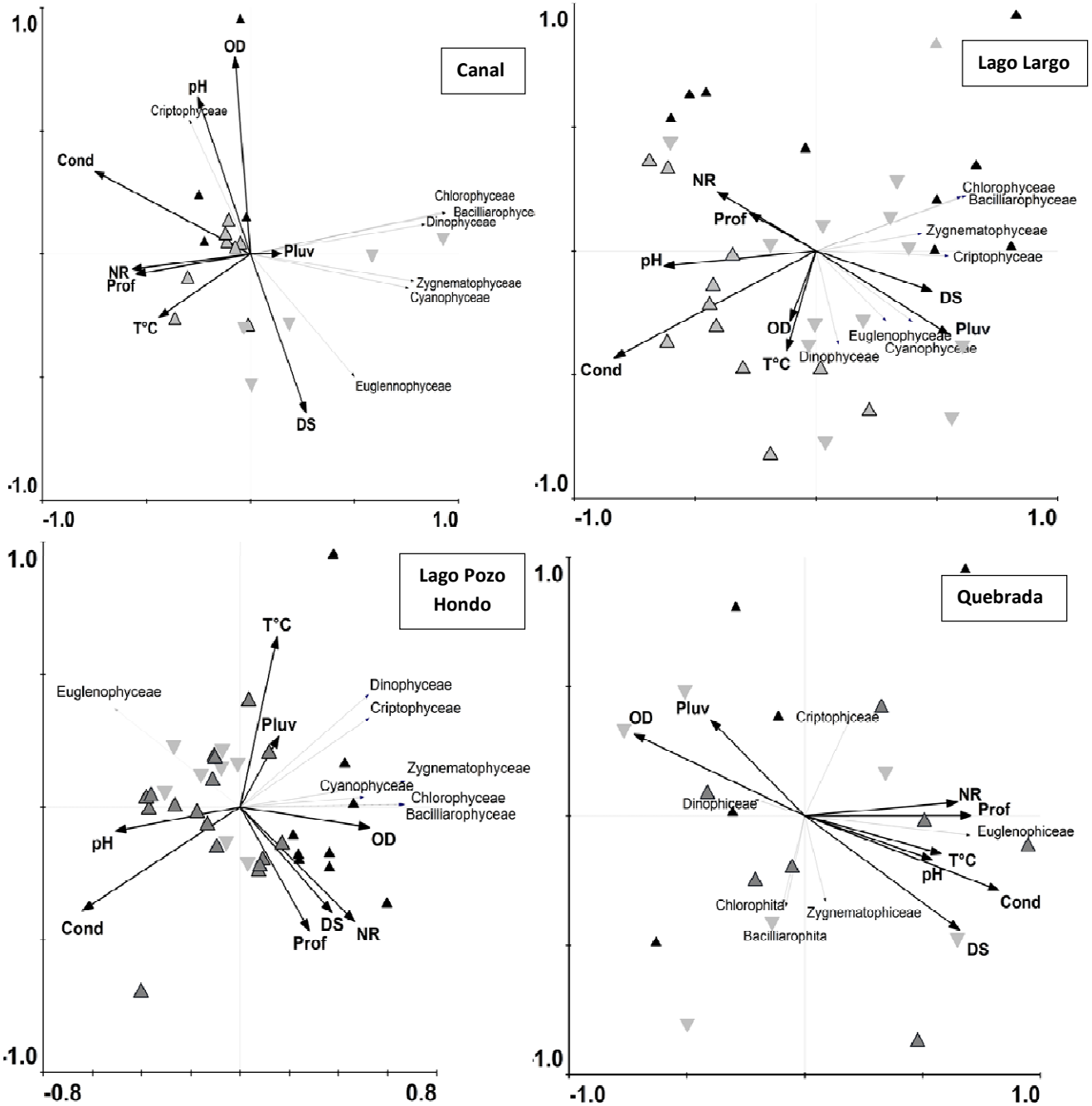

Figura 3. Gráfica de ordenación ADR entre Fitoplancton y las variables ambientales

En el lago Largo, los primeros dos ejes de ordenación explicaron el 67.6 % de la varianza total. El nivel del río y la temperatura mostraron la más fuerte influencia sobre la densidad de los rotíferos ($p<0,05$); el aumento de nivel provoca una disminución en la abundancia de la mayoría de las especies, en tanto que *L. patella*, *P. patulus*, *T. bicristata* y *L. cornuta* incrementaron colinealmente con la

temperatura. La influencia directa del ascenso del río sobre la densidad fue menor en los otros ambientes del sistema de lagos. En Pozo Hondo (77 % de varianza) la mayor relación ($p<0,05$) fue con la conductividad (*L. cornuta*, *T. aequatorialis*, *T.patina*), transparencia (*F. longiseta*, *F. saltator*, *B. caudatus*), oxígeno disuelto (*T. bicristata*, *S. stylata*, *A. ecaudis*) y temperatura (relación inversa con varias de las especies). En la quebrada (77% de varianza) las variables con mayor relación ($p<0.059$) fueron la profundidad y Temperatura, asociadas con especies como *P. patulus*, *P. vulgaris*, *A. ecaudis*, *C. coenobasis*. *F. longiseta* y *F.saltator* (Figura 4).

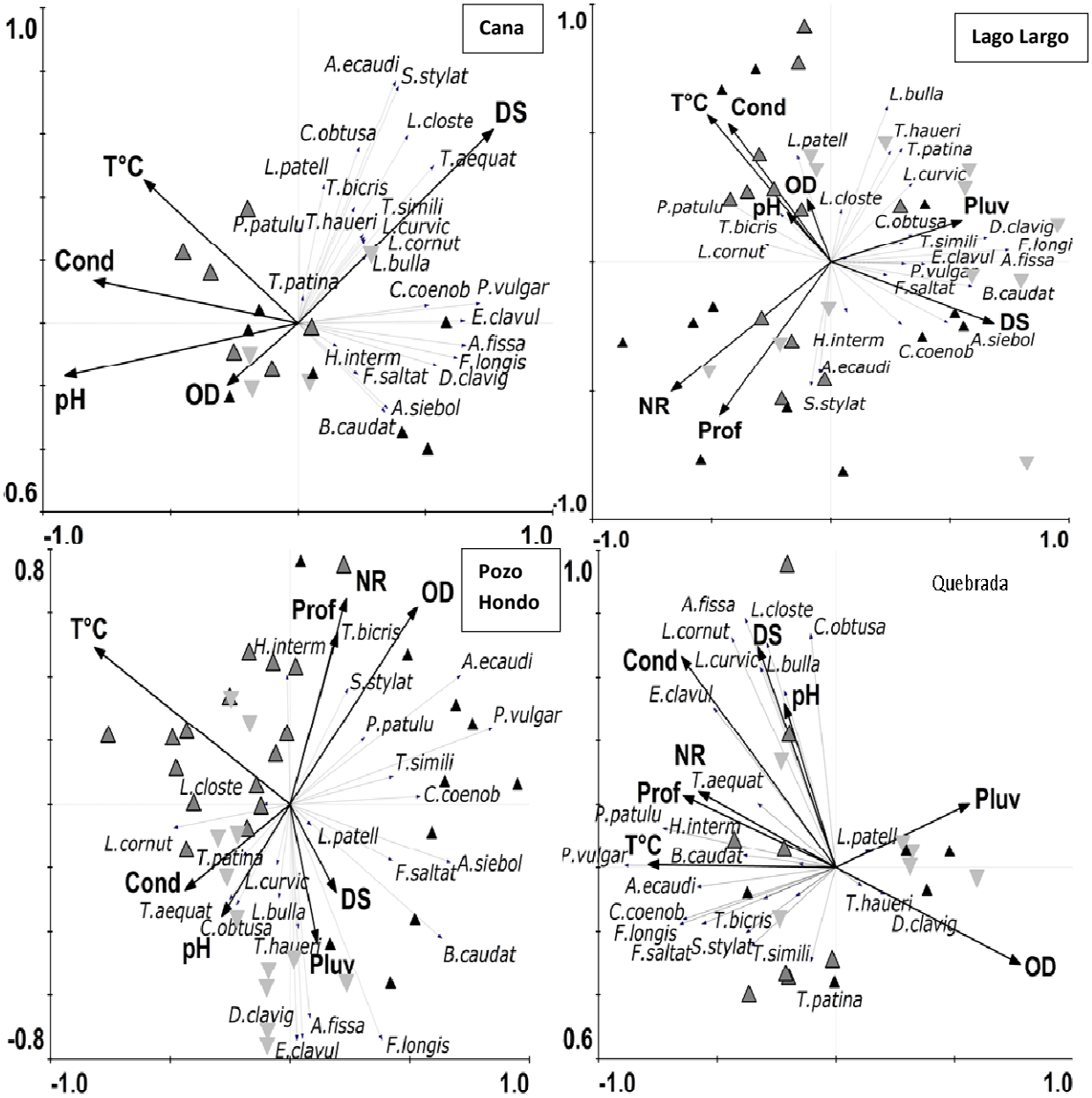

Figura 4. Gráfica de ordenación ADR entre la densidad de rotíferos y las variables ambientales

Para el caso de los cladóceros, el ADR (que reunió entre el 55 y 96% de la varianza con los dos primeros ejes) separó los cladóceros típicamente litorales (Ilicryptidae, Chydoridae, Macrotricidae, Sididae) de los limnéticos, que a su vez se asociaron de diferentes formas con las variables físicas y químicas, sin un patrón aparentemente claro, evidenciando quizá relaciones indirectas y existiendo solo ocasionalmente relaciones significativas para el oxígeno disuelto, la transparencia y la temperatura (Figura 5).

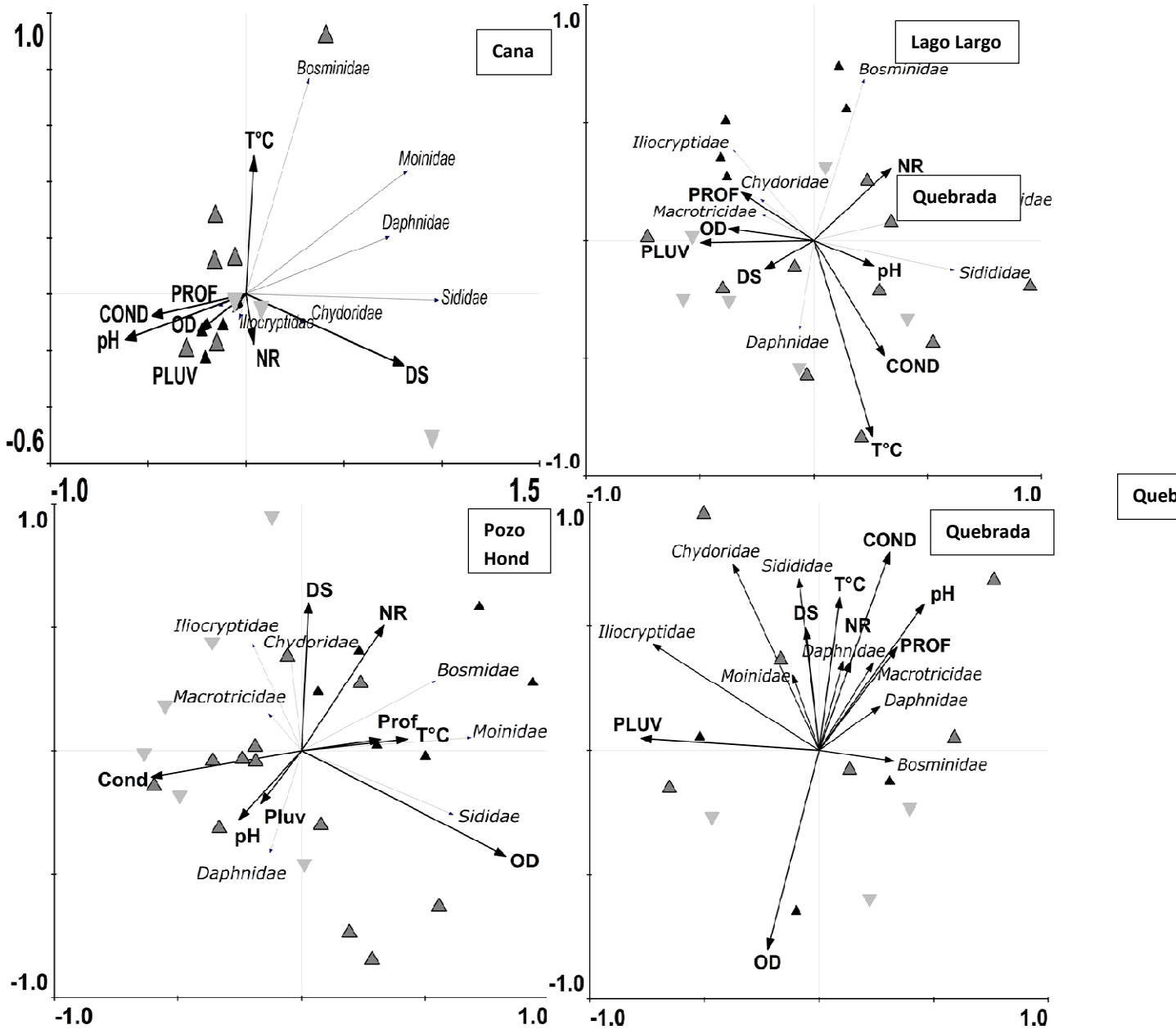

Figura 5. Gráfica de ordenación ADR entre la densidad de cladóceros y las variables ambientales

Para el caso de los copépodos la temperatura se relacionó positiva y significativamente, especialmente con *T. decipiens* y los copepoditos, en el lago Largo y el oxígeno en forma inversa con la mayoría de las especies en todos los otros ambientes (Figura 6).

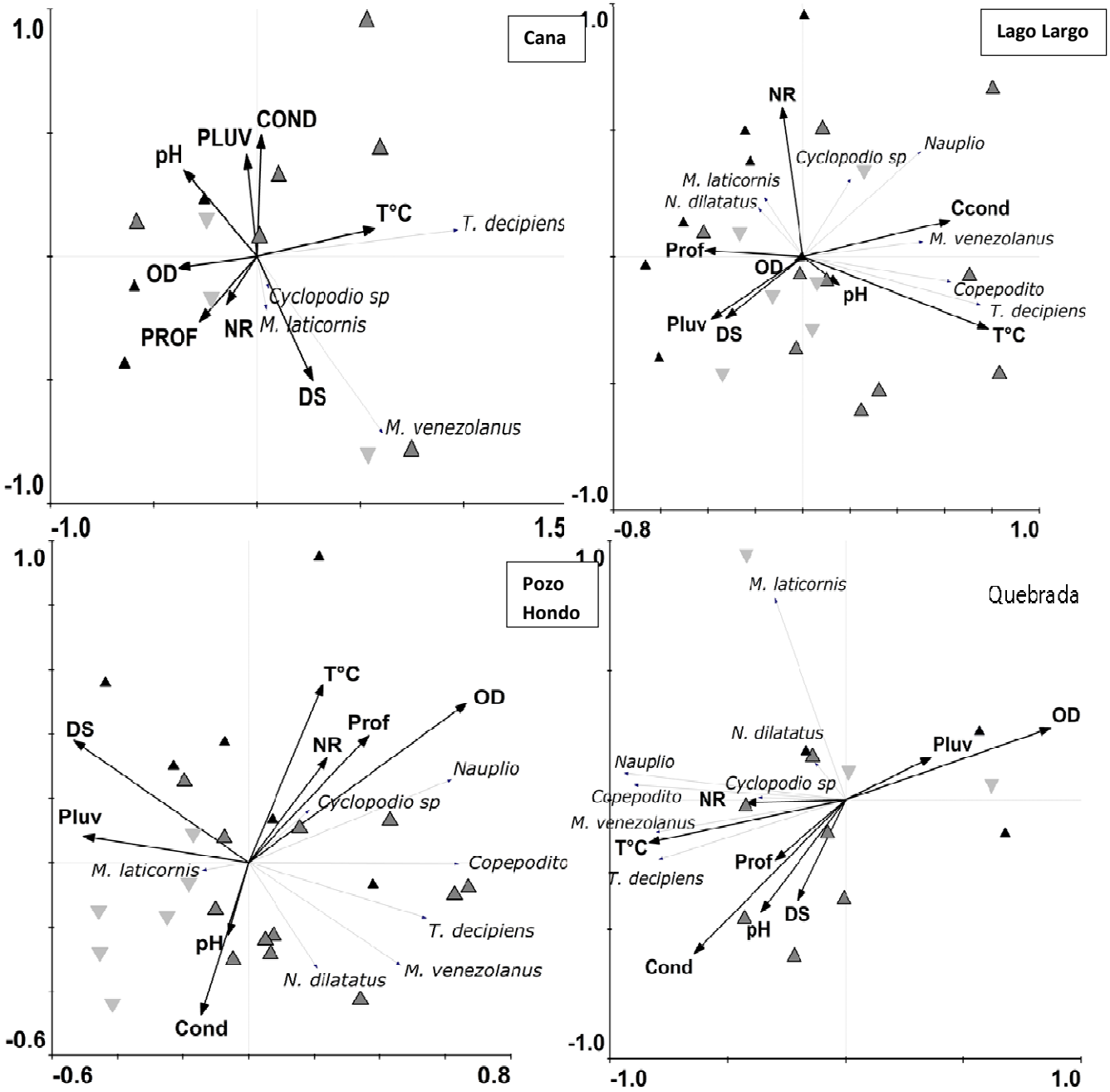

Figura 6. Gráfica de ordenación ADR entre la densidad de copépodos y las variables ambientales

7.3.2. RELACIONES DE HERBIVORÍA

Con respecto a potenciales relaciones de herbivoría entre rotíferos y fitoplancton, el ADR explicó entre el 67 y el 84 % de la varianza total (Anexo 4). Dinophiceas en el canal y Chlorophiceas en el lago Pozo Hondo presentaron mayor relación con los rotíferos (p<0.05). Dinophiceas se correlacionaron inversamente con varias especies de rotíferos de los géneros *Lecane*, *Trichocerca*, *Testudinella* y *Trochosphaera* y las Chlorophyceas tuvieron una colinealidad positiva con *T. bicristata*, *T. similis*, *S. stylata*, *F. saltator* y *A. ecaudis* (Figura 7).

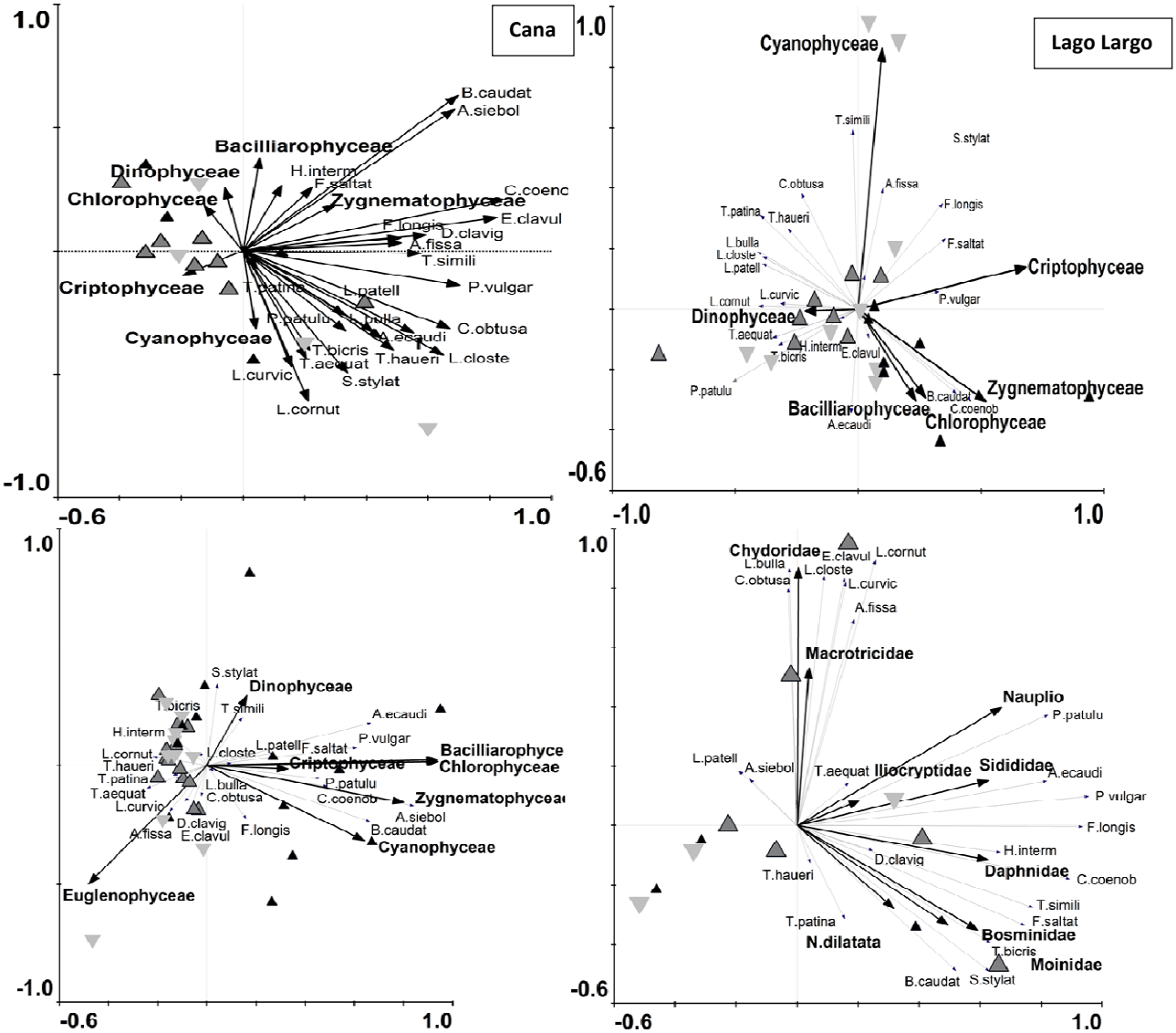

Figura 7. Gráfica de ordenación ADR herbivoría entre densidad de rotíferos y densidad de fitoplancton

Para cladóceros y fitoplancton el DRA explicó entre el 87 % y 97 % de la varianza, la mayor relación ($p<0.05$) la tuvieron: 1. Moinidae con una relación inversa con las Zygnematophyceae en el canal y positiva con Bacillariophycaea, Zygnematophyceae y Criptophyceae el lago Pozo Hondo y 2. Chydoridae relacionándose inversamente con Dinophyceae, Chlorophyceae y Zygnematophyceae, en la quebrada (Figura 8).

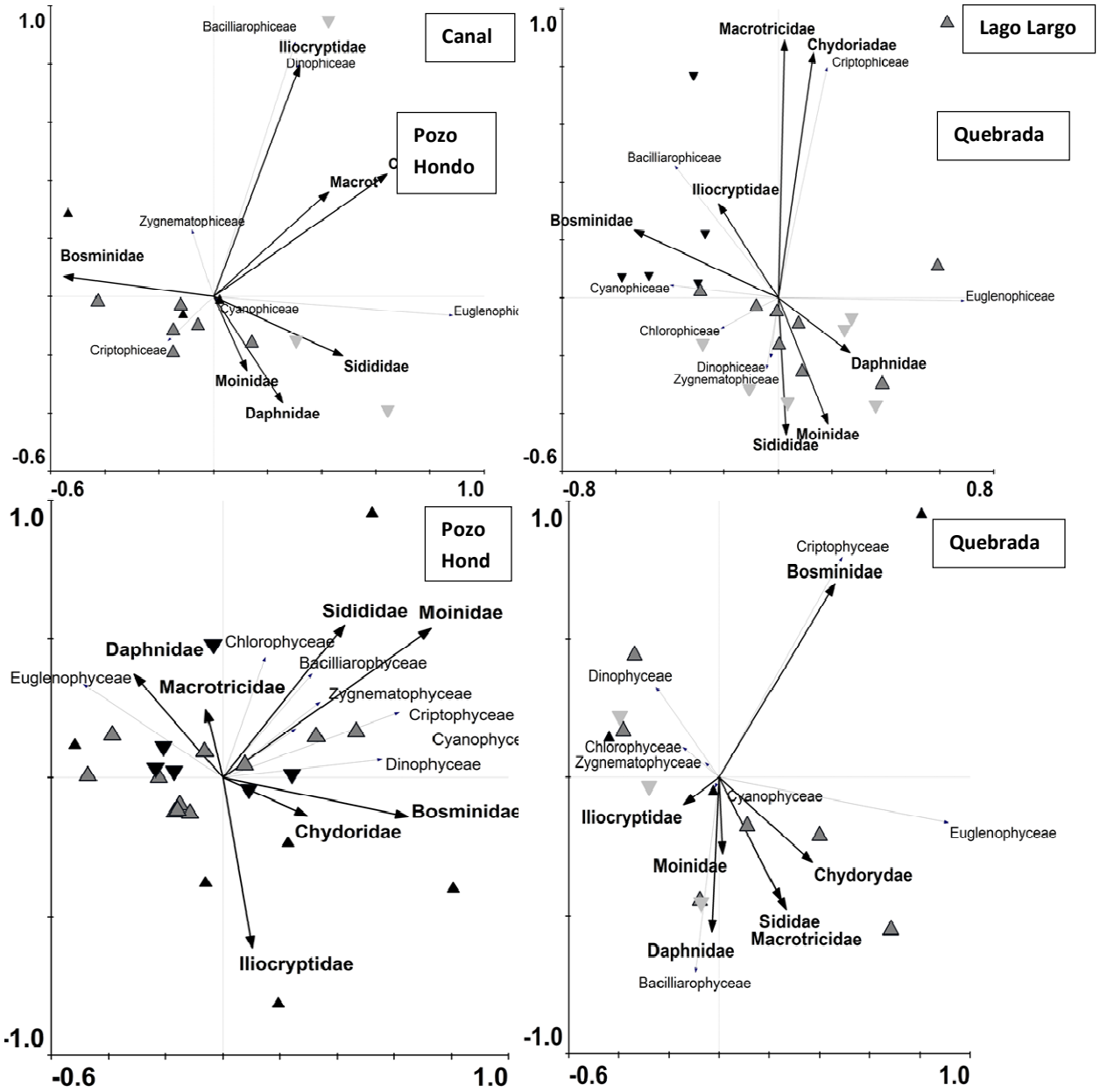

Figura 8. Gráfica de ordenación ADR herbivoría entre densidad de cladóceros y densidad de fitoplancton

7.3.3. RELACIONES DE COMPETENCIA

El ADR entre los rotíferos y los competidores potenciales explicó entre el 75% y el 84% de la varianza total (Anexo 5). Los cladóceros de la familia Chidoridae y larvas nauplio, en el canal, nauplios y Moinidae en el lago Pozo Hondo y nauplios, Bosminidae y Daphnidae en la quebrada, tuvieron la mayor influencia sobre los rotíferos ($p<0.05$) (Figura 9).

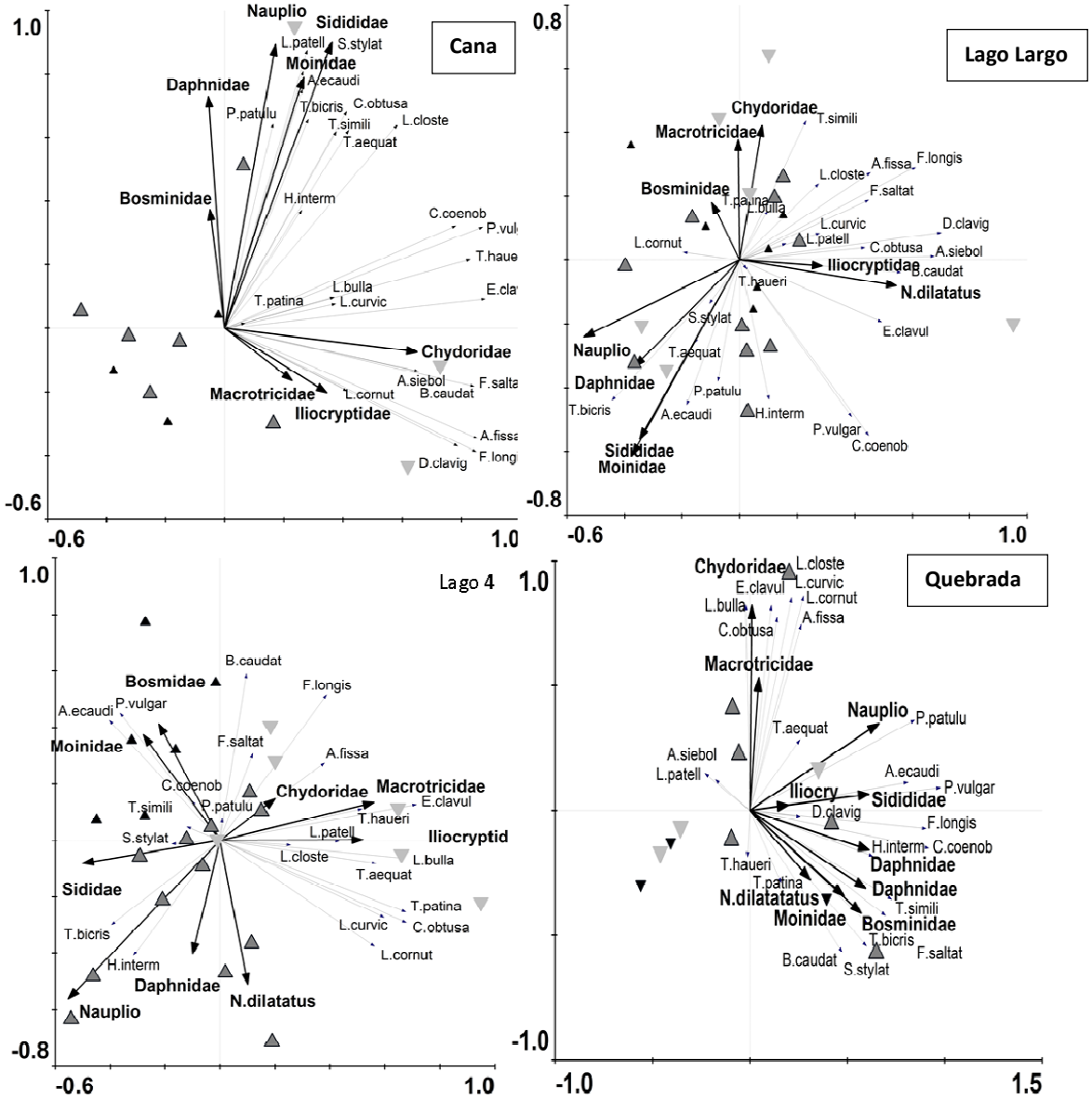

Figura 9. Gráfica de ordenación ADR Competencia

Presentaron una correlación significativa y positiva: 1. En el canal: Chidoridae con *F. saltator*, *B. caudatus*, *A. fissa*, *F. longiseta*, *D. claviger* y *L. cornuta*; Nauplios con. *L. patella* y *S. stylata* y *A. ecaudis*. 2. En Pozo Hondo: Nauplios con *H. intermedia* y *T. bicristata*, Moinidae con *P. vulgaris* y *A. ecaudis*; 3. En la quebrada: Nauplios con *P. patulus*, *T. aequatorialis* y *A. ecaudis*; Bosminidae con *T. bicristata*, *T. similis*, *F. saltator*, *S. stylata* y *B. caudatus*; Daphnidae con *T. similis*, *H. intermedia* y *C. coenobasis*.

7.3.4. RELACIONES DE DEPREDACIÓN

El ADR entre rotíferos y depredadores zooplanctónicos explicó entre el 58% y 84% de la varianza con los dos primeros ejes de ordenación (Anexo 6). Los rotíferos *Dicranophorus claviger* en el canal y en el lago Pozo Hondo ($P< 0.05$) y *Asplanchna sieboldi* ($P< 0.05$) en lago Largo y los copépodos *Metacyclops venezolanus* y *Termocyclops decipiens* ($p< 0.05$) en la quebrada, constituyeron los depredadores más importantes en controlando las poblaciones de rotíferos. En el periodo de descenso, *D. claviger* presentó una correlación positiva con *F. saltator* y *F. longiseta* y *A. fissa* y *B. caudatus* en el canal y con *T. bicristata* y *H. intermedia* en Pozo Hondo. En el mismo periodo *A. sieboldi* se relacionó positivamente con *B. caudatus* en el lago Largo y *M. venezolanus* con *P. patulus* en la quebrada. *T. decipiens*, en ascenso, tuvo una colinealidad positiva con varias especies del género *Lecane* (*L. cornuta*, *L. curvicornis*, *L. bulla*, *L. closterocerca*) y con *E. clavulata*, *C. obtusa* y *A. fissa* (Figura 10).

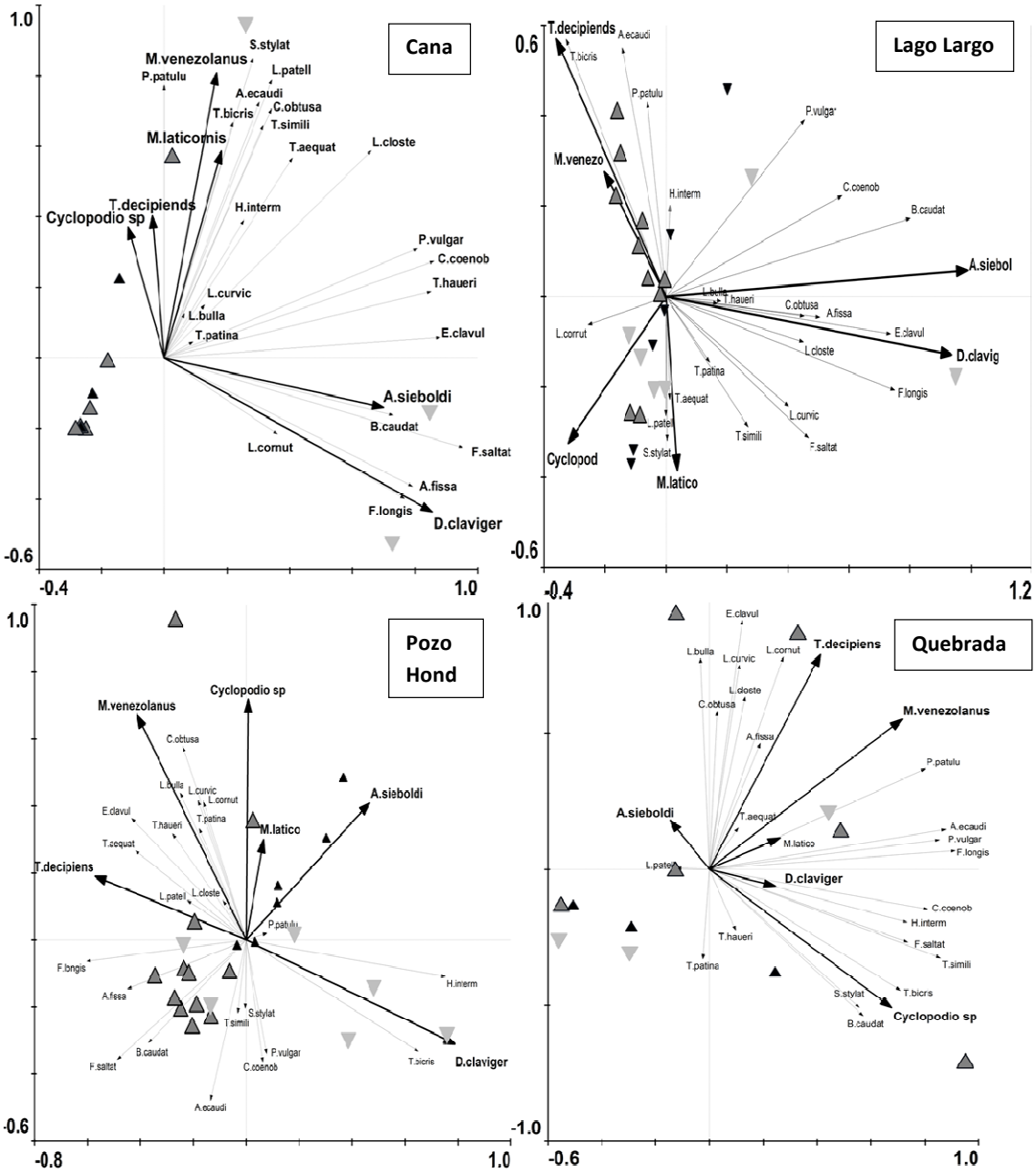

Figura 10. Gráfica de ordenación ADR para relaciones de depredación

8. DISCUSIÓN

8.1. RELACIONES CON LAS VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS

8.1.1. FITOPLANCTON

Las relaciones inversas encontradas entre Criptophyceae y Bacillariophyceae con conductividad y pH, pueden ser en realidad el resultado del efecto de dilución que genera el ingreso del río, dado que este presenta aguas blancas y al ingresar a la llanura de inundación provoca un aumento en los valores de estas variables (Andrade *et al.* 2011). En diversos estudios realizados en el sistema Yahuarcaca, sintetizados por Salcedo-Hernández *et al.* (2011), las Criptophyceae se han encontrado abundantes en el periodo de aguas bajas, hallándose una explicación en que estas presentan alta actividad metabólica y altas tasas de producción/biomasa, lo que indica un elevado grado de adaptabilidad y eficiencia en el uso de nutrientes bajo condiciones extremas de luminosidad, que suelen ser características de este momento hidrológico. Para las Bacillariophyceae sin embargo no se esperaría una disminución drástica durante la inundación, si se considera que las aguas del río Amazonas se caracterizan por un gran porcentaje de estas algas (Huszar 1994) y que su presencia es típica en ambientes turbulentos, como sucede con el sistema durante la inundación.

Las relaciones inversas entre Euglenophyceas y Cyanophyceae con el nivel del río pueden estar también relacionadas con que al final de la época de descenso (menor nivel del río) se presentan bajos valores de oxígeno disuelto, junto con abundante materia orgánica en descomposición proveniente del material vegetal que fue inundado en el periodo previo, factores que favorecen su crecimiento en comparación con otros grupos como las Chlorophyceae (De Oliveira y Calheiros 2000).

Tian *et al.* (2013) consideran que la temperatura del agua, variable que se relacionó con Dinophyceae y Euglenophyceae, es el factor ambiental más importante que influye en el crecimiento del fitoplancton, incidiendo en aumentos notables de la densidad especialmente bajo condiciones de abundancia de nutrientes. Sin embargo, otros factores ecológicos como la penetración lumínica y la concentración de nutrientes, la composición y la cantidad de materia orgánica, nivel de pH y concentración de oxígeno, las corrientes y el pastoreo, son también relevantes, siendo por tanto difícil revelar las interacciones entre la abundancia de fitoplancton y las variables ambientales (Adesalu y Nwankwo 2010).

8.1.2. ZOOPLANCTON

La correlación entre la disminución en la abundancia de los rotíferos y las variables relacionadas con el ascenso del río (nivel, profundidad, conductividad, pH) para el canal y el lago largo, se debe a que son los ambientes con una conectividad mayor con Amazonas el cual, según Andrade-Sossa *et al*. (2011), al inundar provoca inicialmente una disminución en densidad, debido a que hace un aporte importante en volumen de agua pero no en organismos al sistema Yahuarcaca.

Hofmann (1977) sugirió que la temperatura y el oxígeno disuelto, que también se relacionaron con la abundancia de los rotíferos, están entre los principales factores determinantes de la ocurrencia y diversidad de rotíferos. Sin embargo, en el sistema Yahuarcaca no fue muy claro el patrón de relación entre temperatura y la densidad de los rotíferos, presentando relaciones positivas y negativas de acuerdo al sector de muestreo, siendo esto un reflejo de la heterogeneidad ambiental del sistema de lagos, optimizada por las diferencias en conectividad hidrológica de los sectores de muestreo.

Gradientes ambientales para el oxígeno disuelto, la transparencia y la temperatura, variables que se asociaron con los cladóceros y copépodos, se han identificado como factores determinantes de la estructura de las comunidades de invertebrados acuáticos, junto con el pH y el estado trófico (Frisch *et al.* 2006). Sin embargo, estos estudios se realizan comúnmente en lagos permanentes y la información sobre la influencia del ambiente sobre la estructura de la comunidad de zooplancton en cuerpos de agua temporales sigue siendo muy limitada. Algunos cladóceros de los géneros *Diaphanosoma* y *Bosmina* han mostrado previamente relaciones significativas con variables ambientales como la temperatura del agua y conductividad (Davidson Jr *et al.* 1998). Otros microcrustáceos zooplanctónicos se han relacionado con la transparencia del agua, siendo negativa para densidades de zooplancton en géneros como *Daphnia* (Dejen *et al.* 2004); sin embargo no es claro si estas variables ejercen una influencia directa o más bien afectan otros recursos, como al fitoplancton, e indirectamente a los cladóceros.

En estudios previos se ha encontrado que el efecto de los hidroperíodos, junto con la vegetación y el tamaño de los humedales, son determinantes importantes sobre la fauna de zooplancton encontrada en ellos (Frisch *et al.* 2006); todas estas características varían entre los distintos sitios de muestreo, por lo que la relación entre las variables ambientales y el zooplancton no muestra un patrón homogéneo a lo largo del sistema de lagos.

8.2. ENSAMBLAJES PLANCTÓNICOS

Dentro del fitoplancton, la mayor riqueza y una notable abundancia de Euglenofitos en el sistema Yahuarcaca, está relacionada con la abundancia de materia orgánica proveniente del río y de procesos de descomposición de la vegetación inundada, que se dan a través del pulso de inundación (Junk y Wantzen 2004). Los Euglenofitos se encuentran asociados a aguas continentales ricas en materia orgánica, en especial ciertos géneros como *Phacus* y *Trachelomonas* que abundan si la temperatura está por encima de 25˚C (Naumann 1922, Jahn 1946), lo que concuerda con el promedio de 27.8 ˚C hallado en Yahuarcaca. La presencia de un gran número de Euglenofitos evidencia un alto contenido de material orgánico disuelto, pero no necesariamente originado por aguas residuales considerando que muchas especies son abundantes donde la contaminación está ausente (Lackey y Smith 1940). Las Bacillariophyceae, que ocuparon el primer lugar en abundancia promedio y el segundo en riqueza, son favorecidas por las condiciones de pH tendientes a la neutralidad que predominaron en los ambientes de estudio (Duque 1997).

La composición del zooplancton del lago Yahuarcaca fue semejante a la registrada en estudios anteriores con predominio en riqueza de especies de rotíferos, especialmente de las familias Lecanidae y Brachionidae, lo que es típico de humedales amazónicos, especialmente de aquellos con vegetación litoral desarrollada. La mayor abundancia de rotíferos está relacionada con la mayor tasa de renovación, despliegue de estrategias de resistencia y tolerancia a variaciones ambientales (Allan 1976), lo que es clave en ecosistemas tan fluctuantes como los planos inundables. El predominio de *Polyarthra* ha sido relacionado con su capacidad de adaptarse en particular a la corriente ayudándose de una rápida locomoción con sus setas natatorias, que a su vez le confieren una eficiente capacidad anti-depredatoria (Andrade-Sossa *et al.* 2011).

8.3. RELACIONES ECOLÓGICAS

8.3.1. RELACIONES DE HERBIVORÍA

La mayor abundancia la tuvieron los rotíferos, con predominio de *Polyartra vulgaris* especie usualmente asociada a herbivoría de algas de tamaño pequeño, especialmente Cryptomonadales y Crysomonadales (Stenson 1983) y que fueron poco abundantes en este estudio, probablemente en parte por la alta tasa de

consumo. Lugioyo *et al.* (1999) indican también una disminución en Cryptomonadales cuando predomina *P. vulgaris*, por una relación de consumo. Esto no puede simplificarse a una relación directa de exclusividad en la dieta de este rotífero, ya que el tamaño es uno de los varios determinantes de su tendencia a ser ingerido por una especie de zooplancton, entre ellos factores tales como la textura, los componentes químicos de la superficie, puede influir en la eficiencia con la que especies de zooplancton puedan ingerir las algas (Bogdan y Gilbert 1984).

Dentro de los rotíferos que presentaron alguna relación significativa con el fitoplancton (Dinophyceae y Chlorophyceae), los géneros *Lecane*, *Testudinella* y *Filinia* presentan un trofi adaptado para triturar partículas, en tanto que *Trichocerca* y *Ascomorpha* para perforar y succionar fluidos de algas y fracciones vegetales. De estos géneros solo *Filinia* y *Ascomorpha* son netamente planctónicos, los otros son más litorales que limnéticos. De forma similar a otros rotíferos no propiamente planctónicos, las especies de *Lecane* se han reportado consumiendo principalmente bacterias, detritus y algas verdes como *Chlorella* y *Scenedesmus* (Serrania-Soto *et al.* 2011), sin embargo aquí se encontró relacionado con Dinofíceas, más que con Clorofíceas.

Con respecto al grupo que se relacionó con Chlorophyceae, en el caso de *Filinia*, algunas especies se han hallado consumiendo detritus y bacterias (Ruttner-Kolisko y Kolisko 1974) y también algas verdes en particular *Chlorococcales, Synchaeta* consume principalmente grandes cryptomonas*, Trichocerca* algas filamentosas y *Ascomorpha ecaudis* algas verdes y chrysomonadales (Walz 1997), por lo que las posibles relaciones de consumo que se observan con el ADR pueden ser viables.

Las relaciones halladas para Moinidae con Bacillariophycaea, Zygnematophyceae y Criptophyceae no se pudieron contrastar con antecedentes, ya que especies de *Moina* se han reportado consumiendo principalmente clorofíceas como *Scenedesmus* y *Chlorella* (Martinez y Montecino 2000, Ovie y Egborge 2002). Sin embargo, Ovie y Egborge (2002) también indican que la cantidad y calidad de las algas son los principales factores de selección del alimento y estas caracteristicas pueden varias de un lugar a otro.

Con respecto a Chydoridae, que se relacionó con Dinophyceae, Chlorophyceae y Zygnematophyceae, Vijverberg y Boersma (1997) los han hallado con un consumo significativo de seston y de algas verdes y además sugieren que las partículas detríticas son alimentos de buena calidad. Las relaciones halladas pueden ser el resultado de un proceso de filtración de pequeñas algas y de acción herbívora-detritívora con las algas de mayor tamaño (Lair 1991).

8.3.2. RELACIONES DE COMPETENCIA

En el caso del canal de acceso, el ADR permite presumir algunas posibles relaciones de competencia entre Chidoridae y varias especies de rotíferos, sin embargo es relevante indicar que estos cladóceros, que son típicamente litorales, tienen hábitos raspadores (MacIsaac y Gilbert 1989) y por lo tanto, el hecho de que estén correlacionados podría ser solo producto de la influencia de otra condición ambiental o de la abundancia de vegetación flotante en algunos periodos de tiempo. En cualquier caso, con los únicos con que podría existir una mínima competencia sería con los rotíferos que aprovechan recursos asociados con vegetación acuática, como podría ser el caso de las especies de *Brachionus Anuraeopsis* y *Lecane*, puesto que los *Filinia* tienen hábitos más planctónicos (Pourriot 1977).

Para los demás ambientes, los nauplios presentan presumiblemente competencia con varias especies de rotíferos, pues el impacto del pastoreo natural de las poblaciones de copépodos sólo puede estimarse a partir de una evaluación de pastoreo durante estas seis etapas de vida, ya que al sumar las densidades de cada etapa naupliar el valor es mucho mayor que el de los copépodos adultos (Allan *et al.* 1977), incluso cada estadio puede presentar alimentación selectiva diferente, lo que aumentaría la competencia por recursos con los rotíferos (Richman *et al.* 1977). Adicionalmente se observan posibles relaciones de competencia con pequeños cladóceros de las familias Bosminidae y Moinidae, que son abundantes en Yahuarcaca debido a la presión de depredación, que ejercen los estados inmaduros de peces sobre los cladóceros de mayor tamaño. Sin embargo, varios autores indican que la eficiencia de competencia de los cladóceros pequeños con los rotíferos es baja en comparación con los grandes, por lo que estos suelen coexistir en condiciones en las cuales los peces e invertebrados disminuyen la abundancia de los grandes crustáceos (Hrbáček y Novotná-Dvořáková 1965).

En las comunidades de zooplancton de agua dulce, los rotíferos pueden competir con cladóceros de gran tamaño por las algas y en cierta medida por otros recursos alimenticios como bacterias y detritos (Gilbert 1985). Aunque hay una gran variación en la dieta de diferentes especies de rotíferos, la mayoría comen las algas en el rango de tamaño de 4-17 m, aunque pueden también consumir tamaños más pequeños o más grandes de ese rango, pero la eficiencia alimenticia es menor (Pourriot 1977). Algunos como *Polyarthra* sp. y *Synchaeta* sp., entre los más abundantes en los rotíferos del Sistema Yahuarcaca, son más selectivos y se especializan en consumir Cryptomonas relativamente grandes, mientras otros, como especies de *Keratella y Conochilus*, pueden consumir algas más pequeñas e inclusive bacterias y también otras mucho más grandes. La mayoría de los cladóceros pueden comer células de algas y bacterias en el rango de tamaño de 1-

17 m (Hall *et al.* 1976, Peterson *et al.* 1978, Bogdan y Gilbert 1984, Gophen y Geller 1984), y muchos de ellos también consumen células o partículas que son considerablemente más grandes (Gilbert 1985). Pourriot y Meybeck (1995) indican rangos de tamaño de alimento estimados entre 1 y 20 m para los rotíferos, 1 y 50 m para los cladóceros y 50 y 100 m para los copépodos.

Al cruzarse los rangos de tamaño de los alimentos consumidos por rotíferos y cladóceros, se puede evidenciar una competencia por el recurso alimenticio que beneficiaría a los cladóceros, por tener un rango mayor del tamaño de los alimentos que puede ingerir. En Yahuarcaca el grupo más abundante fue rotífera, que llega a ser abundante en el plancton de las aguas dulces sólo cuando las poblaciones de los grandes competidores crustáceos son suprimidas por peces planctívoros (Hrbáček y Novotná-Dvořáková 1965) o insectos (Lynch 1979), lo que explicaría la reducción de los cladóceros y copépodos y el aumento de la densidad de rotíferos beneficiada por su ciclo de vida y tamaño inferior al de los crustáceos, siendo "invisibles" para muchos depredadores como peces y algunas larvas de insectos.

En el sistema Yahuarcaca hay una diversidad íctica que supera las 200 especies (Arbeláez 2000), muchas de las cuales en estados de alevinos se comportan como planctívoros y además una alta diversidad y abundancia de invertebrados asociados a la vegetación flotante y a partículas orgánicas, que se dispersan a lo largo del sistema por acción de los vientos y de las corrientes, inclusive asociados a tapetes flotantes de vegetación acuática, en los que predomina *Paspalum repens*, *Pistia stratiotes* y *Lemna gibba*, que son arrastrados de un lugar a otro dentro de los lagos. Comunidades de zooplancton controladas por peces planctívoros son dominadas por rotíferos y por cladóceros pequeños, como los encontrados predominando en el Sistema Yahuarcaca, dado que los depredadores prefieren presas de mayor tamaño. Además, a diferencia de los grandes, los cladóceros pequeños tienen menores tasas de clareamiento y menor potencial de interferencia con los rotíferos, debido a las diferencias en sus capacidades de explotación, lo que aunado a la depredación por invertebrados puede disminuir la competencia inclusive bajo limitada disponibilidad de recursos (MacIsaac y Gilbert 1989).

8.3.3. RELACIONES DE DEPREDACIÓN

Según el ADR, los copépodos *Mesocyclops venezolanus* y *Termocyclops decipiens*, especialmente en la quebrada, constituyeron los depredadores más importantes controlando las poblaciones de rotíferos. Estudios limnológicos muestran que la mayoría de las poblaciones de crustáceos y rotíferos herbívoros,

se ven afectadas negativamente por la depredación de copépodos, aunque el impacto es diferente entre las poblaciones de presas (Nagata y Hanazato 2006).

No existe información precisa de las presas que son consumidas por las especies de copépodos depredadores hallados en el Sistema Yahuarcaca, por lo que es incierto si *Mesocyclops venezolanus* este evidentemente consumiendo individuos del brachionido *P. patulus* y que *Thermocyclops decipiens* lo haga también con las especies de *Lecane, Ecuchlanis, Colurella* y *Anuraeopsips* con las cuales se relacionó en el ADR. Sin embrago, esta relación de depredación es factible, ya que según Brandl (2005) otras especies de *Mesocyclops* (*M. edax, M. kieferi, M. longisetus, M. thermocyclopoides*) se han hallado consumiendo rotíferos entre los que se encuentran: *A. girodi, K. americana* y otras del mismo género, *F. longiseta*, brachionidos como *B. angularis, B. calyciflorus* y también algunas especies de *Polyarthra, Ascomorpha, Conochilus y Gastropus*. Así mismo, para especies de *Thermocyclops*, como *T. crassus*, se ha evidenciado depredación sobre especies de rotíferos de los géneros *Keratella, Polyarthra* y *Synchaeta*.

9. CONCLUSIONES

Para el Sistema de lagos Yahuarcaca, la condición que ejerce mayor influencia sobre la abundancia de la comunidad fitoplanctónica es la inundación, lo cual modifica los valores de las variables medioambientales.

Considerando la mayor conectividad con el río Amazonas, en el Canal y Lago Largo la abundancia de los rotíferos disminuyó de forma inversa al nivel del Amazonas y a las variables relacionadas con ello (profundidad, conductividad y pH) ya que la inundación provoca inicialmente una disminución en densidad, debido al importante en volumen de agua pero no en organismos que ingresa al sistema Yahuarcaca.

Para los cladóceros, a pesar de observarse en el ADR algunas relaciones con oxígeno disuelto, transparencia y temperatura, las familias se segregan más de acuerdo a su preferencia por ambientes litorales y limnéticos, que por variables ambientales en particular. Así, tanto para cladóceros como para copépodos, la influencia parece ser más de forma indirecta, de tal manera que las variables físico-químicas medidas afectan en primera instancia a las algas que son recurso alimenticio.

La mayor abundancia dentro del zooplancton la tuvieron los rotíferos, con predominio de *Polyartra vulgaris*, lo que podría explicar en parte la siempre baja abundancia de cryptomonadales y crysomonadales, que son usualmente reportadas como principal recurso alimenticio de esta especie selectiva y debieron estar sometidas a una alta tasa de consumo para el periodo de estudio.

A partir del ADR se observaron relaciones entre Dinophyceae y especies de *Lecane* y Chlorophyceae con algunas especies de *Filinia*, *Thrichocerca* y *Ascomorpha*, pero solo para las clorófitas fue posible presumir alguna validez en términos de herbivoría, al confrontarla con de la revisión de hábitos tróficos reportada en la literatura.

Dentro de los cladóceros, Moinidae y Chydoridae al poder aprovechar algas de diferentes tamaños siendo filtradores en algas pequeñas y detritívoros en algas grandes, evidencian una relación de herbivoría con fitoplancton de las clases Dinophyceae, Chlorophyceae y Zygnematophyceae.

El análisis permitió deducir que los cladóceros de la familia Chidoridae y varias especies de rotíferos podrían estar compitiendo por los recursos alimenticios, en especial con aquellos rotiferos que consumen algunas especies de Dinophyceae, Chlorophyceae y Zygnematophyceae, sin embargo esta relación podría ser resultado de la influencia de otra condición medioambiental ya que los cladóceros de la familia Chidoridae son típicamente litorales que raspan perifiton.

Para el Sistema Yahuarcaca, dentro del zooplancton los copépodos *Metacyclops venezolanus* y *Termocyclops decipiens* al parecer constituyen los depredadores

más importantes controlando las poblaciones de rotíferos como *P. patulus* y especies de *Lecane, Ecuchlanis, Colurella* y *Anuraeopsips*. Sin embargo, aunque la única forma de corroborar esta información sería realizando un análisis de contenidos estomacales ya solo se cuenta con esta evidencia de depredación de individuos de la familia Brachionidae.

El análisis en intervalos cortos de tiempo (muestreos semanales) permitió observar que los ensamblajes planctónicas de los diferentes lagos, a pesar de estar sometidos todos al efecto del pulso de inundación del río Amazonas, presentaron resultados diferentes en cuanto a las relaciones ecológicas, ya que los distintos niveles de conectividad y de influencia del río o de la quebrada, afectan en diferente forma el comportamiento de las variables ambientales y de las abundancias en cada momento de muestreo.

10. SUGERENCIAS

Revisar contenidos estomacales para confirmar las especies presa en los copépodos y rotíferos depredadores y las especies de algas consumidas por el zooplancton herbívoro.

Realizar ensayos de laboratorio para confirmar posibles relaciones ecológicas presumidas a partir del ADR y de la literatura disponible.

11. BIBLIOGRAFIA

Adesalu, T. A. y D. I. Nwankwo. 2010. A checklist of desmids of Lekki lagoon, Nigeria. International Journal of Biodiversity and Conservation **2**:33-36.

Alba, A. P., L. F. Alvarado, N. Bahamon, S. R. Duque, M. Gómez, L. Lagos, D. Montenegro, L. Palma, M. J. Salcedo-Hernández, y A. Torres-Bejarano. 2012. Ecología del fitoplancton y dinámica hidrológica del sistema lagunar de Yahuarcaca, Amazonas, Colombia: Análisis integrado de 16 años de estudio.

Alvarado, C. 1998. Respuesta de la Comunidad fitoplanctónica del Lago Yahuarcaca (Amazonia Colombiana) al enriquecimiento con Nitrógeno y Fósforo en incubaciones in vitro. Trabajo de Grado. Universidad Nacional de Colombia.

Allan, J. D. 1976. Life history patterns in zooplankton. American Naturalist **110**:165–180.

Allan, J. D., S. Richman, D. R. Heinle, y R. Huff. 1977. Grazing in juvenile stages of some estuarine calanoid copepods. Marine Biology **43**:317-331.

Andrade-Sossa, C. 2001. Efecto de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura de la comunidad de rotíferos planctónicos en el lago Yahuarcaca.(Río Amazonas-Colombia). Tesis de Maestría, Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia.[Links].

Andrade-Sossa, C., M. García-Folleco, C. A. Rodríguez-Munar, S. R. Duque, y E. Realpe. 2011. Effects of water level fluctuation on rotifers assemblage structure in Largo lake (Yahuarcaca sistem-river Amazon floodplain-Colombia). Caldasia **33**:519-537.

Andrade-Sossa, C. E. 2012. Influencia del Pulso de Inundación y el Grado de Conectividad con el Río Amazonas Sobre los Cambios en la Composición, Estructura y Ecología Trófica del Zooplancton en Lagos Amazónicos Colombianos. Doctoral. UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA, Bogota.

Arbeláez, E. F. 2000. Estudio de la Ecología de los peces en un caño de aguas negras amazónicas en los alrededores de Leticia (Amazonia Colombiana). Trabajo de Grado. Universidad Nacional de Colombia.

Bayly, I. 1992. The non-marine Centropagidae.(Copepoda: Calanoida) of the world. Guides to the Identification of the Macroinvertebrates of the Continental Waters of the World. SPB Academic Publishing, Amsterdam.

Benzie, J. 2005. Cladocera: the genus Daphnia (including Daphniopsis). Guide to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers.

Bicudo, C. E. M. y M. Menezes. 2006. Gêneros de algas de águas continentais do Brasil: chave para identificação e descrições. Rima.

Bogdan, K. G. y J. J. Gilbert. 1984. Body Size and Food Size in Freshwater Zooplankton. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **81**:6427-6431.

Bonilla, C. C. A. 2006. Análisis pesquero – comercial de los grandes bagres y su interacción con el delfín rosado Inia geoffrensis (De Blainville, 1817) en un tramo del rio Amazonas colombiano entre las comunidades de San José (Colombia) – Puerto Alegría (Perú). Trabajo de Grado. Universidad del Tolima.

Brandl, Z. 2005. Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey. Pages 475-489 Rotifera X. Springer.

Brierley, B., L. Carvalho, S. Davies, y J. Krokowski. 2007. Guidance on the quantitative analysis of phytoplankton in Freshwater Samples. Report to SNIFFER (Project WFD80), Edinburgh,(December 2007):1-24.

Codazzi, I. G. A. 1997. Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasilero (Eje Apaporis-Tabatinga: PAT). Linotipia Bolívar Santafé de Bogotá^ eD. C DC.

Cohen, I. 2010. Influencia del pulso de inundación y la conectividad sobre el ensamblaje de rotíferos planctónicos en cuatro lagos amazonicos Colombianos Tesis pregrado. Universidad del Cauca.

Cupitra, O. 2011. Influencia del pulso de inundación y la conectividad sobre el ensamblaje del zooplancton en el sistema de lagos Yahuarcaca (Amazonia Colombiana)

Tesis de pregrado. . Universidad del Cauca.

Chimborazo, S., Jimenez, A. 2010. Influencia del pulso de inundación y la conectividad sobre el ensamblaje zooplanctónico en tres lagos amazonicos Colombianos. Tesis pregrado. Universidad del Cauca.

Davidson Jr, N. L., W. E. Kelso, y D. A. Rutherford. 1998. Relationships between environmental variables and the abundance of cladocerans and copepods in the Atchafalaya River Basin. Hydrobiologia **379**:175-181.

Davies-Colley, R. J. y D. G. Smith. 2001. TURBIDITY SUSPENI)ED SEDIMENT, AND WATER CLARITY: A REVIEW1. JAWRA Journal of the American Water Resources Association **37**:1085-1101.

De Oliveira, M. D. y D. F. Calheiros. 2000. Flood pulse influence on phytoplankton communities of the south Pantanal floodplain, Brazil. Hydrobiologia **427**:101-112.

De Smet, W. H. 1996. Rotifera: The Proalidae (Monogononta).*in* T. Nogrady, editor. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 9. SPB Academic Publishing, The Netherlands.

Dejen, Eshete, Vijverberg, Jacobus, Nagelkerke, Leo A. J., Sibbing, y F. A. 2004. Temporal and spatial distribution of microcrustacean zooplankton in relation to turbidity and other environmental factors in a large tropical lake (L. Tana, Ethiopia). Hydrobiologia **513**:39-49.

Duque, S. 1997. Tipificación limnológica de algunos lagos de la Amazonia colombiana a través de la composición, biomasa y productividad del fitoplancton. Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá 35pp.

Duque, S. 1998. Estudio de humedales en la Amazonia Colombiana. Una aproximación a los humedales en Colombia. Fondo FEN, Bogotá, Colombia:73-91.

Durán, C. 2007. Metodología para el Establecimiento del Estado Ecológico según la Directiva Marco del Agua en la Confederación Hidrográfica del Ebro. Ministerio de Medio Ambiente, España.

Dussart, B. 1984. Some Crustacea Copepoda from Venezuela. Hydrobiologia **113**:25-67.

Einsle, U. 1996. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Copepoda: Cyclopoida, Genera Cyclops, Megacyclops, Acanthocyclops. SPB Academic Publishing.

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

Esteves, F. 1998. Fundamentos de limnologia. Interciência–Rio de Janeiro, 602p.

Florez, P. 2010. Efecto del enriquecimiento de nitrógeno y fósforo sobre el ensamblaje fitoplantónico en mesocosmos en el lago Yahuarcaca (Leticia Amazonas Colombia). Tesis de pregrado. Universidad del Cauca.

Frisch, D., E. Moreno-Ostos, y A. Green. 2006. Species Richness and Distribution of Copepods and Cladocerans and their Relation to Hydroperiod and Other Environmental Variables in Doñana, South-west Spain. Hydrobiologia **556**:327-340.

Gannon, J. E. y R. S. Stemberger. 1978. Zooplankton (especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality. Transactions of the American Microscopical Society:16-35.

Gaviria 1999, S. Los copepodos (Arthropoda, Crustacea) de vida libre de las aguas continentales de Colombia. Separata de. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exact., Fis. y Nat:361-385.

Gaviria, S. 1994. Los copépodos (Arthropoda, Crustacea) de vida libre de las aguas continentales de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exact. Fis. Nat **19**:361-385.

Gaviria, S. 1999. Los copepodos (Arthropoda, Crustacea) de vida libre de las aguas continentales de Colombia. Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas .361-385.

Gaviria, S. y N. Aranguren. 2003. Guía de laboratorio para identificación de Cladóceros, Copépodos y Rotíferos. Sistemática de Zooplancton (Copépoda, Cladócera, Rotatoria) de las aguas continentales de Colombia. Tunja.

Gilbert, J. J. 1985. Competition between Rotifers and Daphnia. Ecology **66**:1943-1950.

Gophen, M. y W. Geller. 1984. Filter mesh size and food particle uptake by Daphnia. Oecologia **64**:408-412.

Guiry, M. 2011. AlgaeBase. 2011. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway.

Hairston, J. N. G., A.-M. Hansen, y W. R. Schaffner. 2000. The effect of diapause emergence on the seasonal dynamics of a zooplankton assemblage. Freshwater Biology **45**:133-145.

Hairston, N. 1996. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. Limnology and Oceanography **41**:1087-1092.

Hall, D. J., S. T. Threlkeld, C. W. Burns, y P. H. Crowley. 1976. The Size-Efficiency Hypothesis and the Size Structure of Zooplankton Communities. Annual Review of Ecology and Systematics **7**:177-208.

Hillbricht-Ilkowska, A. y T. Weglenska. 1970. The effect of sampling frequency and the method of assessment on the production values obtained for several zooplankton species. EKOL POL SER A. 18 (27): 539-557. ILLUS. 1970.

Hofmann, W. 1977. The influence of abiotic environmental factors on population dynamics in planktonic rotifers.

. Hydrobiol. **8**.

Hrbáček, J. y M. Novotná-Dvořáková. 1965. Plankton of four backwaters related to their size and fish stock. Nakladatelství Československé akademie věd.

Hunt, R. J. y V. F. Matveev. 2005. The effects of nutrients and zooplankton community structure on phytoplankton growth in a subtropical Australian reservoir: An enclosure study. Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters **35**:90-101.

Huszar, V. d. M. 1994. Fitoplâncton de um lago amazônico impactado por rejeito de bauxita (Lago Batata, Pará, Brasil): estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. São Carlos, UFSCar, 219p (Tese).

Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. The American Naturalist **95**:137-145.

Hutchinson, J. 1957. A treatise on limnology, v. 1. Wiley. eutrophication of the St. Lawrence Great Lakes. J. Fish. Res. Bd. Can **29**:1451-1462.

Jahn, T. L. 1946. The Euglenoid Flagellates. The Quarterly Review of Biology **21**:246-274.

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

Junk, W. J. 1997. The central Amazon floodplain: ecology of a pulsing system. Springer.

Junk, W. J. y K. M. Wantzen. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications–an update. Pages 117-149 *in* Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries. FAO Regional Office for Asia and the PacificRAP Publication Bangkok.

Karaytug, S. 1999. Copepoda: Cyclopoida: Genera Paracyclops, Ochridacyclops and Key to the Eucyclopinae. Backhuys.

Komarek, J. 1983. Contribution to the chlorococcal algae of Cuba. Nova Hedwigia **37**:65-180.

Komárek, J. 1974. The morphology and taxonomy of crucigenioid algae (Scenedesmaceae, Chlorococcales). Gustav Fischer Verlag.

Korovchinsky, N. 1992. Sididae and Holopediidae (Crustacea: Daphniiformes): guides to the identification of the micro-invertebrates of the continental waters of the world, 3. The Hague: SPB Academic Publishing.

Koste, W. y B. Robertson. 1983. Taxonomic studies of the Rotifera (Phylum Aschelminthes) from a Central Amazonian varzea lake, Lago Camaleão (Ilha de Marchantaria, Rio Solimões, Amazonas, Brazil). Amazoniana **8**:225-254.

Koste, W. y M. Voigt. 1978. Rotatoria: die Radertiere Mitteleuropas: ein Bestimmungswerk begrundet von Max Voigt: Uberordnung Monogononta. Tafelband. Borntraeger.
Kotov, A. A. y P. Štifter. 2006. Cladocera: Family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda). Kenobi productions.
Lackey, J. B. y R. S. Smith. 1940. Limitations of Euglenidae as polluted water indicators. Public Health Reports (1896-1970):268-280.
Lair, N. 1991. Grazing and assimilation rates of natural populations of planktonic cladocerans in a eutrophic lake. Hydrobiologia **215**:51-61.
Lampert, W. y U. Sommer. 2007. Limnoecology: the ecology of lakes and streams. Oxford University Press.
Lehman, C. L. y D. Tilman. 1997. Competition in spatial habitats. Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions. Princeton University Press, Princeton:185-203.
Lehman, J. T. 1991. Interacting growth and loss rates: the balance of top-down and bottom-up controls in plankton communities. Limnology and Oceanography **36**:1546-1554.
Lewis, W. M. y F. H. Weibezahn. 1976. Chemistry, energy flow, and community structure in some Venezuelan fresh waters. E. Schweitzerbart's Verlagsbuchhandlung.
Lugioyo, M., S. Loza, y M. Orozco. 1999. Distribución espacial del plancton «200) Jlm en las aguas oceánicas. Rev. Biol. Trop **47**:65-70.
Lynch, M. 1979. Predation, competition, and zooplankton community structure: An experimental study1'2. Limnol. Oceanogr **24**:253-272.
MacIsaac, H. y J. Gilbert. 1989. Competition between rotifers and cladocerans of different body sizes. Oecologia **81**:295-301.
Margalef, R. 1974. Ecologia. Ediciones Omega. Barcelona. xv.
Margalef, R. 1983. Limnología. Omega Barcelona.
Martinez, G. y V. Montecino. 2000. Competencia en Cladocera: implicancias de la sobreposición en el uso de los recursos tróficos. Revista chilena de historia natural **73**:787-795.
Mazzeo, N. y M. Meerhoff. 2004. Importancia de las plantas flotantes libres de gran porte en la conservación y rehabilitación de lagos someros de Sudamérica. Asociación Española de Ecología Terrestre.
Melack, J. M. 1979. Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. Oecologia **44**:1-7.
Mirabdullayev, I., J. Reid, y H. Ueda. 2003. Genus Thermocyclops Kiefer, 1927. Copepoda: Cyclopoida genera Mesocyclops and Thermocyclops. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World.(Eds. Ueda, H. & Reid, JW):214-302.
Moncheva, S., O. Gotsis-Skretas, K. Pagou, y A. Krastev. 2001. Phytoplankton Blooms in Black Sea and Mediterranean Coastal Ecosystems Subjected to Anthropogenic Eutrophication: Similarities and Differences. Estuarine, Coastal and Shelf Science **53**:281-295.
Nagata, T. y T. Hanazato. 2006. Different Predation Impacts of Two Cyclopoid Species on a Small-sized Zooplankton Community: An Experimental Analysis with Mesocosms. Hydrobiologia **556**:233-242.
Naumann, H. 1922. Grundzüge der deutschen Volkskunde. Quelle & Meyer.

Negreiros, N. F., M. J. d. Santos-Wisniewski, R. M. d. Santos, y O. Rocha. 2010. The influence of environmental factors on the seasonal dynamics and composition of Rotifera in the Sapucaí River arm of Furnas Reservoir, MG, Brazil. Biota Neotropica **10**:173-182.

Neiff, J. J. y A. I. Malvárez. 2004. Grandes humedales fluviales. Documentos del Curso Taller Bases Ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina (AI Malvárez y RF Bó, comp.). Buenos Aires:77-85.

Neves, I., O. Rocha, K. Roche, y A. Pinto. 2003. Zooplankton community structure of two marginal lakes of the river Cuiabá (Mato Grosso, Brazil) with analysis of Rotifera and Cladocera diversity. Brazilian Journal of Biology **63**:329-343.

Nogrady, T., R. Pourriot, y H. Segers. 1995. Rotifera, Vol. 3: The Notommatidae and The Scariidae. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World:8.

Nogrady, T. y H. Segers. 2002. Rotifera, Vol. 6, Asplanchnidae, Gastropodidae, Lindiidae, Microcodidae, Synchaetidae, Trochosphaeridae and Filinia. Backhuys Publishers, Leiden.

Núñez-Avellaneda, M., S. Duque, C. Franky, y C. Zárate. 2001. Estudio del fitoplancton en ambientes acuáticos de la Amazonia colombiana. Estudios en la Amazonia Colombiana IMANI MUNDO, Universidad Nacional de Colombia, Instituto Amazónico de Investigaciones. Editorial Unibiblos. Bogotá, Colombia.[Links]:305-335.

Orlova-Bienkowskaja, M. Y. 2001. Cladocera: Anomopoda: Daphniidae: Genus Simocephalus. Backhuys.

Ovie, S. I. y A. B. M. Egborge. 2002. The effect of different algal densities of Scenedesmus acuminatus on the population growth of Moina micrura Kurz (Crustacea: Anomopoda, Moinidae). Hydrobiologia **477**:41-45.

Paggi, J. C. 1995. Crustácea Cladócera. En: Lopretto. Ecosistemas de aguas continentales. . Ediciones Sur **Tomo I**.

Paggi, J. C., E. C. Lopretto, y G. Tell. 1995. Crustacea Cladocera. Ecosistemas de Aguas Continentales, Metodologías para su estudio.(EC Lopreto y G. Tell, Dirs.) Edicione Sur La Plata, Argentina.

Pantoja, A. 2010. Influencia del pulso de inundación sobre las comunidades planctónicas de los lagos peruanos caballococha y cushillococha (cuenca río amazonas). Tesis de pregrado. Universidad del Cauca.

Pennak, R. W. 1955. Fresh-water invertebrates of the United States. Hydrobiologia **7**:126-126.

Peterson, B. J., J. E. Hobbie, y J. F. Haney. 1978. Daphnia grazing on natural bacteria. Limnology and Oceanography:1039-1044.

Pourriot, R. 1977. Food and feeding habits of Rotifera. Arch. Hydrobiol. Beih **8**:243-260.

Pourriot, R. y M. Meybeck. 1995. Limnologie générale. Collection d'écologie.

Ramos-Higuera, E., J. Alcocer, E. Ortega-Mayagoitia, y A. Camacho. 2008. Nitrógeno: elemento limitante para el crecimiento fitoplanctónico en un lago oligotrófico tropical. Hidrobiológica **18**:105-113.

Reddy, Y. 1994. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World–Copepoda: Calanoida: Diaptomidae,

Key to the Genera Heliodiaptomus, Allodiaptomus, Neodiaptomus, Phyllodiaptomus, Eodiaptomus, Arctodiaptomus and Sinodiaptomus. SPB Academic Publishing, Amsterdam.

Reid, J. W. 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

Reynolds, C., J. Padisák, y U. Sommer. 1993. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis. Hydrobiologia **249**:183-188.

Richman, S., D. Heinle, y R. Huff. 1977. Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay. Marine Biology **42**:69-84.

Robertson, B. y E. Hardy. 1984. Zooplankton of Amazonian lakes and rivers. SIOLI, H. The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin:337-352.

Rocha, O. y T. Tundisi. 1976. Atlas do zooplâncton. I. Copepoda. São Paulo: Universidade Federal de São Carlos **1**.

Rodríguez, C. M. 2003. Cambios en la estructura de la comunidad de rotiferos en el lago Yahuarcaca, planicie de inundación del Rio Amazonas (Amazonia-Colombiana). Pontificia Universidad Javeriana.

Roldán, G. y J. J. Ramírez. 2008. Fundamentos de limnología Neotropical. 2da. Ed. Medellín (Colombia). Universidad de Antioquia, Universidad Católica de Oriente y Academia Colombiana de Ciencias– ACCEFYN.

Romo, S. y M.-J. Villena. 2005. Phytoplankton strategies and diversity under different nutrient levels and planktivorous fish densities in a shallow Mediterranean lake. Journal of Plankton Research **27**:1273-1286.

Ruttner-Kolisko, A. y G. Kolisko. 1974. Plankton rotifers: biology and taxonomy. Schweizerbart.

Saha, T. y M. Bandyopadhyay. 2009. Dynamical analysis of toxin producing Phytoplankton–Zooplankton interactions. Nonlinear Analysis: Real World Applications **10**:314-332.

Salcedo-Hernández, M., S. Duque, L. Palma, A. Torres-Bejarano, D. Montenegro, N. Bahamón, L. Lagos, L. Alvarado, M. Gómez, y A. Alba. 2011. Evaluación histórica de la dinámica hidrológica y ecología del fitoplancton del Sistema Lagunar de Yahuarcaca, Amazonas, Colombia. Mundo Amazónico, en imprenta.[Links].

Sawyer, C. N., P. McCARTY, G. F. Parkin, y A. de García. 2001. Química para ingeniería ambiental.

Segers, H. 1995. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. 6. Rotifera Volume 2: The Lecanidae (Monogononta). SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands.

Serrania-Soto, C., S. Sarma, y S. Nandini. 2011. Studies on comparative population growth of some species of the rotifer Lecane (Rotifera). Journal of environmental biology/Academy of Environmental Biology, India **32**:523.

Sioli, H. 1984. The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. Dr W Junk Pub Co.

Smirnov, N. 1992. The Macrothricidae of the world.[Sl]: The Hague. SPB Academic Publishing.(Guides to the identification of the macroinvertebrates of the continental waters of the world, 3).

Smirnov, N. 1996. Cladocera: the Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the World. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Cladocera: the Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the World. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world.

Solarte, E. 2008. Diversidad alfa y beta de microcrustáceos planctónicos (copépodos y cladóceros) en las dimensiones longitudinal y temporal del sistema de lagos Yahuarcaca (Amazonia Colombiana). Tesis de pregrado. Departamento de Biología. Universidad del Cauca, Popayán.[Links].

Stenson, J. A. 1983. Changes in the relative abundance of Polyarthra vulgaris and P. dolichoptera, following the elimination of fish. Pages 269-273 Biology of Rotifers. Springer.

TerBraak, C. y P. Šmilauer. 2002. CANOCO for Windows 4.5. Biometrics, The Netherlands.

Tian, C., X. Lu, H. Pei, W. Hu, y J. Xie. 2013. Seasonal dynamics of phytoplankton and its relationship with the environmental factors in Dongping Lake, China. Environmental Monitoring and Assessment **185**:2627-2645.

Vargas, A. 1996. Estructura y dinámica de la comunidad planctónica de algunos lagos de meandros del río Igará-Paraná (La Chorrera, Amazonas). Trabajo de grado. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá.

Vijverberg, J. y M. Boersma. 1997. Long-term dynamics of small-bodied and large-bodied cladocerans during the eutrophication of a shallow reservoir, with special attention for Chydorus sphaericus. Pages 233-242 *in* A. Brancelj, L. Meester, y P. Spaak, editors. Cladocera: the Biology of Model Organisms. Springer Netherlands.

Volpedo, A. V. y L. F. Reyes. 2008. Efecto de los cambios globales sobre la biodiversidad. Red 406RT0285 CYTED. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.

Walz, N. 1997. Rotifer life history strategies and evolution in freshwater plankton communities. Pages 119-149 Evolutionary ecology of freshwater animals. Springer.

Wetzel, R. G. 2001. Limnology: lake and river ecosystems. Academic press.

12. ANEXOS

ANEXO 1. Abundancia promedio puntual en las diferentes fases de inundación.

	Ascenso				Descenso				Descenso				_	
Especie	**C**	**L1**	**L4**	**Q**	**C**	**L1**	**L4**	**Q**	**C**	**L1**	**L4**	**Q**	**x**	**%**
Achnantes sp1	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.26	0.00	0.00	0.02	0.22	0.04	0.12
Anabaena sp1	0.04	0.02	0.07	0.10	2.29	3.06	0.06	0.05	0.02	0.12	0.29	0.15	0.53	1.61
Aulacoseira sp	0.00	0.01	0.06	0.38	0.23	0.14	0.00	11.64	0.08	1.88	6.51	2.31	1.58	4.79
Chloroficea spp1	0.00	0.11	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	0.02	0.06
Chloroficea spp2	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cianoficea sp6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
Closterium sp1	0.00	0.00	0.00	0.07	0.03	0.00	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.05	0.01	0.04
Closterium sp10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.05	0.00	0.02	0.05
Closterium sp11	0.04	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02
Closterium sp12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	0.05	0.00	0.01
Closterium sp2	0.07	0.00	0.00	0.04	0.09	0.06	0.01	0.00	0.00	0.34	0.19	0.08	0.07	0.21
Closterium sp4	0.00	0.00	0.02	0.04	0.07	0.00	0.04	0.00	0.00	0.08	0.13	0.00	0.03	0.09
Closterium sp5	0.00	0.09	0.01	0.14	0.21	0.04	0.00	0.05	0.00	0.02	0.19	0.03	0.06	0.18
Closterium sp6	0.00	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02
Closterium sp7	0.00	0.00	0.00	0.12	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.01	0.06	0.01	0.02	0.07
Closterium sp8	0.01	0.00	0.02	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.07	0.03	0.06	0.06	0.02	0.07
Cosmarium connatum Brebisson ex Ralfs 1848	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cosmarium sp 1	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Cosmarium sp 10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cosmarium sp 11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
Cosmarium sp 2	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.01
Cosmarium sp 3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cosmarium sp 4	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.05	0.01	0.02
Cosmarium sp 5	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cosmarium sp 6	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cosmarium sp 7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Cosmarium sp 8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
Cosmarium sp 9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00
Criptmonas sp1	0.11	0.09	0.28	0.30	0.00	0.53	0.29	0.19	0.75	1.78	5.12	4.52	1.00	3.04
Criptmonas sp2	0.00	0.51	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.01	0.29	0.00	0.11	0.35
Criptomonas sp3	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.20	0.20	0.00	0.04	0.12
Crucigeniella sp1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.05	0.01	0.02
Cyanophyta sp1	0.02	0.01	0.10	0.05	0.40	0.08	0.02	0.04	0.00	0.14	0.51	0.09	0.11	0.34
Cyanophyta sp3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.47	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.02	0.07
Cyanophyta sp4	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.05	0.12	0.01	0.02	0.07
Cymbella sp1	0.00	0.00	0.02	0.48	0.00	0.03	0.02	0.10	0.00	0.04	0.05	0.01	0.06	0.17
Cymbella sp2	0.00	0.00	0.01	0.08	0.33	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.08
Cymbella sp4	0.00	0.00	0.00	0.07	0.04	0.03	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.02	0.05
Cymbella sp5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.03	0.12	0.04	0.01	0.05
Diatomea sp1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.01
Diatomea sp10	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Diatomea sp2	0.00	0.00	0.01	0.33	0.00	0.06	0.00	0.21	0.00	0.00	0.01	0.00	0.04	0.13
Diatomea sp3	0.00	0.00	0.00	0.14	0.13	0.32	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.16
Diatomea sp4	0.00	0.01	0.01	0.39	0.07	0.09	0.00	1.04	0.06	0.13	0.14	0.37	0.15	0.45

Diatomea sp5	0.03	0.00	0.04	0.16	0.43	0.01	0.05	0.11	0.04	0.06	0.01	0.16	0.07	0.21
Diatomea sp6	0.01	0.05	0.03	0.47	1.64	0.27	0.06	1.53	0.02	0.59	0.20	0.12	0.33	1.00
Diatomea sp7	0.00	0.00	0.02	0.52	0.09	0.00	0.02	0.08	0.03	0.01	0.02	0.07	0.06	0.17
Diatomea sp8	0.00	0.00	0.03	0.31	0.45	0.02	0.06	0.12	0.00	0.02	0.04	0.06	0.07	0.22
Diatomea sp9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Epithemia sp	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.03
Euastrum sp 2	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Euastrum sp 3	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Eudorina elegans Ehrenberg 1832	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Euglena acus	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.07	0.07	0.00	0.00	0.09	0.15	0.01	0.04	0.12
Euglena ignobilis LPJohnson 1944	0.00	0.01	0.06	0.00	0.05	0.00	0.00	0.01	0.00	0.08	0.00	0.00	0.02	0.06
Euglena Oxyuris Schmarda 1846	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
Euglena sp1	0.00	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	0.01	0.03	0.00	0.01	0.00	0.01	0.01	0.04
Euglena sp5	0.01	0.10	0.05	0.00	0.05	0.02	0.00	0.00	0.00	0.20	0.15	0.00	0.05	0.17
Eunotia elongata D.Metzeltin & Lange Bertalot-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01	0.06	0.00	0.01
Fragilaria sp 1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01
Fragillaria sp2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.02	0.06
Gomphonema sp	0.01	0.00	0.01	0.52	0.51	0.00	0.01	0.10	0.00	0.02	0.06	0.08	0.08	0.25
Gomphonema sp 1	0.00	0.00	0.00	0.10	0.07	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04
Gomphonema sp2	0.00	0.01	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.01	0.04	0.01	0.00	0.00	0.01	0.02
Gomphonema sp3	0.01	0.00	0.01	0.61	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00	0.08	0.22	0.07	0.21
Gomphonema sp4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.40	0.00	0.00	0.02	0.00	0.07	0.07	0.01	0.03	0.11
Gomphonema sp5	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.03	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02
Gomphonema sp6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Gyrosigma sp1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.00	0.01
Lepocinclis caudata AMCunha 1913	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Lepocinclis lefrevrei Conrad 1934	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Lepocinclis óvulo var. mayor Kufferath	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.08	0.29	0.00	0.03	0.10
lepocinclis sp1	0.00	0.14	0.04	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.03	0.08
Lepocinclis sp2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
Lepocinclis sp5	0.03	0.17	0.01	0.05	1.79	0.00	0.05	0.05	0.02	0.71	0.48	0.06	0.23	0.70
Merismopedia sp1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Micrasterias radiosa Ralfs 1848	0.00	0.01	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Microcystis sp	0.07	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.05
Monoraphidium sp1	0.00	0.00	0.01	0.04	0.07	0.00	0.00	0.06	0.00	0.05	0.10	0.05	0.03	0.08
Navicula cf radiosa	0.01	0.02	0.10	0.33	0.00	0.08	0.00	0.09	0.05	0.03	0.11	0.14	0.07	0.22
Navicula sp1	0.00	0.00	0.00	0.29	0.00	0.01	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.08
Navicula sp2	0.00	0.01	0.00	0.19	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.09
Navicula sp5	0.00	0.05	0.17	0.84	0.10	0.05	0.16	0.38	0.09	0.28	0.12	1.22	0.23	0.69
Navicula sp6	0.14	0.04	0.09	0.81	1.16	0.01	0.07	0.22	0.09	0.16	0.41	1.43	0.28	0.85
Navicula sp7	0.01	0.00	0.06	0.69	0.71	0.00	0.02	0.53	0.17	0.12	0.23	1.78	0.24	0.73
Navicula sp8	0.00	0.00	0.00	0.04	0.67	0.00	0.00	0.11	0.00	0.22	0.20	0.05	0.08	0.25
Navicula sp9	0.00	0.00	0.00	0.10	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.02	0.05
Nitzschia paleacea (Grunow) Grunow van en Heurck 1881	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Nitzschia sp1	0.02	0.00	0.00	0.16	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.11	0.16	0.00	0.04	0.11
Nitzschia sp2	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01
Oscillatoria sp1	0.00	0.01	0.00	0.14	0.09	0.02	0.00	0.02	0.03	0.03	0.05	0.05	0.03	0.09

Oscillatoria sp2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02
Pediastrum sp1	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Peridinium sp	0.01	0.03	0.03	0.25	2.22	0.70	0.01	0.00	0.05	0.03	0.47	0.01	0.26	0.80
Phacus acuminatus Stokes 1885	0.05	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.02
Phacus brevicaudatus (Klebs) Lemmermann 1910	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.02	0.06
Phacus curvicauda Svirenko 1915	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01
Phacus denisii Allorge y Lefèvre 1925	0.01	0.15	0.05	0.00	0.16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.04	0.12
Phacus gigas AMCunha 1913	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Phacus gregussii Hortobagyi 1944	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Phacus horridus Pochmann 1942	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.01	0.02
Phacus lefevrei Bourrelly 1952	0.00	0.00	0.00	0.00	0.31	0.11	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.09
Phacus lemmermannii Svirenko	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Phacus longicauda (Ehrenberg) Dujardin 1841	0.00	0.00	0.00	0.00	0.87	0.01	0.03	0.03	0.00	0.07	0.05	0.10	0.06	0.19
Phacus minutus	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	0.02
Phacus orbicularis K.Hübner 1886	0.00	0.01	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.05	0.00	0.02	0.06
Phacus platalea Drezepolski 1925	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.05	0.01	0.02
Phacus Pleuronectes (OFMüller) Nitzsch ex Dujardin 1841	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01	0.02
Phacus sp1	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Phacus sp2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Phacus sp3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.00	0.00	0.01
Phacus sp4	0.00	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.02	0.06
Phacus stokesii Lemmermann 1901	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.02	0.00	0.01	0.02
Phacus triqueter	0.02	0.01	0.02	0.00	0.31	0.00	0.03	0.03	0.00	0.05	0.05	0.00	0.04	0.11
Pinnularia cf microstauron (Ehrenberg) Cleve 1891	0.00	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Pinnularia sp10	0.00	0.00	0.00	0.07	0.33	0.00	0.00	0.23	0.00	0.02	0.00	0.05	0.04	0.12
Pinnularia sp11	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.03	0.03	0.03	0.00	0.00	0.11	0.07	0.03	0.08
Pinnularia sp12	0.00	0.00	0.00	0.11	0.13	0.01	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.06
Pinnularia sp13	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02
Pinnularia sp2	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04
Pinnularia sp3	0.00	0.00	0.00	0.91	0.20	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.08	0.24
Pinnularia sp4	0.00	0.00	0.00	0.11	0.20	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.07
Pinnularia sp6	0.04	0.02	0.10	0.32	0.02	0.08	0.06	0.21	0.06	0.05	0.11	0.17	0.09	0.29
Pinnularia sp7	0.00	0.00	0.00	1.19	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.26
Pinnularia sp8	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.04	0.00	0.06	0.02	0.00	0.06	0.56	0.04	0.12
Pinnularia sp9	0.00	0.00	0.03	0.14	0.00	0.03	0.00	0.09	0.00	0.00	0.02	0.00	0.02	0.07
Scenedesmus denticulatus Lagerheim 1882	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01	0.04
Scenedesmus sp1	0.01	0.00	0.03	0.04	0.00	0.02	0.00	0.03	0.06	0.00	0.04	0.06	0.02	0.06
Spirogyra sp1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01
Staurastrum	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.03	0.01	0.00	0.01	0.03
Staurodesmus sp1	0.00	0.01	0.01	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01	0.02
Strombomonas ensifera (Daday) Deflandre 1930	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Strombomonas fluviatilis (Lemmermann) Deflandre 1930	0.00	0.01	0.00	0.00	0.07	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02
Strombomonas oval (Playfair) 1930 Deflandre	0.00	0.11	0.08	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.07

Strombomonas prismatica (Conred) Huber-Pestalozzi 1955	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Strombomonas rotunda (Playfair) 1930 Deflandr	0.00	0.16	0.17	0.00	0.00	0.03	0.11	0.01	0.00	0.01	0.01	0.00	0.06	0.18
Strombomonas scabra (Playfair) G.Tell y V.Conforti	0.28	0.64	0.50	0.20	0.17	0.12	0.05	0.09	0.05	0.05	0.10	0.00	0.23	0.69
Strombomonas tetraptera Balech y Dastugue	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.03
Strombomonas vermonti (Deflandre) Deflandre	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.15	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04
Strombomonas verrucosa (E.Daday) Deflandre 1930	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.05
Strombomonas verrucosa var. borystheniensis (Roll) Deflandre	0.02	0.09	0.00	0.00	0.04	0.03	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.02	0.07
Surirella elegans Ehrenberg	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.03
Surirella elegantula F.Hustedt	0.00	0.00	0.00	0.14	0.00	0.03	0.01	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04
Surirella elegantula F.Hustedt	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01	0.04
Surirella guatemalensis Ehrenberg	0.00	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.01
Surirella sp2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02
Surirella sp3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.15	0.01	0.04
Surirella sp4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.21	0.01	0.03
Trachelomonas abrupta Svirenko 1914	0.07	0.77	0.43	0.47	0.33	0.10	0.22	0.08	0.04	0.02	0.09	0.46	0.28	0.84
Trachelomonas Acanthophora var. menor Balech y Dastugue 1938	0.00	0.03	0.01	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.01	0.03
Trachelomonas acanthostoma A.Stokes 1887	0.00	0.01	0.05	0.91	0.00	0.00	0.04	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.07	0.22
Trachelomonas amphoriformis O.Tafall	0.01	0.08	0.03	0.00	0.00	0.81	0.15	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.12	0.37
Trachelomonas anguste-ovata Conrad 1952	0.21	0.12	0.20	0.75	0.37	0.12	0.33	0.14	0.06	1.61	0.48	0.10	0.37	1.13
Trachelomonas armata armata var1	0.00	0.01	0.03	0.00	0.00	0.05	0.00	0.07	0.00	0.01	0.05	0.00	0.02	0.06
Trachelomonas armata armata var2	0.00	0.00	0.01	0.00	0.07	0.04	0.01	0.00	0.00	0.02	0.04	0.00	0.01	0.04
Trachelomonas armata f. inevoluta G.Deflandre	0.00	0.05	0.00	0.00	0.07	0.03	0.03	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.02	0.05
Trachelomonas armata var. ornata P.Bourrelly	0.02	0.03	0.01	0.09	0.22	0.06	0.12	0.26	0.02	0.00	0.06	0.05	0.07	0.21
Trachelomonas armata var. steinii Lemmermann 1906	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.02	0.02	0.02	0.01	0.00	0.00	0.01	0.02
Trachelomonas bacillifera Playfair 1915	0.00	0.21	0.36	0.00	0.00	0.31	0.06	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.12	0.35
Trachelomonas bernardinensis Vischer	0.00	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04
Trachelomonas borystheniensis YVRoll	0.00	0.04	0.00	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.01	0.03
Trachelomonas caudata (Ehrenberg) Stein 1878	0.05	0.43	0.42	0.05	0.05	2.99	0.08	0.00	0.09	0.32	0.13	0.00	0.50	1.53
Trachelomonas cervicula A.Stokes 1890	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.07
Trachelomonas conica Playfair 1915	0.00	0.03	0.00	0.00	0.05	0.06	0.03	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.06
Trachelomonas crebea Kellicott 1887	0.53	0.48	0.03	0.01	0.44	0.09	0.01	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00	0.14	0.42
Trachelomonas curta AMCunha 1913	0.00	0.07	0.33	0.18	0.07	0.22	0.43	0.16	0.00	0.01	0.01	0.00	0.15	0.46
Trachelomonas dargerdiana	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	0.02
Trachelomonas fluviatilis Lemmermann 1909	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01

Trachelomonas granulata Svirenko 1914	1.24	0.07	0.20	0.02	0.03	0.03	0.01	0.00	0.09	0.01	0.00	0.00	0.14	0.44
Trachelomonas hexangulata Svirenko 1914	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02
Trachelomonas hispida (Perty) F.Stein 1878	0.28	0.17	0.85	0.43	0.83	0.11	0.09	0.23	0.01	0.13	0.08	0.20	0.29	0.89
Trachelomonas intermedia PADangeard 1902	0.48	3.30	4.23	4.09	0.10	0.23	0.28	0.09	0.29	0.04	0.24	0.01	1.40	4.23
Trachelomonas irregularis Svirenko 1914	0.03	0.23	0.64	0.00	0.04	0.09	1.04	0.01	0.16	0.00	0.00	0.00	0.25	0.77
Trachelomonas jaculata (Palmer) Deflandre 1928	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.02
Trachelomonas kelloggii Skvortzov	0.01	0.06	0.01	0.07	0.03	0.07	0.05	0.00	0.02	0.05	0.13	0.00	0.05	0.14
Trachelomonas lemmermannii Wolozynska 1912	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02
Trachelomonas mirabilis Svirenko 1913	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Trachelomonas molesta Deflandre 1927	0.00	0.08	0.62	0.21	0.04	0.11	0.24	0.01	0.32	0.25	0.01	0.00	0.19	0.57
Trachelomonas neotropica Balech 1955l	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Trachelomonas nexilis Palmer 1925	0.01	0.01	0.03	0.00	0.44	0.58	0.14	0.00	0.00	0.13	0.00	0.17	0.13	0.39
Trachelomonas oblonga Lemmermann 1899	0.09	0.18	0.47	0.75	1.04	0.74	1.02	0.23	0.06	0.97	0.20	0.10	0.51	1.56
Trachelomonas planctonica var. flexicollis Balech 1944	0.03	0.15	0.15	0.10	0.01	0.00	0.10	0.01	0.09	0.01	0.01	0.02	0.07	0.20
Trachelomonas pulsilla var pulsilla	0.08	0.29	0.46	0.17	0.00	0.62	0.45	0.00	0.04	0.05	0.64	0.10	0.30	0.91
Trachelomonas rotunda Svirenko 1914	0.08	0.07	0.44	0.00	0.10	0.04	0.00	0.00	0.00	0.01	0.05	0.00	0.09	0.27
Trachelomonas rugulosa F.Stein ex Deflandre 1926	1.74	0.90	0.42	0.15	0.06	0.15	0.47	0.02	1.49	0.02	0.28	0.00	0.49	1.48
Trachelomonas scabra Playfair 1915	0.04	0.13	0.28	0.09	0.00	0.02	0.01	0.00	0.04	0.03	0.00	0.00	0.07	0.22
Trachelomonas sculpta Balech 1944	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Trachelomonas similis A.Stokes 1890	0.01	0.10	0.15	0.04	0.00	0.00	0.01	0.08	0.03	0.00	0.02	0.00	0.04	0.14
Trachelomonas sp1	0.20	0.45	0.03	0.00	0.04	0.01	1.87	0.00	0.00	0.00	0.09	0.00	0.29	0.89
Trachelomonas sp2	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.16	0.00	0.00	0.02	0.05
Trachelomonas sp4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	3.61	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.42	1.26
Trachelomonas sp5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	0.02	0.05
Trachelomonas sp6	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01
Trachelomonas subverrucosa Deflandre 1926	0.00	0.03	0.01	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.07
Trachelomonas superba var superba Svirenko 1926	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.24	0.01	0.03	0.04	0.00	0.00	0.00	0.04	0.12
Trachelomonas sydneyensis Playfair 1915	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Trachelomonas verrucosa A.Stokes 1887	1.02	0.20	1.26	0.22	0.10	0.44	0.23	0.03	0.02	0.07	0.00	0.00	0.38	1.15
Trachelomonas volvocina Ehrenberg, CG (1834)	2.29	12.37	10.59	23.74	3.75	6.86	17.46	4.20	0.52	7.33	4.64	4.86	9.13	27.69
Trachelomonas volvocina var derephora Conrad 1926	0.04	1.11	2.54	2.47	0.63	0.40	1.85	0.26	0.06	0.52	0.19	18.84	1.82	5.51
Trachelomonas volvocina var granulosa Playfair	0.00	0.02	0.27	0.10	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.04	0.06	0.17
Trachelomonas volvocina var volvocina	0.00	1.58	0.09	0.40	5.68	1.59	0.10	0.13	0.17	0.30	0.77	0.16	0.82	2.49
Trachelomonas volvocinopsis	1.02	1.49	5.14	3.38	4.75	0.35	19.00	0.67	0.63	0.59	0.26	3.59	3.88	11.78

sp1 Svirenko 1914														
Trachelomonas volvocinopsis sp2 Svirenko 1914	0.02	0.01	0.16	0.00	0.00	0.08	0.09	0.00	0.00	0.13	0.00	0.80	0.09	0.27
Trachelomonas volvocinopsis var punctata (Skvortzov) P.Bourrelly	0.18	0.54	1.72	2.08	2.43	1.84	1.37	2.61	0.22	1.17	0.70	1.55	1.33	4.03
Trachelomonas westii Woloszynska 1912	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	0.01	0.01	0.02	0.00	0.31	0.15	0.40	0.08	0.23
Trachelomonas wicickki var pusilla pusilla Drezepolski	0.67	1.68	0.51	0.06	0.00	0.74	0.24	0.03	0.00	1.30	0.61	0.04	0.60	1.83
													32.97	100.00

ANEXO 2. Significación (valor de p) para cada variable ambiental, dentro de cada punto de muestreo probado por el método RDA.

	Fitoplancton			Rotíferos			Cladóceros			Copépodos		
	Variable	P	F	Variable	P	F	Variable	P	F	Variable	P	F
Canal	Cond	**0.001**	8.69	NR	**0.002**	9.49	DS	**0.025**	11.78	DS	0.09	3.35
	pH	**0.028**	3.36	T°C	0.058	2.51	T°C	0.319	1.12	TC	0.08	3.67
	Prof	**0.013**	4.48	Prof	0.187	1.67	Cond	0.484	0.71	OD	0.76	0.20
	OD	0.151	1.84	OD	0.277	1.24	NR	0.415	0.78	Cond	0.81	0.18
	NR	0.1	2.17	DS	0.341	1.2	Prof	0.46	0.66	pH	0.68	0.28
	Pluv	0.267	1.28	Cond	0.536	0.79	pH	0.36	1.05	Prof	0.73	0.20
	T°C	0.746	0.4	pH	0.859	0.28	OD	**0.013**	13.35	NR	**0.00**	29.19
	DS	0.945	0.15	Pluv	0.958	0.2	Pluv	0.943	0.09	PLUV	0.64	0.41
	Variable	P	F	Variable	P	F	Variable	P	F	Variable	P	F
Lago Largo	Cond	**0.001**	6.24	NR	**0.001**	4.06	PLUV	0.14	1.87	T°C	**0.01**	6.64
	Pluv	0.098	1.98	T°C	**0.001**	4.07	Prof	0.058	2.84	Pluv	0.17	1.60
	T°C	0.28	1.32	Prof	0.224	1.28	NR	0.244	1.33	Prof	0.09	2.63
	DS	0.343	1.13	OD	0.302	1.08	TC	0.259	1.32	NR	0.36	0.98
	OD	0.388	0.77	DS	0.356	1.08	DS	0.444	0.89	DS	0.47	0.75
	pH	0.923	0.29	Cond	0.416	0.99	OD	0.548	0.65	OD	0.79	0.23
	Prof	0.922	0.25	pH	0.607	0.83	pH	0.545	0.71	pH	0.80	0.24
	NR	0.747	0.49	Pluv	0.635	0.77	Cond	0.445	0.87	Cond	0.67	0.40
	Variable	P	F	Variable	P	F	Variable	P	F	Variable	P	F
Lago Pozo Hondo	Cond	**0.002**	6.36	T°C	**0.001**	9.39	OD	**0.005**	7.66	OD	**0.02**	4.23
	DS	**0.012**	4.35	OD	**0.001**	8.97	DS	0.248	1.33	Pluv	0.13	2.00
	OD	0.07	2.58	NR	**0.001**	6.37	Cond	0.235	1.46	DS	0.10	2.46
	T°C	0.138	1.98	Prof	**0.014**	2.46	T°C	0.293	0.9	Prof	0.24	1.42
	Pluv	0.118	2.14	DS	0.321	1.13	pH	0.471	0.79	T°C	0.54	0.70
	NR	0.118	2.15	Cond	0.379	1.06	NR	0.672	0.43	CCond	0.86	0.20
	Prof	0.345	1.05	pH	0.363	1.08	Prof	0.422	0.88	NR	0.97	0.10
	pH	0.981	0.06	Pluv	0.533	0.89	Pluv	0.971	0.11	pH	0.97	0.06
	Variable	P	F	Variable	P	F	Variable	P	F	Variable	P	F
Quebrada	Cond	0.052	2.86	T°C	**0.004**	6.62	TC	**0.042**	3.15	OD	**0.01**	12.01
	NR	0.365	1.03	Prof	**0.023**	3.95	NR	0.426	0.96	pH	0.13	1.94
	pH	0.689	0.5	DS	0.212	1.37	DS	0.168	1.88	DS	0.56	0.64
	DS	0.655	0.5	Cond	0.541	0.72	Prof	0.242	1.46	NR	0.21	1.62
	Pluv	0.739	0.41	pH	0.414	0.88	Cond	0.401	0.96	Prof	0.53	0.78
	T°C	0.938	0.16	Pluv	0.808	0.36	pH	0.485	0.81	Cond	0.48	0.79
	OD	0.816	0.28	NR	0.91	0.29	PLUV	0.782	0.32	Pluv	0.71	0.36
	Prof	0.934	0.14	OD	0.911	0.22	OD	0.912	0.17	T°C	0.91	0.13

ANEXO 3. Porcentaje de varianza acumulado para las diferentes relaciones ecológicas.

Cumulative percentage variance			1	2	3	4
Competencia	Canal	of species data :	55.7	70.6	76.4	81.5
		of species-environment relation:	67.5	85.5	92.5	98.7
	Lago 1	of species data :	26.6	35.2	39.7	42.7
		of species-environment relation:	58.7	77.5	87.6	94.2
	lago 4	of species data :	13.9	23.7	27.9	30.1
		of species-environment relation:	44	74.9	88	95
	Quebrada	of species data :	60.2	74.6	81.6	86
		of species-environment relation:	64.3	79.6	87.1	91.8
Predación	Canal	of species data :	62.3	76.9	84.2	89.2
		of species-environment relation:	67.8	83.7	91.6	97
	Lago 1	of species data :	62.3	76.9	84.2	89.2
		of species-environment relation:	67.8	83.7	91.6	97
	Lago 4	of species data :	14.7	27.4	35.7	39.9
		of species-environment relation:	31	57.8	75.4	84.2
	Quebrada	of species data :	62.1	77.1	85.2	89.6
		of species-environment relation:	63.2	78.5	86.7	91.1
herbivoría Rot Fito	Canal	of species data :	37.6	43.9	47.5	50.3
		of species-environment relation:	71.4	83.4	90.2	95.6
	Lago 1	of species data :	11.3	17.3	20.5	22.7
		of species-environment relation:	43.6	66.9	79.1	87.5
	Lago 4	of species data :	16.1	19.2	21.1	22.4
		of species-environment relation:	66.6	79.2	87	92.6
	Quebrada	of species data :	28.6	34.8	38	39.9
		of species-environment relation:	69	83.9	91.7	96.1
herbivoría Clado Fito	Canal	of species data :	60.8	73.1	75.2	75.3
		of species-environment relation:	80.8	97.1	99.9	100
	Lago 1	of species data :	27.4	42.3	46.7	47.9
		of species-environment relation:	56.6	87.3	96.5	99
	Lago 4	of species data :	29.2	37.6	38.3	38.7
		of species-environment relation:	75.4	97.2	99.1	99.9
	Quebrada	of species data :	54.8	77.9	82	82.9
		of species-environment relation:	65.8	93.5	98.4	99.5

ANEXO 4. Significación (valor de p) en Herbivoría puntuales probado por el método RDA.

	Herbivoría Rotíferos Fitoplancton		
	Variable	P	F
	Euglen	0.108	2.39
	Zygnem	0.442	0.88
	Cyano	0.409	0.67
	Chloro	0.416	0.59
	Dinop	0.049	4.02
	Bacilli	0.443	0.85
Canal	Cripto	0.571	0.43
	Variable	P	F
	Cripto	0.065	2.13
	Cyano	0.111	1.74
	Dinop	0.362	0.91
	Zygnem	0.479	0.93
	Euglen	0.685	0.67
	Bacilli	0.782	0.49
Lago 1	Chloro	0.123	1.82
	Variable	P	F
	Chloro	0.001	5.71
	Euglen	0.402	0.98
	Zygnem	0.656	0.7
	Bacilli	0.812	0.52
	Cyano	0.859	0.47
	Dinop	0.852	0.43
Lago 4	Cripto	0.682	0.7
	Variable	P	F
	Euglen	0.3	1.15
	Zygnem	0.194	1.69
	Bacilli	0.371	1
	Chloro	0.099	2.41
	Cripto	0.456	0.8
quebrada	Dinop	0.511	0.63

ANEXO 5. Significación (valor de p) en La relación ecológica Competencia puntuales probado por el método RDA.

	Variable		
Canal	Chydo	P	F
Canal Lago 1	Sidid	0.028	3.91
	Daphni	0.067	2.64
	Moini	0.055	3.33
	Nauplio	0.285	1.36
	Iliocry	0.031	5.01
	Macrot	0.083	3.21
	Bosmi	0.388	1.03
	Variable	0.811	0.21
Lago 1 Lago 4	Nauplio	P	F
	N.dilata	0.083	1.75
	Macrot	0.079	2.13
	Moini	0.247	1.28
	Daphni	0.371	1.1
	Sidid	0.369	1.05
	Chydo	0.317	1.14
	Bosmi	0.577	0.77
	Iliocry	0.311	1.16
	Variable	0.716	0.61
Lago 4 quebrada	Nauplio	P	F
	Moinidae	0.03	2.31
	Macrotri	0.028	2.06
	N.dilata	0.126	1.78
	Iliocryp	0.08	2.05
	Daphnida	0.219	1.43
	Chydorid	0.433	0.97
	Bosmidae	0.585	0.75
	Sididae	0.683	0.69
	Variable	0.804	0.54
quebrada	Nauplio	P	F
	Bosmi	0.023	4.31
	Daphni	0.006	4.1
	Chydo	0.031	3.28
	Moini	0.081	2.32
	Macrot	0.131	2.27
	Iliocry	0.305	1.24
	Daphni	0.233	1.68
	N.dilata	0.405	1.08
	Sidid	0.314	1.65

ANEXO 6. Significación (valor de p) en Predación puntuales probado por el método RDA.

	Predación		
	Variable	P	F
Canal	D.clavig	0.014	7.84
	M.venezo	0.06	2.99
	A.siebol	0.051	3.68
	M.latico	0.191	1.54
	Cyclopod	0.271	2.03
	T.decipi	0.955	0.06
	Variable	P	F
Lago 1	A.siebol	0.001	7.06
	T.decipi	0.111	1.62
	D.clavig	0.161	1.5
	Cyclopod	0.633	0.8
	M.venezo	0.432	1.05
	M.latico	0.837	0.48
	Variable	P	F
lago 4	D.clavig	0.016	2.61
	M.venezo	0.15	1.62
	A.siebol	0.134	1.75
	T.decipi	0.501	0.88
	Cyclopod	0.79	0.54
	M.latico	0.616	0.62
	Variable	P	F
Quebrada	M.venezo	0.023	4.56
	T.decipi	0.002	6.44
	Cyclopod	0.111	1.96
	M.latico	0.212	1.57
	D.clavig	0.716	0.53
	A.siebol	0.868	0.25