

**DIVERSIDAD ALFA Y BETA DE MICROCRUSTÁCEOS PLANCTÓNICOS
(COPÉPODOS Y CLADÓCEROS) EN LAS DIMENSIONES LONGITUDINAL,
LATERAL Y TEMPORAL DEL SISTEMA DE LAGOS YAHUARCACA
AMAZONIA COLOMBIANA**

EDDY ALEXANDER SOLARTE FAJARDO

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2008**

**DIVERSIDAD ALFA Y BETA DE MICROCRUSTÁCEOS PLANCTÓNICOS
(COPÉPODOS Y CLADÓCEROS) EN LAS DIMENSIONES LONGITUDINAL,
LATERAL Y TEMPORAL DEL SISTEMA LAGOS YAHUARCACA
AMAZONIA COLOMBIANA**

EDDY ALEXANDER SOLARTE FAJARDO

Trabajo de grado para optar el título de Biólogo

Director

CAMILO ANDRADE SOSSA M.Sc.

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2008**

Nota de aceptación

Magíster Camilo Andrade Sossa (Director)

Magíster Giselle Zambrano González (Jurado)

Magíster Gerardo I. Naundorf (Jurado)

Fecha de Sustentación: 29 de Julio de 2008

*Dedico este trabajo a mi Familia
y a mis Amigos más cercanos.*

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia quisiera darle las gracias a mi familia, especialmente a mi madre por su paciencia y apoyo.

Agradezco también a Camilo Andrade, director de este trabajo por haber colaborado en la realización de este, por brindarme sus conocimientos y por su interés en que fueran aprendidos y aplicados.

A Carlos Rodríguez, por proporcionarme la información necesaria y las muestras tomadas durante su trabajo de grado.

A mis compañeros con quienes trabajé en el laboratorio durante varios meses, Andrés, Liliana y Rosita, por la agradable compañía durante el desarrollo de este trabajo.

A Santiago Duque, director del Instituto Amazónico de Investigaciones (IMANI), por el apoyo representado en muestras, equipos, materiales e información secundaria.

A los miembros del laboratorio de Biología de la Universidad del Cauca, especialmente a John Carlos y Bety, por facilitarme todos los elementos y materiales con los que se desarrolló la parte correspondiente al laboratorio.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN.....	10
INTRODUCCIÓN	11
1. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	13
2. JUSTIFICACIÓN	14
3. OBJETIVO	15
3.1. OBJETIVO GENERAL	15
3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	15
4. MARCO TEÓRICO	16
4.1. COMUNIDADES ZOOPLANCTÓNICAS	16
4.2. CLADÓCEROS	17
4.2.1 Morfología	17
4.2.2 Alimentación.....	22
4.2.3 Reproducción	22
4.2.4 Aspectos Ecológicos	24
4.2.5 Clasificación y Caracteres Taxonómicos	25
4.3. COPÉPODOS.....	28
4.3.1 Morfología	28
4.3.2 Alimentación.....	34
4.3.3 Reproducción	35
4.3.4 Aspectos Ecológicos	35
4.3.5 Clasificación y Caracteres Taxonómicos	37
4.4. CARACTERIZACIÓN DE LAS AGUAS AMAZÓNICAS	40
4.5. CONCEPTO DE LAS CUATRO DIMENSIONES DE LOS ECOSISTEMAS LÓTICOS	42
4.6. CONCEPTO DE PULSO DE INUNDACIÓN	43
4.7. ANTECEDENTES	44

5. MATERIALES Y MÉTODOS	47
5.1. LOCALIZACIÓN Y CARACTERÍSTICAS DEL SISTEMA DE LAGOS.....	47
5.2. MÉTODOS	48
5.3. FASE DE LABORATORIO	49
5.4. ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN.....	50
5.4.1 Diversidad alfa	51
5.4.2 Diversidad beta.....	52
5.4.3 Análisis de Correspondencia Canónica (CCA).....	54
5.4.4 Tratamiento Estadístico.....	54
6. RESULTADOS.....	56
6.1. CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y QUÍMICAS DEL SISTEMA DE LAGOS	
YAHUARCACA.....	56
6.2. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD	68
6.2.1 Composición Taxonómica	68
6.2.2 Variación temporal y espacial de riqueza y abundancia	72
6.2.3 Variación especial y temporal de los grupos tróficos	76
6.2.4 Modelos de Distribución de Abundancias.	79
6.2.5 Relación entre riqueza de especies, equitatividad y diversidad de Shannon	81
6.2.6 Análisis de Similitud.....	86
6.2.7 Análisis de Correspondencia Canónica (CCA).....	88
7. DISCUSION	91
7.1. Análisis de las características físicas y químicas	91
7.2. Composición Taxonómica	94
7.3. Variación temporal de las variables en el sistema de lagos Yahuaraca	95
8. CONCLUSIONES.....	105
9. RECOMENDACIONES.....	107
10. REFERENCIAS	108

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Representación esquemática de un cladóceros (<i>Daphnia</i>).	17
Figura 2. Esquema del surco cervical en cladóceros (<i>Moina</i>).	18
Figura 3. Esquema de las superficies del caparazón de cladóceros.	18
Figura 4. Esquema de algunos tipos de adaptaciones de los ángulos posteriores de los cladóceros.	19
Figura 5. Esquema de la duplicatura en un miembro de la familia Sididae.	19
Figura 6. Representación esquemática de una antena de <i>Moina minuta</i> .	20
Figura 7. Representación esquemática de posabdómen (Chydoridae).	21
Figura 8. Representación esquemática de las familias de cladóceros.	27
Figura 9. Representación esquemática de un copépodo.	29
Figura 10. Representación esquemática de dos órdenes de copépodos.	29
Figura 11. Representación de las partes cefálicas de un copépodo.	30
Figura 12. Representación esquemática de una anténula de Calanoida.	30
Figura 13. Representación esquemática de anténulas de Cyclopoida.	31
Figura 14. Morfología de una pata de copépodo. <i>Microcyclops anceps</i> (Cyclopoida).	31
Figura 15. Fórmula espinal de <i>Microcyclops anceps</i> (Cyclopoida).	32
Figura 16. Morfología del par de patas P5 de un copépodo Calanoida (macho)	33
Figura 17. Par de patas P5 de Calanoida hembra y macho.	33
Figura 18. Segmento genital y receptáculo seminal de Cyclopoida.	34
Figura 19. Ubicación de los ovisacos en dos órdenes de Copepoda. Calanoida y Cyclopoida, respectivamente.	35
Figura 20. Niveles de pluviosidad (mL) reportados para la ciudad de Leticia durante el periodo de muestreo.	56
Figura 21. Nivel hidrométrico diario en metros, del río Amazonas durante el periodo de muestreo.	56
Figura 22. Valores de Oxígeno (mg/L) y Temperatura (°C) promedio para los puntos de muestreo durante la fase primera fase de ascenso.	58
Figura 23. Cambios en los niveles hidrométricos relativos de los puntos de muestreo y su relación con los niveles de transparencia.	61
Figura 24. Conductividad ($\mu\text{Sm/cm}$) y nivel hidrométrico para cada uno de los puntos de muestreo.	63
Figura 25. Cambios en los niveles hidrométricos relativos de los puntos de muestreo y su relación con los niveles de pH.	65
Figura 26. Valores verticales de la Conductividad ($\mu\text{Sm/cm}$) y el pH para el canal de acceso.	67
Figura 27. Relación entre la abundancia (Ind/L) y la riqueza de especies.	74
Figura 28. Cambios en la densidad poblacional para los grupos tróficos. Cladóceros y Copépodos en cada punto de muestreo.	78
Figura 29. Relación entre la riqueza, equitatividad (J') y diversidad (H').	85

Figura 30. Bray Curtis entre las fases hidrométricas para los diferentes puntos de muestreo.	86
Figura 31. Afinidad faunística (Coeficiente de Jaccard) entre los periodos hidrométricos para los diferentes puntos de muestreo.	87
Figura 32. Índice de dispersión biótica de Koch (IBD) y cambios en los niveles hidrométricos del río Amazonas a través del tiempo.	88
Figura 33. Análisis de Correspondencia Canónico para las especies de Cladóceros ordenados según su relación con las variables físico-químicas.	89

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Características generales de los principales grupos del zooplancton de sistemas continentales.	23
Tabla 2. Listados de familias y géneros de cladóceros presentes en Colombia.	25
Tabla 3. Listado de especies de Calanoida encontradas en Colombia.	38
Tabla 4. Listado de especies de Cyclopoida encontradas en Colombia.	39
Tabla 5. Caracteres morfológicos importantes para la determinación de especies de Copépodos.	40
Tabla 6. Promedios y desviación estándar para las variables físico-químicas en los puntos de muestreo y en los periodos hidrológicos.	57
Tabla 7. Kruskal-Wallis y Mann-Whitney (U test) entre los periodos en los puntos de muestreo, para la Temperatura (°C) y Oxígeno (% saturación).	59
Tabla 8. Kruskal-Wallis y Mann-Whitney (U test) entre los periodos en los puntos de muestreo, para la Transparencia.	60
Tabla 9. Kruskal-Wallis y Mann-Whitney (U test) entre los periodos en los puntos de muestreo, para la Conductividad.	64
Tabla 10. Kruskal-Wallis y Mann-Whitney (U test) entre los periodos en los puntos de muestreo para el pH.	66
Tabla 11. Lista de cladóceros en el sistema de lagos Yahuaraca.	69
Tabla 12. Lista de copépodos en el sistema de lagos Yahuaraca.	70
Tabla 13. Abundancia, frecuencia e índice de constancia (IC) de todas las especies de cladóceros presentes en el sistema de lagos Yahuaraca.	71
Tabla 14. Abundancia, frecuencia e índice de constancia (IC) de todas las especies de copépodos presentes en el sistema de lagos Yahuaraca.	72
Tabla 15. Kruskal-Wallis y Mann-Whitney (U test) entre los periodos para la Abundancia y la Riqueza de los Cladóceros y Copépodos.	73
Tabla 16. Kruskal-Wallis y Mann-Whitney (U test) entre los periodos para los tipos de alimentación presentes en los microcrustáceos.	77
Tabla 17. Modelos de distribución de abundancia de especies que caracterizan cada uno de los puntos de muestreo del sistema de lagos Yahuaraca a lo largo del tiempo.	79
Tabla 18. ANOVA entre los periodos y los puntos de muestreo, junto con su interacción para la diversidad de Shannon y la riqueza de especies.	82
Tabla 19. Kruskal-Wallis para la diversidad de Shannon para cada periodo hidrológico y Mann-Whitney (U test) entre los puntos para cada periodo.	82
Tabla 20. Kruskal-Wallis para la riqueza de especies para cada periodo hidrológico y Mann-Whitney (U test) entre los puntos para cada periodo.	83
Tabla 21. ANOVA entre los periodos y los puntos de muestreo, junto con su interacción para la equitatividad.	83
Tabla 22. Análisis de MDS entre los periodos hidrológicos para la equitatividad.	84

LISTA DE FOTOGRAFÍAS

	Pág.
Foto 1. Fotografía aérea del sistema de lagos Yahuaraca, Quebrada Yahuaraca y río Amazonas.	47
Foto 2. Fotografía aérea sistema de lagos Yahuaraca, puntos de muestreo y río Amazonas	48

RESUMEN

El sistema de lagos de Yahuaraca esta localizado en la parte alta de la cuenca Amazónica (4°08' LS 69°59' LW). Este sistema, está conectado con la quebrada Yahuaraca, y también con el río Amazonas a través de un canal de acceso. Con el propósito de analizar los cambios temporales y espaciales en la diversidad alfa y beta de micro-crustáceos planctónicos en respuesta al pulso de inundación del río Amazonas, se tomaron muestras cualitativas y cuantitativas de cladóceros y copépodos del sistema de lagos cada seis días, por un periodo de dos meses, así como datos físico-químicos de las aguas, estableciendo puntos en el gradiente quebrada-lagos-río. Haciendo uso de los niveles hidrométricos del río, se determinó la existencia de tres fases hidrológicas durante el periodo de estudio: 1. Primera fase de ascenso; 2. Fase de descenso; 3. Segunda fase de ascenso

Fueron reportados para el sistema 40 especies de cladóceros, pertenecientes a 7 familias y 5 especies de copépodos, pertenecientes a 2 familias. Se destacan por su riqueza Chydoridae (16 especies), Daphnidae (9 especies) y Sididae (7 especies). El género más diverso es *Chydorus* (11 %), seguido de *Diaphanosoma* (9%).

Los análisis estadísticos permitieron establecer diferencias significativas en la riqueza y la diversidad entre los puntos de muestreo, así como en conductividad, pH y transparencia. La abundancia total de los cladóceros se relacionó inversa y significativamente con la conductividad, siendo esta variable la que identifica la entrada del río al sistema de lagos. La riqueza aumentó al inicio de las fases de ascenso y descenso como resultado del transporte de organismos por efecto de la corriente de unos lagos a otros y también desde la quebrada, la densidad mostró patrones diferentes de acuerdo a la localización en el gradiente ambiental.

INTRODUCCIÓN

Las comunidades planctónicas de sistemas acuáticos continentales, corresponden a organismos con periodos de vida cortos y muchos de ellos son fácilmente manipulables en laboratorio. Esto ha motivado 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, las altas tasas de crecimiento del zooplancton de agua dulce, permiten a estos animales responder rápidamente a ambientes cambiantes, lo que sumado a su capacidad para producir abundantes huevos de resistencia, les asegura viabilidad durante décadas (Esteves, 1988; Wetzel, 1981; Hairston, 1996).

La amazonía tiene un extenso terreno distribuido principalmente entre Brasil, Bolivia, Colombia, Perú y Venezuela. De todo esto, un 35% aproximadamente corresponde al territorio colombiano. Esta zona tiene una gran cantidad de ecosistemas acuáticos que dan albergue a muchas poblaciones planctónicas, y además, la gran variedad de suelos, bosques y tipos de aguas, interactúan para que halla una alta biodiversidad (Junk, 1997; Andrade, 2002; Rodríguez, 2003).

En lo que se refiere a comunidades fitoplanctónicas, Duque (1993,1994,1995), Bahamón (1994), Duque y Donato (1993, 1994), Duque *et al.* (1997) y Núñez-Avellaneda y Duque (2001) han enfocado sus trabajos a aspectos taxonómicos y algunos cambios en su estructura con relación a dinámica fluvial y aspectos fisicoquímicos de las aguas. En particular Duque *et al.* (1997) y Núñez-Avellaneda y Duque (2001) han profundizado en la tipificación de aguas Amazónicas, con base en criterios físicos y químicos.

Con respecto a las comunidades zooplanctónicas los estudios son aún más escasos; solo se cuenta con los trabajos de Vargas (1996) en lagos de várzea en el Igará-Paraná (Putumayo), Duque *et al.* (1997) en puntos aislados de los ríos Putumayo, Amazonas, y Caquetá, donde

incluyen muy superficialmente algunas comunidades de microcrustáceos, principalmente. Duque y Patiño (2000) realiza una investigación en la laguna La Paya del Parque Nacional Natural del mismo nombre; investigación con diferentes componentes tales como: la recopilación de información acerca de investigaciones en la laguna, el componente limnológico, el componente biológico (microalgas, zooplancton, macrófitas, bosque inundado, peces, aves) y el componente social, este último realizado con la comunidad que habita en la zona. Andrade (2001) en un plano de inundación del río Amazonas analiza algunos aspectos poblacionales y el papel trófico de los rotíferos. Rodríguez (2003) estudia la influencia del pulso de inundación sobre la comunidad de rotíferos en el gradiente río – quebrada Yahuaraca y finalmente Pinilla (2004) realiza un completo estudio en la limnológico y de la ecología de la comunidad fitoplanctónica en un lago amazónico de aguas claras (Lago Boa, cuenca media de río Caquetá).

El presente estudio propone analizar cambios en la diversidad alfa y beta de la comunidad de microcrustáceos planctónicos, en las dimensiones longitudinal, lateral y temporal del lago Yahuaraca, ubicado al margen izquierdo del río Amazonas, en su llanura aluvial y plano de inundación, junto a la ciudad de Leticia. Este se considera un muestreo intensivo de la comunidad durante el periodo comprendido entre la fase de aguas bajas y el desborde debido a la inundación por el río (dimensión temporal).

El estudio pretende analizar puntos de muestreo en un gradiente desde el canal de acceso del río Amazonas hacia el lago, hasta el lado opuesto, donde ingresa la quebrada Yahuaraca (dimensión lateral del río y longitudinal del lago) y considerar además zonas litorales y limnéticas dentro de dicho gradiente (dimensión lateral del lago).

Este trabajo se articula a una serie de estudios, apoyados por la Universidad Nacional de Colombia y en los que se involucra ahora la Universidad del Cauca, los cuales analizan los patrones de cambio en las comunidades hidrobiológicas asociadas al lago y la interacción de las comunidades humanas con el ecosistema, buscando obtener, en conjunto, bases para estructurar una estrategia de manejo y conservación de los recursos.

1. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

En la Amazonía Colombiana hay lagos que son alimentados por quebradas que nacen en estas zonas y que generalmente presentan aguas denominadas negras, de origen amazónico. En el caso del sistema de lagos Yahuaraca, una quebrada del mismo nombre hace su aporte al lago por el costado nor-occidental. Por el costado nororiental, el lago está alimentado a través de canales o de manera directa por el río Amazonas (dimensión lateral del río). Durante la entrada del río al lago (dimensión temporal) existen periodos de ascenso y desborde de aguas. Luego el nivel de río desciende y se dan los periodos de descenso y aguas bajas; dentro de su dimensión temporal.

Por la acción de todos estos factores y por las características de las aguas del sistema de lagos Yahuaraca y del río Amazonas, es claro que las condiciones físicas y químicas del agua cambian en las zonas limnéticas y litorales del lago por el periodo de la inundación y su descenso.

De acuerdo a lo anterior, se pretende resolver las siguientes preguntas:

¿De que forma cambia la diversidad alfa y beta de la comunidad de microcrustáceos planctónicos (cladóceros y copépodos), en el sistema de lagos Yahuaraca, considerando sus ejes longitudinal y lateral y entre una fase y otra de la inundación (temporal)?

¿Qué relación existe entre la diversidad y abundancia de los microcrustáceos planctónicos (cladóceros y copépodos) y sus roles tróficos, con los cambios en las características físico-químicas del agua a través del tiempo de estudio en el sistema?

2. JUSTIFICACIÓN

Uno de los aspectos de mayor interés en ecología ha sido, y sigue siendo, el estudio de los factores bióticos y abióticos que regulan la dinámica y estructura de las comunidades naturales. Conocer las interacciones entre estos factores y cuantificar su importancia relativa representa uno de los principales problemas con los que se enfrenta la ecología.

La composición específica del zooplancton puede ser un excelente criterio para caracterizar el estado trófico de los sistemas acuáticos y para deducir aspectos de la estructura de las comunidades acuáticas. Las diferencias en el estado trófico se manifiestan por ejemplo en cambios en la abundancia y diversidad en la comunidad zooplanctónica y en las relaciones zooplancton-fitoplancton.

El presente estudio pretende obtener información acerca de la composición, abundancia y dinámica de la comunidad de microcrustáceos planctónicos, de la misma manera analizar su papel trófico en el sistema de lagos Yahuaraca, plano de inundación del río Amazonas. La cercanía con la ciudad de Leticia permite analizar los patrones de cambio en las comunidades hidrobiológicas asociadas al lago y la interacción de las comunidades humanas con el ecosistema, buscando obtener bases para estructurar una estrategia de manejo y conservación de los recursos.

3. OBJETIVO

3.1. OBJETIVO GENERAL

Analizar los cambios en la diversidad (Alfa y Beta) en la comunidad de microcrustáceos planctónicos, en el sistema de lagos Yahuaraca, plano de inundación de la cuenca del río Amazonas, en las dimensiones longitudinal, lateral y temporal.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar la composición taxonómica de los microcrustáceos planctónicos (copépodos y cladóceros) en el sistema de lagos Yahuaraca.

Estimar la abundancia y diversidad de la comunidad de microcrustáceos planctónicos en zonas limnéticas y litorales (eje lateral), a lo largo de un ciclo de inundación y descenso del río Amazonas sobre el eje longitudinal del sistema de lagos de Yahuaraca.

Establecer relaciones entre la composición, abundancia de los microcrustáceos planctónicos y la abundancia relativa de sus roles tróficos con las características físicas y químicas del agua a través del tiempo de estudio.

4. MARCO TEÓRICO

4.1. COMUNIDADES ZOOPLANCTÓNICAS

Las comunidades zooplanctónicas dulceacuícolas están constituidas básicamente por rotíferos y microcrustáceos, que incluyen cladóceros, copépodos y en ocasiones ostrácodos y conostráceos. Ocasionalmente, se hallan también larvas de insectos (Díptera: Chaoboridae) y algunos autores incluyen también a gástricos, nemátodos e inclusive protozoarios (Esteves, 1988). Dentro de estas comunidades, los rotíferos juegan un papel fundamental en las cadenas tróficas, siendo un eslabón entre el fitoplancton y los consumidores secundarios (por ejemplo insectos y alevinos), pero su importancia se acrecienta porque pueden transferir rápidamente materia y energía desde bacterias y partículas detríticas de pequeño tamaño, que son recursos no utilizables por algunos organismos planctónicos (Nogrady *et al.*, 1993). Con respecto a los microcrustáceos planctónicos, estos se dividen en branquiópodos y copépodos. De los distintos órdenes de branquiópodos, los más conocidos y estudiados son los anomópodos y ctenópodos, denominados tradicionalmente como cladóceros. 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)

Inicialmente, en el estudio del plancton predominaron aproximaciones autoecológicas interesadas por 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 la diferente tolerancia ecológica a varios factores ambientales abióticos, tales como la intensidad de la luz y la densidad del agua o la viscosidad (Hutchinson, 1967). 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.

4.2. CLADÓCEROS

4.2.1 Morfología

Son conocidos generalmente como pulgas de agua y son muy comunes en lagos y embalses (**Figura 1**). 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, 1988).

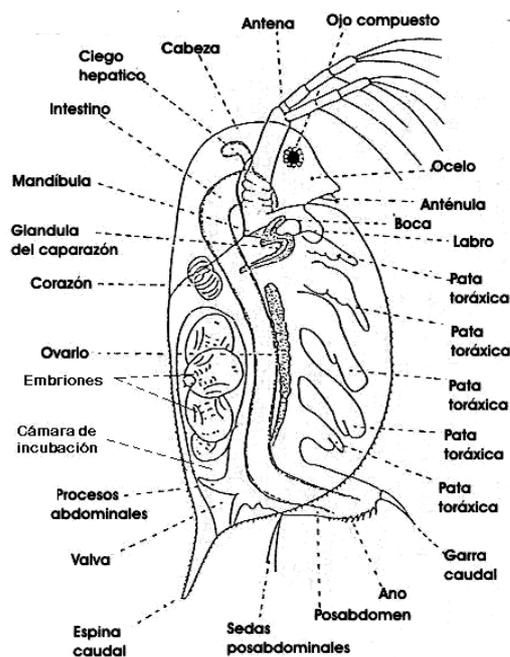


Figura 1. Representación esquemática de un cladóceros (*Daphnia*). Modificado de Paggi (1995).

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 (Elmoor-loureiro, 1997; Wetzel, 1981) (**Figura 2**). Esta valva y proyecciones cefálicas son importantes en mecanismos de defensa ante los predadores, flotabilidad y resistencia a condiciones ambientales desfavorables (Wetzel, 1981).

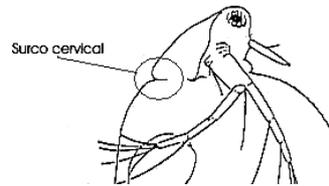


Figura 2. Esquema del Surco cervical en Cladóceros (*Moina*). Modificado de Paggi (1995).

La superficie del caparazón puede ser lisa o marcada por puntos, retículos y/o líneas. En las márgenes ventral y posterior son comunes espinas y cerdas marginales y/o submarginales (Elmoor-loureiro, 1997) (**Figura 3**).

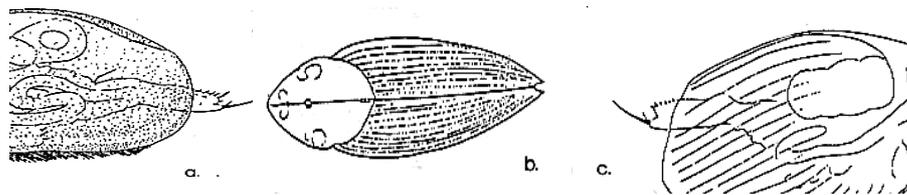


Figura 3. Esquema de las superficies del caparazón de cladóceros. a) Puntos, b) retículos, c) Líneas. Modificado de Paggi (1995).

En los miembros de la familia Chydoridae, la cabeza está recubierta por un escudo. Un caparazón más fuerte y la existencia de un escudo cefálico son, claramente, adaptaciones al modo de vida bentónico (Fryer, 1968).

Los ángulos posteriores (posterior-ventral y posterior-dorsal) pueden ser bien marcados o redondos, pueden tener espinas, dientes o proyecciones (**Figura 4**). En la familia Sididae, la margen ventral del caparazón puede estar doblada por dentro (duplicatura). Junto al margen posterior, próximo al ángulo dorsal, se pueden encontrar ganchos valvares, en número 1 o 2 de cada lado (Elmoor-loureiro, 1997) (**Figura 5**).

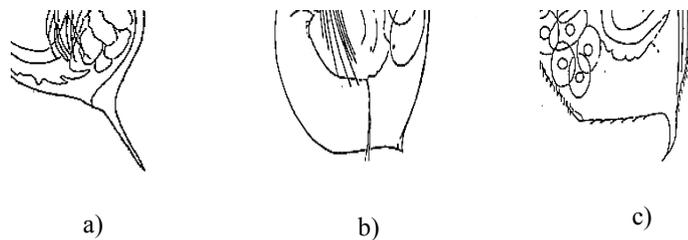


Figura 4. Esquema de algunos tipos de adaptaciones de los ángulos posteriores de los cladóceros. a) Espina, b) proyección, c) Espina y dientes. Tomado de Paggi (1995).

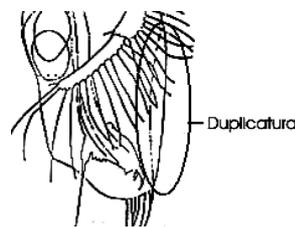


Figura 5. Esquema de la duplicatura en un miembro de la familia Sididae (*Sarsilatona*). Modificado de Paggi (1995).

Los cladóceros presentan con frecuencia dos órganos sensitivos a la luz en la cabeza, un órgano grande (ojo) y uno pequeño (ocelo). El ojo es usualmente presente; el ocelo es más variable, algunas veces ausente (Edmonson, 1959).

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, 1988). 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, 1988). Las anténulas están insertadas en la parte ventral de la cabeza, siendo en

general pequeñas, con muchas cerdas olfativas y en algunos casos con pelos sensoriales laterales (Elmoor-loureiro, 1997). Cada antena presenta un segmento basal robusto llamado basipodo y dos ramas segmentadas: una rama dorsal o exopodito y una rama ventral o endopodito (Elmoor-loureiro, 1997) (**Figura 6**).

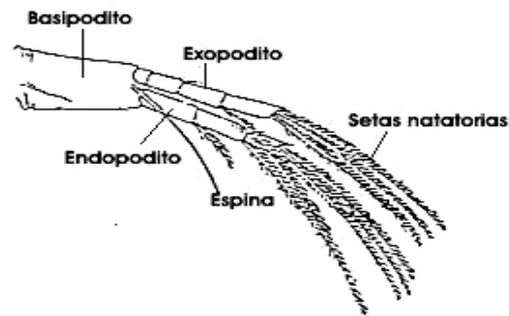


Figura 6. Representación esquemática de una antena de *Moina minuta*. Modificado de Paggi (1995).

En las ramas se encuentran setas plumosas y espinas, cuyo número y disposición son significativas en la caracterización de especies. Para indicar setas o espinas de las antenas se usan formulas. Tomando como ejemplo *Moina minuta*, la fórmula setal es 0-0-1-3/1-1-3; el numerador indica el número de setas en los cuatro segmentos del exopodito, partiendo del primer segmento; el denominador indica las setas del endopodito. Para las espinas se utiliza la misma fórmula (Elmoor-loureiro, 1997; Esteves, 1988).

En frente de las anténulas existe frecuentemente, una especie de pico, llamado rostro, de importancia taxonómica.

Las partes bucales están situadas próximas a la unión de la cabeza con el cuerpo. Partiendo desde la extremidad anterior, se encuentran las siguientes partes bucales: un labro, un par de mandíbulas fuertes y dentadas y un par de pequeñas máxilas (Edmonson, 1959).

El cuerpo se extiende libremente dentro de la valva o caparazón. Dorsalmente entre el cuerpo y el caparazón, se forma una cámara, que es utilizada para el desarrollo de los huevos. Tal cavidad es conocida como la cámara de incubación, siendo tapada

posteriormente por los procesos abdominales, que van en número desde uno a cuatro. Los procesos abdominales pueden ser rudimentarios, normales o ausentes (Wetzel, 1981; Esteves, 1988) (**Figura 1**).

El tracto digestivo es poco especializado, formado por un tubo que corre a través del cuerpo. En la región de la cabeza, el estrecho esófago se abre en estómago, distinto del intestino tubular. El intestino se evidencia cuando está con alimento. En la parte final hay un ano poco especializado (Elmoor-loureiro, 1997).

Como última pieza abdominal, los cladóceros presentan un posabdomen móvil y frecuentemente doblado para el frente, cuya función principal parece ser la de limpiar las patas, y ayudar en la locomoción en algunos cladóceros bentónicos (Elmoor-loureiro, 1997). En la parte terminal del posabdomen existen un par de garras terminales, además de otras adaptaciones (**Figura 7**).

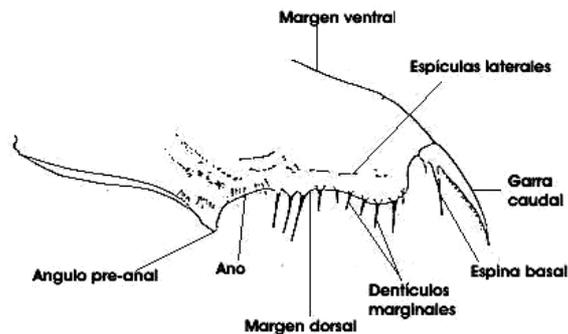


Figura 7. Representación esquemática de posabdomen (Chydoridae). Modificado de Paggi (1995).

El intercambio gaseoso se realiza generalmente por toda la superficie del cuerpo, pero ocurre de modo especial en la superficie interna del caparazón, en las patas (Ruppert y Barnes, 1995).

En la extremidad anterior del caparazón existe una glándula irregular, de difícil percepción. Se trata de la glándula del caparazón bajo las máxilas, que tiene la función de excreción y osmorregulación (Ruppert y Barnes, 1995).

El sistema nervioso está formado por un cerebro localizado dorsalmente en el esófago, un cordón nervioso ventral, nervios y pocos ganglios (Brusca y Brusca, 2003)

4.2.2 Alimentación

Los cladóceros son organismos altamente filtradores por lo tanto su alimentación básica se constituye de fitoplancton y detritus (**Tabla 1**), solo muy pocas especies son depredadoras (Elmoor-loureiro, 1997; Esteves, 1988).

La tasa de filtración de agua y su consecuente ingestión depende de varios factores (Esteves, 1988) entre ellos:

- Tamaño de animal: cuanto mas grande sea un individuo de una especie, mayor será la tasa de filtración.
- Tamaño de la partícula: la tasa de filtración se reduce con el aumento del tamaño de las partículas.
- Calidad del alimento: los alimentos con mayor valor nutricional son mejor aprovechados, por ejemplo, las algas vivas son más aprovechadas que el detritus.
- 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.

4.2.3 Reproducción

La reproducción de los cladóceros puede ser sexuada y partenogenética (**Tabla 1**). No es raro que una misma especie presente diferenciación en el ciclo reproductivo en función de las condiciones ambientales (Esteves, 1988; Wetzel, 1981).

En épocas favorables los cladóceros se reproducen por partenogénesis originando sólo hembras que incrementan de forma rápida la población (Esteves, 1988). Los huevos son colocados en una cavidad dorsal llamada cámara incubadora y dan origen a individuos

jóvenes, sin estados larvales (vivíparos). Durante el crecimiento y ciclo de vida, sufren procesos de muda de su exoesqueleto (2-8 en jóvenes y hasta 20 en adultos) influenciados por la temperatura (Margalef, 1983; Edmonson, 1959). Su ciclo de vida puede variar de 1 a 2 semanas (Margalef, 1983).

El surgimiento de machos puede ocurrir después de varias generaciones partenogénicas. Varios factores como alteración de la temperatura y el nivel del agua, falta de alimento o la ocurrencia de sobrepoblaciones han sido factores determinantes en el desencadenamiento de procesos de inhibición de la partenogénesis y como consecuencia la formación de machos (Esteves, 1988; Margalef, 1983).

Tabla 1. Características generales de los principales grupos del zooplancton de sistemas continentales (Tomado de Pourriot y Meybeck, 1995)

	Rotíferos	Cladóceros	Copépodos
Talla (mm)	0.1	0.3 – 3	0.5 – 5
Reproducción	Partenogénesis (Anfigonia)	Partenogénesis (Anfigonia)	Anfigonia
Desarrollo	Directo	Directo	Indirecto
Formas de resistencia	Huevos durables Anabiosis	Huevos durables efípios	Huevos durables diapausa
Generación (días)	1.25 – 7	5.5 – 24	7 – 32
Estrategias evolutivas	R	Transición R – K	K
Métodos de alimentación	Sedimentadores Raptoriales	Filtradores	Macrófagos Raptoriales
Alimento (um)	1 – 20	1 – 50	5 – 100
Tipo de alimento	Algas Detritos Bacterias	Algas Bacterias	Algas Rotíferos Ciliados
Tasa de filtración	Muy baja	Alta	Baja
Depredación por Invertebrados	Alta	Moderada	Moderada (ad) Alta (juv)
Depredación por Vertebrados	Muy baja	Alta	Moderada

4.2.4 Aspectos Ecológicos

Un aspecto muy importante en la ecología de los cladóceros es la distribución y migración vertical en la columna de agua y que la mayoría de estos organismos realiza diariamente. Los factores que inducen a los cladóceros a realizar migraciones verticales son varios, pudiendo ser tanto bióticos como abióticos. En general no ocurre debido a un solo factor, pero si a la interacción de un conjunto de factores. Los factores mas frecuentes son: la luz, temperatura, gases disueltos, alimento, transporte de agua, vientos y fuga a la predación (Esteves, 1988). Así la migración vertical de los cladóceros es un fenómeno muy complejo, pues el comportamiento migratorio varía no solo de especie a especie, sino dentro de la misma especie de acuerdo con la fase de desarrollo y sexo del organismo (Esteves, 1988).

El desarrollo de las poblaciones de cladóceros está fuertemente influenciado por algunos factores como la temperatura y el régimen de precipitaciones, que en las regiones tropicales se ven periodos bien delimitados. De esta manera en los periodos de lluvias ocurren importantes alteraciones y cambios en los cuerpos de agua, que afectan la turbidez, concentración de gases, disponibilidad y diversidad de alimento, que afectan directamente a la comunidad zooplanctónica (Esteves, 1988).

De acuerdo con Wetzel (1981), el aumento de la temperatura del agua tiene un efecto inmediato sobre la densidad de las poblaciones, pues cuando la temperatura comienza a elevarse, ocurre un crecimiento en las poblaciones de cladóceros; y cuando la temperatura desciende, las densidades disminuyen (Bohrer *et al.*, 1988).

La disponibilidad de alimento, que se puede ver influenciada por el periodo de lluvias, también actúa como controlador importante de las poblaciones de cladóceros (Wetzel, 1981). Así, el desarrollo de poblaciones fitoplanctónicas contribuye para el aumento de la población de cladóceros (Bohrer *et al.*, 1988).

4.2.5 Clasificación y Caracteres Taxonómicos

La sistemática de los cladóceros se encuentra en plena revisión y en los últimos años se ha presentado varios cambios, causados por estudios mas cuidadosos en su morfología y ecología. A continuación se presentan las diferentes clasificaciones según varios autores:

Brusca y Brusca (2002)

Phylum	Arthropoda
Subphylum	Crustacea
Clase	Branchiopoda
Subclase	Cladocera

Elmoor-loureiro (1997) ; Gaviria y Aranguren (2003).

Phylum	Arthropoda
Subphylum	Crustacea
Clase	Branchiopoda
Orden	Ctenopoda (Familias Holopedidae y Sididae)
Orden	Anomopoda (Familias Bosminidae, Moinidae, Daphnidae, Iliocryptidae, Macrothricidae y Chydoridae)

Para la región neotropical han sido registrados ocho familias de Cladóceros, todas ellas registradas para Colombia (Gaviria y Aranguren, 2003) (**Tabla 2**).

Tabla 2. Listados de familias y géneros de cladóceros presentes en Colombia. Tomado de Gaviria y Aranguren (2003).

Familia	Género
Orden Anomopoda	
Bosminidae	<i>Bosmina, Bosminopsis</i>
Daphnidae	<i>Daphnia, Ceriodaphnia, Simocephalus, Scapholeberis.</i>
Moinidae	<i>Moina, Moinodaphnia</i>
Iliocryptidae	<i>Iliocryptus</i>
Macrothricidae	<i>Acantholeberis, Grimaldina, Macrothrix, Streblocerus.</i>
Chydoridae	<i>Alona, Acroperus, Biapertura, Camptocercus, Euryalona, Kurzia, Leydigia, Leydigiopsis, Notoalona, Oxyurella, Alonella, Chydorus, Dunhevedia, Ephemeroporus, Picripleuroxus, Eurycercus.</i>
Orden Ctenopoda	
Holopedidae	<i>Holopedium</i>
Sididae	<i>Diaphanosoma, Latonopsis, Pseudosida, Sida.</i>

Holopedidae: Animal incluido dentro de una envoltura gelatinosa y transparente. La cabeza y el cuerpo no están separados por un surco cervical. Margen dorsal del caparazón muy convexo. Ojo y ocelo pequeños. Anténula pequeña, fija y sin flagelo. Antena de la hembra con una sola rama, cilíndrica, larga, bisegmentada y con apenas tres setas terminales. Antena del macho con dos ramas. Posabdomen grande y curvado, con espinas anales grandes y grupo de espículas finas. Setas abdominales largas y localizadas en una proyección cónica. Garras terminales grandes, curvadas y denticuladas. Intestino simple. Un único género descrito (**Figura 8 a.**) (Elmoor-loureiro, 1997, Edmonson, 1959).

Sididae: Cabeza grande, separada del cuerpo por un surco cervical (**Figura 2**). Ojo compuesto grande con numerosos lentes; ocelo puede estar presente o ausente. Anténula grande, móvil, con flagelo y nueve setas. Antena birramada, con ramas aplanadas y con numerosas setas; rama dorsal con setas laterales. Intestino simple (**Figura 8 b.**) (Elmoor-loureiro, 1997; Edmonson, 1959).

Bosminidae: Cuerpo frecuentemente ovalado o redondo. La valva cubriendo todo el cuerpo y el posabdomen: Ocelo ausente. Las anténulas de la hembra son inmóviles y fijas a la cabeza. No tienen procesos abdominales y el intestino es simple. Animales pequeños, no exceden 0.5 mm. (**Figura 8 c.**) (Esteves, 1988; Elmoor-loureiro, 1997).

Moinidae: Cabeza prominente con anténulas largas, semejante a un tabaco, atadas a la margen ventral de la cabeza. Posabdomen con proyección pos-anal. Garra terminal lisa o con un pecten proximal (**Figura 8 d.**) (Paggi, 1995; Elmoor-loureiro, 1997).

Daphnidae: Anténulas pequeñas, presentando nueve setas olfativas en las hembras. Antenas con setas 0-0-1-3/1-1-3. Ojo grande y ocelo puede estar presente o ausente. Posabdomen más o menos comprimidos, siempre con espinas anales. Garra sin espinas basales siendo siempre denticuladas, algunas veces con pecten. Tienen cinco pares de patas. Macho generalmente con un gancho en el primer par de patas para facilitar la copula (**Figura 8 e.**) (Elmoor-loureiro, 1997).

Iliocryptidae: Cabeza pequeña y triangular. Ocelo presente. Anténula con dos segmentos. Antena con setas 0-0-0-3/1-1-3. Intestino simple. Posabdomen largo, con margen dorsal convexa: ano se abre en la porción distal o mediana del lado dorsal del posabdomen. Garras terminales largas, con dos finas espinas basales. Setas natatorias con segmentos distales largos. Seis pares de patas (**Figura 8 f.**) (Elmoor-loureiro, 1997).

Macrothricidae: Ojo y ocelo presentes. Anténulas con un segmento, grandes y móviles, generalmente atadas en la parte anterior-ventral de la cabeza. Antenas con endopodito con tres segmentos y exopodito con cuatro segmentos. Presenta cinco pares de patas torácicas. Posabdomen de formas variadas: partes distal sin espinas laterales largas: Intestino puede ser simple o enrollado (**Figura 8 g.**) (Elmoor-loureiro, 1997).

Chydoridae: Valva cubriendo el posabdomen. Cabeza cubierta por el escudo cefálico, que puede ser redondo o formar un rostro puntiagudo. Antenas cortas, con ramas trisegmentadas: endopodito con tres setas y exopodito con tres a cinco setas. Anténulas móviles y no segmentadas. Ocelo presente. Posabdomen con garras terminales y en la hembra, dentículos anales. Están presentes cinco o seis pares de patas (**Figura 8 h.**). Se reconocen cuatro subfamilias: Eurycercinae, Sayciinae, Chydorinae, Aloninae (Edmonson, 1959).

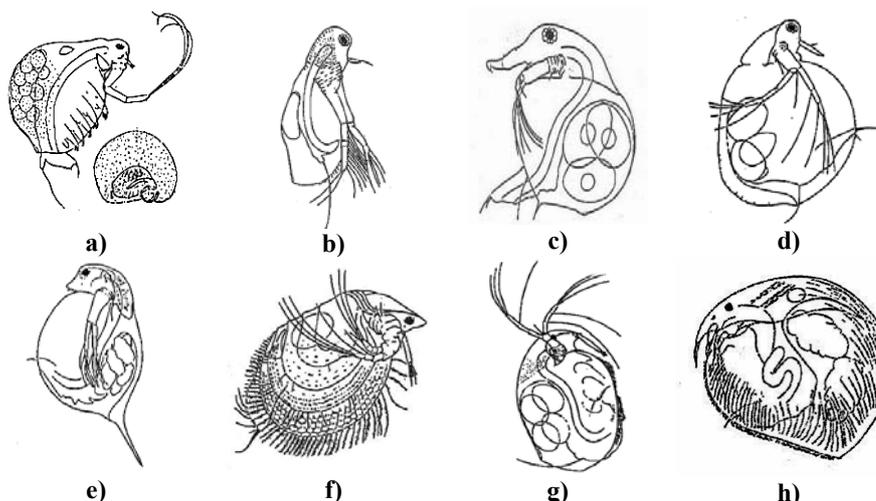


Figura 8. Representación esquemática de familias de cladóceros. a) Holopedidae, b) Sididae, c) Bosminidae, d) Moinidae, e) Daphnidae, f) Iliocryptidae, g) Macrothricidae, h) Chydoridae. Tomado de Paggi (1995).

4.3. 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. 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).

También hay muchas especies dulceacuícolas, muy comunes en lagos, embalses y tierras húmedas. Algunas especies también son parásitas de animales tanto marinos como dulceacuícolas, especialmente peces (Esteves, 1988; Ruppert y Barnes, 1995). En estos ambientes se pueden encontrar principalmente dos ordenes de copépodos planctónicos: Calanoida y Cyclopoida, aunque el segundo tiene también muchos representantes asociados a la zona litoral entre la vegetación acuática.

4.3.1 Morfología

El cuerpo de un copépodo de vida libre suele estar adelgazado de adelante hacia atrás y es algo cilíndrico (**Figura 9**). El tronco está compuesto de un tórax portador de cinco pares de apéndices y un abdomen sin apéndices; presenta una segmentación evidente. Los cinco primeros segmentos se encuentran fusionados con uno o dos del tórax, formando el cefalotórax. Siguen cuatro o cinco segmentos torácicos y a continuación el abdomen conformado por máximo cinco segmentos que pueden estar fusionados. A la parte anterior se le conoce como metasoma y a la parte posterior se le conoce como urosoma (Gaviria 1999).

En la zona cefálica presentan ojo naupliar, pero no hay ojos compuestos (Ruppert y Barnes 1995; Gaviria 1999). Tienen dos pares de antenas, las primeras antenas se denominan anténulas, son más largas que el segundo par y se observan extendidas, siendo usualmente cortas en los cyclopoideos y más largas que el cefalotórax en los calanoideos. En los machos de Calanoida la anténula derecha es geniculada (acodada), para Cyclopoida, ambas

anténulas son geniculadas (**Figura 10, 11, 12**); las anténulas geniculadas tienen la función de asegurar a la hembra durante al cópula (Gaviria 1999).

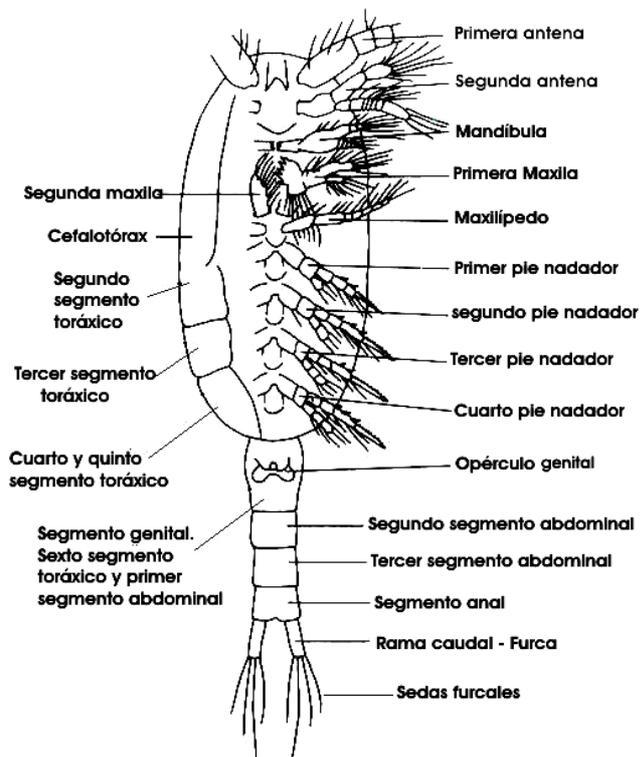


Figura 9. Representación esquemática de un copépodo. Tomado de Ruppert y Barnes (1995).

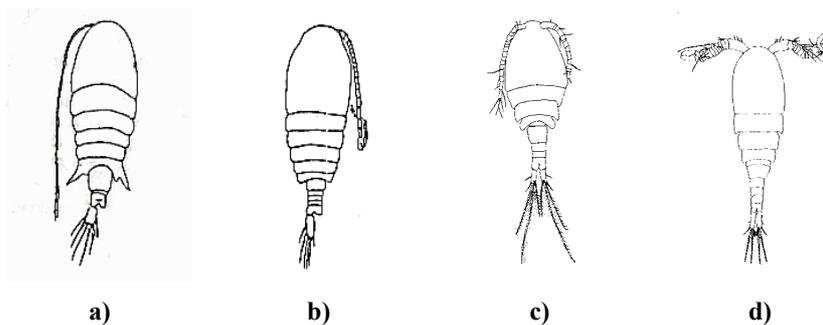


Figura 10. Representación esquemática de dos órdenes de copépodos. Calanoida, a) hembra; b) macho. Cyclopoida, a) hembra; b) macho. Modificado de Gaviria (1999) y Sendacz y Kubo (1982).

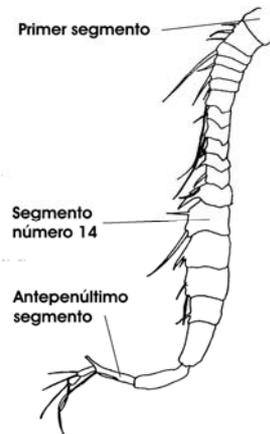


Figura 11. Representación esquemática de una antena de Calanoida. Modificado de Sendacz y Kubo (1982).

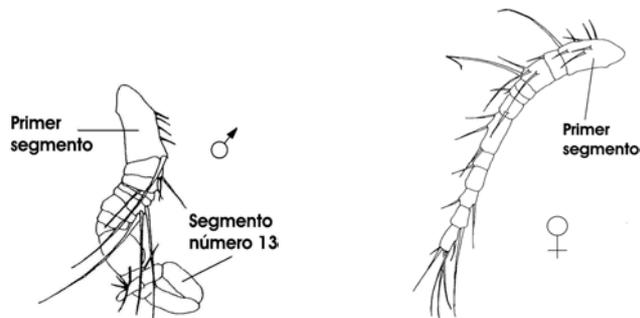


Figura 12. Representación esquemática de antenas de Cyclopoida. Macho y hembra. Modificado Sendacz y Kubo (1982).

En la cabeza, además de las antenas, se hallan un par de antenas, un par de mandíbulas, dos pares de máxilas (uno de ellas llamada maxilulas) y un par de maxilípedos. El primero de los seis segmentos torácicos está fusionado con la cabeza y a veces también con el segundo. El primer par de apéndices torácicos, adaptado para la alimentación, se encuentra modificado en forma de maxilípedos (**Figura 13**) (Ruppert y Barnes, 1995; Reid, 1985).

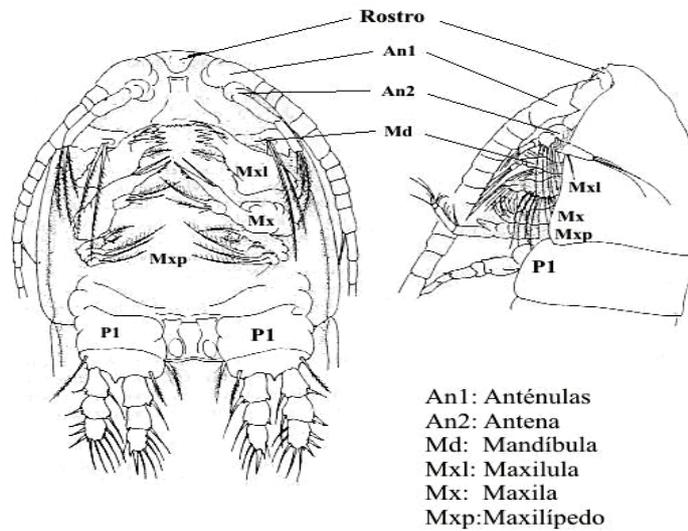


Figura 13. Disposición de las partes cefálicas de un copépodo. Modificado de Einsle (1993).

En cada uno de los segmentos del tórax, menos el primero, hay un par de patas natatorias. El abdomen es generalmente corto y más angosto que el cefalotórax (Gaviria, 1999). Todas las patas son birrámeas, con una parte basal biarticulada (*basipodito*), que presenta una rama externa (*exopodito*) y una rama interna (*endopodito*) (Reid, 1985) (**Figura 14**).

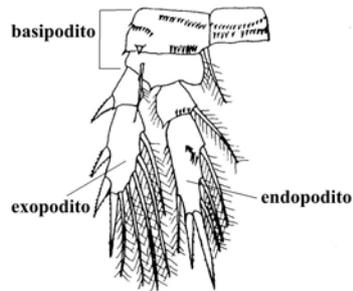


Figura 14. Morfología de una pata de Copépodo. *Microcyplos anceps* (Cyclopoida). Modificado de Sendacz y Kubo (1982).

Las ramas de las patas son bi o tri-articulados y muy raramente uni-articulados. Cada articulación presenta un cierto número de espinas y cerdas, en este caso se utiliza una fórmula de espinas con el número de espinas externas y terminales presentes en la última articulación del exopodito de la primera hasta la cuarta pata natatoria, esta fórmula es

importante para la determinación de especies de Cyclopoida (Reid, 1985) Así, por ejemplo la fórmula de espinas de la **Figura 15** es 3.4.4.3.

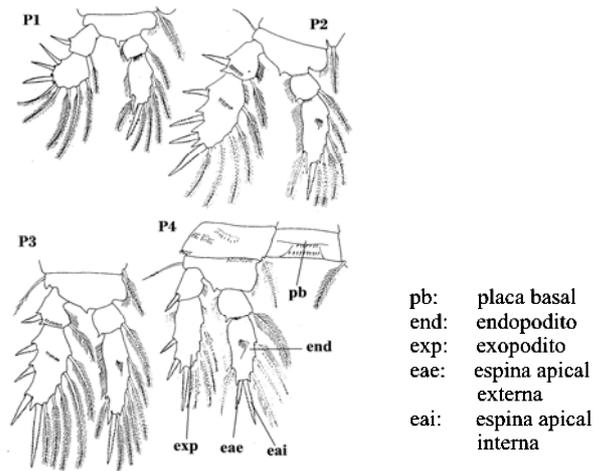


Figura 15. Fórmula espinal de *Microcyclops anceps* (Cyclopoida), no reportado para Colombia. Modificado de Reid. (1985).

El quinto par de patas, se localiza en el último segmento de cefalotórax (**Figura 16**) (Ruppert y Barnes, 1995).

Los exopoditos de la P5 tienen diferencias entre machos y hembras de Calanoida. En las hembras es igual la cantidad de exopoditos y en los machos es diferente la cantidad. (**Figura 17**) (Gaviria, 1999).

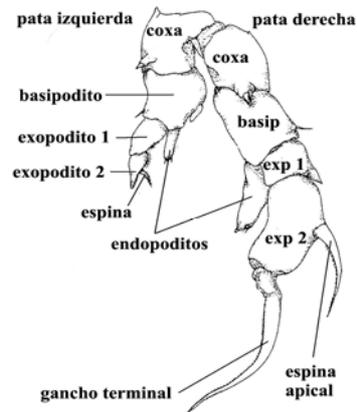


Figura 16. Morfología del par de patas P5 de un copépodo, Calanoida, Diaptomidae (macho). Modificado de Einsle (1993).

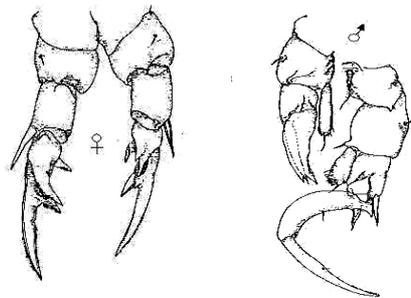


Figura 17. Par de patas P5 de Calanoida hembra y macho. *Calanipeda aquaedulcis*. Modificado de Einsle (1993).

La P5 en Cyclopoida está generalmente escondida por las patas natatorias. Esta pata consta de dos o tres articulaciones, que se tornan difíciles de contar debido a una fusión ocasional del segmento más próximo a la base con cuerpo. Si ocurre una fusión, ésta puede ser reconocida por la presencia de una cerda o espina lateral o inserción aparente de un artículo distal de la pata (**Figura 18**) (Reid, 1985).

La forma y el tamaño del segmento genital, así como el opérculo genital o receptáculo seminal, es importante taxonómicamente en los Cyclopoida (**Figura 18**) (Reid, 1985).

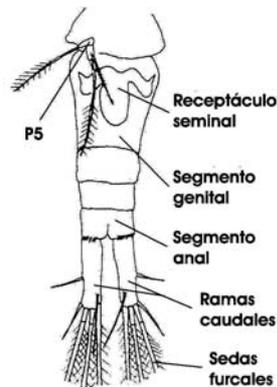


Figura 18. Segmento genital y receptáculo seminal de Cyclopoida. Modificado de Sendacz y Kubo (1982).

Típico para los copépodos es un segmento anal, último segmento abdominal que presenta dos ramas caudales con sedas furcales bien desarrolladas (Esteves, 1988) (**Figura 18**).

La locomoción se realiza por medio de todos los apéndices, ya que los miembros derecho e izquierdo de cada par de apéndices torácicos están unidos entre sí por una placa exoesquelética entre las articulaciones coxales. Esta unión permite que las dos patas batan simultáneamente. Además las anténulas tienen un importante papel, ya que pueden realizar movimientos semejantes a remos o movimientos rotatorios (Ruppert y Barnes, 1995).

4.3.2 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 (Wetzel, 1981) (**Tabla 1**).

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, 1981).

4.3.3 Reproducción

Los copéodos presentan un desarrollo indirecto (**Tabla 1**), pasando por estadios larvarios que incluyen nauplios y copepoditos que se diferencian de los adultos por el tamaño, la forma general, y el número y desarrollo de apéndices (patas y antenas) (Esteves, 1988).

En los copéodos planctónicos la reproducción es casi exclusivamente sexual. Los huevos están dentro de unas estructuras llamadas ovisacos. La hembra de Calanoida tiene un ovisaco en el medio del abdomen y la hembra de Cyclopoida tiene dos ovisacos a los lados del abdomen (**Figura 19**). A partir de los huevos se desarrollan larvas (nauplios), con tres pares de apéndices: anténulas, antenas, mandíbulas. Luego de cinco o seis mudas en la fase nauplio, inicia el primer estadio de copepodito. La primera larva de copepodito presenta casi todos los caracteres del adulto, después de la quinta muda el copepodito ya está en fase adulta (Esteves, 1988).

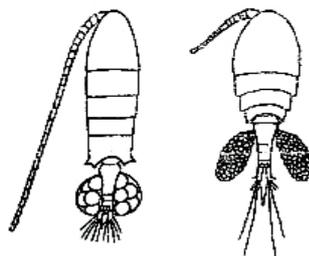


Figura 19. Ubicación de los ovisacos en dos órdenes de Copepoda, Calanoida y Cyclopoida, respectivamente. Modificado de Edmonson (1959).

4.3.4 Aspectos Ecológicos

Como grupo, los copéodos de agua dulce pueden conformar porcentajes relevantes de la biomasa zooplanctónica. Ecológicamente, los copéodos representan el nivel de los consumidores primarios y las formas depredadoras forman parte de los consumidores secundarios (Wetzel, 1981; Roldán, 1992). Esto es muy importante puesto que en la mayoría de los ecosistemas acuáticos continentales los copéodos presentan mayor biomasa, en relación con los demás grupos (Esteves, 1988).

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 (Esteves, 1988). 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, 1988).

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).

La dominancia de copépodos sobre otros grupos zooplanctónicos en los sistemas acuáticos puede estar ligada a las condiciones físicas y químicas de éste, entre otros factores. Condiciones tales como la baja concentración de oxígeno disuelto, alta concentración de clorofila y nutrientes, favorecen el aumento de la densidad poblacional de copépodos, más en cyclopoida que en calanoida (Sendacz *et al.*, 1985), de esta manera cuando factores como la transparencia tiende a aumentar en épocas de aguas bajas, la densidad fitoplanctónica también aumenta, favoreciendo de esa manera, la abundancia de organismos zooplanctónicos como los copépodos (Vásquez y Sánchez, 1984).

La distribución vertical de los copépodos ocurre de una manera muy heterogénea. Para explicar esto se puede recurrir a los mismos factores que influyen la distribución vertical de los cladóceros (Esteves, 1988). Es frecuente encontrar entre los copépodos diferencias en la distribución vertical en función de la etapa de desarrollo, constatado por Rocha (1978) citado por Esteves (1988) en la cual los nauplios y los copepoditos en su primera etapa, ocupan las regiones superficiales de la columna de agua, los copepoditos de las etapas

intermedias presentan una distribución irregular y los adultos se distribuyen preferiblemente en las parte inferiores de la columna.

Los cyclopoida son más abundantes en las zonas litorales de los lagos y están asociados a la vegetación presente allí, mientras los calanoida son de hábitos limnéticos, esto puede ser causado por el alimento que cada uno de estos grupos consume.

En los cuerpos de aguas amazónicos, las fluctuaciones de los copépodos pueden estar marcadas por eventos periódicos, como la época de aguas altas y bajas. Factores abióticos como la temperatura y el flujo de la corriente pueden afectar la abundancia y diversidad de los copépodos y de las comunidades zooplanctónicas en general. El comienzo del periodo de decaimiento de la abundancia de los copépodos coincide con el periodo de más circulación total de agua (Arcifa *et al.*, 1992; Vásquez y Sánchez, 1984) y con la respectiva disminución de la temperatura en la columna de agua. Es posible que la temperatura tenga un efecto fisiológico directo sobre los copépodos y/o indirectamente a través de su influencia sobre la abundancia del fitoplancton (Arcifa *et al.*, 1992).

Otro factor limitante en la abundancia y desarrollo de los copépodos y algunas comunidades planctónicas es la velocidad de la corriente del agua, pues la mayoría de estos organismos no están adaptados a estas condiciones. Esto pasa en lugares donde la corriente del río tiene influencia sobre la planicie de inundación (Vásquez y Sánchez, 1984).

4.3.5 Clasificación y Caracteres Taxonómicos

De acuerdo con **Brusca y Brusca (2002)** la clasificación de los dos órdenes de copépodos típicamente planctónicos es la siguiente:

Phylum	Arthropoda
Subphylum	Crustacea
Clase	Maxillopoda
Subclase	Copepoda
Orden	Calanoida – Cyclopoida

Para Colombia se encuentran registradas 3 familias de Calanoida y una familia de Cyclopoida. En la **tablas 3 y 4** se encuentran las familias, subfamilias, géneros y especies (si es el caso) de copépodos continentales registrados hasta ahora.

Tabla 3. Listado de especies de Calanoida encontradas en Colombia. Modificado de Gaviria (1994) y Gaviria y Aranguren (2003).

Familia	Género	Especie
Centropagidae	<i>Bocckella</i>	<i>B. occidentales</i> MARSH, 1906
		<i>B. gracilis</i> (DADAY, 1902)
Diaptomidae	<i>Prionodiaptomus</i>	<i>P. colombiensis</i> THIÉBAUD, 1914
	<i>Colombodiaptomus</i>	<i>C. brandorffi</i> GAVIRIA, 1989
		<i>C. brandorffi pilosus</i> GAVIRIA, 1989
	<i>Arctodiaptomus</i>	<i>A. proximus</i> (KIEFER, 1936)
	<i>Rhacodiaptomus</i>	<i>R. calatus coalescens</i> DUSSART, 1984
	<i>Notodiaptomus</i>	<i>N. coniferoides</i> (WRIGHT, 1927)
		<i>N. kieferi</i> BRANDORFF, 1973
		<i>N. henseni</i> DAHL, 1894
		<i>N. dilatatus</i> DUSSART, 1984
<i>N. maracaibensis</i> KIEFER, 1954		
Acartiidae	<i>Acartia</i> (estuarina)	<i>A. tonsa</i> DANA, 1849

Centropagidae: Copépodos de Calanoida con endopodito de la P1 – P4 con tres segmentos, L5 es mirada como la pata nadadora, endopodito con tres segmentos. Último segmento torácico de la hembra con los bordes redondeados. Abdomen de la hembra con tres segmentos. Furca larga y peluda. Segmento abdominal medio con bandas de espinas. Tamaño aproximado 3.5 mm de largo, macho un poco más pequeño que la hembra (Gaviria, 1994).

Diaptomidae: Copépodos de Calanoida con la cabeza separada del primer segmento torácico y con o sin dos filamentos en el rostro. El quinto segmento torácico usualmente fundido con el cuarto (no siempre). El abdomen tiene 2 o 3 segmentos en las hembras y 5 en los machos. Exopoditos P1 – P4 con 3 segmentos. El tercer segmento del exopodito de P2– P4 con tres espinas laterales; el endopodito de P1 tiene dos segmentos, y el endopodito

de P2 – P4 con tres segmentos. P5 de hembras son birramos pero no son natatorias; el exopodito tiene tres segmentos y en el segundo segmento se produce una proyección distal media (forma garra); el endopodito simple con uno o dos segmentos. P5 de los machos son asimétricos y birramos; el exopodito se segmenta en dos y se modifica en una garra movable en la pierna derecha; endopodito con un segmento. Los tamaños van de 0.5-5 mm (Gaviria, 1994).

Tabla 4. Listado de especies de Cyclopoida encontradas en Colombia. Modificado de Gaviria (1994).

Familia	Subfamilia	Género	Especie
Cyclopidae	Halicyclopiniae	<i>Neocyclops</i>	<i>N. stocki</i> PESCE, 1985
	Eucyclopiniae	<i>Macrocyclops</i>	<i>M. albidus albidus</i> (JURINE, 1820)
			<i>M. albidus principalis</i> HERBST, 1963
		<i>Eucyclops</i>	<i>E. serrulatus serrulatus</i> (FISCHER, 1951)
			<i>E. delachauxi</i> (KIEFER, 1925)
			<i>E. demacedoi</i> LINDBERG, 1957
			<i>E. pseudoensifer</i> DUSSART, 1984
			<i>E. speratus</i> (LILLJEBORG, 1901)
			<i>E. bondi</i> KIEFER, 1934
			<i>E. cf. alticola</i> KIEFER, 1957
		<i>Tropocyclops</i>	<i>T. prasinus prasinus</i> (FISCHER, 1860)
			<i>T. prasinus altoandinus</i> n.ssp.
		<i>Paracyclops</i>	<i>P. fimbriatus chiltoni</i> (THOMSON, 1882)
			<i>P. andinus</i> KIEFER, 1957
	<i>P. novenarius</i> REID, 1987		
	<i>Ectocyclops</i>	<i>E. phaleratus</i> (KOCH, 1838)	
		<i>E. rubescens</i> BRADY, 1904	
	Cyclopiniae	<i>Microcyclops</i>	<i>M. dubitabilis</i> KIEFER, 1934
			<i>M. alius</i> (KIEFER, 1935)
		<i>Metacyclops</i>	<i>M. laticornis</i> (LOWNDES, 1934)
			<i>M. leptopus leptopus</i> (KIEFER, 1927)
			<i>M. leptopus totensis</i> REID, MOLINA & FUKUSHIMA, 1989
			<i>M. mendocinus</i> (WIERZEJSKI, 1892)
			<i>M. tredecimus</i> (LOWNDES, 1934)
		<i>Apocyclops</i>	<i>A. distans</i> (KIEFER, 1956)
			<i>A. panamensis</i> (MARSH, 1913)
		<i>Hesperocyclops</i>	<i>H. pescei</i> PETKOVSKI, 1988
<i>Neutrocyclops</i>		<i>N. brevifurca</i> (LOWNDES, 1934)	
<i>Mesocyclops</i>		<i>M. barsilianus</i> KIEFER, 1933	

			<i>M. longisetus longisetus</i> (THIÉBAUD, 1914)
			<i>M. aspericornis</i> (DADAY, 1906)
			<i>M. reidae</i> PETKOVSKI, 1986
			<i>M. bernardi</i> PETKOVSKI, 1986
		<i>Thermocyclops</i>	<i>T. decipiens</i> (KIEFER, 1929)
		<i>Diacyclops</i>	<i>D. hispidus</i> REID, 1988

Cyclopidae: Copépodos de Cyclopoida que se caracterizan por tener dos ovisacos idénticos. El último segmento torácico es diferente del siguiente y es, de hecho, parte del cuerpo posterior. Las primeras antenas con 6 a 17 segmentos. Segunda antena es unirramo. Pata 5 reducida, idéntica en ambos sexos. Tamaño va de 0.5 – 3 mm de largo (Gaviria, 1994).

Para la determinación taxonómica de copépodos son principalmente importantes algunos caracteres morfológicos que se muestran en la **Tabla 5**.

Tabla 5. Caracteres morfológicos importantes para la determinación de especies de copépodos. Tomado de Gaviria (1999).

	Calanoida (machos y hembras)	Cyclopoida (hembras)
Hembras	<ul style="list-style-type: none"> - Longitud y forma de cuerpo anterior y abdomen. - Forma del segmento genital. - Estructura del par de patas quinto P5. 	<ul style="list-style-type: none"> - Estructura del par de patas quinto P5. - Morfología de las sedas furcales. - Longitud y forma de las anténulas. - Estructura de las primeras patas natatorias hasta las cuartas. P1 a P4.
Machos	<ul style="list-style-type: none"> - Longitud y forma de la anténula, derecha. - Estructura del par de patas quinto P5. - Longitud y forma del último segmento torácico y abdomen. 	<p>Para la determinación de especies de cyclopoida, la mayoría de las claves utilizan solo individuos hembras, pues estas al estar con sus sacos ovígeros garantizan la adultez.</p>

4.4. CARACTERIZACIÓN DE LAS AGUAS AMAZÓNICAS

El Amazonas, en relación con su cuenca de captación y la cantidad de afluentes, es el río con el mayor caudal de agua del mundo. Su cuenca de captación abarca más de siete millones de km² de los cuales casi la mitad corresponden a Brasil mientras que el resto está

repartido entre Perú, Ecuador, Bolivia, Colombia y Venezuela. El desagüe del Amazonas oscila entre 34 y 121 litros por segundo. Un quinto del agua dulce que fluye en los mares del mundo procede del Amazonas (Borsford *et al.*, 2006).

Según las características físicas y químicas, geológicas, fisiográficas y la cobertura de su cuenca de drenaje, Sioli (1967) clasifica las aguas de los ríos de la cuenca amazónica en:

- Ríos de aguas blancas, de color amarillento, baja transparencia, pH casi neutro, gran cantidad de sedimentos, ricos en nutrientes y con frecuencia de origen andino.
- Ríos de aguas claras, de alta transparencia, baja cantidad de sedimentos en suspensión, baja fertilidad y pH ligeramente ácido.
- Ríos de aguas negras, de color marrón producido por la presencia de compuestos húmicos. Estas aguas se caracterizan por ser bastante ácidas, pobres en iones inorgánicos, además de su transparencia media, pocos nutrientes y poca productividad primaria.

Luego en la investigación realizada por Duque *et al.* (1997), que incluye los sistemas de los ríos Amazonas, Putumayo y Caquetá, adecuan la clasificación que realizó Sioli (1967) a los ambientes colombianos, con siete tipos de aguas. Posteriormente, Núñez y Duque (2001) realizan una nueva tipificación de ambientes acuáticos para la Amazonia colombiana:

- Aguas blancas Tipo I: de origen andino, características barrosas, con alta carga de sólidos en suspensión, cationes y aniones y pH entre 5.2 – 7.6.
- Aguas blancas Tipo II: de origen andino, menos turbias, con baja carga de sólidos en suspensión. Menor conductividad, pH ligeramente ácido (5.0 – 6.6).
- Aguas negras Tipo I: de origen amazónico, con grado de mineralización moderado, conductividad, turbidez, y sólidos suspendidos moderados, pH ligeramente ácido a neutro (6.0 – 7.1).
- Aguas negras Tipo II: de origen amazónico, con baja mineralización, pH ácido a medianamente ácido (4.6 – 6.8), y mediana cantidad de sólidos en suspensión.

4.5. CONCEPTO DE LAS CUATRO DIMENSIONES DE LOS ECOSISTEMAS LÓTICOS

Un rasgo distintivo de los ecosistemas lóticos es su alto nivel de heterogeneidad espacio temporal. Esta heterogeneidad es manifestada como la interacción de factores a lo largo de cuatro dimensiones: longitudinal, lateral, vertical y temporal (Ward, 1989).

Las corrientes de aguas normalmente presentan cambios en sus características, en la ruta desde su fuente hasta su desembocadura, a esto se le conoce como dimensión longitudinal. En esta dimensión se reconocen tres zonas: **Cabecera**, dónde el flujo es normalmente más bajo que en cualquier lugar a lo largo de la corriente, la pendiente es a menudo bastante empinada y la erosión es mayor que la deposición de sedimentos; **Zona de transferencia**, el rango medio del sistema dónde la pendiente normalmente es más llana, el flujo aumenta, y la deposición y erosión son significantes; **Zona de deposición**, dónde el flujo es más alto pero la pendiente es mínima y la mayoría del tiempo la deposición de sedimento excede significativamente la erosión (Ward, 1989).

En la dimensión lateral se presenta un factor que es el canal de acceso, este sirve de conexión entre el cauce principal del río y la planicie de inundación adyacente, la cual se ubica normalmente en los sectores bajos de la cuenca del río. Esta dimensión es importante porque permite observar los intercambios de la materia y energía entre río y su planicie inundable (Ward, 1989).

En la dimensión vertical hay interacciones entre aguas superficiales y aguas subterráneas. Es importante reconocer que en los cuerpos de agua no solo se tienen características puramente superficiales; los ríos constantemente interactúan recíprocamente con los acuíferos de aguas subterráneas e intercambian agua, compuestos químicos e incluso organismos. A menudo una corriente varía en caudal y características físicas, químicas y biológicas cuando se pierde agua por medio de la filtración hacia el acuífero y cuando recibe agua adicional del acuífero (Ward, 1989).

La cuarta dimensión, el tiempo, es importante porque los ríos y corrientes están permanentemente cambiando, además sobrepone una jerarquía temporal sobre las tres dimensiones espaciales. De esta forma, la intensidad del efecto de una sola dimensión puede variar como una función de posición a lo largo de otras dimensiones debido a la interacción entre ellas (Ward, 1989).

4.6. 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, et al. 1989).

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, 2003).

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. Sin embargo, los procesos internos de la planicie de inundación y los mecanismos de transferencia de nutrientes entre la fase terrestre y acuática, influyen fuertemente el ciclo de nutrientes, la productividad primaria y secundaria y la descomposición de materia orgánica (Junk y Wantzen, 2003).

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, 2003).

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 (Junk *et al.* 1989) y son consideradas como una parte integral del sistema que es periódicamente acoplado o desacoplado del río por esta zona (Junk y Wantzen, 2003).

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 *et al.* 1989) y no puede ser tratado separadamente en estudios ecológicos (Junk y Wantzen, 2003).

4.7. ANTECEDENTES

Los primeros estudios de microcrustáceos planctónicos en Colombia fueron realizados por Thiébaud (1914) y por Pearse (1915), registrando copépodos en cuerpos de aguas lénticos de la Cordillera Central y Oriental y en la región de Santa Marta respectivamente.

Los trabajos posteriores fueron hechos por Gaviria (1989) y (1994), quien realizó una investigación sobre los copépodos (Arthropoda, Crustacea) de vida libre de las aguas

continentales de Colombia en grandes sectores ya estudiados como la Cordillera Oriental, dando como resultado una completa lista de las especies, describiendo algunas de éstas y aportando en su taxonomía, distribución, ecología y diferenciación sexual.

Como investigaciones más recientes Herrera y Guillot (1999), han realizado análisis en estructura de y composición taxonómica de comunidades zooplanctónicas (cladóceros, copépodos y rotíferos) en cuerpos de agua de Colombia como embalses, al igual que Andrade y Aranguren (2003) con micro-crustáceos planctónicos (cladóceros y copépodos) en varias lagunas de alta montaña de Colombia.

Para la región amazónica se han realizado estudios limnológicos, pero la mayoría en Brasil. Se han hecho investigaciones en la amazonía como Fittkau *et al.* (1975) que estudió productividad, biomasa, dinámica de poblaciones fitoplanctónicas en algunos cuerpos de aguas de esta zona, enfatizando en los cambios de biomasa de las comunidades en diferentes tipos de agua. Junk y Furch (1985) realizaron un estudio físico-químico de las aguas de la amazonía y además hizo una relación de las condiciones físico-químicas resultantes de este estudio con la biota presente en los sistemas acuáticos. En cuanto al zooplancton, Carvalho (1983), analiza los efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la densidad y composición de zooplancton en un lago de várzea en la amazonia de Brasil.

Otra investigación como la de Forsberg *et al.* (1988), fue encaminada principalmente hacia el estudio de la química y la concentración de nutrientes en los lagos de planicies inundables del río Amazonas, resaltando en los factores que controlan dicha química, por ejemplo la relativa mezcla de agua del río y del lago originalmente.

Los estudios del plancton en la amazonía colombiana son escasos y más aún los que implican microcrustáceos planctónicos. Con relación a la ecología y biología del fitoplancton, Duque en 1993, 1994 y 1995, Duque y Donato en 1993 y 1994, realizaron investigaciones en la amazonía colombiana (Roldán, 2001). Bahamón (1994) hizo estudios para varios lagos de inundación de río Amazonas en Colombia; estos trabajos hicieron

énfasis en la comunidad fitoplanctónica de los lagos. También se pueden encontrar trabajos como el de Duque *et al.* (1997) que hace una referencia muy superficial sobre algunos géneros y especies de microcrustáceos planctónicos, especialmente del género *Diaphanosoma*: registrando *D. polyspina*, *D. spinulosum*, *D. brevireme* y *D. brachyurum*, 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 correspondientes a los géneros *Bosmina*, *Bosminopsis*, *Diaphanosoma* y *Ceriodaphnia*.

Profundizando en el sistema de lagos Yahuaraca, Duque (1993), Bahamón (1994) y Duque *et al.* (1997) han realizado estudios de algunas variables físico-químicas y algunos aspectos de la comunidad planctónica como biomasa, composición, y producción en varios periodos hidrológicos. Lagos (1997) investigó la productividad primaria y biomasa en el lago Yahuaraca, determinando que la entrada anual del río Amazonas tiene un efecto sobre la comunidad fitoplanctónica en el lago, causando disminución en la biomasa y producción, además de presentar algunos aspectos físico-químicos relevantes.

Recientemente Andrade (2001) realizó un estudio sobre la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura de la comunidad de rotíferos planctónicos en el lago Yahuaraca, debido al pulso de inundación que ocasiona el río Amazonas y el aporte del caudal proveniente de la quebrada Yahuaraca. Luego Rodríguez (2003) caracterizó la comunidad de rotíferos en el Sistema de lagos Yahuaraca 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 Yahuaraca 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.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. LOCALIZACIÓN Y CARACTERÍSTICAS DEL SISTEMA DE LAGOS

El lago Yahuaraca, localizado en la margen colombiana del río Amazonas, a 1 Km. de la ciudad de Leticia ($4^{\circ}08' \text{ LS}$; $69^{\circ}59' \text{ LW}$), corresponde a un sistema de lagos interconectados por canales naturales, que se ubican justo antes de la desembocadura de la quebrada Yahuaraca en el río Amazonas. Estos lagos llegan casi a desconectarse entre si en los periodos de aguas bajas.



Foto 1. Fotografía aérea del sistema de lagos Yahuaraca, quebrada Yahuaraca y Río Amazonas.

De acuerdo con la numeración dada por Bahamón (1994), el lago Yahuaraca 1, es el más cercano al río Amazonas, estando separado de éste por una barra de sedimentos aluviales pero conectado a través de un canal con aproximadamente 100m de longitud. La localización del lago 1 determina que las características físico-químicas, la dinámica poblacional y la productividad, dependan en mayor grado de las variaciones en el nivel hidrométrico del río y del efecto que tiene el pulso de inundación (Andrade, 2001).

Los lagos 2, 3 y 4, son menos influenciados por el río Amazonas y más por la quebrada Yahuaraca.

5.2. MÉTODOS

Esta investigación se articula a otras realizadas en el sistema de lagos Yahuaraca, bajo la dirección del profesor Camilo Andrade, dentro de los proyectos del laboratorio de Limnología de la Universidad Nacional de Colombia – Sede Leticia. Debido a esto, una parte de las muestras ya fueron colectadas por Rodríguez (2003), pero solo se utilizaron para analizar la información correspondiente a rotíferos; el presente proyecto completará el análisis del resto de la comunidad del zooplancton (copépodos y cladóceros).

Considerando la numeración establecida por Bahamón (1994) para el sistema de lagos de Yahuaraca, fueron seleccionados seis puntos de muestreo (**Figura 20**):

- I) Antes del ingreso de la quebrada Yahuaraca al sistema de lagos,
- II) Zona litoral del lago 4,
- III) Zona limnética del lago 4 ,
- IV) Zona litoral del lago 1,
- V) Zona limnética del lago 1,
- VI) Sobre la entrada del río Amazonas al lago 1 (canal de acceso).



Foto 2. Fotografía aérea sistema de lagos Yahuaraca, puntos de muestreo y río Amazonas.

Las muestras fueron tomadas por Rodríguez (2003) durante otra investigación, con los siguientes pasos: Muestras de carácter cualitativo y cuantitativo se tomaron desde diciembre del 2001 hasta febrero del 2002, cada seis días durante un ciclo hidrológico que tuvo una fase de ascenso lento, descenso y ascenso rápido. En total se realizaron 12 visitas al sistema de lagos, en cada una de las cuales se tomaron muestras de las seis estaciones seleccionadas.

Para las muestras cualitativas 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, 3DS donde la profundidad fue suficiente y cerca al fondo. El volumen total de agua se filtró 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).

Paralelamente al muestreo biológico, se midieron con equipos portátiles digitales: conductividad (Conductímetro YSI 30SCT), pH (WTW pH 330i), y oxígeno disuelto y temperatura (Oxigenómetro YSI 55). Además se tomaron mediciones de profundidad y transparencia (profundidad de Secchi).

5.3. FASE DE LABORATORIO

Para la estimación de la densidad de los microcrustáceos planctónicos, cada muestra cuantitativa se homogenizó y se midió evitando trasvasamientos innecesarios. La medición del volumen de la muestra se hizo a través de una probeta graduada, y su homogenización manual.

De la muestra se tomaron sub-muestras o alícuotas de 10 ml utilizando una pipeta graduada. Las submuestras se llevaron a una cámara de recuento en un microscopio invertido. Se utilizó el colorante rosa de bengala para una mejor visualización de los

organismos a contar. Para el cálculo de la densidad se hizo conteo de organismos hasta revisar toda la muestra (José de Paggi y Paggi, 1995).

La determinación de los microcrustáceos planctónicos se basó en Rocha & Tundisi (1976), Sendacz & Kubo (1982), Dussart (1984), Reid (1985), Pennak (1989), Gaviria (1994), Paggi (1995), Elmoor-loureiro (1997), Gaviria (2003).

5.4. ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

En este trabajo se estimó la diversidad alfa y beta de la comunidad de microcrustáceos planctónicos en el sistema de lagos Yahuaraca en la Amazonía Colombiana y sus cambios a través del tiempo, considerando puntos en el eje longitudinal y lateral del sistema. Para el primer caso se utilizaron índices de riqueza y estructura de la comunidad aplicados a cada una de las muestras, y para el segundo caso coeficientes de similitud, disimilitud o de distancia, aplicados comparando: 1. Los datos de densidad de las muestras de cada fecha (diversidad β entre puntos para cada fecha de muestreo). 2. Promedios de densidad de las especies para cada punto calculados a partir de los datos de cada periodo hidrológico (diversidad β entre puntos en diferentes periodos hidrológicos).

Adicionalmente, se busco establecer si existe relación entre la diversidad de los microcrustáceos planctónicos (cladóceros y copépodos) y la abundancia relativa de sus roles tróficos, con las variaciones en las características físico-químicas del agua a través del tiempo de estudio en el lago, para lo cual se aplicó un Análisis de Correspondencia Canónica. Para establecer si hay cambios significativos entre los periodos hidrológicos en términos de densidad, riqueza y diversidad y en las variables físicas y químicas, se utilizó Análisis de Varianza Multivariante, aplicando pruebas paramétricas (ANOVA) y/o no paramétricas (Kruskal-Wallis) de acuerdo a si cumplen los requisitos de: homogeneidad de varianzas, distribución normal y número mínimo de datos o si las transformaciones permiten o no ajustar los datos. También se correlacionaron las densidades de las comunidades con las variables fisico-químicas a lo largo del tiempo.

5.4.1 Diversidad alfa

Esta diversidad se refiere a la riqueza de especies dentro de una comunidad. Los tratamientos que serán aplicados se pueden dividir en dos grupos para diferenciar los distintos métodos en función de las variables biológicas (Moreno, 2001):

- **Métodos basados en la cuantificación del número de especies.**

Riqueza, medida como la cantidad de especies presentes en un sitio (**S**).

- **Métodos basados en la estructura de la comunidad.**

Diversidad específica, de acuerdo al índice de **Shannon-Weaver (H')**, que es un método basado en la estructura de la comunidad.

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

Donde el valor de p_i , es la proporción de individuos en la i th especie. En una muestra el valor verdadero p_i , es desconocido pero es estimado como n_i/N .

Equitatividad (J') expresada como:

$$J' = \frac{H'}{H_{\max}}$$

Donde,

$$H_{\max} = -S \left(\frac{1}{S} \log \frac{1}{S} \right) = \log S$$

y, S = Número de especies dentro de la comunidad.

Los resultados de los tres análisis (Programa Biodiversity professional; Neil MacAleece, 1997) se graficaron a través del tiempo para ver como varían a medida que transcurren los periodos hidrológicos. .

Para aproximarse a la distribución de abundancias de las diferentes especies dentro de la comunidad, se utilizó la prueba de bondad de ajuste Chi-Cuadrado, a través del programa Statistica 6.0, evaluando los modelos de distribución de abundancia **Serie Geométrica**, que asume una proporcionalidad constante entre las abundancias y las especies, **Serie logarítmica**, asume que hay un número pequeño de especies abundantes y una gran proporción de especies poco abundantes, **Distribución Log-Normal**, expresa la relación de individuos por especie, **Vara quebrada**, asume que las especies se organizan en clases de abundancias definidas y estas clases se pueden organizar para ver como es la comunidad (Moreno, 2001).

5.4.2 Diversidad beta

También se denomina diversidad entre hábitat y es el grado de reemplazamiento de especies. La medición de la diversidad beta está basada en proporciones o diferencias. Estas proporciones pueden evaluarse por medio de índices o coeficientes de similitud, disimilitud o de distancia entre las muestras a partir de datos **cuantitativos** en el caso de la presencia o ausencia de especies, o datos **cuantitativos** para la abundancia proporcional de cada especie (Moreno, 2001; Magurran, 2004). Estos índices expresan el grado en que dos muestras son semejantes por las especies presentes en ellas, que se refiere al cambio de especies entre dos muestras (Magurran, 2004). Sin embargo, a partir de un valor de similitud (s) se puede calcular fácilmente la disimilitud (d) entre las muestras: $d = 1-s$ (Magurran, 2004). En este trabajo se utilizó:

- **Coficiente de Bray Curtis.**

Hace parte de los índices cuantitativos y relaciona la abundancia de las especies compartidas con la abundancia total de las dos muestras (Moreno, 2001).

$$C_N = \frac{\sum | (n_i - n_j) |}{\sum (n_i + n_j)}$$

Donde:

n_i = número de individuos de cada especie en el sitio A

n_j = número de individuos de cada especie en el sitio B

En la elaboración del dendrograma de similitud, se utilizó el método de agrupamiento promedio **UPGMA** (Unweighted pair-group method arithmetics averages) siguiendo los lineamientos de Krebs (1989).

- **Coefficiente de similitud de Jaccard.**

Es un índice cualitativo y relaciona la cantidad de especies presentes en uno y otro sitio, con la cantidad de especies presentes en ambos sitios. Para este estudio, se relaciono la afinidad faunística entre los diferentes puntos para cada periodo de muestreo.

$$I_j = \frac{C}{a+b-c}$$

Donde:

a = número de especies presentes en el sitio A.

b = número de especies presentes en el sitio B.

c = número de especies presentes en ambos sitios.

El índice de dispersión biótica IBD (Koch 1957), permitió además estimar la afinidad faunística total entre las sub-áreas (Puntos de muestreo) del sistema de lagos, dando como resultado un valor único, haciendo posible evaluar el lago como un todo.

$$IBD = \left(\frac{T - S/n - 1}{S} \right) * 100$$

Donde,

S = # de especies representadas en la biota A

T = suma aritmética de S_1, S_2, \dots, S_n .

n = Total de sub-áreas de la biota A

Se obtuvo el índice de constancia (IC), dado por el porcentaje de muestras en la que se encuentra una especie (Vásquez y Rey, 1992) y que clasifica las especies como: especies constantes $IC > 50\%$, especies accesorias $25\% > IC < 50\%$ y especies accidentales $IC < 25\%$.

5.4.3 Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)

Para visualizar tendencias de segregación de las muestras (teniendo en cuenta los diferentes puntos de muestreo en el tiempo, además de las fases de ascenso y descenso de acuerdo con el nivel hidrométrico del río) y su relación con las variables físicas y químicas, partiendo de matrices de densidad estimada (individuos/L) y matrices de valores promedio de las diferentes variables físicas y químicas medidas a través del tiempo. Las matrices de densidad (individuos/L) se obtuvieron a partir de promedios de las abundancias de las diferentes especies para las muestras pertenecientes cada uno de los tres periodos, esto dio como resultado, matrices que contienen las abundancias de las especies en cada uno de los puntos, repartidas en tres periodos.

Para llevar a cabo este análisis se utilizó el programa CANOCO FOR WINDOWS 4.0

5.4.4 Tratamiento Estadístico

Se realizaron análisis de varianza paramétricos (ANOVA) y no paramétricos (Kruskal-Wallis), para establecer diferencias significativas entre los componentes de la comunidad (riqueza, equitatividad, diversidad y densidad) en los diferentes periodos hidrológicos e igualmente para los factores físicos y químicos, así como para las estrategias alimenticias (Filtradores, Raspadores, Omnívoros y Herbívoros), cumpliendo con los requisitos de: homogeneidad de varianzas, distribución normal o alcanzando estos requisitos realizando las transformaciones de acuerdo con Guisande *et al.* (2005). Para dichos análisis se tomaron como repeticiones los muestreos sucesivos que pertenecen a cada uno de los tres periodos.

Se correlacionaron la densidad de los microcrustáceos planctónicos (cladóceros y copépodos por aparte) con las variables físico-químicas, además se hicieron las transformaciones correspondientes para linealizar las correlaciones si eran exponenciales o potenciales.

Para realizar estos análisis se utilizaron los programas SPSS 11.5 y Statistica 6.0.

Las hipótesis estadísticas a contrastar son:

Ho: El proceso de llenado del lago Yahuaraca por efecto de la inundación del río Amazonas no genera cambios suficientes en las condiciones físicas y químicas de las aguas, heterogeneidad de hábitat y oferta alimenticia, para provocar variaciones significativas en la estructura de las comunidades de microcrustáceos planctónicos

Ha: El proceso de llenado del lago Yahuaraca por efecto de la inundación del río Amazonas provoca cambios significativos en la estructura de las comunidades de microcrustáceos planctónicos, en respuesta a las variaciones en condiciones físicas y químicas de las aguas, heterogeneidad de hábitat y oferta alimenticia.

Ho: No hay evidencia de cambios significativos en la abundancia relativa de los roles tróficos entre los microcrustáceos planctónicos, a través de la fase de llenado.

Ha: Hay cambios significativos en la abundancia relativa de los roles tróficos entre los microcrustáceos planctónicos, a través de la fase de llenado.

6. RESULTADOS

6.1. CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y QUÍMICAS DEL SISTEMA DE LAGOS YAHUARCACA

Durante el periodo de estudio, los valores de profundidad del río Amazonas (de acuerdo con los reportes del IDEAM), que varían entre 10.8 y 14.3 metros, muestran lo poco que el río es influenciado por la precipitación en la ciudad de Leticia (**Figura 20 y 21**).

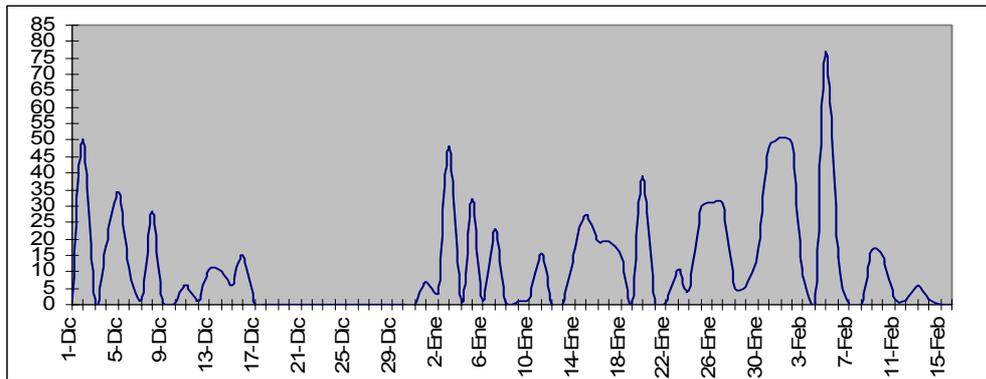


Figura 20. Niveles de pluviosidad (mL) reportados para la ciudad de Leticia durante el periodo de muestreo. (Fuente: IDEAM-2002)

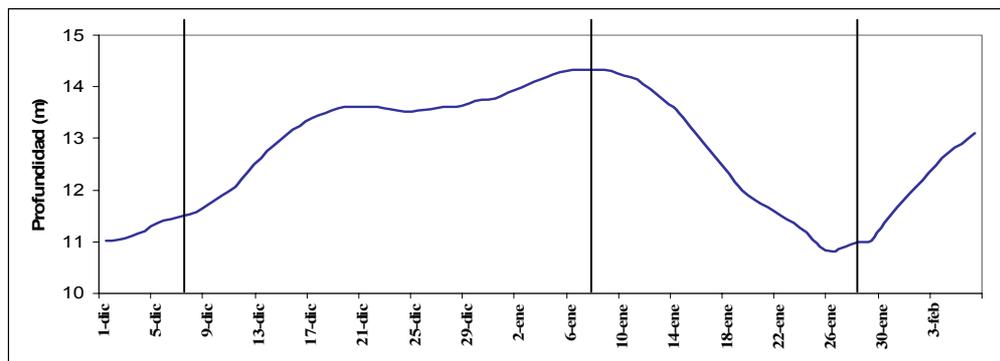


Figura 21. Nivel hidrométrico diario en metros, del río Amazonas durante el periodo de muestreo. Las líneas de izquierda a derecha indican en su orden, comienzo del muestreo, fase de ascenso (1), comienzo del periodo de descenso (2) y comienzo de la fase de ascenso (3).

La toma de las muestras se realizó desde el inicio de las lluvias locales y se extendió hasta mitades de febrero cuando el sistema estaba inundado por el río casi en su totalidad. Se determinaron durante este periodo de muestreo tres fases hidrológicas: **1) Primera Fase de ascenso (aguas altas)**, ocurre de la primera semana de diciembre a la primera semana de enero. **2) Fase de descenso (aguas bajas)**, de la segunda semana de enero a la última semana enero, **3) Segunda Fase de ascenso (aguas altas)**, de la primera semana de febrero hasta el final del periodo de muestreo.

Todas las variables físicas y químicas medidas durante el periodo de muestreo en el sistema de lagos Yahuaraca sufrieron cambios en respuesta a la entrada de las aguas blancas del río Amazonas. Algunas de estas variables se ven influenciadas por factores como la cercanía a la quebrada o al río del punto de muestreo, morfología y área del lago.

Tabla 6. Promedios (X) y desviación estándar (SD) para las variables físico-químicas en los puntos de muestreo y en los periodos hidrológicos.

Punto	Oxígeno (% saturación)		Temperatura (°C)		Conductividad (µSm/cm)		pH		Transparencia (m)	
	X	SD	X	SD	X	SD	X	SD	X	SD
Primera Fase de Ascenso										
I	7,78	5,66	27,75	0,48	74,21	25,49	6,24	0,39	0,85	0,21
II	14,68	5,23	28,99	0,87	105,30	21,64	6,45	0,33	0,72	0,37
III	22,51	15,06	28,96	0,60	105,15	20,20	6,61	0,30	0,69	0,41
IV	21,96	22,79	29,10	0,66	148,30	11,64	6,74	0,35	0,41	0,16
V	25,69	13,08	28,34	0,60	134,21	36,90	6,73	0,29	0,39	0,20
VI	34,54	18,28	29,02	0,67	148,75	16,13	6,98	0,23	0,26	0,13
Fase de Descenso										
I	25,10	21,54	26,19	1,10	42,45	8,60	6,03	0,07	0,56	0,17
II	2,13	0,32	27,53	0,28	125,69	7,63	6,45	0,07	0,81	0,38
III	9,99	8,49	27,56	0,41	111,89	18,60	6,51	0,09	0,87	0,28
IV	7,21	4,36	27,81	0,35	114,74	13,69	6,46	0,09	0,80	0,32
V	6,45	2,38	27,77	0,75	112,62	16,06	6,45	0,06	0,82	0,03
VI	5,86	7,50	27,78	0,48	101,85	12,94	6,47	0,17	0,95	0,45
Segunda Fase de Ascenso										
I	34,74	14,38	25,75	0,97	36,88	17,92	5,85	0,35	0,83	0,06
II	23,02	7,04	26,53	0,54	47,59	12,54	6,35	0,65	0,88	0,33
III	21,90	2,34	26,55	0,14	59,73	23,76	6,14	0,25	0,99	0,23
IV	22,55	7,53	26,93	0,32	88,03	52,51	6,47	0,49	0,51	0,32
V	42,36	3,67	27,22	0,57	90,15	44,10	6,52	0,51	0,54	0,45
VI	50,99	1,53	28,01	0,30	149,63	7,00	7,27	0,10	0,18	0,06

Los valores de temperatura de los 6 puntos de muestreo fluctúan entre los 26 - 30°C. Durante el periodo de aguas altas las diferencias verticales de temperatura en los zonas limnéticas de los lagos 4 y 1 (Punto III y V, respectivamente), son suficientemente altas para producir una estratificación térmica durante el día, así como una oxiclina (**Figura 22**).

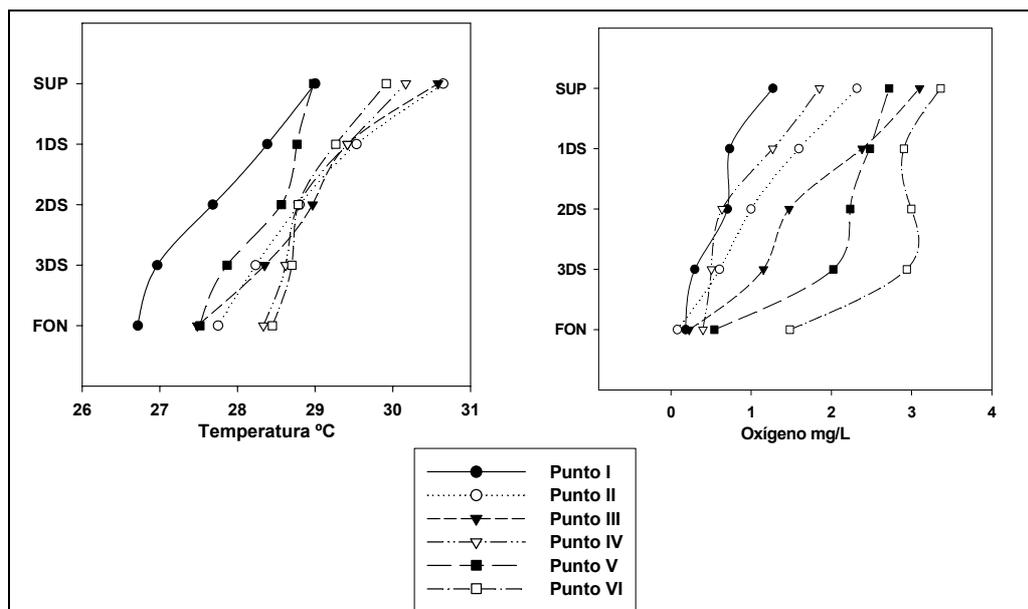


Figura 22. Valores de Oxígeno (mg/L) (derecha) y Temperatura (°C) (izquierda) promedio para los seis puntos de muestreo durante la fase primera fase de ascenso.

La temperatura presenta una tendencia disminuir desde el inicio del periodo de ascenso y continúa haciéndolo hasta el final del estudio. Para casi todos los puntos de muestreo, excepto la zona limnética del lago 1 (Punto V), se presentaron diferencias significativas entre fases hidrológicas, siendo la primera significativamente mayor que las otras dos (**Tabla 6**).

El porcentaje de saturación de oxígeno mostró tendencias disímiles dependiendo del punto de muestreo. En la quebrada (Punto I) se hallaron diferencias significativas entre los dos ascensos (**Tabla 7**); los valores promedio fueron bajos y disminuyeron en el tiempo durante la primera fase de ascenso, posteriormente aumentaron en el periodo de aguas bajas y solo descendieron nuevamente al final del segundo periodo de ascenso (**Tabla 6 y Figura 22**).

La región litoral y limnética del lago 4 (Puntos II y III, respectivamente) presentaron un patrón temporal similar pero solo con diferencias significativas en el litoral con porcentajes muy bajos durante el descenso. En el sector limnético del lago 1 (Punto V) la saturación cambio significativamente entre todas las fases (**Tabla 7**), con valores intermedios y muy fluctuantes durante el primer ascenso, muy bajos en el descenso y mayores en el segundo ascenso, siendo un patrón semejante al del canal de acceso (**Tabla 6**).

Tabla 7. Análisis de varianza Kruskal-Wallis y Mann-Whitney U test entre los periodos en los diferentes puntos de muestreo, para la Temperatura (°C) y Oxígeno (% saturación) (Puntos de muestreo I: Quebrada, II y III: Zona litoral y limnética lago 4, IV y V: Zona litoral y limnética del lago 1, VI: Canal). Para cada caso N: 12.

TEMPERATURA.					
Punto	Kruskal-Wallis		Mann-Whitney U test		
	X²	p	Entre periodos	U	p
I	7,615	0,022	1° ascenso vs descenso	1,00	0,048
			1° ascenso vs 2° ascenso	0,00	0,024
II	9,346	0,009	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049
			1° ascenso vs 2° ascenso	0,00	0,024
III	9,346	0,009	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049
			1° ascenso vs 2° ascenso	0,00	0,024
IV	9,346	0,009	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049
			1° ascenso vs 2° ascenso	0,00	0,024
V	3,937	0,140	-	-	-
VI	6,727	0,035	1° ascenso vs descenso	1,00	0,048
			1° ascenso vs 2° ascenso	1,00	0,048
OXÍGENO (%).					
I	4,731	0,094	1° ascenso vs 2° ascenso	0,00	0,023
II	7,615	0,022	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
III	3,154	0,207	-	-	-
IV	3,808	0,149	-	-	-
V	8,692	0,013	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049
			1° ascenso vs 2° ascenso	0,00	0,048
VI	5,769	0,056	1° ascenso vs descenso	1,00	0,048
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049

La transparencia presentó una correlación lineal significativa con la profundidad (que está midiendo indirectamente la entrada del río) solo para los puntos I y II ($r^2 = 0.54$ $F_{1,10}=11.78$ $p<0.01$ y $r^2 = 0.46$ $F_{1,10}= 8.56$ $p<0.05$, respectivamente), próximos a la quebrada Yahuaraca, indicando que la mezcla de aguas blancas y negras incrementa la penetración lumínica. Sin embargo, en la zona limnética del lago 1 (Punto V), que es influenciado directamente por el ingreso del río, se observa una tendencia inversa disminuyendo la transparencia a medida que transcurre el primer periodo de ascenso. En el canal (Punto VI) la transparencia es menor cuando predominan las aguas del río (primera y segunda fase de ascenso) y mayor en la fase de descenso cuando hay diferentes estados de mezcla entre aguas blancas y negras (**Figura 23**).

Estadísticamente, los valores medios de transparencia presentaron diferencias significativas para el canal de acceso (Punto VI) con una media significativamente mayor durante la fase de descenso comparada con las fases de ascenso (**Tabla 8**).

Tabla 8. Análisis de varianza Kruskal-Wallis y Mann-Whitney U test entre los periodos en los diferentes puntos de muestreo, para la Transparencia (Puntos de muestreo I: Quebrada, II y III: Zona litoral y limnética lago 4, IV y V: Zona litoral y limnética del lago 1, VI: Canal). Para cada caso N: 12.

TRANSPARENCIA.					
Punto	Kruskal-Wallis		Mann-Whitney U test		
	X ²	p	Entre periodos	U	p
I	3,705	0,157	-	-	-
II	1,308	0,520	-	-	-
III	1,714	0,425	-	-	-
IV	4,270	0,118	-	-	-
V	4,144	0,126	-	-	-
VI	6,846	0,033	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049

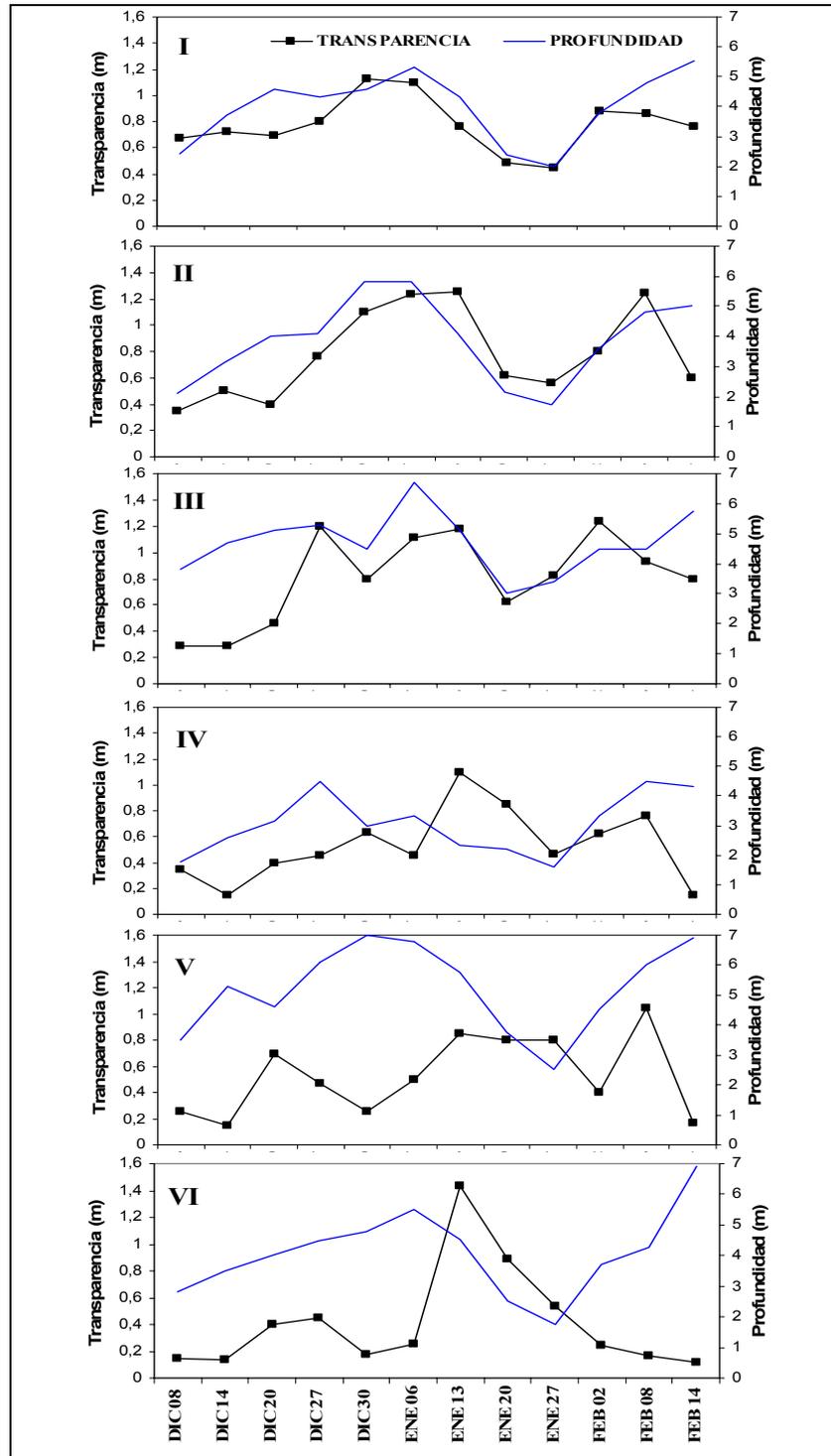


Figura 23. Cambios en los niveles hidrométricos relativos de los puntos de muestreo y su relación con los niveles de transparencia (De arriba hacia abajo puntos de muestreo I: Quebrada, II: Zona litoral lago 4, III. Zona limnética lago 4, IV: Zona litoral lago 1, V: Zona limnética lago 1 y VI: Canal).

Con respecto a la conductividad, en la **figura 24** se observa que los valores promedio en la quebrada fueron mayores a medida que el río ascendía en su proceso de inundación y como producto de la mezcla de aguas blancas y negras se obtuvo un máximo de 100 $\mu\text{Sm}/\text{cm}$, posteriormente con el descenso del río la conductividad declinó nuevamente hasta valores típicos de sistemas de aguas negras amazónicos y solo comenzó a aumentar en el último muestreo del segundo periodo de ascenso, catorce días después de que comenzara esta fase. El patrón de conductividad en el lago 4 muestra que luego de iniciada la fase de descenso del río, la conductividad aumentó al tiempo que la profundidad disminuyó y solo se observa el retiro de gran parte de las aguas blancas y un predominio de las aguas negras de la quebrada, con bajas conductividades, al final del descenso en la zona litoral e incluso ya habiéndose iniciado el segundo ascenso para el caso de la región limnética y luego se nota una nueva mezcla de aguas en el último muestreo de la segunda fase de ascenso (**Figura 24**).

En el lago 1 (Puntos IV y V) y el canal, se observó que al inicio del primer ascenso la conductividad se encuentra dentro de los valores característicos de las aguas blancas del río Amazonas, que están represando el drenaje de aguas que vienen desde la quebrada atravesando los demás lagos y que posteriormente se mezclan provocando una disminución en la concentración de iones disueltos hacia el tercer muestreo, después del cual las características del río vuelven a predominar aumentando la conductividad hasta valores próximos a 140 $\mu\text{Sm}/\text{cm}$ cuando termina el primer ascenso. Durante el descenso del río esta variable disminuye tanto en el lago 1 como en el canal hasta valores promedio de 108 $\mu\text{Sm}/\text{cm}$. Nueve días después de haber iniciado el segundo ascenso, se observa que las aguas negras predominan en el lago 1 (X: 40 $\mu\text{Sm}/\text{cm}$) y el drenaje de todo el sistema Yahuaraca esta represando la entrada del río a través del canal, que solo es posible en el tercer muestreo de esta fase cuando la conductividad de lago y canal son muy similares (X: 142 $\mu\text{Sm}/\text{cm}$) (**Figura 24**).

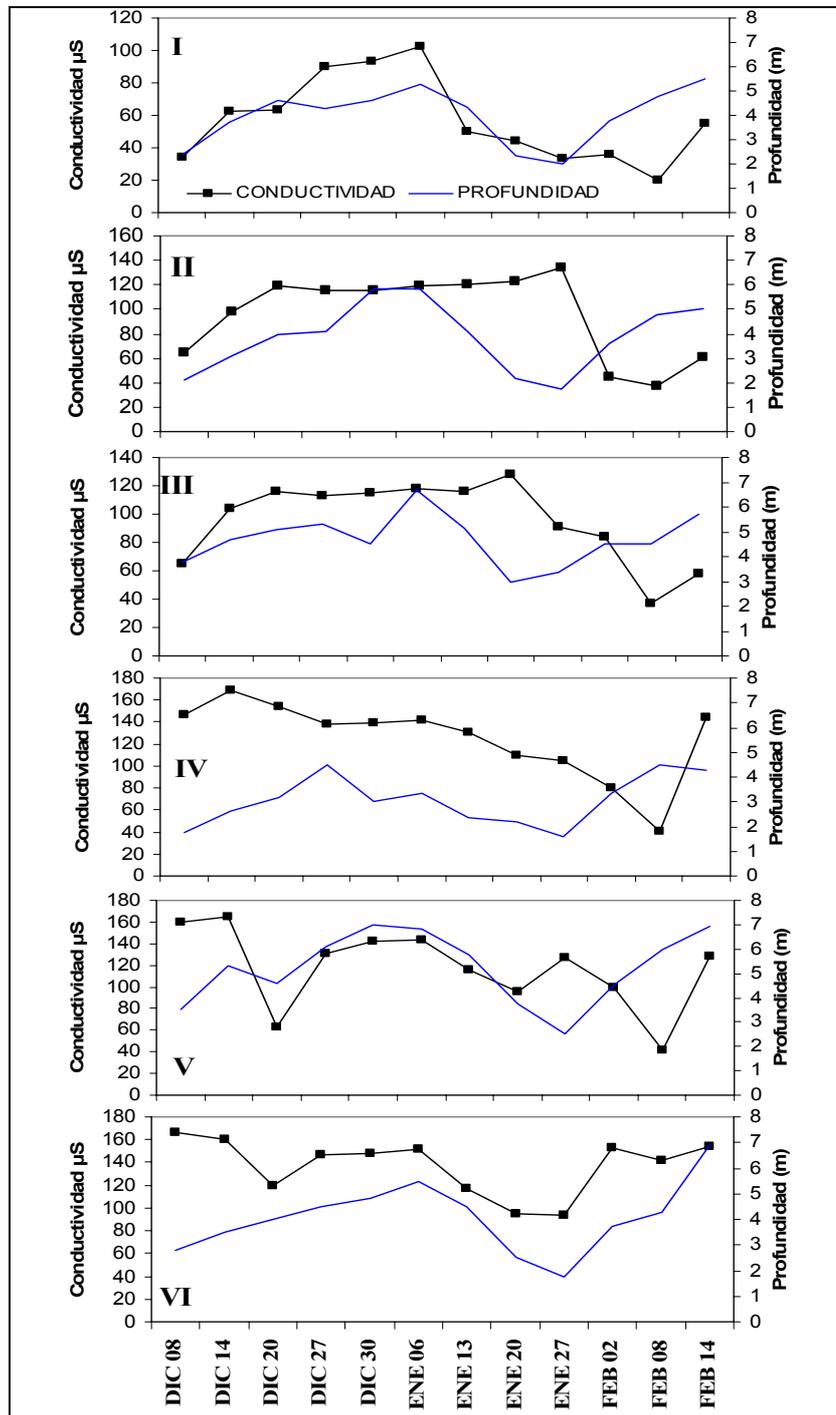


Figura 24. Conductividad ($\mu\text{Sm}/\text{cm}$) y nivel hidrométrico para cada una de las estaciones de muestreo (De arriba hacia abajo puntos de muestreo I: Quebrada, II: Zona litoral lago 4, III: Zona limnética lago 4, IV: Zona litoral lago 1, V: Zona limnética lago, VI: Canal).

El desfase temporal en la respuesta de cada lago ante el ciclo del río, hacen que aunque hay patrones de cambio temporal, solo se observen diferencias significativas para la zona litoral del lago 4 (Punto II), entre los tres periodos hidrológicos y para el canal de acceso (Punto VI) entre los periodos de ascenso y el descenso (**Tabla 9**). Sin embargo, estos puntos representan la mayor influencia de las aguas de la quebrada y del río respectivamente.

Tabla 9. Análisis de varianza Kruskal-Wallis y Mann-Whitney U test entre los periodos en los diferentes puntos de muestreo, para la Conductividad (Puntos de muestreo I: Quebrada, II y III: Zona litoral y limnética lago 4, IV y V: Zona litoral y limnética del lago 1, VI: Canal). Para cada caso N: 12.

CONDUCTIVIDAD.					
Punto	Kruskal-Wallis		Mann-Whitney U test		
	X ²	p	Entre periodos	U	p
I	5,038	0,081	-	-	-
II	9,346	0,009	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049
			1° ascenso vs 2° ascenso	0,00	0,024
III	5,769	0,056	-	-	-
IV	5,769	0,056	-	-	-
V	4,385	0,112	-	-	-
VI	6,231	0,044	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049

El comportamiento del pH a lo largo del estudio y en todos los puntos es similar al de la conductividad (**Figura 25**). Un análisis de correlación muestra que hay una relación lineal significativa entre el pH y la conductividad para la primera fase de ascenso ($r^2 = 0.61$ $F_{1,34}=53.2$ $p<0.001$), descenso ($r^2 = 0.64$ $F_{1,16} = 33.1$ $p<0.001$) y segunda fase de ascenso ($r^2 = 0.76$ $F_{1,16} = 52.9$ $p<0.001$) y para los datos conjuntos de todo el estudio ($r^2 = 0.625$ $F_{1,70} = 116.7$ $p<0.001$). Al realizar una correlación múltiple, introduciendo como variable dependiente el pH y como independientes el punto de muestreo, la fase hidrológica y la conductividad para todo el estudio, se presentó una relación significativa entre el pH con la conductividad y el punto de muestreo ($r^2 = 0.648$ $F_{2,69} = 63.4$ $p<0.001$) pero la fase no es una variable significativa.

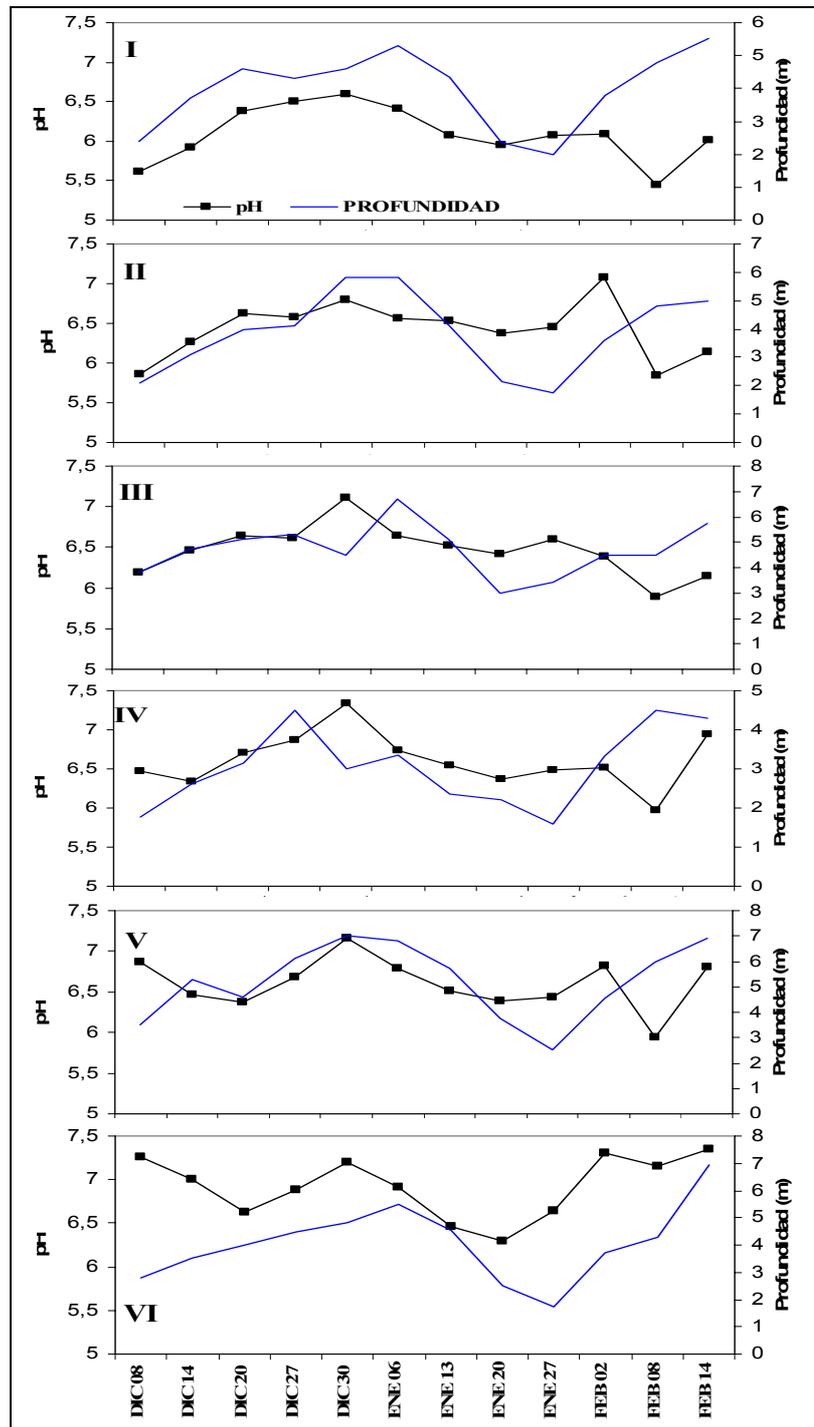


Figura 25. Cambios en los niveles hidrométricos relativos de los puntos de muestreo y su relación con los niveles de pH (De arriba hacia abajo puntos de muestreo I: Quebrada, II: Zona litoral lago 4, III: Zona limnética lago 4, IV: Zona litoral lago 1, V: Zona limnética lago 1 y VI: Canal).

Analizando los cambios de pH en cada punto a través de los periodos hidrológicos, se presentaron diferencias significativas de esta variable para el canal de acceso, siendo la media significativamente mayor durante los periodos de ascenso que en el descenso (**Tabla 10**).

Tabla 10. Análisis de varianza Kruskal-Wallis y Mann-Whitney U test entre los periodos en los diferentes puntos de muestreo para el pH (Puntos de muestreo I: Quebrada, II y III: Zona litoral y limnética lago 4, IV y V: Zona litoral y limnética del lago 1, VI: Canal). Para cada caso N: 12.

pH.					
Punto	Kruskal-Wallis		Mann-Whitney U test		
	X ²	p	Entre periodos	U	p
I	1,763	0,414	-	-	-
II	0,692	0,707	-	-	-
III	5,859	0,053	-	-	-
IV	1,038	0,595	-	-	-
V	1,551	0,460	-	-	-
VI	7,410	0,025	1° ascenso vs descenso	1,00	0,048
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049

Los valores de pH y conductividad presentaron variaciones verticales fuertes que podrían estar indicando que tanto las aguas de la quebrada como las del río Amazonas se desplazan una encima de la otra por acción del flujo laminar, y que no obstante aguas del río están entrando en el sistema de lagos, aguas de la quebrada también están saliendo de manera activa hacia el río, sobre todo durante el segundo periodo de ascenso. Se puede observar como las características de las aguas del fondo corresponden a la quebrada y que en las otras capas están presentes aguas del río Amazonas (**Figura 26**).

Al estudiar de manera más minuciosa los valores de pH, conductividad y transparencia que presenta cada uno de los puntos de muestreo, se ve que hay un desfase en los tiempos que se consideran como ascenso y descenso de aguas, según los niveles hidrométricos presentados por el río. Esto debido a que la cercanía de cada lago con el canal, su volumen y su morfología, afectan el tiempo en que tarda cada una de ellos en adquirir las

características físicas y químicas de las aguas (negras-blancas) predominantes en el instante del muestreo

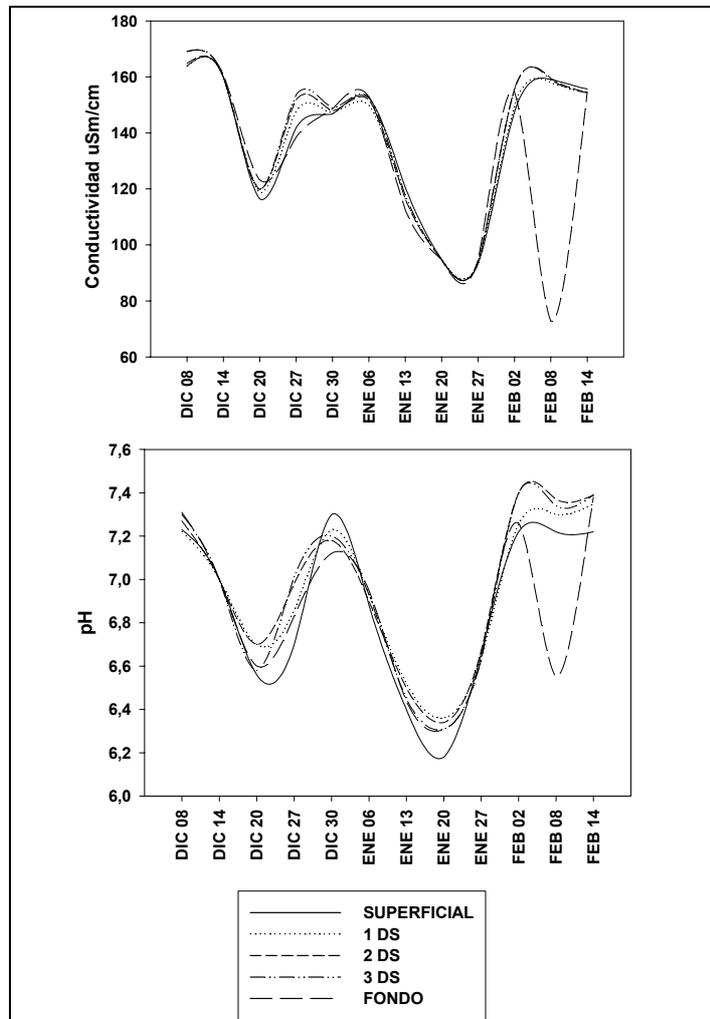


Figura 26. Valores verticales de la Conductividad ($\mu\text{Sm/cm}$) y el pH, para el canal de acceso (Este punto de muestreo es el que mejor evidencia el fenómeno a mostrar).

6.2. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

6.2.1 Composición Taxonómica

Las **Tablas 11** y **12** presentan la lista de cladóceros y copépodos encontrados en el sistema de lagos Yahuaraca, las estaciones de muestreo en las que fueron encontrados y su distribución geográfica de acuerdo con: José de Paggi (1990), Segers (1995), Vargas (1996), Elmoor-Loureiro (1997), Smirnov (1996), Rocha y Tundisi (1976), Tundisi (1986), Paggi (1996), Reid (1985), Gaviria (1989 y 1994), Sendacz & Kubo (1982), Dussart y Robertson (1984), Dussart (1985) y González (2007).

Fueron reportados para el sistema 7 familias de cladóceros (6 para el orden Anomopoda y 1 para Ctenopoda) y 2 familias de copépodos (Diaptomidae para los Calanoideos y Cyclopidae para Cyclopoideos). De todas se destacan por su riqueza Chydoridae (16 especies), Daphnidae (9 especies) y Sididae (7 especies), el género más diverso es *Chydorus* (11 %), seguido de *Diaphanosoma* (9%) y *Ceriodaphnia* (9%).

En total 45 taxones, correspondientes a 40 especies de cladóceros y 5 de copépodos, fueron encontrados en el sistema de lagos Yahuaraca

De las 40 especies de cladóceros identificados, 11 se encuentran al menos una vez en todos los puntos de muestreo y solo 1 se restringió a la quebrada (*Diaphanosoma birgei*). De las 5 especies de copépodos, 4 están al menos en una ocasión en todos los puntos muestreados.

Un total de 5 especies de cladóceros pertenecientes a 5 géneros son registrados para la Amazonía Colombiana por primera vez (**Tabla 11**). Del total de las especies encontradas, solo una es endémica del Neotrópico: *Moina minuta* HANSEN, 1899; registrada para Brasil por Brandorff *et al.*, 1982. Con respecto a los copépodos la especie *Notodiaptomus dilatatus* presenta cierto grado de endemismo para Suramérica, pues ha sido registrada en Brasil, Colombia y Venezuela (Gaviria y Aranguren, 2007).

Tabla 11. Lista de cladóceros en el sistema de lagos Yahuarcaca. (RA): Registradas para la Amazonía Colombiana por González (2007), Duque *et al.* (1997). (DG) Distribución Geográfica – Ad: Amplia distribución; Tr: Tropical; Tr/N: Neotropical; Tr/P: Pantropical; Tr/C: Circumtropical; End: Endémico; ?: sin datos o datos insuficientes; Sb: Subtropical; A: América; Sb/A: Subtropical América; NA: Norte América; Au: Australia; Eu: Europa; Az: Amazónico; Br: Brasil; Ca: Canadá. Distribución explicada en el texto.

TAXA	DISTRIBUCION		Punto en que encontró
	DG	RA	
ORDEN ANOMOPODA			
Familia Chydoridae			
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. MÜLLER, 1875)	Br	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Chydorus eurynotus</i> SARS, 1901	Tr/C	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Chydorus pubescens</i> SARS, 1901	Tr/C	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Chydorus sphaericus</i> (MUELLER, 1785)	Ad	X	I, III, IV, V, VI
<i>Chydorus parvireticulata</i> FREY, 1987	Br?		I, II, III, IV, V
<i>Chydorus nitidulus</i> (SARS, 1901)	Br?		II, III, IV, V, VI
<i>Disparalona dadayi</i> (BIRGE, 1910)	Br	X	I, IV, V
<i>Dunhevedia</i> KING, 1853	Br	X	I, V
<i>Ephemeroporus barroisi</i> (RICHARD, 1894)	Ad?	X	I, II, IV, VI
<i>Ephemeroporus hybridus</i> (DADAY, 1905)	A	X	I, V, VI
<i>Euryalona orientalis</i> (DADAY, 1898)	Br?	X	I, V
<i>Kurzia latissima</i> (KURZ, 1874)	Br?		III, IV, V
<i>Kurzia longirostris</i> (DADAY, 1898)	Br?		V
<i>Leydigiopsis brevisrostris</i> BREHM, 1938	Br?	X	II, IV
<i>Oxyurella longicaudis</i> (BIRGE, 1910)	Br?	X	I, II
<i>Oxyurella tenuicaudis</i> (SARS, 1862)	Tr/N	X	II
Familia Bosminidae			
<i>Bosmina hagmanni</i> STINGELIN, 1904	Az?	X	I, II, III, V
<i>Bosminopsis deitersi</i> RICHARD, 1895	Br	X	I, II, III, IV, V, VI
Familia Daphnidae			
<i>Ceriodaphnia cf. silvestrii</i> DADAY, 1902	Br	X	I, III
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> SARS, 1886	Ad	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Ceriodaphnia laticaudata</i> P.E. MÜLLER, 1867	Br	X	I, II, III, IV, V
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (JURINE, 1820)	Az - Br	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Daphnia gessneri</i> HERBST, 1967	Sb	X	II, III
<i>Scapholeberis armata</i> (HERRICK, 1882)	A		I, II, III
<i>Simocephalus serrulatus</i> (KOCH, 1841)	Ad	X	III
<i>Simocephalus agua-brancai</i> BERGAMIN, 1939	Br	X	I, V, VI
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. MÜLLER, 1776)	Ad	X	II, III
Familia Moinidae			
<i>Moina micrura</i> KURZ, 1874	Ad	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Moina minuta</i> HANSEN, 1899	Tr/N - Ed	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Moina rostrata</i> McNAIR, 1980			I, II, III, IV, V, VI
Familia Iliocryptidae			
<i>Iliocryptus halyi</i> (BRADY, 1886)	?	X	I, II, IV, V, VI
Familia Macrothricidae			
<i>Macrothrix superaculeata</i> (SMIRNOV, 1992)	Az - Br?	X	II, III, V
<i>Macrothrix triserialis</i> (BRADY, 1886)	Tr/P	X	I, II, III, IV, V, VI
ORDEN CTENOPODA			

Familia Sididae				
<i>Diaphanosoma birgei</i>	KORINEEK, 1981	Tr/N - NA	X	I
<i>Diaphanosoma brevireme</i>	SARS, 1901	Tr/C	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Diaphanosoma polypina</i>	KOROVCHINSKY, 1982	Tr	X	I, II, V
<i>Diaphanosoma spinulosum</i>	HERBST, 1967	Tr/N	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Pseudosida bidentata</i>	HERRICK, 1884	NA	X	I, V
<i>Pseudosida ramosa</i>	(DADAY, 1904)	Tr/N	X	IV, V
<i>Sarsilatona</i>	KOROVCHINSKY, 1985	Br	X	IV, V

Tabla 12. Lista de copépodos en el sistema de lagos Yahuaraca. (RA): Registradas para la Amazonía Colombiana por González (2007). (DG) Distribución Geográfica – Ad: Ampla distribución; Tr: Tropical; Tr/N: Neotropical; Tr/P: Pantropical; Tr/C: Circumtropical; End: Endémico; ?: sin datos o datos insuficientes; Sb: Subtropical; A: América; Sb/A: Subtropical América; NA: Norte América; Au: Australia; Eu: Europa; Az: Amazónico; Br: Brasil; Ca: Canadá. Distribución explicada en el texto.

TAXA	DISTRIBUCION		Punto en que se encontró	
	DG	RA		
ORDEN CALANOIDA				
Familia Diaptomidae				
<i>Notodiaptomus dilatatus</i>	DUSSART, 1984	?	X	I, III, IV, V
ORDEN CYCLOPOIDA				
Familia Cyclopidae				
<i>Mesocyclops venezolanus</i>	DUSSART, 1987	Tr/N - Ca	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Metacyclops laticornis</i>	(LOWNDES, 1934)	Sb/A	X	I, II, III, IV, V, VI
<i>Thermocyclops decipiens</i>	(KIEFER, 1929)	Tr/P	X	I, II, III, IV, V, VI
Cyclopodio sp.		?		I, II, III, IV, V, VI

Durante todo el periodo de muestreo se encontraron un total de 29 especies de cladóceros y 5 de copépodos en la quebrada (Punto I), 27 y 5 respectivamente en la zona litoral del lago 4 (Punto II), 25 y 4 en la zona limnética del mismo lago (Punto III), 24 y 5 en la zona litoral de lago 1 (Punto IV), 30 y 5 en la zona limnética del lago 1 (Punto V) y 18 y 4 en el canal de acceso (Punto VI). Estas especies se clasificaron teniendo en cuenta el índice de constancia (IC= porcentaje de muestras en las que esta presente la especie) (Vásquez y Rey 1992), en: especies constantes IC>50%, accesorias 25% >IC<50% y accidentales IC<25%.

El punto de muestreo en la zona limnética del lago 1, junto con las zonas litorales de los lagos 1 y 4 mostraron mayor incidencia de especies constantes, con 10 cada punto. Para la

zona limnética del lago 4, la quebrada y el canal de acceso el número de especies constantes se reduce (9, 9 y 4 respectivamente), el menor registro corresponde al canal debido probablemente a que es un ambiente más influenciado por las corrientes, donde el establecimiento y desarrollo de una comunidad zooplanctónica es complicado.

Al considerar los muestreos de todos los puntos y fases hidrológicas, para los cladóceros se hallaron tres especies constantes y a su vez dominantes, siete accesorias con abundancia intermedia y treinta accidentales con menor abundancia (**Tabla 13**). En cuanto a los copépodos se hallaron dos especies constantes, una accesorias y otra accidental, los copepoditos y los nauplios, por incluir individuos de todas las diferentes especies, fueron constantes y en promedio los más abundantes (**Tabla 14**)

Tabla 13. Abundancia, frecuencia e índice de constancia (IC) de todas las especies de cladóceros presentes en el sistema de lagos Yahuaraca. Las líneas separan los taxones en categorías según el valor del IC. Especies constantes IC>50%, especies accesorias 25%> IC<50%, especies accidentales IC<25%.

	Total (Ind/L)	Promedio	% Abundancia	Frecuencia	Índice de Constancia
<i>Diaphanosoma spinulosum</i>	62,510	0,9617	25,910	54	83,08
<i>Moina minuta</i>	31,790	0,4891	13,177	52	80,00
<i>Moina rostrata</i>	48,070	0,7395	19,925	52	80,00
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	6,810	0,1048	2,823	32	49,23
<i>Bosminopsis deitersi</i>	51,070	0,7857	21,168	30	46,15
<i>Macrothrix triserialis</i>	4,310	0,0663	1,786	29	44,62
<i>Diaphanosoma brevireme</i>	7,630	0,1174	3,163	28	43,08
<i>Chydorus eurynotus</i>	2,710	0,0417	1,123	26	40,00
<i>Moina micrura</i>	7,200	0,1108	2,984	25	38,46
<i>Iliocryptus halyi</i>	1,260	0,0194	0,522	20	30,77
<i>Alona quadrangularis</i>	1,430	0,0220	0,593	15	23,08
<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	1,930	0,0297	0,800	12	18,46
<i>Daphnia gessneri</i>	0,440	0,0068	0,182	12	18,46
<i>Chydorus pubescens</i>	1,280	0,0197	0,531	11	16,92
<i>Disparalona dadayi</i>	1,240	0,0191	0,514	11	16,92
<i>Chydorus sphaericus</i>	0,880	0,0135	0,365	10	15,38
<i>Ceriodaphnia laticaudata</i>	0,950	0,0146	0,394	10	15,38
<i>Kurzia latissima</i>	0,460	0,0071	0,191	8	12,31
<i>Bosmina hagmanni</i>	0,960	0,0148	0,398	8	12,31
<i>Pseudosida ramosa</i>	1,230	0,0189	0,510	8	12,31
<i>Chydorus nitidulus</i>	0,630	0,0097	0,261	7	10,77
<i>Oxyurella longicaudis</i>	0,820	0,0126	0,340	7	10,77
<i>Chydorus parvireticulata</i>	0,670	0,0103	0,278	6	9,23

<i>Ephemeroporus barroisi</i>	0,650	0,0100	0,269	6	9,23
<i>Ephemeroporus hybridus</i>	0,330	0,0051	0,137	6	9,23
<i>Diaphanosoma polypina</i>	0,660	0,0102	0,274	6	9,23
<i>Macrothrix superaculeata</i>	0,890	0,0137	0,369	5	7,69
<i>Sarsilaton</i>	0,670	0,0103	0,278	4	6,15
<i>Leydigopsis brevis</i>	0,150	0,0023	0,062	3	4,62
<i>Simocephalus aqua-brancai</i>	0,210	0,0032	0,087	3	4,62
<i>Dunhevedia</i>	0,250	0,0038	0,104	2	3,08
<i>Euryalona orientalis</i>	0,100	0,0015	0,041	2	3,08
<i>Ceriodaphnia cf. silvestrii</i>	0,080	0,0012	0,033	2	3,08
<i>Scapholeberis armata</i>	0,310	0,0048	0,128	2	3,08
<i>Pseudosida bidentata</i>	0,150	0,0023	0,062	2	3,08
<i>Kurzia longirostris</i>	0,050	0,0008	0,021	1	1,54
<i>Oxyurella tenuicaudis</i>	0,030	0,0005	0,012	1	1,54
<i>Simocephalus serrulatus</i>	0,070	0,0011	0,029	1	1,54
<i>Simocephalus vetulus</i>	0,040	0,0006	0,017	1	1,54
<i>Diaphanosoma birgei</i>	0,340	0,0052	0,141	1	1,54

Tabla 14. Abundancia, frecuencia e índice de constancia (IC) de todas las especies de copépodos presentes en el sistema de lagos Yahuaraca. Las líneas separan los taxones en categorías según el valor del IC. Especies constantes IC>50%, especies accesorias 25%> IC<50%, especies accidentales IC<25%.

	Total (Ind/L)	Promedio (Ind/L)	% Abundancia	Frecuencia	Índice de Constancia
Nauplio	356,96	5,03	55,92	71	100
<i>Thermocyclops decipiens</i>	118,43	1,67	18,70	66	92,96
Copepoditos	119,38	1,68	5,08	64	90,14
<i>Mesocyclops venezolanus</i>	32,43	0,46	1,01	53	74,65
<i>Metacyclops laticornis</i>	6,46	0,09	18,55	28	39,44
Cyclopidio sp.	4,00	0,06	0,63	25	35,21
<i>Notodiaptomus dilatatus</i>	0,68	0,01	0,11	5	7,04

6.2.2 Variación temporal y espacial de riqueza y abundancia

La riqueza de especies, así como la abundancia de los cladóceros y los copépodos varían temporalmente dependiendo del punto de muestreo, observándose una mayor densidad de los copépodos durante casi todo el estudio (**Figura 27**)

En el punto de muestreo de la quebrada, la riqueza y la densidad no presentaron cambios significativos entre los periodos para ninguna de las comunidades (**Tabla 15**). Aunque los

coeficientes de determinación no son muy altos, la densidad de ambas comunidades presenta una relación directa y significativa con la conductividad ($r^2=0.58$ $F_{1,10}=13.79$ $p<0.01$ para cladóceros y $r^2=0.50$ $F_{1,10}=10.16$ $p<0.01$ para copépodos), al igual que la riqueza de los cladóceros ($r^2=0.35$ $F_{1,10}=5.28$ $p<0.05$); este incremento en la conductividad se debe a la mezcla de aguas del río con las de la quebrada, de tal forma que esta variable es un mejor indicativo del efecto generado por el pulso de inundación que solo el nivel del río o la profundidad del punto de muestreo, debido al desfase temporal que se da en el gradiente canal – quebrada (**Figura 27**).

Tabla 15. Análisis de varianza Kruskal-Wallis y Mann-Whitney U test entre los periodos para la Abundancia y la Riqueza de los Cladóceros y Copépodos (Puntos de muestreo, II y IV: Zona litoral del lago 4 y 1 respectivamente). Para cada caso N: 12.

ABUNDANCIA CLADÓCEROS					
Punto	Kruskal-Wallis		Mann-Whitney U test		
	X²	p	Entre periodos	U	p
II	6,064	0,048	1° ascenso vs descenso	1,000	0,048
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049
ABUNDANCIA COPEÉPODOS					
II	6,679	0,035	1° ascenso vs descenso	1,000	0,048
			1° ascenso vs 2° ascenso	1,000	0,048
RIQUEZA CLADÓCEROS					
IV	8,103	0,017	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
			1° ascenso vs 2° ascenso	0,500	0,024

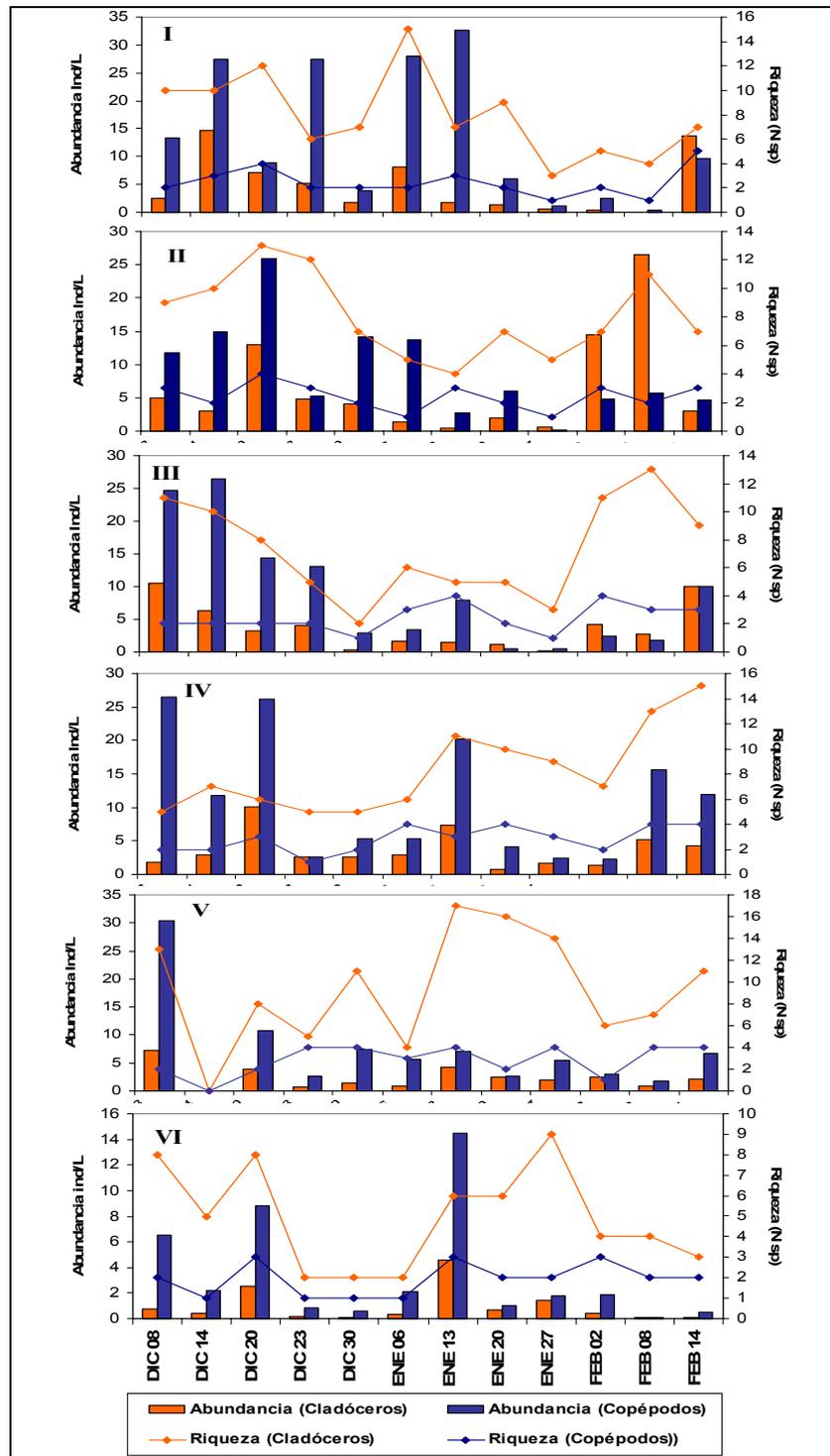


Figura 27. Relación entre la abundancia (Ind/L) y la riqueza de especies (De arriba hacia abajo puntos de muestreo I: Quebrada, II: Zona litoral lago 4, III: Zona limnética lago 4, IV: Zona litoral lago 1, V: Zona limnética lago 1 y VI: Canal).

Para la zona litoral del lago 4, la densidad presentó cambios significativos entre periodos para ambas comunidades (**Tabla 15**). En los cladóceros estos cambios ocurren entre los periodos de ascenso y el descenso, aumentando significativamente durante el segundo periodo de ascenso (X: 14.62, SD: 11.76), además existió una relación inversa y una correlación significativa con la conductividad ($r^2 = 0.48$ $F_{1,10} = 8.99$ $p < 0.05$) (**Figura 27**). En los copépodos, aunque no hubo correlación con la conductividad, la densidad presentó cambios significativos entre el primer ascenso y descenso y entre los ascensos (**Tabla 15**); las mayores densidades se hallaron en la primera fase (X: 14.30, SD: 6.69) y fueron muy bajas en el descenso (X: 2.92, SD: 2.93) y segundo ascenso (X: 5.06, SD: 0.64). La riqueza de especies de cladóceros aumenta durante los tres primeros muestreos del primer periodo de ascenso y luego disminuye hasta el final de este periodo, en el periodo de descenso no presenta un patrón definido y vuelve a aumentar en el segundo periodo de ascenso. Con respecto a los copépodos la riqueza no se relacionó con ninguna variable (**Figura 27**).

Para la zona limnética del lago 4, la densidad y la riqueza de los cladóceros, presentaron una relación inversa y correlación significativa con el pH ($r^2 = 0.35$ $F_{1,10} = 5.42$ $p < 0.05$ y $r^2 = 0.66$ $F_{1,10} = 19.16$ $p < 0.01$, respectivamente), lo mismo ocurrió en el caso de la densidad con la conductividad ($r^2 = 0.52$ $F_{1,10} = 10.57$ $p < 0.01$). Esto indica que tales variables bióticas disminuyen a medida que aumenta la proporción de aguas del río (con mayor pH y conductividad), aunque no haya una relación con la profundidad del lago (**Figura 27**). Además, el desfase temporal hace que riqueza y densidad en las dos comunidades no presenten cambios significativos entre los periodos hidrológicos.

Las densidades poblacionales de ambas comunidades y la riqueza de especies de los copépodos en la zona litoral del lago 1, no siguen un patrón definido, corroborado por los análisis de varianza Kruskal-Wallis en los que no se obtienen diferencias significativas entre los periodos para estas dos variables. Sin embargo, la riqueza de especies de cladóceros sí muestra diferencias significativas entre el primer ascenso y el descenso y entre los dos ascensos (**Tabla 15**), observándose que esta comienza a aumentar luego de terminada la primera fase de ascenso hasta el final del periodo de estudio (**Figura 27**).

En la zona limnética del lago 1, las variables bióticas analizadas no presentan diferencias significativas entre los periodos hidrológicos ni correlación con las variables abióticas. La densidad de cladóceros y copépodos no muestra ningún patrón evidente; por el contrario la riqueza de cladóceros es mayor durante el descenso cuando el lago 1 es alimentado principalmente por aguas que drenan desde los otros lagos y la quebrada (**Figura 27**).

En el canal de acceso no se presentaron cambios significativos para la riqueza y densidad de cladóceros y copépodos entre fases hidrológicas (**Tabla 15**), pero la riqueza de cladóceros tiene una correlación inversa y significativa con los niveles hidrométricos ($r^2=0.53$ $F_{1,10}=11.35$ $p<0.01$) y lo mismo ocurre con las demás variables aunque la relación no es significativa, sugiriendo que la densidad y riqueza de este punto se deben principalmente a los aportes que se dan desde los lagos. La densidad de cladóceros está correlacionada de manera inversa y significativa con el pH ($r^2=0.48$ $F_{1,10}=9.21$ $p<0.05$) ratificando el hecho de que cuando aumenta el drenaje de aguas negras hacia el canal, aumenta la cantidad de individuos aportados desde los lagos (**Figura 27**).

6.2.3 Variación espacial y temporal de los grupos tróficos

Dentro de la subclase Copepoda, de acuerdo con Gaviria (1998), el orden Calanoida se caracteriza por presentar individuos herbívoros, mientras el orden Cyclopoida exhibe organismos omnívoros. En el grupo de Cladocera se encuentran individuos filtradores en donde se destacan las familias Sididae, Daphnidae, Bosminidae, Moinidae; y raspadores caracterizados por las familias Iliocryptidae, Chydoridae y Macrothricidae (Elmoor-loureiro, 1997).

Al realizar un análisis de Kruskal-Wallis para la densidad de grupos tróficos en la dimensión temporal (entre periodos hidrológicos), se obtuvieron diferencias significativas para cladóceros filtradores en la zona litoral del lago 4 (**Tabla 16**), los cuales fueron más abundantes bajo condiciones intermedias de mezcla de aguas negras y blancas, lo que también se observó en la mayoría de los puntos de muestreo, para disminuir luego al final

del primer ascenso y en el descenso (**Figura 28**). Para copépodos solo presentaron diferencias significativas en los omnívoros en la zona litoral del lago 4 y en la zona limnética del lago 1 (**Tabla 16**). Con respecto a la zona litoral de lago 4, la mayor densidad se presentó durante la primera fase de ascenso pero con fluctuaciones frecuentes, tal como ocurrió en la mayoría de los demás puntos de muestreo. En la zona limnética del lago 1 las mayores densidades se presentaron al inicio del primer ascenso y disminuyeron luego con el ascenso del río que no aporta biomasa en mayor proporción. El canal muestra un pico en la densidad durante el primer ascenso, que corresponde con un declive en el pH y la conductividad, que también se dio en el lago 1, indicando que el sistema de lagos dreña agua y aportó organismos hacia el canal ante una disminución corta en el ascenso del río (**Figura 28**). Esto se confirma al observar como en el canal se da nuevamente un pico de abundancia cuando inicia el periodo de descenso.

Tabla 16. Análisis de varianza Kruskal-Wallis y Mann-Whitney U test entre los periodos para los tipos de alimentación presentes en los microcrustáceos (Puntos de muestreo, II: Zona litoral lago 4, V: Zona limnética lago 1). Para cada caso N: 12.

CLADÓCEROS FILTRADORES					
Punto	Kruskal-Wallis		Mann-Whitney U test		
	X²	p	Entre periodos	U	p
II	6,846	0,033	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
			Descenso vs 2° ascenso	0,00	0,049
COPÉPODOS OMNÍVOROS					
II	8,321	0,016	1° ascenso vs descenso	0,00	0,024
			1° ascenso vs 2° ascenso	0,00	0,020
V	6,659	0,036	1° ascenso vs descenso	1,00	0,043
			1° ascenso vs 2° ascenso	0,00	0,034

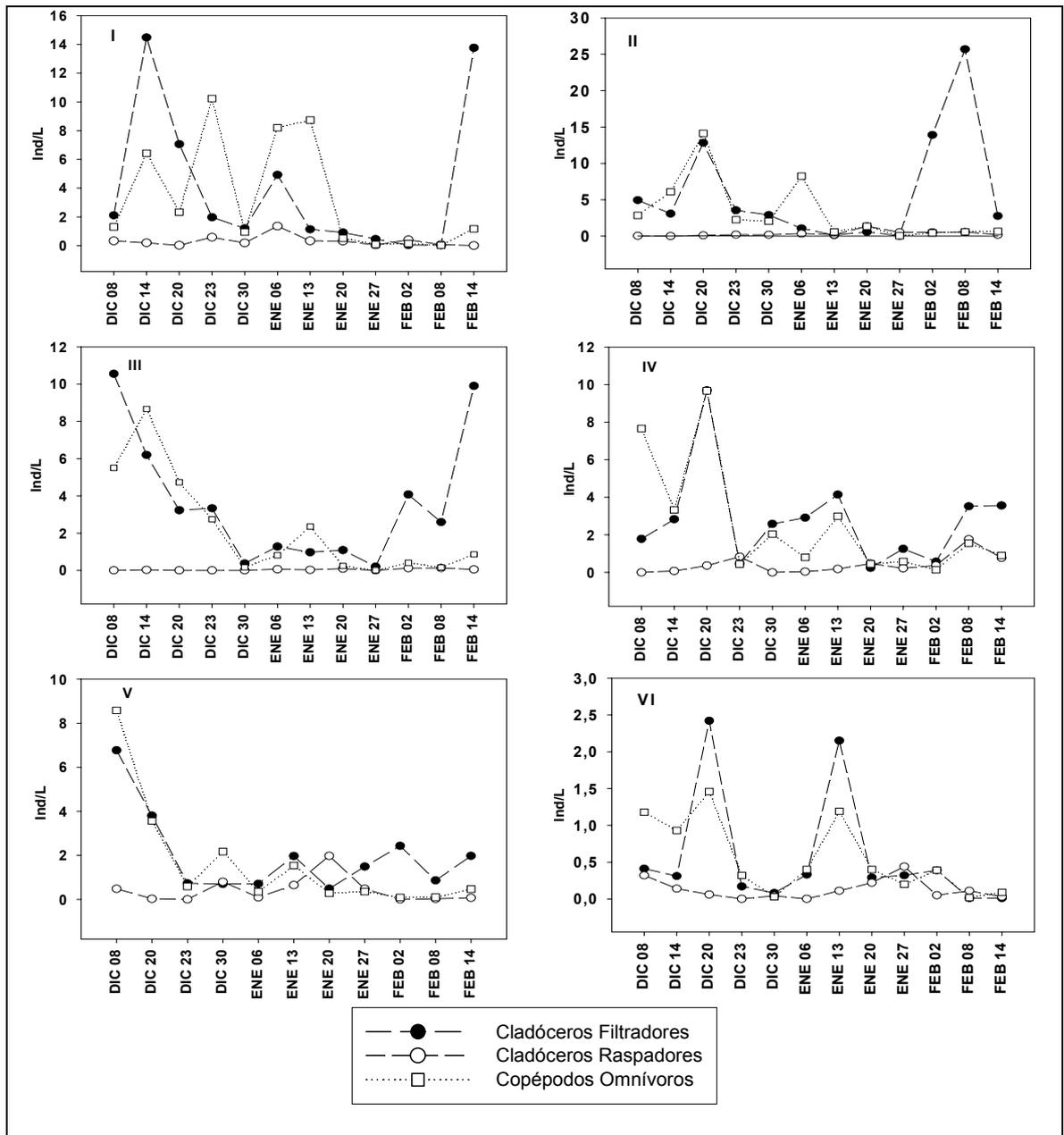


Figura 28. Cambios en la densidad poblacional para los grupos tróficos Cladóceros (Filtradores y Raspadores) y Copéodos (Omnívoros) en cada punto de muestreo (I: Quebrada, II: Zona litoral lago 4, III. Zona limnética lago 4, IV: Zona litoral lago 1, V: Zona limnética lago 1 y VI: Canal).

6.2.4 Modelos de Distribución de Abundancias.

El sistema de lagos Yahuaraca se caracterizó durante todo el periodo de muestreo por exhibir en todos los puntos la tendencia a presentar un modelo de distribución de abundancias de serie logarítmica; modelo que predice la aparición de un gran número de especies raras y una proporción pequeña de especies abundantes; debido a la dominancia de uno o pocos factores ambientales y/o a cambios en los rangos óptimos de las especies (Magurran, 2004) en este caso relacionados con fluctuaciones que genera el pulso de inundación del río Amazonas modificando variables como la conductividad, el pH, profundidad y turbidez, entre otras. De las 72 muestras repartidas en los seis puntos de muestreo, solamente 20 no ajustan a un modelo de serie logarítmica (**Tabla 17**).

Tabla 17. Modelos de distribución de abundancia de especies que caracterizan cada uno de los puntos de muestreo del sistema de lagos Yahuaraca a lo largo del tiempo.

Modelo	Serie Logarítmica			Vara Partida			Log Normal			Geométrica		
	X ²	gl	Ajusta	X ²	gl	Ajusta	X ²	gl	Ajusta	X ²	gl	Ajusta
I-DIC08	7,21	4	si	2,69	4	si	---	---	no	---	---	no
I-DIC14	6,73	5	si	14,29	5	no	---	---	no	5,08	1	no
I-DIC20	3,82	3	si	7,51	3	si	---	---	no	---	---	no
I-DIC23	3,51	3	si	8,02	3	no	---	---	no	---	---	no
I-DIC30	10,56	4	no	34,97	4	no	---	---	no	---	---	no
I-ENE06	13,48	3	no	27,77	3	no	---	---	no	---	---	no
I-ENE13	5,77	3	si	10,70	3	no	---	---	no	---	---	no
I-ENE20	0,04	1	si	1,21	2	si	---	---	no	---	---	no
I-ENE27	2,14	3	si	17,21	3	no	---	---	no	---	---	no
I-FEB02	1,17	1	si	6,87	1	no	---	---	no	---	---	no
I-FEB08	13,34	4	no	16,78	4	no	---	---	no	22,85	1	no
I-FEB14	7,20	4	si	39,52	3	no	---	---	no	---	---	no
II-DIC08	6,03	5	si	19,70	4	no	---	---	no	---	---	no
II-DIC14	13,90	5	no	37,17	4	no	---	---	no	---	---	no
II-DIC20	12,08	4	no	12,50	4	no	---	---	no	---	---	no
II-DIC23	2,11	4	si	5,23	4	si	---	---	no	9,04	1	no
II-DIC30	3,93	2	si	6,01	3	si	---	---	no	---	---	no
II-ENE06	3,37	3	si	3,08	3	si	---	---	no	---	---	no
II-ENE13	5,76	3	si	2,33	3	si	---	---	no	181,0	1	no
II-ENE20	7,18	1	no	3,89	1	no	---	---	no	---	---	no
II-ENE27	3,96	4	si	13,75	4	no	---	---	no	44,55	1	no
II-FEB02	5,04	5	si	32,47	4	no	---	---	no	---	---	no
II-FEB08	4,35	4	si	7,38	3	si	---	---	no	---	---	no
II-FEB14	7,13	5	si	52,66	4	no	---	---	no	---	---	no

III-DIC08	5,16	5	si	24,57	3	no	---	---	no	---	---	no
III-DIC14	10,26	4	no	31,84	4	no	---	---	no	---	---	no
III-DIC20	6,53	2	no	1,51	3	si	---	---	no	---	---	no
III-DIC23	0,02	1	si	2,42	2	si	---	---	no	---	---	no
III-DIC30	5,25	4	si	0,95	4	si	---	---	no	---	---	no
III-ENE06	2,18	4	si	11,22	3	no	---	---	no	---	---	no
III-ENE13	3,11	2	si	1,34	2	si	---	---	no	---	---	no
III-ENE20	0,04	1	si	3,48	1	si	---	---	no	105,0	1	no
III-ENE27	0,71	4	si	14,65	4	no	---	---	no	---	---	no
III-FEB02	2,54	3	si	2,94	3	si	---	---	no	---	---	no
III-FEB08	5,40	5	si	13,52	4	no	---	---	no	4,54	1	no
III-FEB14	6,31	5	si	7,01	4	si	---	---	no	---	---	no
IV-DIC08	3,80	5	si	20,32	4	no	---	---	no	---	---	no
IV-DIC14	8,86	3	no	23,97	2	no	---	---	no	---	---	no
IV-DIC20	6,17	2	no	1,70	3	si	---	---	no	---	---	no
IV-DIC23	16,82	2	no	1,26	2	si	---	---	no	259,4	1	no
IV-DIC30	5,49	4	si	2,28	3	si	---	---	no	---	---	no
IV-ENE06	5,61	5	si	50,31	4	no	---	---	no	---	---	no
IV-ENE13	17,03	4	no	21,72	4	no	---	---	no	---	---	no
IV-ENE20	4,30	2	si	3,67	2	si	---	---	no	---	---	no
IV-ENE27	4,47	3	si	3,64	3	si	---	---	no	177,2	1	no
IV-FEB02	7,60	4	si	6,31	4	si	---	---	no	---	---	no
IV-FEB08	17,69	5	no	48,60	4	no	---	---	no	---	---	no
IV-FEB14	7,08	4	si	10,07	4	no	---	---	no	---	---	no
V-DIC08	4,62	4	si	11,74	4	no	---	---	no	---	---	no
V-DIC14	---	---	no	---	---	no	---	---	no	---	---	no
V-DIC20	1,90	3	si	6,99	3	si	---	---	no	---	---	no
V-DIC23	4,62	3	si	10,08	3	no	---	---	no	184,6	1	no
V-DIC30	3,40	3	si	7,66	3	si	---	---	no	---	---	no
V-ENE06	9,49	3	no	19,03	3	no	---	---	no	---	---	no
V-ENE13	7,18	3	si	3,95	2	si	---	---	no	---	---	no
V-ENE20	14,14	3	no	17,54	3	no	---	---	no	3,23	1	si
V-ENE27	2,29	3	si	2,12	3	si	---	---	no	---	---	no
V-FEB02	2,07	3	si	13,33	3	no	---	---	no	---	---	no
V-FEB08	3,80	3	si	45,77	3	no	---	---	no	119,4	1	no
V-FEB14	12,84	2	no	12,64	2	no	---	---	no	---	---	no
VI-DIC08	2,00	3	si	7,95	3	no	---	---	no	---	---	no
VI-DIC14	1,81	4	si	7,48	3	si	---	---	no	167,0	1	no
VI-DIC20	3,83	1	si	0,37	1	si	---	---	no	---	---	no
VI-DIC23	1,55	1	si	3,57	2	si	---	---	no	76,27	2	no
VI-DIC30	0,04	0	si	0,13	2	si	---	---	no	---	---	no
VI-ENE06	7,04	3	si	10,77	3	no	---	---	no	---	---	no
VI-ENE13	5,40	1	no	2,94	2	si	---	---	no	---	---	no
VI-ENE20	6,40	2	no	4,12	2	si	---	---	no	82,49	1	no
VI-ENE27	7,30	2	no	3,91	2	si	---	---	no	115,5	1	no
VI-FEB02	0,50	1	si	0,27	1	si	---	---	no	137,4	1	no
VI-FEB08	0,18	2	si	2,81	2	si	---	---	no	---	---	no
VI-FEB14	6,21	4	si	21,56	3	no	---	---	no	---	---	no

6.2.5 Relación entre riqueza de especies, equitatividad y diversidad de Shannon

Los valores de diversidad de Shannon (H') son relativamente bajos ($X: 1.62$; $SD: 0.45$) y al igual que la riqueza tienden a aumentar en la medida que hay movimiento de agua por ascenso del río, arrastrando materiales y fauna en el eje lago 1 – quebrada, o por drenaje de los lagos con el mismo efecto en sentido inverso. Esto se observa mejor en las zonas limnéticas de los lagos 4 y 1; en el primer caso, la mayor diversidad se halla en la condición intermedia de ascenso y de descenso y las menores cuando hay un marcado predominio de aguas del río en el sexto muestreo, o de la quebrada en el noveno muestreo (**Figura 29**). La región limnética del lago 1 muestra menor diversidad durante el primer ascenso, cuando presenta principalmente aguas que le llegan del río a través del canal de acceso, y mayor durante el descenso, cuando es enriquecido con agua y biota proveniente de los otros lagos. En el canal, la diversidad fluctúa al inicio del ascenso como resultado de diferentes niveles de flujo de aguas hacia el lago 1 y desde este hacia el canal, y luego cuando el río Amazonas está en su máximo nivel, al final del primer ascenso y al inicio del segundo, el canal presenta la menor diversidad, indicando que para este sistema de lagos, el río puede aportar iones, sólidos y material orgánico, pero no individuos, como si ocurre cuando desaguan los lagos en sentido inverso (**Figura 29**). Las zonas litorales no mostraron un patrón claro en su comportamiento temporal.

Debido a esta condición intermedia en el índice de diversidad de Shannon y la riqueza de especies y a las disimilitudes en la respuesta ante el pulso, mediadas por la localización limnética o litoral y el gradiente longitudinal canal – lagos – quebrada, ambas variables presentaron diferencias significativas entre los puntos y no para los periodos, pero al haber una interacción significativa se observa que las diferencias entre puntos dependen del periodo hidrológico (**Tabla 18**).

Tabla 18. Análisis de varianza entre los periodos y los puntos de muestreo, junto con su interacción para la diversidad de Shannon y la riqueza de especies.

	DIVERSIDAD				
	SC	GL	MC	F	p
Periodos	0,822	2	0,411	2,759	0,072
Puntos	2,072	5	0,414	2,781	0,026
Interacción	3,348	10	0,335	2,247	0,028
Error	7,896	53	0,149		
Total	201,778	71			
	RIQUEZA				
Periodos	9,930	2	4,965	0,385	0,682
Puntos	212,169	5	42,434	3,294	0,012
Interacción	319,370	10	31,937	2,479	0,016
Error	682,800	53	12,883		
Total	8744	71			

Para la diversidad de Shannon, un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis, aplicado a los puntos, separando cada periodo hidrológico, permitió observar que hay diferencias estadísticamente significativas entre algunos puntos solo en el primer periodo de ascenso. Posteriormente un análisis de Mann-Whitney (U test), mostró diferencias entre los puntos I y VI (quebrada y canal), II y IV (zonas litorales de los dos lagos), IV y V (litoral y limnético del lago 1), IV y VI (litoral del lago 1 y canal de acceso) (**Tabla 19**).

Tabla 19. Kruskal-Wallis para la diversidad de Shannon para cada periodo hidrológico y Mann-Whitney U test entre los puntos (E/P) para cada periodo.

Periodo	Kruskal-Wallis		Mann-Whitney U test		
	X ²	p	E/P	U	p
1° Ascenso	10,978	0,050	1 vs 6	5,000	0,041
			2 vs 4	5,000	0,041
			4 vs 5	4,000	0,045
			4 vs 6	4,000	0,026
Descenso	7,129	0,211	-	-	-
2° Ascenso	10,006	0,075	-	-	-

En lo que respecta a la riqueza de especies se presentaron diferencias significativas entre los puntos de muestreo en los dos ascensos, pero con una significancia menor. Para el

primer ascenso las diferencias se presentan entre el punto I y VI (quebrada y canal), III y VI (zona limnética lago 4 y canal). En el segundo fueron entre el punto II y VI, III y VI (ambas zonas del lago 4 y canal), V y VI (zona limnética lago 1 y canal) (**Tabla 20**).

Tabla 20. Kruskal-Wallis para la riqueza de especies para cada periodo hidrológico y Mann-Whitney U test entre los puntos (E/P) para cada periodo.

Periodo	Kruskal-Wallis		Mann-Whitney U test		
	X ²	p	E/P	U	p
1° Ascenso	10,074	0,073	1 vs 6	4,000	0,026
			3 vs 6	5,000	0,041
Descenso	8,388	0,136	-	-	-
			2 vs 6	0,000	0,049
2° Ascenso	9,895	0,078	3 vs 6	0,000	0,046
			5 vs 6	0,000	0,049

Con respecto a la equitatividad, la **Figura 29** muestra que no hay cambios fuertes para cada punto a través del tiempo. Sin embargo, al reunir los datos de todos los puntos, el ANOVA arroja diferencias estadísticamente significativas entre los periodos hidrológicos, pero independientemente del punto de muestreo por ser la interacción de estos factores no significativa (**Tabla 21**). El test de MDS muestra que las diferencias significativas se presentan entre los dos ascensos (X: 0.71; SD: 0.13, primer ascenso y X: 0.81; SD: 0.11, segundo ascenso) y el descenso (X: 0.69; SD: 0.17) (**Tabla 22**).

Tabla 21. Análisis de varianza entre los periodos y los puntos de muestreo, junto con su interacción para la equitatividad.

	EQUITATIVIDAD				
	SC	GL	MC	F	p
Periodos	0,149	2	0,074	3,796	0,029
Puntos	0,213	5	0,043	2,167	0,072
Interacción	0,172	10	0,017	0,876	0,561
Error	1,040	53	0,020		
Total	39,717	71			

Tabla 22. Análisis de MDS entre los periodos hidrológicos para la equitatividad.

PERIODO (I)	PERIODO (J)	Diferencia entre medias (I-J)	Error típ.	Significación	Intervalo de confianza al 95%.	
					Lím. inferior	Lím. superior
1° Ascenso	Descenso	-0,096	0,041	0,022	-0,178	-0,015
	2° Ascenso	0,021	0,041	0,602	-0,060	0,103
Descenso	1° Ascenso	0,096	0,041	0,022	0,015	0,178
	2° Ascenso	0,118	0,047	0,015	0,024	0,211
2° Ascenso	1° Ascenso	-0,021	0,041	0,602	-0,103	0,060
	Descenso	-0,118	0,047	0,015	-0,211	-0,024

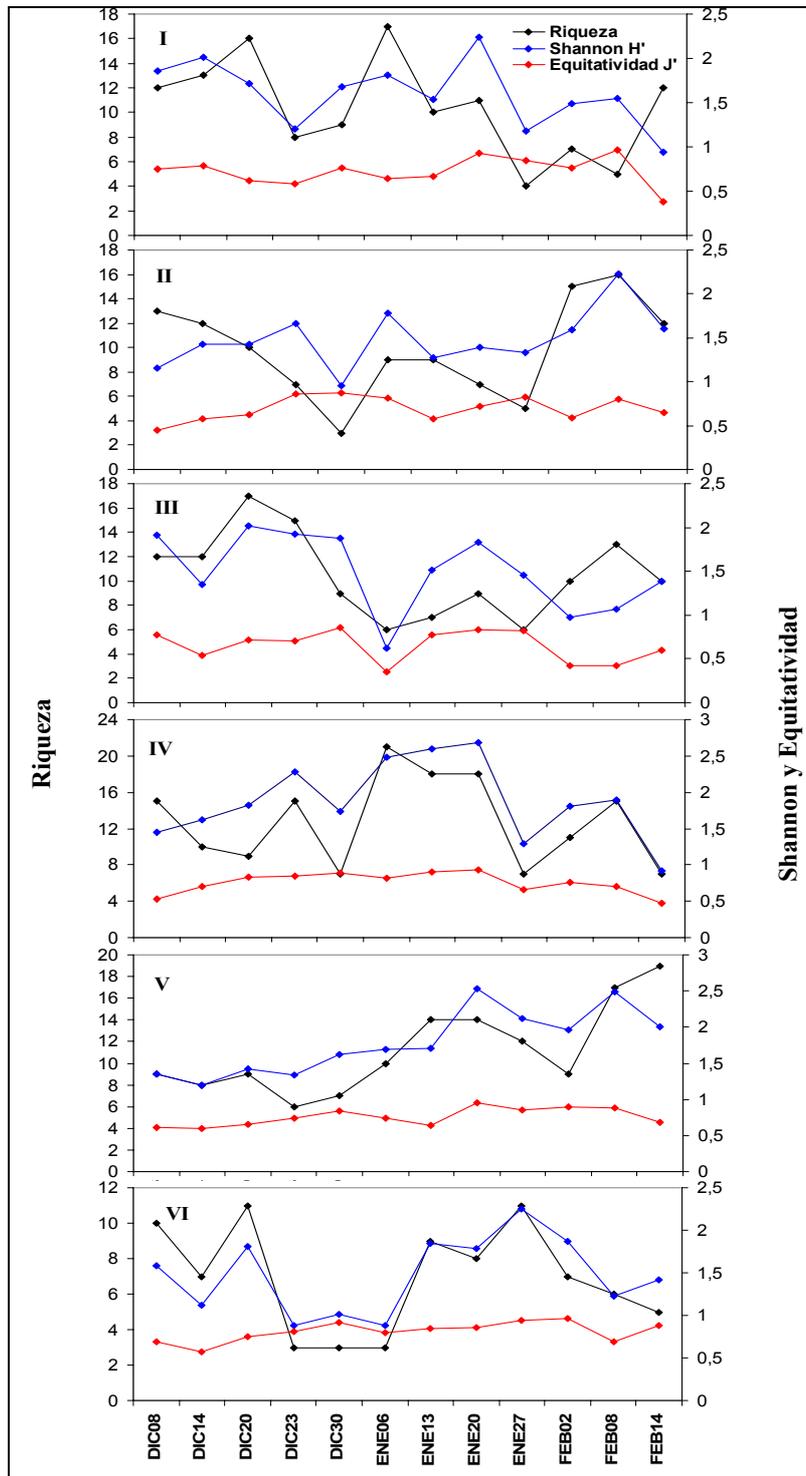


Figura 29. Relación entre la riqueza, equitatividad (J') y diversidad (H'). (De arriba hacia abajo puntos de muestreo I: Quebrada, II: Zona litoral lago 4, III: Zona limnética lago 4, IV: Zona litoral lago 1, V: Zona limnética lago 1 y VI: Canal).

6.2.6 Análisis de Similitud

El análisis de agrupamiento (Group Average) conducido con el análisis de similitud de Bray Curtis para los periodos hidrométricos referidos como: primera fase de ascenso (F1), fase de descenso (F2), segunda fase de ascenso (F3); mostró una tendencia a agrupar los diferentes puntos de muestreo de acuerdo con las fases. Se puede observar una alta similitud entre los diferentes puntos para la fase 1. Así mismo dentro de estas agrupaciones se puede ver también la tendencia a unir los puntos pertenecientes al lago 1 durante las dos últimas fases (F2 y F3). Se aprecia también una clara separación de la primera fase de ascenso, cuando el efecto de inundación del río es mayor, con respecto a las otras dos fases (Figura 30).

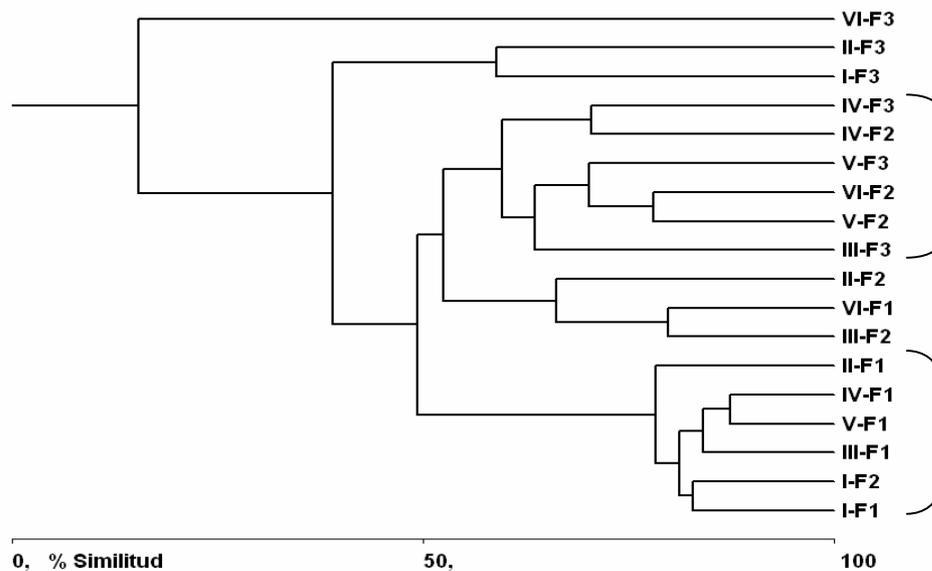


Figura 30. Bray Curtis entre las fases hidrométricas para los diferentes puntos de muestreo: Quebrada (I), Zona litoral lago 4 (II), Zona limnética lago 4 (III), Zona litoral lago 1 (IV), Zona limnética lago 1 (V) y Canal (VI).

El análisis de agrupamiento (Group Average) conducido con el análisis de similitud de Jaccard para los periodos hidrométricos referidos de la misma manera que el anterior, mostró una tendencia a agrupar los puntos del lago 1 y el canal durante las fases 1 y 2. Se observa una separación de la segunda fase de ascenso con las otras dos. Además se

agrupan los puntos de lago 4 y la quebrada durante la primera fase de ascenso cuando el río transporta fauna de los lagos a la quebrada (**Figura 31**).

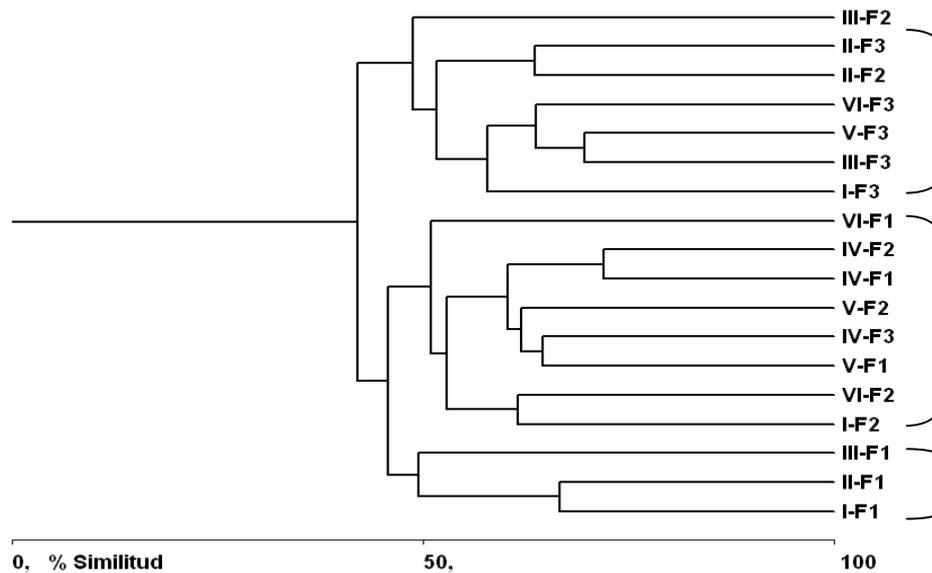


Figura 31. Afinidad faunística (Coeficiente de Jaccard) entre las fases hidrométricas para los diferentes puntos de muestreo: Quebrada (I), Zona litoral lago 4 (II), Zona limnética lago 4 (III), Zona litoral lago 1 (IV), Zona limnética lago 1 (V) y Canal (VI).

El índice de dispersión biótica de Koch (1957), da como resultado un porcentaje muy bajo, en promedio el 7% de las especies del sistema de lagos Yahuaraca están representadas por algún individuo en todos los puntos de muestreo (**Figura 32**). Estos bajos valores están relacionados con el gradiente en condiciones ambientales en el eje canal – quebrada, además el desfase temporal del efecto del pulso que ocurre en el sistema de lagos favorece la aparición de sectores, canal y lago 1 con mayor influencia del río en forma directa (aguas más próximas a las blancas) y lago 4 y quebrada con mayor aporte de aguas negras de origen local.

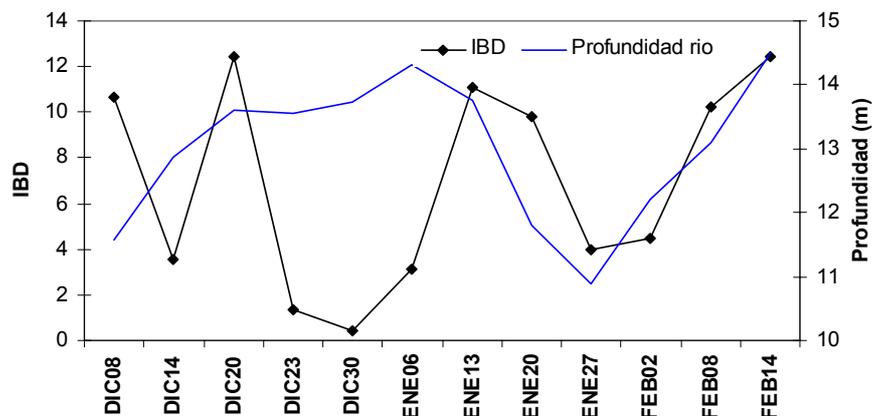


Figura 32. Índice de dispersión biótica de Koch (IBD) y cambios en los niveles hidrométricos del río Amazonas a través del tiempo.

Se puede observar que unos de los valores de dispersión biótica (Koch, 1957) más altos se generan en los momentos de mayor flujo de agua cuando inician las Fase 1 y 2 y cuando el río logra entrar a los lagos en la Fase 3. Esto concuerda con parte de los datos presentados por el análisis de similitud de Jaccard, en el cual se observó mayor similitud y una agrupación entre puntos para el primer periodo de ascenso y el periodo de descenso.

6.2.7 Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)

El análisis de correspondencia canónico en donde se relaciona la densidad de organismos, los puntos de muestreo y los periodos hidrológicos, con los parámetros físico-químicos, no evidenció ningún patrón aparente para los copépodos, al parecer por el escaso número de especies y por que los nauplios y copepoditos no pudieron ser separados en especies, de tal forma que sus cambios no responden siempre a las mismas fluctuaciones en variables ambientales. Para los cladóceros la varianza absorbida por los primeros ejes llega a un total de 79.3% y los resultados del test de Monte Carlo muestran correlaciones significativas entre las especies y las variables físico-químicas para el primer eje ($F= 3.940$ $p= 0.0018$) y para todos los ejes ($F= 1.601$ $p= 0.0371$), mostrando que la abundancia de la mayoría de las especies está relacionada con condiciones desde intermedias hasta elevadas de pH y conductividad.

Sin embargo dentro de las cuatro especies más abundantes durante todo el estudio, siendo determinantes del patrón de comportamiento de la abundancia total (**Tabla 13**), se encuentran *Diaphanosoma spinulosum*, *Moina minuta* que hacen parte del grupo que se relaciona con el pH y la conductividad pero en forma leve por hallarse cerca del centro de la distribución. Las otras dos, *Moina rostrata* y *Bosminopsis deitersi*, se relacionaron negativamente con estas variables abióticas y positivamente con el incremento en la profundidad del disco secchi que se dan bajo condiciones de mezcla pero con bajo aporte de aguas del río (**Figura 33**).

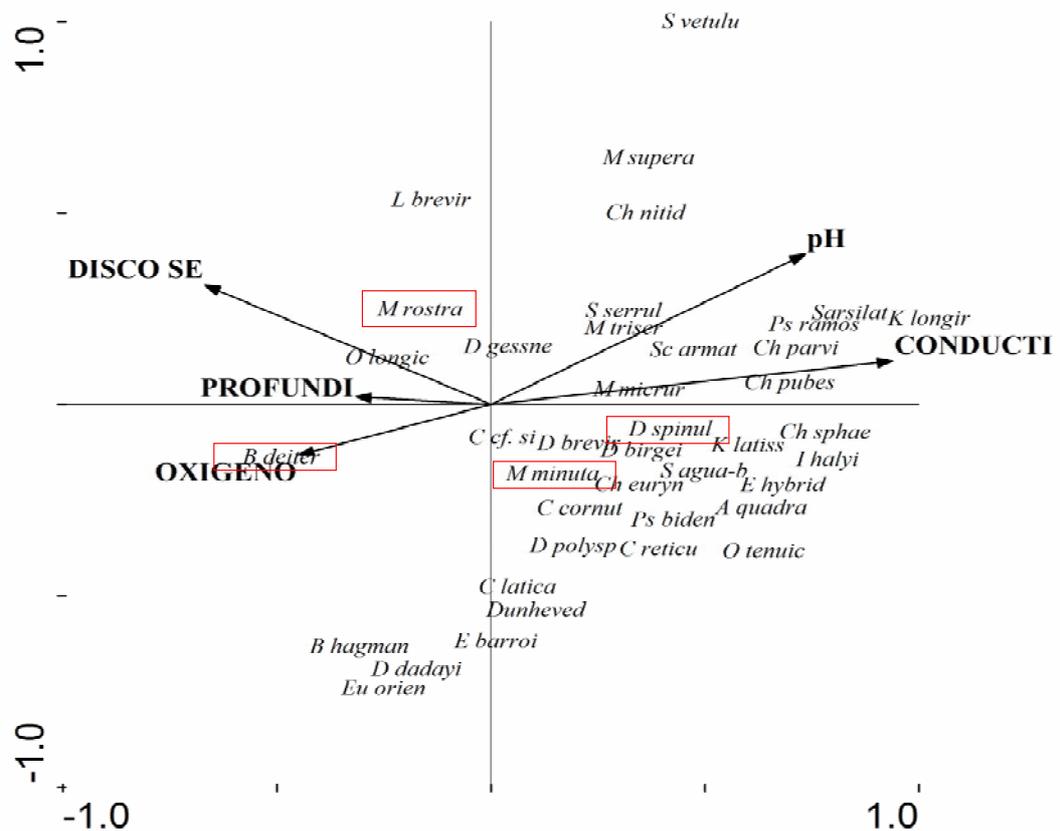


Figura 33. Análisis de Correspondencia Canónica para las especies de Cladóceros ordenados según su relación con las variables físico-químicas, Nivel de agua del río (PROFUNDI), Porcentaje de saturación de oxígeno (OXIGENO), Transparencia (DISCO SECCHI), pH y Conductividad. Las especies marcadas corresponden a las más abundantes durante todo el estudio.

También se puede observar que algunas especies como *Simocephalus vetulus*, *Macrothrix superaculeata* y *Chydorus nitidulus* están relacionadas positivamente con el pH, y que *Bosminopsis deitersi* muestra una relación alta con la saturación de oxígeno (**Figura 33**). Por su parte especies como *Pseudosida ramosa*, *Sarsilatona*, *Kurzia longirostris*, *Chydorus pubescens*, *Chydorus parvireticulata*, tuvieron una clara relación con altas conductividades, siendo abundantes en condiciones extremas de influencia del río Amazonas, pero correspondieron a especies accidentales y con poca densidad, no siendo determinantes de los cambios importantes en las abundancias totales.

7. DISCUSIÓN

7.1. Análisis de las características físicas y químicas

Al observar el comportamiento de las variables físico-químicas a lo largo del tiempo, en los análisis descriptivos, así como en los análisis de varianza (Kruskal-Wallis) aplicados a los diferentes puntos, para observar sus cambios durante los periodos hidrológicos descritos (primer periodo de ascenso, periodo de descenso, segundo periodo de ascenso), se identifica que los patrones generales de comportamiento de la conductividad, el pH y la transparencia, están fuertemente influenciados por cambios en los niveles hidrométricos del río.

Además, el comportamiento de las diferentes variables físicas y químicas (especialmente el pH y la conductividad), se relaciona con el origen que tienen los dos afluentes del sistema de lagos Yahuaraca: andino para el río Amazonas y de planicies antiguas del terciario para la quebrada Yahuaraca (Duque *et al.*, 1997). El río Amazonas se clasifica tipológicamente por su color como río de aguas blancas (Sioli, 1967) y muestra como principales características: conductividad elevada (160 $\mu\text{Sm}/\text{cm}$ aprox.), pH alcalino (6.0-7.5), un gran número de sólidos inorgánicos y transparencia baja (17 cm aprox.) (Duque *et al.*, 1997). La quebrada Yahuaraca por su parte, clasificada tipológicamente como sistema lótico de aguas negras Tipo I (Núñez y Duque, 2001), presenta como características: conductividad relativamente baja (20-45 $\mu\text{Sm}/\text{cm}$), pH ligeramente ácido a alcalino (6.0-7.1) y transparencia moderada (20-45 cm). Debido a estas diferencias, las características expresadas por el sistema durante los periodos de muestreo, pueden ser un reflejo del afluente que en un momento determinado esté aportando más cantidad de agua a todos o a un punto de muestreo en particular.

En primera instancia, se presumiría que a medida que el nivel del agua del Amazonas incrementa, como en los dos periodos de ascenso, la acción de este sobre las características del sistema de lagos sería mayor, esperándose conductividades altas, pH alcalinos y niveles de transparencia bajas. Mientras que cuando los niveles de aguas del río bajan, como en el periodo de descenso, sería de esperarse que el sistema esté más influenciado por las aguas negras de la quebrada Yahuaraca, lo que resultaría en una baja en la conductividad y el pH, así como un aumento en la medida de transparencia.

Por ser el trópico, la temperatura no presenta fuertes variaciones temporales, así la influencia de estos cambios sobre las comunidades zooplanctónicas es probablemente pequeña (Carvalho, 1983). Sin embargo, se presentan variaciones de temperatura superiores a los 4°C, entre la capa superior de agua (epilímnion) y la capa de agua del fondo (hipolímnion) durante aguas altas, dando lugar a una termoclina, también se presentan oxiclinas, aunque no muy pronunciadas; ambas condiciones son características de los lagos de inundación amazónicos (Junk, 1980; Tundisi *et al.*, 1984; Junk y Furch, 1985; Sampaio y López, 2000; Branco *et al.*, 2002).

La transparencia varía dependiendo del punto y de la fase hidrológica, relacionándose significativamente con la profundidad en las zonas más cercanas a la quebrada; así, cuando la profundidad del lago aumenta la transparencia hace lo mismo, debido a la mezcla de aguas de los dos afluentes (Espíndola *et al.*, 1996; Keppeler, 1999). De manera inversa se comporta la transparencia en los dos últimos puntos de muestreo (zona limnética lago 1 y canal), pues al aumentar la profundidad en los periodos de ascenso la transparencia es baja, por tener principalmente aguas provenientes del río, y luego aumenta durante el periodo de descenso, cuando existe mezcla de aguas, por la salida de estas desde los otros lagos y la quebrada hacia el río.

Con respecto a los valores medios de conductividad, los análisis estadísticos muestran cambios estadísticamente significativos entre los ascensos y el descenso para la zona litoral del lago 4 y el canal de acceso, que se encuentran con mayor influencia de aguas de la

quebrada Yahuaraca y del río Amazonas, respectivamente. Estos cambios a través del tiempo son generados por la cercanía de estos puntos a uno de los afluentes, causando que las aguas de estos sitios sean las primeras y las últimas en adquirir las características de la quebrada o del río.

De manera general la conductividad muestra un patrón temporal en que los valores aumentan en los periodos de aguas altas, causado por la entrada de las aguas del río Amazonas, de la misma manera que sucede en otras investigaciones en planicies de inundación (Espíndola *et al.*, 1996; Rossa *et al.*, 2001; Rodrigues *et al.*, 2002).

En la mayoría de los puntos de muestreo la conductividad permaneció alta durante los muestreos del periodo de descenso, o disminuyó lentamente, y solo volvió a aumentar en el último muestreo de la segunda fase de ascenso. Esto posiblemente causado porque cuando el río empieza a descender, las aguas del Amazonas se retiran primero de la quebrada, luego del lago 4 y finalmente del lago 1. Por otra parte, el canal de acceso por su cercanía al río, aumenta la conductividad en el momento en que los periodos de ascenso comienzan y baja durante el descenso sin presentarse el desfase que se da en los lagos.

Los valores de pH presentaron diferencias significativas entre los periodos solo para el canal de acceso, siendo menores los correspondientes al periodo de descenso. El resto de los puntos muestreados no presenta ningún patrón temporal aparente, lo que probablemente, se deba a que el pH de las planicies de inundación amazónicas se ve también afectado fuertemente por los procesos de fotosíntesis, descomposición, fijación de nitrógeno, desnitrificación y algunos procesos de oxido-reducción, así como por la evaporación y la precipitación del carbonato (Forsberg *et al.*, 1988).

Para algunos planos de inundación de la amazonía brasilera, se ha comprobado que no obstante los niveles del río se incrementan puede haber un flujo de agua desde el plano inundable hacia el río Amazonas (Richey *et al.*, 1989 en Rodríguez, 2003), lo que se evidencia en este trabajo, con flujos laminares en los que el río y la quebrada corren en

direcciones opuestas, por lo que los patrones generales de las variables físicas y químicas, mencionadas anteriormente, pueden llegar a mostrar tendencias diferentes a las esperadas en algunas ocasiones.

7.2. Composición Taxonómica

Fueron reportados para el sistema de lagos Yahuaraca 7 familias de cladóceros y 2 familias de copépodos. De todas se destacan por su riqueza Chydoridae (16 taxones), Daphnidae (9 taxones) y Sididae (7 taxones); y Cyclopidae (4 taxones) respectivamente. Estas familias son halladas con alta riqueza en las planicies de inundación del Paraná medio (Paggi y José de Paggi 1974), alto Paraná (Lansac-Tôha *et al.*, 1993; Serafim *et al.*, 2003), Amazonas (Brandorff *et al.*, 1982; Hardy *et al.*, 1984; Robertson y Hardy, 1984; Bozelli, 1994; Sampaio y López, 2000) y Orinoco (Twombly y Lewis, 1987; Vásquez y Rey, 1989).

En cuanto a la composición de cladóceros Duque *et al.* (1997) registraron en el lago Yahuaraca cuatro especies del género *Diaphanosoma*: *D. polyspina*, *D. spinulosum*, *D. brevireme* y *D. brachyurum*, las cuales cambian rápidamente en abundancia con relación al ciclo hidrológico. Solo las tres primeras son reportadas en este estudio y la de mayor abundancia fue *D. spinulosum*. Otras especies bastante abundantes en el presente trabajo fueron *Bosminopsis deitersi*, *Moina rostrata*, *Moina minuta*, que junto con *D. spinulosum*, son especies determinantes del patrón de comportamiento de las abundancias totales. González (2007) encontró que *D. polyspina* fue la más abundante en puntos de muestreo sobre la quebrada Yahuaraca. Especies como *Bosminopsis deitersi* y *Moina minuta* son frecuentes y bastante abundantes en otras planicies de inundación amazónicas (Brandorff *et al.*, 1982; Robertson y Hardy, 1984; Bozelli *et al.*, 1992), en planicies de inundación en el Paraná (Paggi y José de Paggi, 1990; Sendacz, 1997; Serafim *et al.*, 2003; Neves *et al.*, 2003) y en planicies del río Orinoco (Saunders y Lewis, 1989).

Con respecto a Copepoda, se reportaron 5 especies diferentes, 4 de ellas correspondientes al orden Cyclopoida y 1 a Calanoida. Las especies de mayor abundancia durante todo el

estudio fueron *Thermocyclops decipiens* y *Metacyclops laticornis*. Estas especies también son reportadas por González (2007) que encontró 8 especies, 4 del orden Cyclopoida y 5 de Calanoida, sobre la quebrada Yahuaraca. En planos de inundación en Brasil, especies del genero *Thermocyclops* son altamente abundantes durante los periodos señalados en esas investigaciones: *T. decipiens* (Espíndola *et al.*, 1996) y *T. minutus* (Sampaio y López, 2000).

Dentro de las especies de Cladocera la única reportada como endémica del neotrópico es *Moina minuta* (Brandorff *et al.*, 1982), sin embargo, se carece de datos suficientes para aclarar el posible endemismo, de las especies: *Euryalona orientalis*, *Kurzia latissima*, *Kurzia longirostris*, *Leydigiopsis brevirostris*, *Oxyurella longicaudis*. Para los copépodos, la especie *Notodiptomus dilatatus* presenta cierto grado de endemismo para Suramérica, pues ha sido reportada en Brasil, Colombia y Venezuela (Gaviria y Aranguren, 2007).

En estudios realizados anteriormente para diferentes sistemas de inundación amazónicos y/o planicies de inundación, en cuanto a las comunidades de cladóceros y copépodos, los autores reportan diverso número de especies así: Arcifa *et al.* (1992) con 11; Sendacz y Kubo (1982) con 12; Tundisi (1986) con 20; Vásquez y Rey (1989) con 48; Brandorff *et al.* (1982) con 46; Saunders y Lewis (1988) con 14, Paggi y José de Paggi (1974) con 37; Twombly y Lewis (1987) con 7, Espíndola *et al.* (1996) con 15, Frutos (1998) con 13, Sampaio y López (2000) con 10. Al considerar las 45 especies encontradas en este estudio y al realizar una comparación con los ya nombrados, se puede inferir que el sistema de lagos Yahuaraca, presenta una comunidad zooplanctónica con un alto grado de riqueza para los microcrustáceos.

7.3. Variación temporal de las variables en el sistema de lagos Yahuaraca

Analizando el sistema de lagos a través del tiempo, tomando en cuenta como puntos claves los cambios hidrométricos ocurridos en el río durante el periodo de muestreo, se pueden observar tres periodos o fases hidrológicas. Fase de ascenso (1), Fase de descenso (2) y

Fase de ascenso (3). Se observan variaciones en la densidad poblacional de las comunidades estudiadas durante y entre los periodos para todos los puntos. Algunos puntos de este muestreo, se comportan al igual que lo encontrado por Vásquez y Sánchez (1984) y Vásquez y Rey (1989) para el Orinoco, Saunders y Lewis (1988) para el río Caura (Venezuela), José de Paggi (1993) para el Paraná medio, Brandorff y Andrade (1978) para el río Solimoes y Carvalho (1983) en el Lago Grande, en donde hay un aumento en la densidad poblacional de las comunidades zooplanctónicas durante los periodos de aguas bajas. Sin embargo, el sistema de lagos Yahuaraca presenta también un aumento de la densidad promedio durante los periodos de ascenso, cuyas características físicas y químicas provocadas por la mezcla de aguas, posiblemente estarían generando condiciones más adecuadas para el desarrollo de algunas especies dentro de la comunidad zooplanctónica.

Se hace la salvedad de que el comportamiento referido en este estudio para el sistema de lagos Yahuaraca, cambia si se mira por aparte cada uno de los puntos de muestreo, no importando la fase hidrométrica en la que se encuentren agrupados. Esto se debe principalmente a la heterogeneidad ambiental y a un cierto “retraso”, debido a que los tiempos de acumulación de aguas que presenta cada uno de los lagos difieren. Estos tiempos de acumulación diferenciales, sumados al desplazamiento lateral, longitudinal y vertical dentro del sistema de lagos, determinan la dinámica del ambiente. Además con respecto al río, la dimensión longitudinal descrita por Ward (1989) (en este caso el eje principal del sistema de lagos) se está moviendo en dos direcciones, pero no solo por el aumento o descenso del nivel del Amazonas, sino por la mayor o menor influencia del caudal de la quebrada Yahuaraca.

Considerando las 45 especies de microcrustáceos planctónicos encontradas, el sistema de lagos Yahuaraca corresponde a un ambiente relativamente rico, si se compara con estudios en la región amazónica, como los de Brandorff *et al.* (1982) quienes registraron 46 especies en lagos del bajo Nhamundá, con diferentes tipos de aguas, Carvalho (1983) con 17 especies, en una planicie con características similares al sistema de lagos Yahuaraca, y González (2007) con 54 especies, en la quebrada Yahuaraca en Colombia, con aguas

negras pero también con influencia parcial de río Amazonas. Esta alta riqueza es generada en respuesta a una alta heterogeneidad espacial, el desarrollo de numerosas especies de macrófitas, aunque en el sistema de lagos Yahuaraca predomine el gramalote (*Paspalum repens*), y la influencia de dos tipos de aguas (blancas y negras) en el gradiente ambiental que fue muestreado (Junk, 1980; Junk y Wantzen, 2003), además las fluctuaciones de estas, provocan un equilibrio continuo y dinámico que favorece la productividad y riqueza de especies y así una alta diversidad biológica (Espíndola *et al.*, 1996).

Considerando la riqueza y el índice de constancia (IC) de cada una de los puntos de muestreo, los valores más elevados se hallan en las zonas litorales de los lagos 1 y 4, y los menores en la quebrada, las zonas limnéticas de los lagos 1 y 4 y el canal. Las zonas litorales de los lagos son lugares en los que hay mayor riqueza de especies, debido posiblemente a la gran cantidad de vegetación, su heterogeneidad ambiental, además de una partición espacial más fina y consecuentemente una menor competencia interespecífica, condiciones que contribuyen en conjunto a que estas zonas sostengan una mayor cantidad de especies (Tan y Shield, 1993; José de Paggi, 1993; Lansac-Tôha *et al.*, 1997; Rodríguez, 2003). Al ser sectores de transición entre el ecosistema terrestre y el acuático, los litorales cuentan con un grupo de características definidas singularmente por las escalas de espacio y tiempo y por la fuerza de las interacciones entre los dos sectores del ecosistema, es decir se convierten en un ecotono, contribuyendo esto a su mayor riqueza y diversidad de especies (Junk, 1980), por el contrario las zonas limnéticas están ubicadas en lugares donde las corrientes tienen un efecto posiblemente negativo sobre las comunidades zooplactónicas, pues los movimientos de las aguas, generan inestabilidad para el establecimiento y desarrollo de una comunidad zooplanctónica (Andrade, 2001).

La riqueza tuvo comportamientos temporales distintos dependiendo del punto muestreado. Los cambios que presenta esta variable pueden estar relacionados con el transporte de individuos que realizan las aguas en el gradiente longitudinal del lago, durante el ascenso y descenso. Este es el caso de la quebrada, en donde la riqueza está relacionada directa y significativamente con la conductividad, variable abiótica que aumenta a medida que las

aguas del río ascienden llevando fauna y embalsando las aguas de la quebrada antes de llegar a los lagos, lo que confiere condiciones más lénticas al sistema. En otros puntos como el limnético del lago 4, la riqueza se relacionó inversa y significativamente con el pH, el cual aumenta con la entrada del río, sin haber una relación con la profundidad del lago, lo que indica que aunque el río transporta individuos de las comunidades zooplactónicas entre sectores de los lagos, este efecto es escaso al inicio y quizá mayor durante la condición intermedia de la inundación. El aumento de riqueza en el canal, se da también al disminuir el pH, aun sin haber significancia, lo que indica que los lagos están exportando fauna hacia el río.

La densidad de los cladóceros y copépodos, también varía temporalmente dependiendo del punto de muestreo y de las características que tomen estos lugares de acuerdo al pulso de inundación. Los niveles de mezcla de aguas determinaron diferentes relaciones, principalmente con la conductividad; en la quebrada la densidad de cladóceros y copépodos y la conductividad se relacionó directamente, así cuando se mezclan aguas de la quebrada y del río, se generan condiciones adecuadas para la proliferación de individuos. En el lago 4, las relaciones de las densidades con la conductividad son inversas, por lo menos para los cladóceros, siendo quizá un indicativo de la dilución (Hardy, 1992), dado que las aguas del río no aportan alta densidad de crustáceos. En el canal de acceso, la densidad de los cladóceros se relacionó inversamente con los niveles hidrométricos, de ahí que la abundancia encontrada en este punto se deba a los aportes que se dan desde los lagos. Por su parte los análisis de Kruskal-Wallis realizados para la densidad de las comunidades (Cladóceros y Copépodos, separadamente) en los diferentes puntos de muestreo, confirman un cambio en las medias de esta variable biótica a lo largo de los periodos hidrológicos (significativamente en la zona litoral del lago 4), siendo más altas en el primer periodo de ascenso.

Los cambios en las comunidades estudiadas, generados por los movimientos de aguas de acuerdo al pulso, podrían inferir que un aporte de biomasa zooplanctónica, representada en la densidad de microcrustáceos y la cantidad de especies, desde el sistema de lagos hacia el

río Amazonas, durante el periodo de descenso, mientras que los periodos de ascenso se caracterizan por el aporte de material inorgánico y minerales desde el río hacia el sistema de lagos. En su conceptualización del proceso de pulso de inundación, Junk (1989) y Junk y Wantzen (2003) hacen la misma observación, indicando que el aporte de la planicie de inundación al río se compone principalmente de fitoplancton, zooplancton y macrófitas acuáticas, mientras que el río aporta a la planicie material inorgánico disuelto y suspendido.

Los estadios nauplio y copepodito, hacen parte importante de la densidad de los copépodos en este estudio, comprobando que generalmente suelen ser el componente dominante en el plancton, pero no necesariamente tener una alta riqueza de especies en las aguas continentales (Boxshall y Halsey, 2004 en Gaviria y Aranguren, 2007) y concordando con algunas investigaciones realizadas en las zonas inundables en amazonía Brandorff *et al.* (1982), Arcifa *et al.* (1992), sistemas de inundación en el Paraná Paggi y José de Paggi (1990) y en el Orinoco Twombly y Lewis (1987), haciendo la salvedad de que en este trabajo, la presencia de cyclopodios adultos fue mucho mayor que en las investigaciones mencionadas. Las formas adultas de Calanoida fueron escasas; las especies de este orden son menos tolerantes a cambios en las características ambientales producidas por los niveles hidrométricos del río Amazonas y son utilizados como bioindicadores de ambientes con características oligotróficas (Gannon y Stemberger, 1978), como las aguas negras de la quebrada Yahuaraca. Esto es corroborado por González (2007), pues individuos de este orden fueron encontrados con mayor densidad y frecuencia en sectores sobre la quebrada Yahuaraca que no son influenciados en mayor forma por el pulso del río.

Con respecto a la diversidad de Shannon, este sistema de lagos presenta unos valores bajos, debido a la dominancia numérica de pocas especies, especialmente de *Diaphanosoma spinulosum* y *Thermocyclops decipiens*. Cuando la densidad poblacional sube, no importando si la riqueza se mantiene estable, la diversidad se ve afectada negativamente, ya que la equitatividad con que se distribuyen las especies se ve influenciada fuertemente por el aumento en las densidades poblaciones de pocas especies, tales como *Diaphanosoma spinulosum*, *Moina minuta*, *Moina rostrata* y *Bosminopsis deitersi*.

Los cambios significativos entre los puntos de muestreo y no a través de los periodos para la diversidad de Shannon y la riqueza de especies de toda la comunidad de microcrustáceos, muestra que las diferencias entre los puntos dependen de las condiciones particulares que generan los periodos hidrológicos. Esto indica que canal, lagos y la quebrada se comportan como subsistemas con condiciones particulares en el gradiente ambiental desde aguas blancas a negras y que las diferencias entre ellos son fuertemente influenciadas por el cambio en el flujo de estos dos tipos de aguas en una u otra dirección a través del tiempo y los efectos físico-químicos y biológicos que esto genera. Por esta misma razón, al reunir los datos de todo el sistema de lagos y compararlos entre periodos, la alta varianza de cada grupo de datos no permite visualizar las diferencias temporales aunque en realidad si se dan para cada punto de muestreo.

Las diferencias significativas que se presentaron entre los periodos hidrológicos para la equitatividad evidencian los cambios en el ambiente, generados por el flujo de aguas y por la proliferación de pocas especies dominantes

Para los diferentes roles tróficos se pudo establecer que la densidad de los cladóceros filtradores tiende a ser mayor en los periodos de ascenso que en el de descenso para la mayoría de los puntos (significativamente en la zona litoral de lago 4), debido a que la mezcla de aguas y el aporte de materia orgánica de las aguas del río Amazonas está provocando un aumento en la densidad fitoplanctónica desde el inicio hasta el final del primer periodo de ascenso, especialmente de individuos de las clases Euglenophyceae y Bacillariophyceae, como lo reportó Gómez (2008) en un estudio paralelo a este en el sistema de lagos Yahuaraca; por consiguiente, si el recurso alimenticio es más abundante la población de cladóceros filtradores tiende a aumentar en este periodo (Bohrer *et al.*, 1988). La densidad de los copépodos omnívoros fue mayor en el primer periodo de ascenso (significativamente en la zona litoral del lago 4 y en la limnética del lago 1) pero con fluctuaciones frecuentes, favorecidos por el aumento de la cantidad de partículas aportadas durante el ascenso del río (Carvalho, 1983) como detritus, microorganismos, larvas de dípteros, que podrían servir de alimento (Wetzel, 1981).

La tendencia al aumento de las densidades de organismos fitófagos, como *D. spinulosum*, *M. minuta*, en relación con los niveles medios de conductividad y pH, se observa en el Análisis de Correspondencia Canónico, como respuesta a los cambios ambientales que se experimentan durante los periodos de ascenso (Schmith, 1973); además especies del género *Diaphanosoma* pueden vivir con el aumento en la cantidad de sólidos suspendidos (Bozelli, 1998), como sucede cuando el río aumenta los niveles hidrométricos. Sin embargo, otras especies fitófagas como *B. deitersi* y *M. rostrata* parecen ser menos tolerantes al aumento en conductividad y pH siendo más abundantes en condiciones de baja influencia del río.

Por otra parte, el canal de acceso es el único punto de muestreo en donde a pesar de notarse un dominio de las especies nombradas en los demás sitios; la densidad es más baja y está se observa un leve aumento en la representatividad de especies con características diferentes a las fitófagas, como *Chydorus eurynotus*, *Alona quadrangularis*, *Macrothrix triserialis* e *Iliocryptus halyi*, pues este punto de muestreo presenta alta cantidad de partículas en suspensión que actúan de manera diversa sobre las comunidades zooplanctónicas, constituyendo una fuente de alimento en forma de bacterias o detritus (Carvalho, 1983).

En un estudio en la amazonía central, Hardy *et al.* (1984) hacen referencia a un cambio de composición de la comunidad zooplanctónica ante la variación del medio, donde una comunidad de especies adaptadas es reemplazada por otra, observando diferentes composiciones en el zooplancton entre los periodos aguas altas y aguas bajas. El análisis de similitud de Jaccard permitió determinar que en el periodo de estudio, que representa tanto aguas bajas como altas y transiciones en el tiempo, hubo un reemplazamiento de especies y por lo tanto una tendencia a agrupar muestreos de la primera fase, o de las dos primeras, independientemente de la tercera.

Sin embargo, al analizar no solo la composición sino la densidad, se observa que en la mayoría de los muestreos predominan las mismas cuatro especies (*D. spinulosum*, *B. deitersi*, *M. rostrata* y *M. minuta*), aunque hay variaciones en el orden de la dominancia, sugiriendo que estas especies podrían adaptarse en mayor forma a las fluctuaciones y seguir

siendo dominantes en las diferentes fases del pulso de inundación, al tiempo que las especies accesorias varían en su presencia a través del estudio, por lo que el análisis de Bray-Curtis muestra la tendencia a segregar periodos hidrológicos de muestreo. Esto indica un reemplazamiento en secuencias sucesionales, debido probablemente al cambio de las condiciones ambientales, representadas por las características físico-químicas y el recurso alimenticio, que afectan el rango óptimo de cada especie (Hutchinson, 1961; Rodríguez, 2003).

En el presente estudio no se presentan variaciones importantes en el modelo de distribución de abundancias, pues la mayor parte del tiempo la comunidad está representada por el modelo de serie logarítmica, en donde hay una gran proporción de especies poco abundantes (raras) y una pequeña proporción de especies dominantes. Esto podría estar indicando varias cosas, entre las cuales se encuentran: 1. Que la comunidad está dominada por uno o pocos factores ecológicos; 2. Que se está ejerciendo una presión ambiental que cambia de alguna manera el rango óptimo de las especies, induciendo una mayor competencia, lo que favorece unas especies sobre otras (Magurran, 2004; Legendre y Legendre, 1996; Rodríguez, 2003). Los dos factores mencionados se presentan en el sistema de lagos Yahuaraca, ya que además de ejercerse una presión ambiental fuerte debido a la entrada de las aguas del río Amazonas, que cambia los valores de pH, conductividad, transparencia y seguramente disponibilidad de nutrientes y velocidad de la corriente, también se está afectando en gran medida la producción fitoplanctónica, que sería uno de los factores que favorecería el incremento o disminución de la densidad de *D. spinulosum*, *B. deitersi*, *M. rostrata* y *M. minuta*. Con esto, se promovería el modelo de serie logarítmica, ya que estas especies cuentan aproximadamente con el 80% de la abundancia total en la mayoría del muestreo.

Los valores bajos arrojados por el índice de dispersión biótica (Koch, 1957), que alcanzó 12.5% para el muestreo más alto, indica una escasa afinidad faunística entre los puntos muestreados, típica de los sistemas inundables amazónicos, está fuertemente influenciada por el gradiente en la mezcla de distintos tipos de agua: rica en nutrientes, minerales y con

pH neutro como río Amazonas y extremadamente ácida y pobre en algunos nutrientes como los ríos que se originan en la floresta amazónica (Junk, 1980).

A pesar de que los valores presentados por el índice de dispersión biótica (IBD) fueron bajos, su variación a través del tiempo, demostró que el funcionamiento del sistema de lagos depende de los cambios en los niveles hidrométricos del río, con los cambios físicos y químicos que esto implica y de los tiempos diferenciales de acumulación de aguas a medida que se van desplazando desde el canal de acceso hacia los lagos y finalmente hasta la quebrada, o desde esta última en dirección opuesta.

La secuencia de inundación del sistema de lagos comienza con la subida paulatina de los niveles del río y su entrada al lago 1 por el canal. A medida que se extiende este primer periodo de ascenso en el tiempo, los puntos de muestreo empiezan a parecerse más entre sí, por efecto del incremento en el nivel de las aguas del Amazonas, que tienden a homogenizar por corto tiempo, tanto las condiciones físicas y químicas como la comunidad; por esto, el IBD de Koch alcanza su pico durante este periodo. Este efecto ha sido sugerido en otras planicies de inundación durante los periodos de aguas altas, pues un menor grado de variación de las características limnológicas en las planicies de inundación, indica que el pulso de inundación tiende a homogeneizar estos ambientes (Thomaz *et al.*, 1997; Carvalho, 2001). Durante la fase de descenso, ocurre en primera instancia una disminución en el porcentaje del IBD, debido a la retirada paulatina de las aguas del río Amazonas, pero poco tiempo después hay un aumento en este porcentaje. En ese instante, el factor causante de la homogenización serían las aguas negras provenientes de la quebrada Yahuaraca, que gradualmente ingresan al sistema de lagos y continúan descendiendo hasta alcanzar a influenciar en mayor forma todo el sistema, lo que se evidencia en una baja general de la conductividad y el pH. En el segundo periodo de ascenso, cuando el nivel hidrométrico alcanza valores similares a los que se obtuvieron al final del primer periodo de ascenso, el porcentaje de IBD aumenta, lo que pone nuevamente en evidencia la tendencia a homogenizar que tiene la entrada del río al sistema de lagos.

En general, los resultados de los análisis estadísticos y de clasificación, corroboran los cambios en la estructura poblacional de los cladóceros y copépodos que ocurren por acción del régimen hidrológico del río Amazonas. Así, se puede ver que la estructura de la comunidad de microcrustáceos planctónicos en el sistema de lagos Yahuaraca cambia significativamente a lo largo del tiempo y el espacio, en tres periodos hidrológico bien definidos y que sistemas como este, no necesitan sufrir alteraciones tan fuertes como las estacionales térmicas, para ver alterada su dinámica, ya que los cambios hidrométricos sucesivos que sufre el río Amazonas y la quebrada Yahuaraca, provocan alteraciones lo suficientemente rápidas y drásticas, como para que las comunidades respondan y se forme una estructura característica (Junk y Wantzen, 2003).

8. CONCLUSIONES

Las observaciones hechas sugieren que el efecto de inundación generado por el ascenso del río Amazonas sobre el sistema de lagos Yahuaraca, producen alteraciones en las características físicas y químicas de las aguas y en la disponibilidad de recurso alimenticio, que son el principal factor que genera cambios poblacionales de microcrustáceos planctónicos.

Los cambios en las características físicas y químicas de las aguas y en las poblacionales de microcrustáceos planctónicos, suceden en tres periodos bien marcados por las variaciones hidrométricas en el río Amazonas.

De las variables abióticas analizadas, la conductividad es la más afectada por los cambios en los niveles hidrométricos de río, y por lo tanto útil para hacer el seguimiento del proceso de inundación.

Aunque no en todos los puntos de muestreo se presentan diferencias significativas entre los periodos hidrológicos en la estrategia alimenticia, se pudo inferir un cambio en el recurso disponible a lo largo del tiempo.

Se estableció que los cambios significativos de la diversidad entre los puntos de muestreo, dependen de los cambios en los periodos hidrológicos y de las características que este fenómeno le confiera a cada punto de muestreo.

Diaphanosoma spinulosum, *Moina minuta*, *Moina rostrata*, *Bosminopsis deitersi* fueron las especies más abundantes durante todo el estudio para los cladóceros, siendo determinantes del patrón de comportamiento de las abundancias totales y cambiando en el orden de dominancia de acuerdo al pulso de inundación.

Thermocyclops decipiens y *Metacyclops laticornis* fueron las especies más abundantes para los copépodos, aunque los estadios de nauplios y copepoditos presentaron los mayores porcentajes de abundancia.

El modelo general muestra un retraso o desfase, en el efecto del ascenso y descenso sobre los puntos de muestreo a lo largo del gradiente longitudinal canal de acceso – lagos - quebrada, debido a la acumulación de aguas en cada lago del sistema Yahuaraca, el área y morfología de estos y al diferente aporte de caudal de los dos afluentes.

9. RECOMENDACIONES

En los momentos de los ascensos y descenso de aguas, se sugiere la utilización de un molinete para la medición de la velocidad de la corriente, pues esta variable está afectando el movimiento de organismos entre sitios de muestreo.

En un futuro estudio es conveniente incluir dentro de los análisis el componente de los nutrientes, que daría luces adicionales sobre las causas de la variación en el fitoplancton y a su vez en el zooplancton.

Realizar experimentos controlados con comunidades zooplanctónicas y fitoplanctónicas, simulando las condiciones medioambientales que son características del sistema de lagos Yahuaraca, favorecería la comprensión de la dinámica de estas poblaciones y la interacción entre ellas.

10. REFERENCIAS

- ANDRADE, C. 2001. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura de la comunidad de rotíferos planctónicos en el lago Yahuaraca (Río Amazonas – Colombia). Tesis de grado (M.Sc. Ciencias Biológicas). Universidad de los Andes. Bogotá.
- _____. 2002. Zooplankton en la Amazonia colombiana. En Duque, S. R. (ed.). Estudios limnológicos de la Amazonia colombiana. En preparación.
- ANDRADE, C., ARANGUREN, N. 2003. Estructura de la comunidad zooplanctónica (Copépodos y Cladóceros) en tres lagunas Colombianas de alta montaña. En: Ciencia en desarrollo. 1 (1).
- ARCIFA, M., GOMEZ, E. and MESCHISTTI, A. 1992. Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical Brazilian reservoir. Arch. Hydrobiol. Stuttgart. 123 (4): 479-495.
- BAHAMÓN, N., 1994. Estudio limnológico, con énfasis en la comunidad de fitoplancton en algunos lagos de inundación del río Amazonas (Colombia). Trabajo de grado (Biólogo) Universidad Nacional. Bogotá.
- BOHRER, B. and ROCHA, M. GODOLPHIM, F. 1988. Variações espaço-temporais das populações de Cladóceros (Crustacea – Branchiopoda) no saco de Tapes, Laguna Dos Patos, R.S. Acta Limnologica de Brasil. 11: 549 – 570.
- BORSDORF, A., DÁVILA, C., HOFFERT, H., TINOCO-RANGEL. C. 2006. Espacios Naturales de Latinoamérica. Institut für Geographie der Universität Innsbruck. On line. <http://www.lateinamerika-studien.at/content/natur/naturesp/natur-1181.html>,
- BOXSHALL, G., HALSEY, S. 2004. An Introduction to Copepod Diversity. The Ray Society, London, 1: 1-421; 2: 423-966. .
- BOZELLI, R. 1992. Composition of the zooplankton community of Batata and Mussurá Lakes and of the Trombetas River, State of Pará, Brazil. Amazoniana. 12: 239-261.
- BOZELLI, R. 1994. Zooplankton community density in relation to the water level fluctuations and inorganic turbidity in an Amazonian lake, "Lago Batata", State of Pará, Brazil. Amazoniana. XIII (1/2): 17-32.

- _____ . 1998. Influences of suspended inorganic matter on carbon ingestion and incorporation rates of two tropical cladocerans *Diaphanosoma birgei* and *Moina minuta*. Arch. Hydrobiol. 149: 451-65.
- BRANCO, C., ROCHA, M., PINTO, G., GOMARA, G., DE FILIPPO, R. 2002. limnological features of Funil Reservoir (R.J., Brazil) and indicator properties of rotifers and cladocerans of the zooplankton community. Lakes & Reservoirs: Research and Management. 7: 87–92.
- BRANDORFF, G. 1978. Preliminary comparison of crustacean plankton of a white water and black water in central amazonia. Verh. Internat. Verein. Limnol. Stuttgart. 20: 1198 – 1202.
- BRANDORFF, G. and ANDRADE, E. 1978. The relationship between the water level of The Amazon River and the fate of the zooplankton population in Lago Jacaretinga, a varzea lake in Central Amazon. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 13: 63-70.
- BRANDORFF, G., KOSTE, W. and SMIRNOV, N. 1982. The composition and structure of Rotiferan and Crustacean communities of the lower Río Nhamundá, Amazonas, Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 17: 69 – 121.
- BRUSCA, R. C. and BRUSCA, G. J., 2003. Invertebrates. Second Edition. Sinauer associates, INC. publishers U.S.A. 936 p.
- CARVALHO, M.L. 1983. Efeitos da flutuação do nível da água sobre a densidade e composição do zooplankton em um lago de Várzea da Amazonia, Brasil. Acta Amazónica 13(5-6): 715-724.
- CARVALHO, P. 2001. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. Acta Scientiarum, Maringá, 23 (29): 265-273.
- COLWELL, R. and CODINGTON, J. 1994. Estimating Terrestrial Biodiversity Through Extrapolation. En Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, 345: 101-108.
- DUQUE, S.R., RUIZ, J.E., GÓMEZ, J., y ROESSLER, E., 1997. Limnología. En: IGAC (Ed.). Zonificación para el plan modelo Colombo-Brasileño (Eje Apaporis-Tabatinga: PAT). Bogotá. pp. 69-134.
- DUQUE, S. 1993. Inventario, caracterización y lineamientos para la conservación de los humedales en el Departamento del Amazonas. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

- _____ . 1994. Composición de la comunidad de fitoplancton en algunos ambientes lénticos de la Amazonía colombiana. Cindec. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- _____ . 1995. Euglenófitas pigmentadas de la amazonía colombiana. Academia Colombiana de Ciencias.
- DUQUE, S. y DONATO, J. 1993. Primeros registros de *Micrasterias* (Desmidiaceae) en lagos del río Amazonas. *Caldasia* 17: 354-355.
- _____ y _____. 1994. Primeros registros de *Closterium* (Desmidiaceae) en lagos de la orilla de la orilla colombiana del río Amazonas. *Academia Colombiana de Ciencias*. 19 (73): 259-264.
- DUQUE, S. y PATIÑO, A. 2000. Caracterización de la laguna La Paya (Parque Nacional Natural La Paya) amazonía colombiana. Universidad Nacional de Colombia – Parque Nacional Natural La Paya. Leticia. 70 p.
- DUSART, B.H. 1984. Some Crustacea Copepoda from Venezuela. *Hydrobiologia*, 113: 25-67.
- EDMONSON, M., 1959. Fresh water biology, John Wiley & Son. New pp. 737-811.
- EINSLE, U. 1993. Crustacea-Copepoda, Calanoida und Cyclopoida. Gustav Fisher Verlag. Stuttgart. 209 p.
- ELMOOR-LOUREIRO, L. 1997. Manual de identificação de Cladóceros límnicos do Brasil. Universa. Brasilia. 156 p.
- ESPÍNDOLA, E. G.; MATSUMURA-TUNDISI, T. y MORENO, I. H. 1996. Efeitos da dinâmica hidrobiológica do sistema Pantanal matogrossense sobre a estrutura da comunidade de zooplâncton da Lagoa Albuquerque. *Acta Limnol. Brasil.*, 8: 37-57.
- ESTEVES, F., 1988. Fundamentos de Limnología. Editora Interciencia Ltda. Rio de Janeiro.
- FITTKAU, E.J., IRMELER, U., JUNK, W .J. , REISS, F. and SCHMIDT, G. W. 1975. Productivity, biomass and population dynamics in Amazonian water bodies. In: Golley F.B., MEDINA, E. (Eds.). *Tropical ecological systems*. Springer, Berlin Heidelberg New York. P: 289-331.
- FORSBERG, B., DEVOL, A., RICHEY, J. and MARTINELLI. L. 1988. Factors controlling nutrient concentrations in Amazon floodplain lakes. En: *Limnology & Oceanography* 33 (1): 41-56.

- FRUTOS, M. 1998. Densidad y diversidad del zooplancton en los ríos Salado y Negro – Planicie del río Paraná – Argentina. Rev. Brasil. Biol., 58 (3): 431-444.
- FRYER, G. 1968. Evolution and adaptative radiation in the Chydoridae (Crustacea, Cladocera): a study in comparative function morphology and ecology. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B 254: 221-385.
- GANNON, J. and STEMBERGER, R. 1978. Zooplankton (Especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality. Trans. Amer. Micros. 97 (1): 16- 35.
- GAVIRIA, S. 1989. The calanoid fauna (Crustacea, Copepoda) of de Cordillera Oriental of the Colombian Andes. En: Hydrobiología 178: 113-134.
- _____. 1994. Los Copépodos (Arthropoda, Crustacea) de vida libre de las aguas continentales de Colombia. Rev. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 19 (73): 361-385.
- _____. 1999. Sistemática de zooplancton de aguas continentales de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de investigaciones Amazónicas, Guía general de laboratorio.
- _____. 2003. Clave para la identificación de especies de calanoida presentes en Colombia. En: Guía de laboratorio para identificación de cladóceros (Anomopoda y Ctenopoda) y copépodos (Calanoida y Cyclopoida). Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Escuela de Biología. Tunja.
- GAVIRIA, S. y ARANGUREN, N. 2003. Técnicas de determinación taxonómica de cladóceros y copépodos limnéticos de Colombia. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Escuela de Biología. Tunja. Guía de laboratorio para identificación de cladóceros (Anomopoda y Ctenopoda) y copépodos (Calanoida y Cyclopoida).
- _____ y _____. 2007. Especies de vida libre de la subclase Copepoda (Arthropoda, Crustacea) en aguas continentales de Colombia. Biota Colombiana. 8(1): 53-68.
- GÓMEZ, M. 2008. Dinámica espacial y temporal de la comunidad fitoplanctónica en el lago Yahuaraca. Planicie de inundación del río Amazonas. Tesis M.Sc. Universidad Javeriana. Bogotá.
- GONZALEZ, A. 2007. Influencia de *Utricularia foliosa* sobre la diversidad zooplanctónica en las dimensiones longitudinal y temporal de la quebrada Yahuaraca (Amazonía Colombiana). Trabajo de grado (Lic. Biología). Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá. 115p.

- GUISANDE, C., BARREIRO, A., MANEIRO, I., RIVEIRO, I. y VERGARA, A. 2005. Tratamiento de datos. Universidad de Vigo. 262p.
- HAIRSTON, N.G., Jr. 1996. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography* 41: 1087-1092.
- HARDY, E. 1992. Changes in species composition of Cladocera and food availability in a floodplain lake, Lago Jacaretinga, Central Amazon. *Amazoniana*, 12 (2): 155-168.
- HARDY, E., ROBERTSON, B. and KOSTE, W. 1984. About the relationship between zooplankton and fluctuating water levels of Lago Camelao, a Central Amazonian Várzea lake. *Amazoniana*. 9: 43-52.
- HERRERA, Y. y GUILLOT, G. 1999. Composición taxonómica del zooplancton del embalse de Betania, Departamento del Hulla, Colombia. En: *Acta Biológica Colombiana*. 4 (1): 5-19.
- HUTCHINSON, B.P. 1967. *A Treatise on Limnology. Vol. II. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton*. John Wiley & Sons, New York, Estados Unidos.
- INSTITUTO COLOMBIANO DE NORMAS TÉCNICAS Y CERTIFICACIÓN. Papel formatos. Bogotá: ICONTEC, 2005 (NTC 1486, NTC 1487, NTC 1308, NTC 1307).
- JOSÉ de PAGGI, S. 1993. Composition and seasonality of planctonic rotifers in limnetic and littoral regions of a floodplain lake (Paraná River System). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 26: 53-63.
- JOSÉ de PAGGI, S. y PAGGI, J C. 1995. Determinación de la abundancia y biomasa fitoplanctónica. En: Lopretto C. & G Tell. 1995. *Ecosistemas de aguas continentales. Tomo III*. Ediciones Sur, La Plata – Argentina.
- JUNK, W.J. 1997. *The Central Amazon Floodplain. Ecological studies. v. 126*. Berlín: Springer-Verlag.
- _____. 1980. Areas inundáveis um desafio para limnologia. *Acta Amazonica*. 10: 775-795.
- JUNK, W.J. and FURCH, K. 1985. The physical and chemical properties of Amazonian waters and their relationships with the biota. En: Prace & Lovejoy (Eds.). *Key environments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford. 3-17.

- JUNK, W.J., BAYLEY, P.B. and SPARKS, R.E., 1989. The flood pulse concept in River-flood plain systems. En D.P. Dodge (Ed.). Proceeding of the international Large River Symposium. Can. Spec. Public. Fish. Aquatic. Sci. 106: .110-127.
- JUNK, W.J and WANTZEN, K.M. 2003. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications – an update. En: RL. Welcomme & T.Petr. (eds). Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries Volume 1. Food and Agriculture Organization of the United Nations & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok. RAP Publication 2004/16. P: 117-14.
- KEPPELER, E. C. 1999. Estudo das populações zooplanctônicas em um lago de meandro abandonado da planície de inundação do rio Acre (Lago Amapá, Rio Branco-AC, Brasil). Dissertação de Mestrado em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais. Universidade Federal do Acre. Rio Branco.
- KOCH, L.P. 1957. Index of biotal dispersity. Ecology. 38: 145-148.
- KREBS, C. 1989. Ecological methodology. Harper Collins Publ. 654 p.
- LAGOS, L F. 1997. Productividad Primaria y biomasa fitoplanctónica en el lago Yahuaraca. Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia. Departamento de Biología. Bogotá.
- LANSAC-TÔHA, F., LIMA, A., THOMAZ, S., y ROBERTO, C. 1993. Zooplâncton de uma Planície de inundação do Rio Paraná. II. Variação sazonal e influência dos níveis fluviométricos sobre a comunidade. Acta Limnologica Brasiliensia 2: 42-53.
- LANSAC-TÔHA, F., BONECKER, C., MACHADO, L. and FONSECA, A. 1997. Composição, distribuição e abundância da comunidade zooplanctônica. Pags 117-155 en: Vazzoler, A.E.; Agosthino, A. A. & Hahn, N. S. A planície de inundação do alto Río Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Ed. Universidade Estadual de Maringá. Maringá.
- LEGENDRE, P and LEGENDRE, L. 1998. Numerical Ecology. Second English Edition. Ed. Elsevier. Canada.853 p.
- MAGURRAN, A. 2004. Measuring the Biological Diversity. Blackwell Publishing Company. Carleton Australia. 256p.
- MARGALEF, R., 1983. Limnología. Ed. Omega. Barcelona, España. 1009p.
- MORENO, C. 2001. Métodos Para Medir la Biodiversidad. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. Gorfí, S.A., Zaragoza España. 41, 43.

- NEVES, I., ROCHA, O., ROCHE, K. and PINTO, A. 2003. Zooplankton community structure of two marginal lakes of the river Cuiabá (mato grosso, Brazil) with analysis of Rotifera and Cladocera diversity. *Braz. J. Biol.*, 63 (2): 329-343.
- NOGRADY, T., WALLACE, R. L., and SNELL, T.W. 1993. Rotifera, Volumen 1: Biology, Ecology and Sistematics. En Dumont, H.J. Ed. 1993. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. SPB Academic Publishing bv. The Hague. 142 p.
- NÚÑEZ-AVELLANEDA. M. y DUQUE, S. 2001. Fitoplancton en ambientes acuáticos de la Amazonia colombiana. En: La Amazonia colombiana, estudios recientes. Instituto Amazónico de Investigaciones IMANI, Universidad Nacional de Colombia, Leticia. (en prensa).
- PAGGI, J. C. 1995. Crustácea Cladóceras. En: Lopretto C. & G. Tell. 1995. Ecosistemas de aguas continentales. Tomo I. Ediciones Sur, La Plata – Argentina.
- PAGGI, J.C. y JOSE de PAGGI, S. 1974. Primeros estudios sobre el zooplancton de aguas lóxicas del Paraná Medio. *Physis Sec. B.* 33 (86): 91-114.
- _____ y _____. 1990. Zooplâncton de ambientes lóxicos e lênticos do rio Paraná médio. *Acta limnologica Brasileira.* 3: 685-719.
- PEARSE, M. 1915. An account of the Crustacea collected by the walker expedition to Santa Marta, Colombia. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 49 (21/23): 531 – 556.
- PENNAK, R. 1989. Fresh water invertebrates of the United States. Ronald Press. New York. 803 p.
- PINILLA, G. A. 2004. Ecología del fitoplancton en un lago amazónico de aguas claras (Lago Boa, Caquetá Medio). Tesis de grado para optar el título de Doctor en Ciencias – Biología. Universidad del Valle. Santiago de Cali. 168 p.
- POURRIOT, R. and MEYBECK, M. 1995. *Limnologie Generale.* Mason. 956 p.
- REID, J.W. 1985. Chave de Identificação e lista de referências bibliográficas para espécies continentais sulamericanas de vida livre da orden Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bolm. Zool., Univ. S. Paulo.* 9: 17-143.
- RICHEY, J., NOBRE, C. And DESER, C. 1989. Amazon river discharge and climatic variability : 1903-1985. *Science* 246:101-103.
- ROBERTSON, B. and HARDY, E. 1984. Zooplankton of Amazonian Lakes and Rivers. En: Sioli, H. Ed. *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty*

tropical river and its basin. Dr. W.J. Junk Publishers. Monographiae Biologicae. 56: 337-352.

- ROCHA, O. y TUNDISI, T.M. 1976. Atlas do zooplankton (Represa do Broa, São Carlos. Centro de Ciencias e Tecnologia, Departamento de Ciencias Biológicas. 1:1-67.
- ROCHA, O. 1978. Fluctuação sazonal e distribuição da população de *Diatomus furcatus*, Sars (Copepoda, calanoida) na Represa do Lobo (Broa), São Carlos, SP. (Diseertação de naestrado. Inst. Bioc. Univ. São Paulo).
- RODRIGUES, L. C., TRAIN, S., ROBERTO, M. and PAGIORO, T. A. 2002. Seasonal Fluctuation of some Limnological Variables on a Floodplain lake (Patos lagoon) of the Upper Paraná River, Mato Grosso do Sul State, Brazil. Braz. Arch. Biol. Technol., 45 (4): 499-513.
- RODRÍGUEZ, C. 2003. Cambios en la estructura de la comunidad de rotíferos en el lago Yahuaracaca. Planicie de inundación del Río Amazonas Trabajo de pregrado (Biólogo). Pontificia Universidad Javeriana, Bogota D.C. 122p.
- ROLDÁN, G. 1992. Fundamentos de limnología tropical. Medellín: Editorial Universidad de Antioquia. 529 p.
- _____. 2001. Development of Limnology in Colombia. En: Limnology in Developing Countries. Number 3. Page: 69-119. Wetzel and Gomal Editors. International Association for Limnology.
- ROSSA, D., LANSAC-TÔHA, F., BONECKER, C. and VELHO, L. 2001. Abundance of cladocerans in the littoral regions of two environments of the Upper Paraná river floodplain, Mato Grosso do Sul, Brazil. Rev. Brasil. Biol., 61 (1): 45-53.
- RUPERT and BARNES. 1995. Zoología de los Invertebrados. Sexta edición. Mc Graw Hill Interamericana. México.
- SAMPAIO, E. V. y LÓPEZ, C. M., 2000. Zooplankton community composition and some limnological aspects of an oxbow lake of the Paraopeba River, São Francisco River Basin, Minas Gerais, Brazil. Braz. Arch. Biol. Technol., 43: 285-293
- SAUNDERS, J. and LEWIS, W. 1988. Zooplankton Abundance in the Caura River, Venezuela. Biotropica. 20 (3): 20-214.
- _____ and _____. 1989. Zooplankton abundance in the lower Orinoco River, Venezuela. Limnol. Oceanography. 34: 397-409.

- SCHMITH, W. 1973. Primary production of phytoplankton in the tree types of Amazonian waters. II: The limnology of a tropical floodplain lake in Cenrtral Amazonia (Lago do Castanho). *Amazoniana* 4: 139-203.
- SENDACZ, S. y KUBO, E. 1982. Copépoda (Calanoida y Cyclopoida) de reservatórios do Estado de Sao Paulo. *B. Inst. Pesca, Sao Paulo*, 9 (único): 51-89.
- SENDACZ, S., KUBO, E. y CESTAROLLI, M. 1985. Limnologia de reservatorios do sudeste do estado de Sao Paulo, Brasil. VIII. Zooplankton. *B. Inst. Pesca, Sao Paulo*. 12 (1): 187-207.
- SENDACZ, S. y MELO-COSTA, S. 1991. Caracterização do Zooplâncton do Rio Acre e Lagos Lua Nova, Novo Andirá e Amapá (Amazônia, Brasil). *Rev. Bras. Biol.*, 51 (s/n): 463-470.
- SENDACZ, S. 1997. Zooplackton studies of floodplain lakes of the Upper Paraná River, Sao Paulo State, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 621-627.
- SERAFIM, M., LANSAC- TÔHA, F., PAGGI, J.C., VELHO, L. and ROBERTSON, B. 2003. Cladocera fauna composition in a river-lagoon system of the Upper Paraná River floodplain, whit a new record for Brazil. *Braz. J. Biol.*, 63 (2): 349-356.
- SIOLI, H. 1967. Studies in Amazonian waters. Atlas do simposio a biota Amazónica. 3: 9-50.
- SMIRNOV, N. 1996. Cladocera: The Chydoridae and Sayciinae (Chydoridae) of the world. En: Dumont H.J.F. (Ed.) *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the world*. SPB Academic Publishing by the Hague.
- SPSS for Windows. 2002. SPSS Inc. Versión 11.5.1.
- STATISTICA, 2001. StatSoft, Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com
- TAN, L. and SHIELD, R. 1993. Responses of billabong rotifer communities to inundation. *Hydrobiologia*. 255/156: 361-369.
- THIEBAUD, M. 1914. Copépodes de Colombie et des Cordillères de Mendoza. *Mém. Soc. Neuch. Sci. Nat.* 5: 600- 638.
- THOMAZ, S., PAGIORO, T., BINI, L., ROBERTO, M., ROCHA, R. Limnologia dos habitats da planície do alto Paraná: padrões de variação espaço-temporais e influência dos níveis fluviométricos.

- TUNDISI, J., FORSBERG, A., DEVOL, A., ZARET, M., TUNDISI, M., DOS SANTOS, A., RIBEIRO, J., HARDY, E. 1984. Mixing patterns in Amazon lakes. *Hydrobiologia*. 108: 3-15.
- TUNDISI, M. 1986. Lateral distribution of calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *Rev. Brasil. Biol. Biot.* 46(3), 527-553.
- TWOMBLY, S. and LEWIS, W. 1987. Zooplankton abundance and species composition in laguna La Orsinera, a Venezuelan floodplain lake. *Arch. Hydrobiol.* 1:87-107.
- VARGAS, A. 1996. Estructura y dinámica de la comunidad planctónica de algunos lagos y meandros del río Igará-Paraná (La Chorrera, Amazonas). Trabajo de grado (Biólogo). Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá.
- VASQUEZ, E. y SANCHEZ, L. 1984. Variación estacional del plancton en dos sectores del río Orinoco y una laguna de inundación adyacente. *Mem. Sociedad Ciencias Naturales La Salle*. 14: 11-27.
- VASQUEZ, E. and REY, J. 1989. A longitudinal study of zooplankton along the lower Orinoco River and its Delta (Venezuela). *Annls Limnol.* 25(2): 107 – 120.
- _____ and _____. 1992. Composition, abundance and biomass of zooplankton in Orinoco floodplain lakes, Venezuela. *Annls Limnol.* 28(1), 3-18.
- WARD, J.V., 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 8(1): 2-8.
- WETZEL, R. 1981. *Limnología*. Editorial Omega. Barcelona. 679p.