

# CARACTERIZACIÓN FÍSICA, QUÍMICA Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD ZOOPLANCTÓNICA DE UN PEQUEÑO LAGO TROPICAL, LAGO SANTANDER (RIONEGRO, ANTIOQUIA, COLOMBIA)

Physical and chemical characterization and zooplanktonic community structure of a small tropical lake, Lago Santander (Rionegro, Antioquia, Colombia)

JUAN CARLOS JARAMILLO-L.

Facultad de Ingeniería Ambiental, Universidad de Medellín. Carrera 87 N° 30-65. Apartado 1983. Medellín, Colombia. [jjaramillo@guayacan.udem.edu.co](mailto:jjaramillo@guayacan.udem.edu.co)

SANTIAGO GAVIRIA

University of Vienna, Institute of Ecology and Conservation Biology, Department of Limnology, Vienna, Austria.

## RESUMEN

Este estudio se realizó con el fin de determinar la fluctuación temporal de las variables físicas, químicas y biológicas y el grado de asociación entre ellas en un pequeño lago tropical durante un período de ocho meses y de igual manera, con el ánimo de describir la estructura de la comunidad zooplanctónica y su patrón de variación y establecer cuáles son las variables que más influyen en su comportamiento. Las variables medidas mostraron una baja fluctuación temporal durante el período de estudio. El estado de eutrofia en el que se encuentra este lago se deduce por los niveles de fósforo medidos, el comportamiento temporal del CO<sub>2</sub>, la alta relación entre el nitrógeno y el fósforo, los bajos valores de riqueza y diversidad del zooplancton, la dominancia de rotíferos y copépodos y la presencia de *Bosmina longirostris*. De todas las variables fisicoquímicas evaluadas las que más influencia ejercieron en la comunidad zooplanctónica fueron el pH y el material suspendido y en menor proporción el oxígeno disuelto y los nutrientes.

**Palabras clave.** Caracterización limnológica, estructura de la comunidad, lago andino, zooplancton, Colombia.

## ABSTRACT

Temporary fluctuations of physical, chemical, and biological variables were measured in a 0.5 Ha tropical lake. A correlation among these variables was calculated during a period of eight months. During the same time period measurements of zooplanktonic community structure and behavior pattern were determined. This information allows one to determine the relation between measured variables and zooplanktonic populations. Measured variables presented low temporary fluctuation during the period of study. Eutrophic conditions of the lake was established using the following

observations and measurements: phosphorus concentration, CO<sub>2</sub> temporary behavior, high nitrogen and phosphorus ratio, low richness and diversity values of zooplankton, dominance of rotifers and copepods, and the presence of *Bosmina longirostris*. pH and suspended material were found to have the largest influence on the zooplankton community, and in minor proportion, the dissolved oxygen and nutrients.

**Key words.** Andean lake, community structure, limnological characterization, zooplankton, Colombia.

## INTRODUCCIÓN

La estructura de una comunidad se define como la distribución del número de individuos de cada especie que viven en un área dada y que asumen un patrón o serie temporal definida. El patrón general corresponde a una especie dominante, seguida por unas cuantas especies con un moderado número de individuos igualmente comunes y una gran cantidad de especies con muy pocos individuos. Dicho patrón se repite a través del tiempo, conservando o variando, tanto la especie dominante como los demás integrantes de la comunidad (Lewis & Taylor 1974, Odum 1983, Krebs 1985). El estudio de una comunidad acuática comprende el análisis de la distribución y la ordenación de los componentes físicos, químicos y biológicos en una matriz de interacción que es el agua. Dicha estructura se refiere (además de las variaciones en la composición y la abundancia de los organismos) a las relaciones entre las especies y a sus variaciones temporales, que dependen en parte de la estructura física y química del ecosistema (Lewis & Taylor 1974, Davigneaud 1981, Pianka 1982, Odum 1983, Krebs 1985).

Desde el punto de vista ecológico, un cuerpo de agua se puede concebir como un conjunto de subsistemas, al interior de los cuales se desarrollan procesos biológicos y relaciones ecológicas que integradas entre sí y con el medio externo determinan el comportamiento total del ecosistema. El análisis de la comunidad se puede llevar a cabo desde puntos de

vista estructurales y dinámicos.

Estructuralmente, la comunidad se define por las variaciones de la riqueza y la abundancia de las especies (Odum 1983, Robinson & Sandgren 1984) y por su posición en un hiperespacio cuyas dimensiones son los factores ambientales (Margalef 1983). Dinámicamente la comunidad se define por los patrones de variación espacio-temporales. La comunidad zooplanctónica, al igual que las demás comunidades acuáticas, interactúa tanto con el medio abiótico como con los otros seres vivos que forman parte del ecosistema lacustre. La interacción bilateral entre los organismos y su medio físico o con las otras especies, determina la densidad poblacional y la estructura espacial de las comunidades (Infante 1988).

El Lago Santander es un cuerpo de agua que se ubica dentro de la provincia andina (Donato 1991). Este sistema léntico se ha visto afectado por actividades antrópicas que han provocado procesos de colmatación y eutroficación acelerados por el influjo de sustancias alóctonas provenientes de la cuenca. La acción desestabilizadora se ha manifestado por el vertimiento de desechos líquidos y sólidos que han ocasionado, repetidas veces, mortandad de peces. En este lago no se ha realizado ningún tipo de análisis continuo, en el momento en que la Corporación Ecológica y Cultural Mi Lago entró a administrar este cuerpo de agua se dio a la tarea de recuperar este espacio público y convertirlo en un atractivo turístico y en parque ecológico; por ello

se desarrolló este trabajo con el objeto de mostrar las condiciones ecológicas del lago, conocer los organismos zooplanctónicos presentes y sus relaciones con las variables analizadas y que sirviera de base a futuras investigaciones en este cuerpo de agua. De los estudios que se han realizado acerca de la comunidad zooplanctónica en aguas continentales colombianas se pueden destacar los de Uribe & Roldán (1975), Saavedra 1984, Ramírez (1986, 1987), Gaviria (1989, 1994), Jaramillo (1994), Estrada (1995), Aranguren (1998), Buitrago (1998) y Sánchez & Ramírez (2000), entre otros.

El presente trabajo pretende: 1) determinar la magnitud de los cambios temporales de las variables físicas, químicas y biológicas y el grado de asociación entre ellas en el Lago Santander durante un período de ocho meses; 2) describir la estructura de la comunidad zooplanctónica hallada y su patrón de variación temporal en el período de estudio y; 3) establecer cuál o cuáles variables son las que más influyen en el comportamiento de la estructura de la comunidad zooplanctónica del Lago Santander.

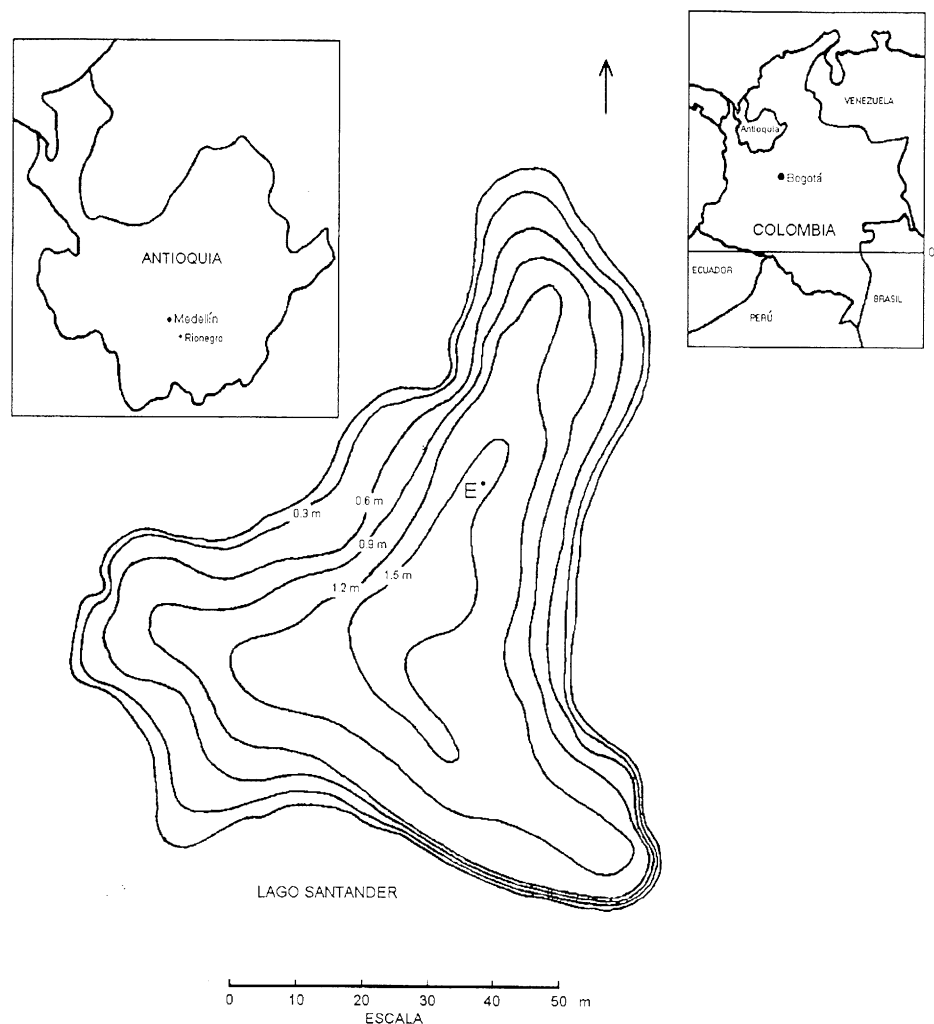
## MATERIALES Y MÉTODOS

El Lago Santander es un pequeño cuerpo de agua cálido de piso térmico templado (Salas 1983, Valderrama 1986, Márquez & Guillot 2001), localizado dentro del casco urbano del Municipio de Rionegro a 45 km al Este de Medellín y a 2125 metros sobre el nivel del mar. El espejo de agua tiene un área de 4352 m<sup>2</sup> y una profundidad máxima de 1,60 m (figura 1), está localizado a 6° 9' 18" de Latitud Norte y 75° 22' 48" de Longitud Oeste (coordenada UTM 680856 metros norte; y 458968 metros este; zona 18, hemisferio norte), la precipitación promedio anual varía entre 1800 y 2500 mm con dos picos de lluvia, el primero de ellos en los meses de abril y mayo y el segundo en los meses de septiembre y octubre. La temperatura anual promedio es de 17 °C; los

suelos son derivados de ceniza volcánica y con alta resistencia a la erosión.

Entre mayo y diciembre de 1999 se realizaron diez colectas de variables físicas, químicas y biológicas en el Lago Santander, en una única estación situada cerca del centro y en la zona más profunda. Los muestreos fueron efectuados a intervalos de tres semanas cada uno, entre las 10:00 y las 14:00 horas desde una pequeña lancha. Las muestras se tomaron integrando la columna de agua con la ayuda de un tubo de succión de 1,5 m de longitud y 10 cm de diámetro. Cada muestra para análisis fisicoquímico se recogió en un balde de 10 l de capacidad y de allí se extrajo una submuestra de 2 l para los análisis físicos y químicos.

En el campo se midieron la temperatura del aire (°C) y del agua (°C), con un termómetro de mercurio; la transparencia (m), con un disco Secchi de 20 cm de diámetro y la conductividad eléctrica (μS.cm<sup>-1</sup>), con un conductímetro YSI. Las variables químicas estimadas fueron el oxígeno disuelto (mg.l<sup>-1</sup>) por el método Winkler; la saturación de oxígeno (%) con el método propuesto en Ramírez & Viña (1998); el pH con un medidor de pH; la alcalinidad (meq.l<sup>-1</sup>) reduciendo el pH hasta 4.35 con H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0.02N; los cloruros (mg.l<sup>-1</sup>) con un Kit para prueba de cloruros de Aquamer<sup>®</sup>, el CO<sub>2</sub> total (mmol.l<sup>-1</sup>) según la metodología propuesta por Mackereth *et al.* (1978), la turbiedad (NTU) por el método nefelométrico, los sólidos totales (mg.l<sup>-1</sup>), los sólidos suspendidos totales (mg.l<sup>-1</sup>) y volátiles (mg.l<sup>-1</sup>) por el método gravimétrico, la dureza total por el método volumétrico con EDTA, el fósforo total por el método del ácido ascórbico, el nitrógeno amoniacal por destilación y los nitratos por el método de reducción en columna de cadmio-cobre. Los análisis de turbiedad, sólidos totales, sólidos suspendidos totales y volátiles, dureza total, sulfatos, fósforo total, nitrógeno total, nitrógeno amoniacal y nitratos fueron efectuados por el Laboratorio de Aguas de CORNARE. Las muestras de agua se transpor-



**Figura 1.** Lago Santander, Rionegro (Antioquia, Colombia). Ubicación de la estación de Muestreo (E).

taron refrigeradas y rotuladas al laboratorio. Las colectas de zooplancton fueron efectuadas con un tubo muestreador de 15 l de capacidad, 1.5 m de longitud y 10 cm de diámetro en toda la columna de agua. El contenido de dicho tubo se filtró a través de una red de  $0.64 \mu$  de poro. Una vez filtrada la muestra se depositó en un recipiente de 0.5 L de capacidad y se preservó con formalina al 4%. Para la identificación de los rotíferos se contó con la colaboración de la Dra. Susana Sendacz y para los copépodos y cladóceros con la ayuda del Dr. Santiago Gaviria.

Los rotíferos se contaron en una cámara de Sedgwick-Rafter de 1 ml de capacidad, usando un microscopio fotónico. Los microcrustáceos (cladóceros y copépodos) se cuantificaron en cajas de Petri bajo estereomicroscopio, siguiendo la metodología propuesta por Sendacz (1993). Los resultados se reportaron como densidad numérica en individuos por litro. Con base en los datos de densidad se calcularon los evaluadores de la estructura de comunidad zooplanctónica en el lago, como riqueza numérica (número de taxones), diversidad (Shannon & Weaver 1949), equidad (Pielou 1975) y dominancia (Simpson 1949). Las variaciones en la estructura de la comunidad por muestreo se representaron por medio de histogramas de abundancia relativa de cada uno de los taxa.

Para estimar la amplitud de nicho de los organismos zooplanctónicos se usó el Índice Modificado de Levins (1968); para el solapamiento de nicho se usó el Índice de Sobreposición Direccional también propuesto por Levins (1968). Se efectuó un análisis de agrupación mediante la Técnica de Ligamiento Promedio (UPGMA) (Crisci & López 1983). Este análisis se realizó entre muestreos y taxones con base en el Índice de Similitud de Bray & Curtis (1957); la matriz ecológica con los datos brutos estuvo constituida por 8 filas (taxones) y 10 columnas (muestreos). A

cada variable se le realizó un análisis exploratorio calculando la media como medida de tendencia central y el coeficiente de variación como medida de dispersión relativa. El grado de asociación entre las diferentes variables evaluadas se midió por medio de una correlación lineal y adicionalmente se aplicó un Análisis de Componentes Principales. Estos análisis se realizaron en el paquete estadístico Statgraphics plus versión 4.1 para Windows.

## RESULTADOS

La tabla 1 muestra los resultados del análisis exploratorio realizado para cada variable medida. En dicho análisis aquellas variables con un coeficiente de variación mayor al 30% se consideraron como de variación temporal alta. El comportamiento temporal de las variables físicas, químicas y biológicas medidas en el Lago Santander se muestran en las figuras 2, 3 y 4 respectivamente. En la figura 5 se muestran las variables físicas, químicas y biológicas correlacionadas significativamente ( $p < 0.05$ ).

Las temperaturas del aire y el agua presentaron bajas fluctuaciones durante el período del estudio ( $CV = 13.7\%$  y  $8.7\%$  respectivamente). El análisis de correlación mostró que la temperatura del agua se correlaciona directamente con la conductividad ( $r = 0.71$ ;  $p = 0.0221$ ) y con la dureza total ( $r = 0.64$ ;  $p = 0.0471$ ). Los valores de conductividad fluctuaron entre 40 y  $80 \mu S \cdot cm^{-1}$ , con un valor medio de  $59.5 \mu S \cdot cm^{-1}$  y una variación temporal moderada ( $CV = 23.3\%$ ). La dureza total fluctuó entre 24 y  $30 mg \cdot l^{-1}$ , con una variación temporal baja ( $CV = 6.6\%$ ) y una correlación inversa estadísticamente significativa con los nitratos ( $r = -0.67$ ;  $p = 0.0355$ ).

El promedio de la transparencia (0.34 m) correspondió al 21.2% de la profundidad máxima del lago y su variación a través del período

do de estudio tampoco fue considerable (CV=15.2%). La transparencia está relacionada con los sólidos y con la turbiedad (Esteves 1988). En el Lago Santander esta variable muestra una relación directa con los sólidos suspendidos totales ( $r=0.59$ ;  $p=0.0737$ ), con los sólidos suspendidos volátiles ( $r=0.45$ ;  $p=0.1953$ ), con los sólidos totales ( $r=0.12$ ;  $p=0.7359$ ) y una relación inversa con la turbiedad ( $r=-0.31$ ;  $p=0.3797$ ).

Entre las variables consideradas, la turbiedad presentó la fluctuación temporal más alta (CV=93.9%). Aunque los sólidos suspendidos totales (CV=43.1%) y sólidos suspendi-

dos volátiles (CV=67.4%) también variaron en el tiempo en forma amplia los coeficientes no fueron tan altos (tabla 1). Para los sólidos totales las diferencias temporales no fueron significativas, ya que su coeficiente de variación fue menor (CV=27.3%) al valor establecido previamente (30 %).

A partir del cálculo de la relación entre los sólidos suspendidos volátiles y los sólidos suspendidos totales se encontró que la fracción orgánica osciló entre el 36.8% y el 100% y en promedio esta fracción correspondió al 65.5% de materia orgánica. La variación temporal de esta relación fue ligeramente alta (CV=34.9%).

**Tabla 1.** Resultados del análisis exploratorio para las variables físicas, químicas y biológicas medidas en el Lago Santander.

| VARIABLE                      | UNIDADES     | MÍNIMO | MÁXIMO | MEDIA | CV (%) |
|-------------------------------|--------------|--------|--------|-------|--------|
| Temperatura del aire          | °C           | 17     | 26     | 22.3  | 13.7   |
| Temperatura del agua          | °C           | 20.0   | 26.0   | 22.5  | 8.7    |
| Transparencia                 | m            | 0.3    | 0.4    | 0.3   | 15.2   |
| Conductividad                 | µS/cm        | 40.0   | 80.0   | 59.5  | 23.3   |
| Turbiedad                     | NTU          | 5.0    | 127.0  | 36.4  | 93.9   |
| Sólidos totales               | mg/l         | 72.0   | 154.0  | 95.2  | 27.3   |
| Sólidos suspendidos volátiles | mg/l         | 6.0    | 36.0   | 15.8  | 67.4   |
| Sólidos suspendidos totales   | mg/l         | 12.0   | 38.0   | 22.6  | 43.1   |
| SSV/SST                       | %            | 36.8   | 100.0  | 65.5  | 34.9   |
| Oxígeno disuelto              | mg/l         | 4.8    | 8.0    | 6.2   | 16.8   |
| Saturación de Oxígeno         | %            | 70.0   | 118.0  | 90.0  | 17.5   |
| pH                            | Ud de pH     | 6.0    | 8.0    | 7.1   | 11.3   |
| Alcalinidad                   | meq/l        | 25.0   | 36.0   | 30.9  | 13.8   |
| Dureza total                  | mg/l         | 24.0   | 30.0   | 28.9  | 6.6    |
| Cloruros                      | mg/l         | 6.0    | 12.0   | 9.6   | 19.1   |
| Sulfatos                      | mg/l         | 6.0    | 14.7   | 10.2  | 25.1   |
| Fósforo total                 | mg/l         | 0.01   | 0.292  | 0.089 | 99.5   |
| Nitrógeno total               | mg/l         | 0.224  | 1.48   | 0.939 | 40.1   |
| Nitrógeno amoniacal           | mg/l         | 0.05   | 0.812  | 0.375 | 74.8   |
| Nitratos                      | mg/l         | 0.01   | 0.079  | 0.036 | 49.5   |
| CO <sub>2</sub> total         | mmol/l       | 0.57   | 1.97   | 0.97  | 49.3   |
| Riqueza numérica              | # de taxones | 4      | 8      | 6     | 19.2   |
| Equidad                       | adimensional | 0.39   | 0.86   | 0.56  | 27.7   |
| Diversidad                    | bel nat      | 0.69   | 1.28   | 0.98  | 19.9   |
| Dominancia                    | adimensional | 0.32   | 0.61   | 0.47  | 23.2   |
| Densidad                      | ind/l        | 84     | 907    | 402.2 | 61.6   |

La fracción (SSV/SST) se correlacionó en forma significativa con los sólidos suspendidos volátiles ( $r=0.80$ ;  $p=0.0060$ ), con los sólidos totales ( $r=0.86$ ;  $p=0.0014$ ) y con el amonio ( $r=0.85$ ;  $p=0.0018$ ). La alta relación con el amonio se debe a que este ion hace parte de la materia orgánica disponible y del componente volátil de los sólidos suspendidos. Su alta correlación con la alcalinidad ( $r=0.71$ ;  $p=0.0203$ ) se debe a que el ion bicarbonato hace parte de la fracción no evaporable de los sólidos en suspensión.

El oxígeno disuelto fluctuó entre 4.8 y 8.0 mg.l<sup>-1</sup> y no experimentó cambios temporales considerables (CV=16.8%). De igual manera, la variación de la saturación de oxígeno también fue baja (CV=17.5%).

Dado que el pH, la alcalinidad y el CO<sub>2</sub> total se encuentran estrechamente relacionadas se analizarán en conjunto. De estas tres variables (tabla 1), solamente el CO<sub>2</sub> total presentó una variación temporal alta (CV=49.3%). Los valores de pH se movieron alrededor de la neutralidad (entre 6 y 8) y los de alcalinidad son relativamente bajos (entre 25 y 36 meq.l<sup>-1</sup>). La correlación entre el pH y la alcalinidad fue muy baja ( $r=0.13$ ;  $p=0.7187$ ), de igual manera entre la alcalinidad y el CO<sub>2</sub> total ( $r=0.09$ ;  $p=0.7965$ ).

Los cloruros presentaron bajas concentraciones (entre 6 y 12 mg.l<sup>-1</sup>) y permanecieron homogéneos en el tiempo (CV=19.1%). El valor de los sulfatos fluctuó entre 6 y 14.7 mg.l<sup>-1</sup> y su comportamiento temporal fue estable (CV=25.1%). El análisis de correlación mostró una estrecha relación con la turbiedad ( $r=0.77$ ;  $p=0.0086$ ). El fósforo total con valores entre 0.01 y 0.292 mg.l<sup>-1</sup> (tabla 1) mostró una variación temporal muy alta (CV=99.5%). De las formas de nitrógeno evaluadas, la mayor variación se encontró para el amonio (CV=74.8%), siendo también alta en los nitratos (CV=49.5%). El análisis realizado mostró co-

relaciones estadísticamente significativas del amonio con los sólidos totales (CV=0.77;  $p=0.0088$ ), con los sólidos suspendidos volátiles ( $r=0.74$ ;  $p=0.0147$ ) y con la relación SSV/SST ( $r=0.85$ ;  $p=0.0018$ ). En consecuencia, se puede inferir que una buena proporción de la materia orgánica de los sólidos en suspensión se encuentra en la forma de ion amonio.

La figura 6 muestra la curva de importancia de la comunidad zooplanctónica en el Lago Santander. Durante los diez muestreos realizados se encontró un total de 4007 individuos pertenecientes a ocho especies de los grupos rotífera (5 especies), copépoda (2 especies) y cladóceras (1 especie). La máxima densidad de los organismos zooplanctónicos (907 ind.l<sup>-1</sup>) ocurrió durante el séptimo muestreo y el valor más bajo (84 ind.l<sup>-1</sup>) durante el segundo.

Entre las especies zooplanctónicas sólo cuatro se consideraron de importancia desde el punto de vista de su abundancia. *Keratella tropica tropica* (Apstein, 1907), con un 29.3% de la abundancia total, se encontró en nueve de los diez muestreos (CV=100.3%) y su densidad más alta (310 ind.l<sup>-1</sup>) se encontró en el quinto muestreo. *Arctodiaptomus dorsalis* (Marsh, 1907), con el 28.1%, se observó en todos los muestreos (CV=62.2%) y su máxima densidad (263 ind.l<sup>-1</sup>) se estimó en el octavo. *Keratella americana* (Carlin, 1943), con 27.5%, también se encontró en todos los muestreos (CV=197.8%) y durante el séptimo alcanzó la mayor densidad (687 ind.l<sup>-1</sup>). *Bosmina longirostris* (Müller, 1785), con el 12.8% se encontró en ocho de los diez muestreos (CV=234.2%) y su mayor densidad (390 ind.l<sup>-1</sup>) se alcanzó durante el décimo. Las otras especies presentaron una abundancia inferior al 1.1% y aparecieron esporádicamente en los muestreos. Mientras *Epiphanes brachionus brachionus* (Ehrenberg, 1837) se encontró en siete de los diez muestreos (CV=175.7%), *Horaella thomassoni* (Koste, 1973) se observó en seis (CV=113.3%). Por su

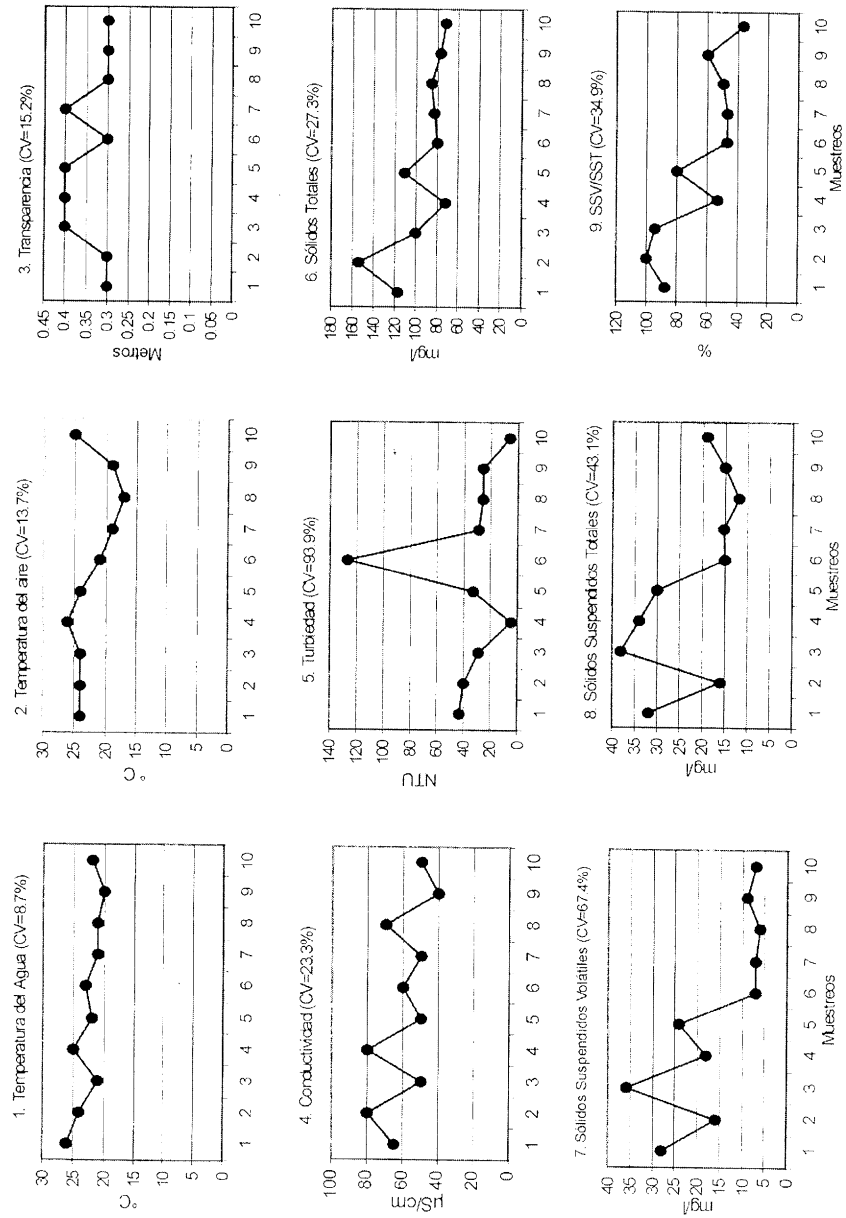


Figura 2. Comportamiento temporal de las variables físicas medidas en el Lago Santander.

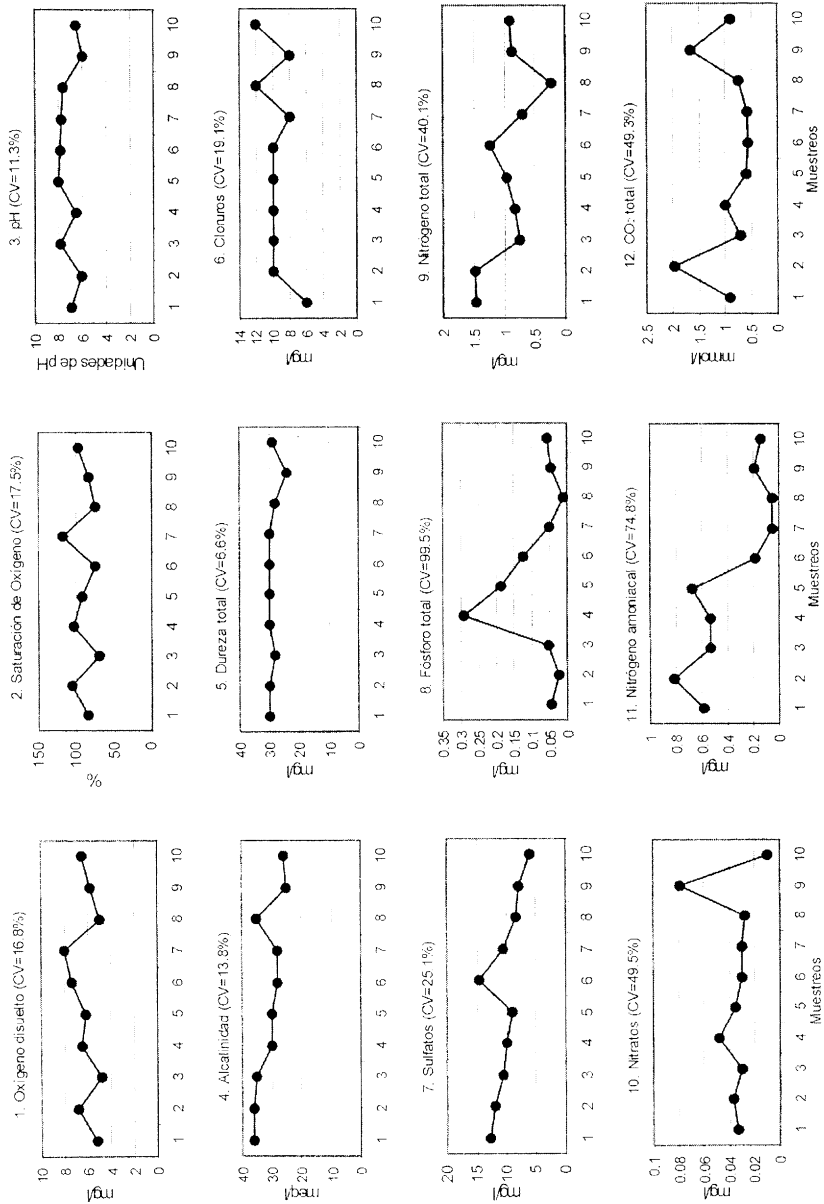


Figura 3. Comportamiento temporal de las variables químicas medidas en el Lago Santander.

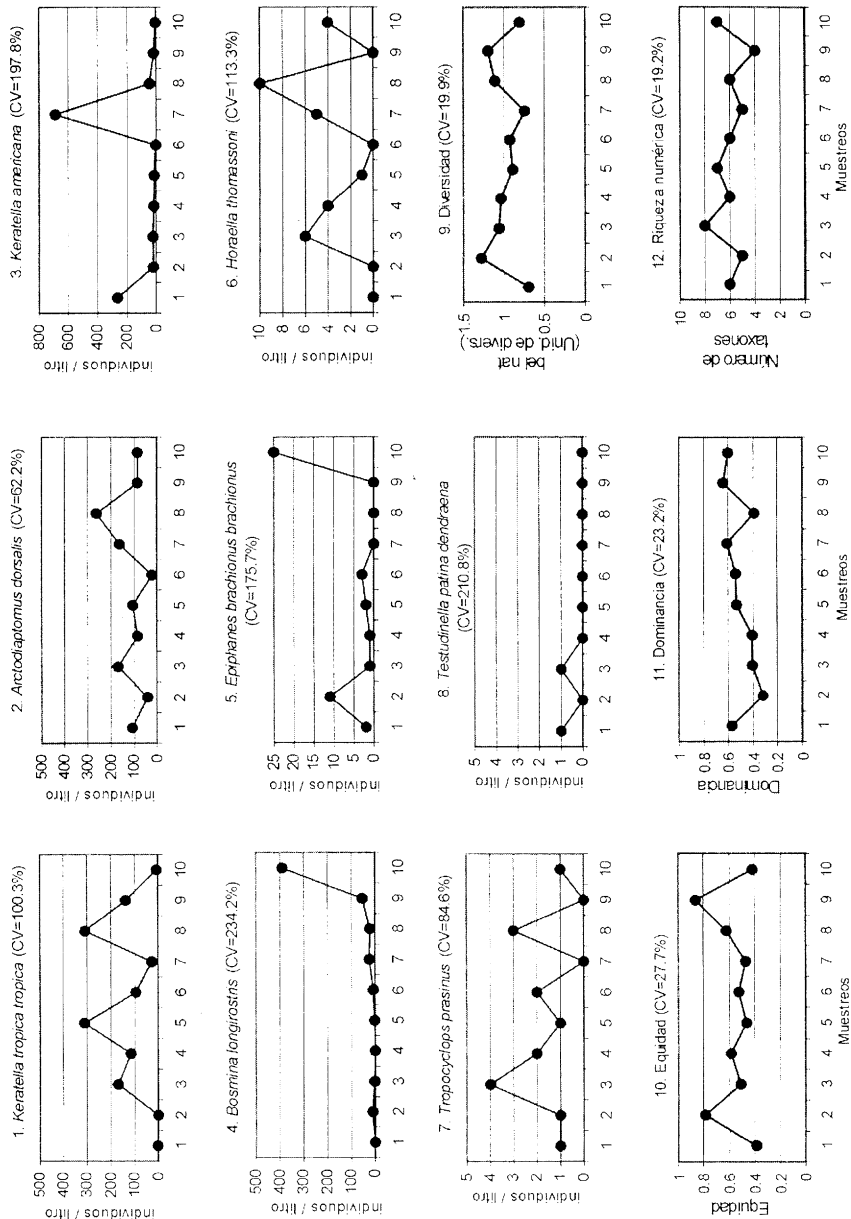


Figura 4. Comportamiento temporal de las variables biológicas medidas en el Lago Santander.

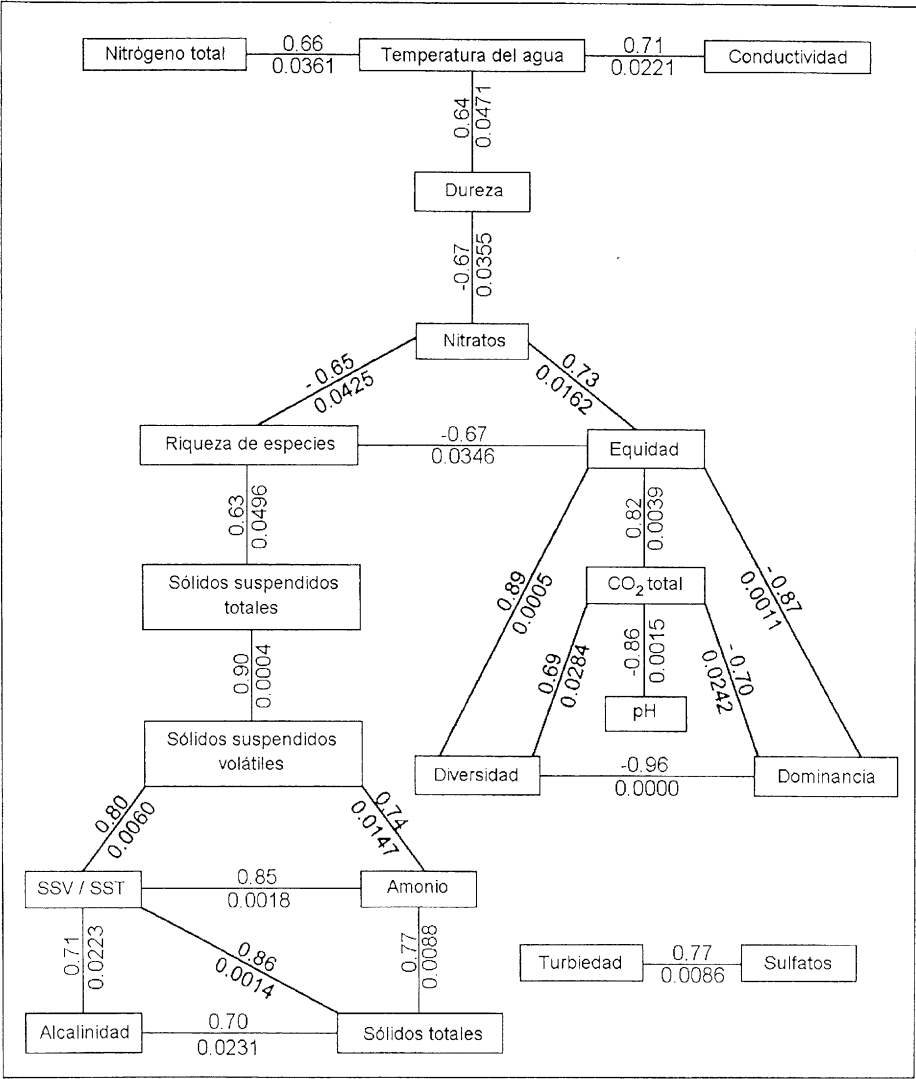


Figura 5. Correlaciones estadísticamente significativas entre las variables físicas, químicas y biológicas medidas en el Lago Santander.

parte *Tropocyclops prasinus* (Fisher, 1860) se registró en ocho muestreos (CV=84.6%) y *Testudinella patina dendraena* (De Beauchamp, 1955) solamente en dos (CV=210.8%).

Los valores de los coeficientes de variación para las variables diversidad, equidad, dominancia y riqueza muestran una estructura bastante constante a lo largo del periodo de estudio. La reducida variación del número de especies durante el periodo de muestreo (riqueza numérica de especies) hace que esta variable contribuya muy poco a la diversidad, por

lo cual no se observó una correlación significativa entre las dos (figura 5). La equidad mostró correlaciones estadísticamente significativas con la diversidad ( $r=0.89$ ;  $p=0.0005$ ), con la dominancia ( $r=-0.87$ ;  $p=0.0011$ ) y con la riqueza ( $r=-0.67$ ;  $p=0.0346$ ). A su vez la diversidad y la dominancia también mostraron una correlación estadísticamente significativa ( $r=-0.96$ ;  $p=0.0000$ ).

La figura 7 muestra el comportamiento temporal de la estructura de la comunidad zooplanctónica en el Lago Santander. Las poblaciones zooplanctónicas más abundantes

Tabla 2. Valores de las correlaciones entre las poblaciones zooplanctónicas más importantes en el Lago Santander.

|                        | <i>K. tropica</i> | <i>A. dorsalis</i> | <i>K. americana</i> | <i>B. longirostris</i> |   |
|------------------------|-------------------|--------------------|---------------------|------------------------|---|
| <i>K. tropica</i>      | X                 | R                  | r                   | r                      |   |
|                        |                   |                    | p                   | p                      | p |
| <i>A. dorsalis</i>     | 0.53<br>(0.1180)  | X                  | r                   | r                      |   |
|                        |                   |                    | p                   | p                      | p |
| <i>K. americana</i>    | -0.36<br>(0.3092) | 0.29<br>(0.4208)   | X                   | r                      |   |
|                        |                   |                    |                     | p                      | p |
| <i>B. longirostris</i> | -0.32<br>(0.3657) | -0.12<br>(0.7366)  | -0.15<br>(0.6755)   | X                      |   |

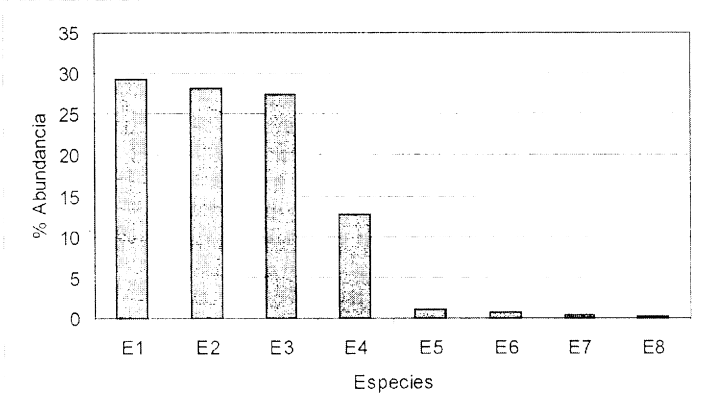


Figura 6. Estructura de la comunidad zooplanctónica en el Lago Santander (E1: *K. tropica*, E2: *A. dorsalis*, E3: *K. americana*, E4: *B. longirostris*, E5: *E. brachionus brachionus*, E6: *H. thomassoni*, E7: *T. prasinus* y E8: *T. patina dendraena*).

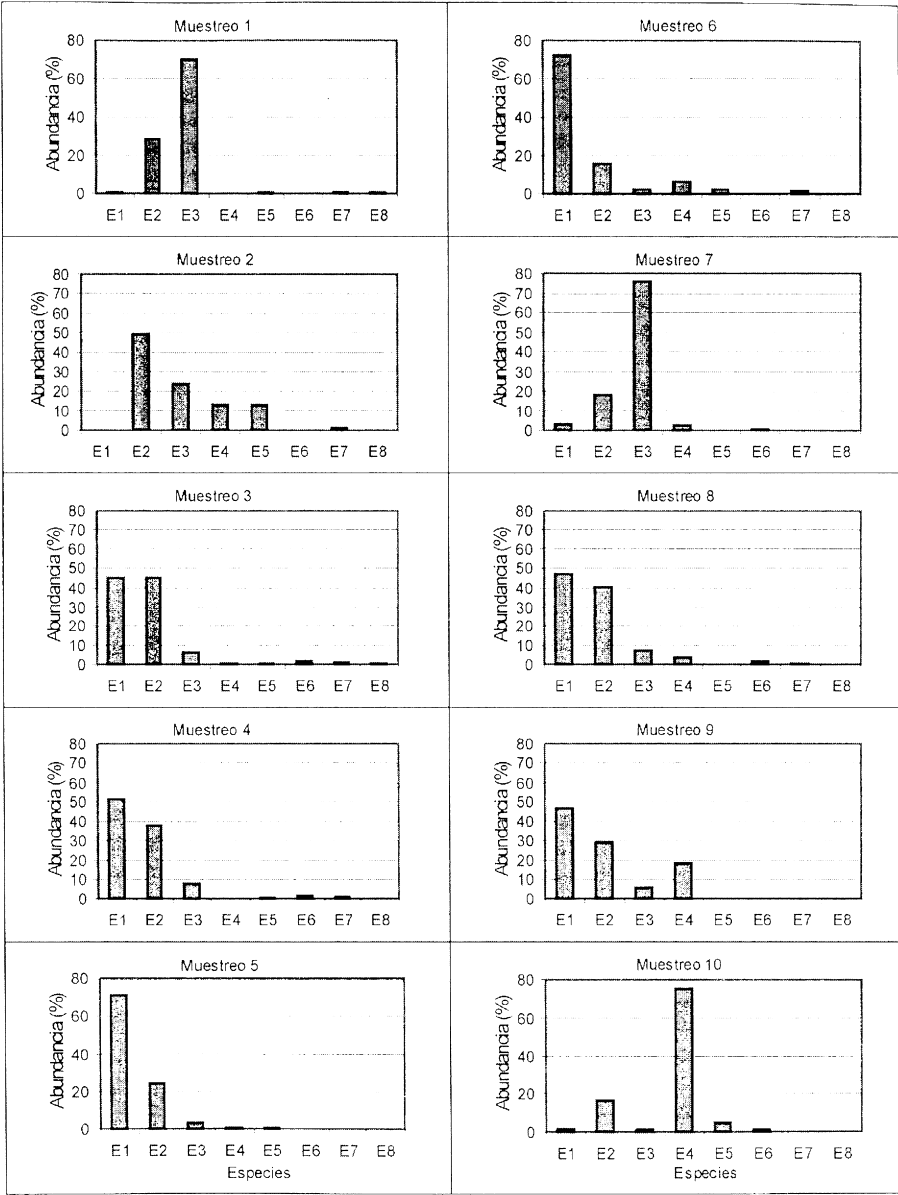


Figura 7. Comportamiento temporal de la estructura de la comunidad zooplanctónica en el Lago Santander (E1: *K. tropica tropica*, E2: *A. dorsalis*, E3: *K. americana*, E4: *B. longirostris*, E5: *E. brachionus brachionus*, E6: *H. thomassoni*, E7: *T. prasinus* y E8: *T. patina dendraena*).

encontradas presentaron dos picos de abundancia durante el estudio. *K. tropica tropica* (E1) fue más abundante entre el tercero y el sexto muestreo y entre el octavo y el noveno. Esta especie evidenció la mayor abundancia durante gran parte del estudio, con excepción del séptimo muestreo en el que su número decayó notoriamente.

*A. dorsalis* (E2) alcanzó el primer pico de abundancia en el tercer muestreo, luego su población se redujo gradualmente hasta el sexto muestreo, aumentó nuevamente hasta el octavo muestreo y finalmente su abundancia disminuyó. *K. americana* (E3) fue la especie más numerosa al inicio del estudio, pero disminuyó en forma gradual hasta el sexto muestreo. A partir de ese momento la población se incrementó notablemente, alcanzando el valor más alto en el séptimo muestreo para después disminuir rápidamente. *B. longirostris* (E4) mostró una abundancia muy baja y poco fluctuante durante la mayor parte del estudio, pero su abundancia se incrementó hacia el último muestreo.

A pesar de que los valores de las correlaciones entre las poblaciones zooplanctónicas más importantes en el Lago Santander indican que ninguna de ellas fue estadísticamente significativa (tabla 2), si se pueden observar algunos patrones. Es evidente una relación directa entre *K. tropica tropica* y *A. dorsalis* y entre *K. americana* y *A. dorsalis*. En contraste, entre *K. tropica tropica* y *K. americana* la relación es inversa y al parecer la primera especie aprovecha de manera más eficiente los recursos disponibles, ya que su abundancia fue la más alta durante todo el tiempo de estudio. Entre *K. tropica tropica* y *B. longirostris* se presentó también una relación inversa. Aunque la última especie mostró permanentemente una baja abundancia, sólo hacia el final del estudio su población aumentó posiblemente por mayor eficiencia alimentaria cuando disminuyó la abundancia de *Keratella*.

En la tabla 3 se observan los valores propios y el porcentaje de traza o varianza explicada de las primeras cuatro componentes que explican el 81.3% de la varianza total. La primera componente explica el 29.8% de la varianza y está definida por el pH. A lo largo de este eje se observa una relación directa de esta variable con *A. dorsalis*, *K. tropica tropica*, *T. prasinus* y *H. thomassoni*. La segunda componente explica el 23.4% y está definida por los sólidos en suspensión, a lo largo de este eje se aprecia una relación directa de esta variable con *T. patina dendraena* e inversa con *K. americana*, *B. longirostris* y *E. brachionus brachionus*. La tercera componente explica el 15.3% y está definida por el oxígeno y la cuarta explica el 12.8% de la varianza total y está definida por los nutrientes. Sin embargo, estas dos últimas explican muy poco la variación por lo que solo se tendrán en cuenta las dos primeras. La figura 8 ilustra la distribución de las variables y los muestreos sobre las dos primeras componentes principales. Solamente *T. prasinus* y *A. dorsalis* presentaron altos valores de amplitud del nicho (tabla 4), *K. tropica tropica* y *H. thomassoni* mostraron amplitudes moderadas y las demás especies amplitudes bajas.

Tabla 3. Valores propios, porcentaje de varianza explicada y varianza acumulada del análisis de componentes principales.

| Componente número | Valor propio | Porcentaje de varianza | Varianza acumulada |
|-------------------|--------------|------------------------|--------------------|
| 1                 | 4.17         | 29.8                   | 29.8               |
| 2                 | 3.28         | 23.4                   | 53.2               |
| 3                 | 2.14         | 15.3                   | 68.5               |
| 4                 | 1.79         | 12.8                   | 81.3               |

En la figura 9 se observa la formación de un grupo compuesto por los muestreos 3, 4, 5, 6, 8 y 9. Otro grupo lo conforman los muestreos 1 y 7 y el muestreo 6 se encuentra aislado de los demás. El análisis de agrupamiento para las especies zooplanctónicas mostró la formación de dos grupos (figura 10). El primer

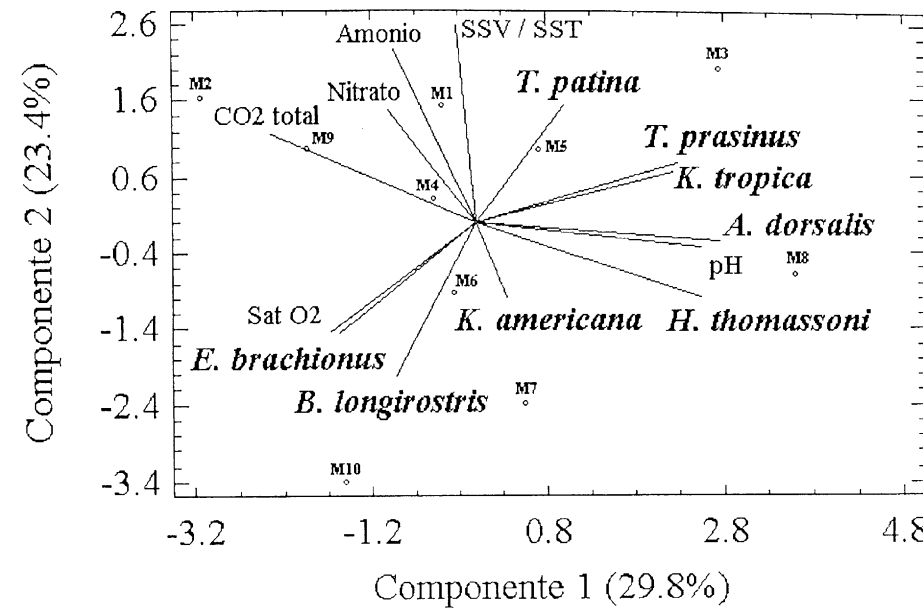


Figura 8. Distribución de las variables y los muestreos sobre las dos primeras componentes principales en el Lago Santander.

Tabla 4. Valores de amplitud de nicho (B'), abundancia relativa, coeficiente de variación de la densidad y frecuencia relativa de las especies zooplanctónicas halladas en el Lago Santander.

| Especie                         | B'   | Abundancia Relativa (%) | C.V. (%) | Frecuencia Relativa (%) |
|---------------------------------|------|-------------------------|----------|-------------------------|
| <i>K. tropica tropica</i>       | 0.47 | 29.3                    | 100.3    | 90                      |
| <i>A. dorsalis</i>              | 0.74 | 28.1                    | 62.2     | 100                     |
| <i>K. americana</i>             | 0.14 | 27.5                    | 197.8    | 100                     |
| <i>A. longirostris</i>          | 0.08 | 12.8                    | 234.2    | 80                      |
| <i>E. brachionus brachionus</i> | 0.20 | 1.1                     | 175.7    | 70                      |
| <i>H. thomassoni</i>            | 0.47 | 0.7                     | 113.3    | 60                      |
| <i>T. prasinus</i>              | 0.90 | 0.4                     | 84.6     | 80                      |
| <i>T. patina dendraena</i>      | 0.11 | 0.1                     | 210.8    | 20                      |



|    | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    | 7    | 8    | 9    | 10 |
|----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|----|
| 1  | X    |      |      |      |      |      |      |      |      |    |
| 2  | 0.27 | X    |      |      |      |      |      |      |      |    |
| 3  | 0.36 | 0.28 | X    |      |      |      |      |      |      |    |
| 4  | 0.35 | 0.39 | 0.75 | X    |      |      |      |      |      |    |
| 5  | 0.31 | 0.23 | 0.73 | 0.66 | X    |      |      |      |      |    |
| 6  | 0.11 | 0.33 | 0.49 | 0.68 | 0.44 | X    |      |      |      |    |
| 7  | 0.59 | 0.15 | 0.34 | 0.23 | 0.22 | 0.11 | X    |      |      |    |
| 8  | 0.31 | 0.20 | 0.73 | 0.51 | 0.79 | 0.33 | 0.34 | X    |      |    |
| 9  | 0.31 | 0.37 | 0.72 | 0.84 | 0.65 | 0.60 | 0.25 | 0.55 | X    |    |
| 10 | 0.21 | 0.23 | 0.23 | 0.28 | 0.22 | 0.13 | 0.18 | 0.28 | 0.37 | X  |

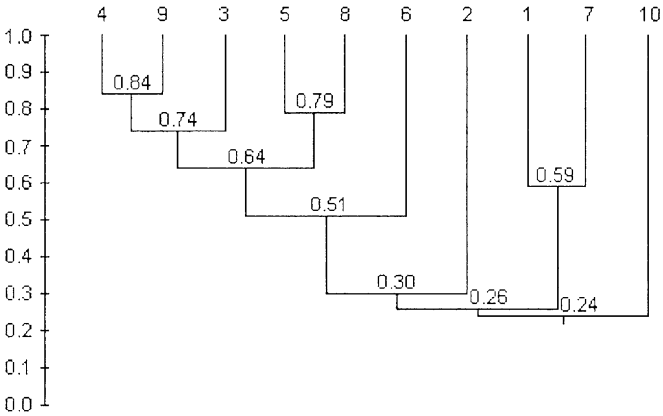


Figura 9. Matriz básica de datos y análisis de agrupamiento para los muestreos realizados en el Lago Santander.

|    | E1   | E2   | E3   | E4   | E5   | E6   | E7   | E8 |
|----|------|------|------|------|------|------|------|----|
| E1 | X    |      |      |      |      |      |      |    |
| E2 | 0.67 | X    |      |      |      |      |      |    |
| E3 | 0.14 | 0.38 | X    |      |      |      |      |    |
| E4 | 0.14 | 0.25 | 0.11 | X    |      |      |      |    |
| E5 | 0.03 | 0.08 | 0.04 | 0.15 | X    |      |      |    |
| E6 | 0.05 | 0.05 | 0.05 | 0.08 | 0.19 | X    |      |    |
| E7 | 0.02 | 0.25 | 0.03 | 0.04 | 0.27 | 0.49 | X    |    |
| E8 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.09 | 0.06 | 0.24 | X  |

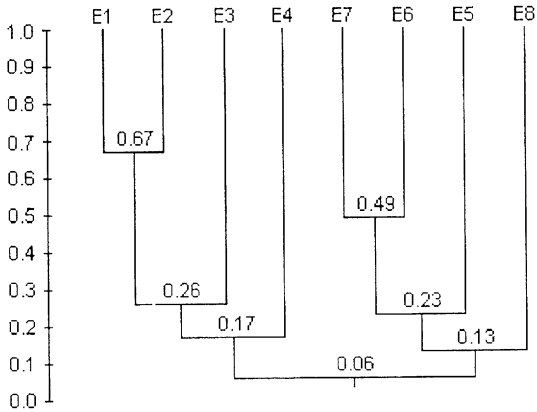


Figura 10. Matriz básica de datos y análisis de agrupamiento para las especies encontradas en el Lago Santander (E1: *K. tropica tropica*, E2: *A. dorsalis*, E3: *K. americana*, E4: *B. longirostris*, E5: *E. brachionus brachionus*, E6: *H. thomassoni*, E7: *T. prasinus* y E8: *T. patina dendraena*).

grupo corresponde a las especies que presentan las mayores abundancias y el segundo grupo lo conforman las especies cuyas abundancias fueron las más bajas.

La figura 11 muestra como algunas especies comparten más o menos el mismo espacio del nicho y guardan para sí otro espacio que no disputan. De esta forma disminuyen la competencia y evitan su exclusión.

## DISCUSIÓN

La baja fluctuación temporal de las condiciones ambientales es un hecho común en la zona tropical, en donde estas variables permanecen

más o menos constantes a lo largo del ciclo anual. En los cuerpos de agua tropicales se presenta, como característica fundamental, una temperatura más o menos uniforme a lo largo de todo el año y muy poca variación de la misma desde la superficie al fondo (Roldán 1992). A pesar de no haber realizado perfiles de temperatura, es altamente probable que este cuerpo de agua no presente estratificación térmica por dos razones: 1) la reducida profundidad evita que se presenten diferencias verticales pronunciadas de temperatura y densidad y la ligera estratificación se rompe poco después de formada debido a corrientes de convección (Ruttner 1975,

Márquez & Guillot 2001) y 2) la poca protección contra el viento ocasiona la mezcla frecuente del cuerpo de agua. Esto permite clasificar el lago como del tipo polimíctico cálido (Löffler 1964, Lewis 1983).

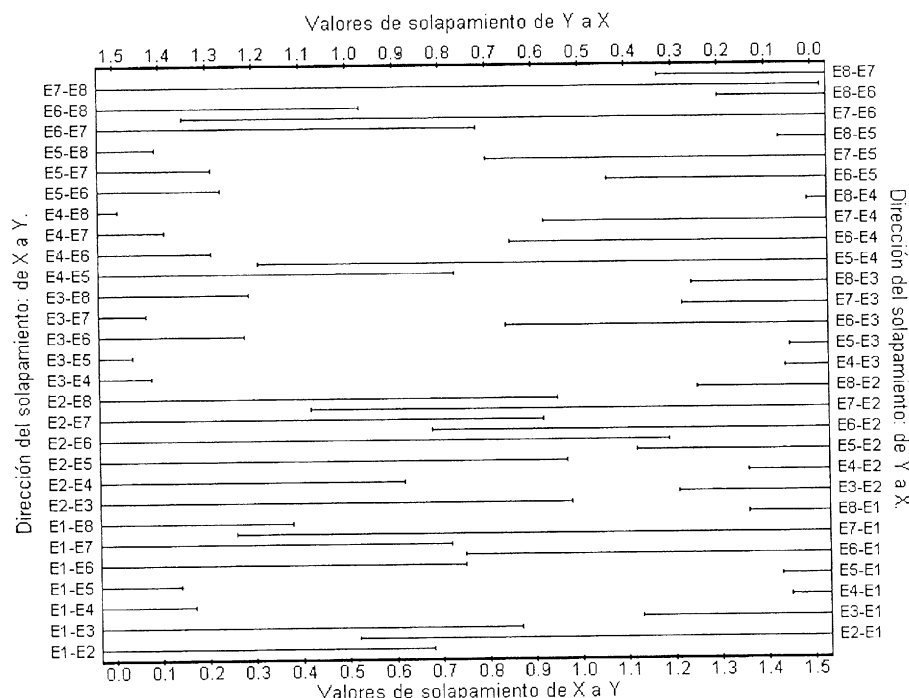
La relación de la temperatura con la dureza y la conductividad (figura 5) es explicable porque la temperatura afecta el flujo de iones en una solución (Sawyer *et al.* 2001). Teniendo en cuenta que la conductividad presenta valores inferiores a  $100 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  el lago se puede considerar como un ambiente con baja concentración de iones. La alta variación de la turbiedad se debió al valor del sexto muestreo (127 NTU) provocado por una fuerte lluvia la noche inmediatamente anterior al mismo, ya que al retirar este valor del análisis el coeficiente de variación disminuyó a 50.1%. La baja fluctuación del oxígeno (figuras 3.1 y 3.2) se puede explicar en razón de la mezcla provocada por el viento que contribuye a distribuir este gas por todo el cuerpo de agua. Por otra parte, la relativa constancia en el valor de la temperatura del agua (figura 2.1) a lo largo del período de estudio no contribuyó a una variación en el valor de este gas en el agua.

Los valores de pH y alcalinidad corresponden a los valores típicos de las aguas naturales de alta montaña en los que se ha observado que estas variables son muy constantes a lo largo del tiempo (Roldán 1992, Márquez & Guillot 2001). La baja correlación encontrada entre la alcalinidad y el  $\text{CO}_2$  total se debe a que la mayor parte de la alcalinidad estaría siendo producida por el  $\text{HCO}_3^-$  y no por el  $\text{CO}_2$  (Cole 1994). La alta correlación entre el pH y el  $\text{CO}_2$  se debe a que el primero depende de la concentración del segundo. Este gas en el agua juega dos papeles fundamentales: 1) su presencia está relacionada con la acción "buffer" en el agua, lo que permite que no se presenten cambios bruscos de pH; a mayor concentración de  $\text{CO}_2$ , menor es el valor del

pH; por ello el valor de la correlación es tan alta entre estas dos variables ( $r=-0.86$ ;  $p=0.0015$ ); y 2) el  $\text{CO}_2$  constituye la materia prima para la fotosíntesis y el elemento básico para la constitución de la materia orgánica.

El comportamiento de los cloruros y los sulfatos es también típico de aguas naturales de alta montaña (Roldán 1992). La relación entre esta última y la turbiedad puede ser debida a que los sulfatos corresponden a material disuelto y la turbiedad es en parte producida por sulfatos disueltos en el agua (Tebbutt 1993, Sawyer *et al.* 2001). De acuerdo con los valores de fósforo el Lago Santander se puede clasificar como eutrófico (EPA 1974, Toledo *et al.* 1983). El fósforo y el nitrógeno constituyen los elementos más importantes para la productividad primaria en los lagos. En términos generales la proporción de fósforo-nitrógeno en el agua es de 1:10 (Roldán 1992), proporción que también se cumplió para este cuerpo de agua en el que la concentración promedio de nitrógeno total fue 10,5 veces más alta que la concentración promedio de fósforo total (tabla 1), la proporción entre estas dos sustancias permite clasificar este cuerpo de agua como eutrófico (Welch 1992).

La variación temporal del fósforo estuvo relacionada con las altas concentraciones de esta variable durante el cuarto, el quinto y el sexto muestreo (figura 3.8), ya que coincidieron con una serie de lluvias fuertes durante los días previos. El aporte de sustancias por escorrentía al lago incrementó las concentraciones de fósforo en el agua. Aunque la fracción disponible de fósforo se puede incrementar con la temperatura, es rápidamente asimilado por los organismos, lo que explica la ausencia de una correlación significativa entre estas dos variables (figura 5). De igual manera a un pH básico la disponibilidad del fósforo aumenta. La falta de una correlación entre estas variables, se debe a que el pH se mantuvo alrededor de la neutralidad. Dado



**Figura 11.** Solapamiento direccional de nicho para las especies zooplanctónicas encontradas en el Lago Santander. Los valores de las líneas hacia la derecha se leen en la escala inferior y hacia la izquierda se leen en la escala superior (E1: *K. tropica tropica*, E2: *A. dorsalis*, E3: *K. americana*, E4: *B. longirostris*, E5: *E. brachionus brachionus*, E6: *H. thomassoni*, E7: *T. prasinus* y E8: *T. patina dendraena*).

que la mayor parte del nitrógeno se encontró en forma reducida (como amonio) y que el promedio fue 10.4 veces más alto que el de los nitratos, se puede afirmar que el lago recibe aportes recientes de materia orgánica provenientes posiblemente de la cuenca.

La estrecha relación entre la equidad y la diversidad (figura 5) puede ser ocasionada por las especies poco abundantes que de alguna forma compensan la baja riqueza de especies encontrada (Washington 1984, Magurran 1988). Además, los bajos valores de estas variables son un indicador del estado de eutrofia en que se encuentra este cuerpo de agua. La dominancia de un organismo o de un grupo de organismos en un ambiente dado contribuye a la definición de las condiciones ecológicas predominantes y puede brindar información acerca del grado de eutrofia. En lagos eutróficos se ha observado una reducción en la importancia relativa de copépodos a favor de los rotíferos junto con un incremento en la densidad total de la población zooplanctónica y un desarrollo significativo de especies raras (Manca *et al.* 1992, Salmaso & Naselli-Flores 1999). Al analizar 17 represas en Sao Paulo (Brasil), Sendacz *et al.* (1985), encontraron que los rotíferos fueron el grupo dominante en la mayoría de ellos, en conjunto con los copépodos en lagos eutróficos y con los cladóceros en lagos oligotróficos.

Algunas especies, como *B. longirostris* proliferan en lagos eutróficos norteamericanos y europeos (Gannon & Stemberger 1978, Nicholls & Tudorancea 2001), o en lagos tropicales con tendencia a la eutroficación (Carvalho 1983). A partir de estos criterios, se puede afirmar que el Lago Santander se encuentra en un estado eutrófico. En este sistema dominan los rotíferos *K. tropica tropica* y en menor proporción *K. americana* y el copépodo *A. dorsalis*. Adicionalmente *B. longirostris*, especie indicadora de eutroficación, fue muy abundante al final de los muestreos (figura 4). Estos resultados, conjuntamente con los de las variables

físicas y químicas como son CO<sub>2</sub>, fósforo y relación nitrógeno-fósforo, ratifican un estado importante de eutrofia del lago.

En los cuerpos de agua dulce no es común encontrar más de una especie por género dentro de la comunidad y aún cuando ocurran dos especies del mismo género una es mucho más abundante que la otra (Pennak 1957). Este patrón de comportamiento fue evidente entre las especies de rotíferos, en las que *K. tropica tropica* fue mucho más abundante y perenne que *K. americana*, ambas especies parecen tener los mismos hábitos alimentarios, pero se desarrollan en épocas distintas (figura 4). En lagos con altas concentraciones de nutrientes tienden a dominar organismos pequeños, con ciclos de vida más simples y tasas de reproducción más rápidas (estrategas r) (Pace 1986, Lampert & Sommer 1997). Además, las altas concentraciones de detritos favorecen a las poblaciones de rotíferos. Estos resultados son congruentes con los explicados por la teoría del nicho del zooplancton de aguas dulces, ya que las variaciones temporales de factores externos producen cambios en la estructura de la comunidad en la que por lo general una o dos especies son las que dominan en el ecosistema (Miracle 1974).

Sprules (1975) encontró que el pH, los sólidos en suspensión, el oxígeno y los nutrientes afectan directamente a las comunidades bióticas. El pH influye en forma directa o indirecta en la fisiología de los organismos, por ejemplo, en rotíferos su efecto se observa en sus tasas de reproducción (Pennak 1978). En lagos con valores de pH alrededor de la neutralidad, la estructura de la comunidad zooplanctónica está compuesta por pocas especies (ocho especies en el Lago Santander) pero un número relativamente alto de individuos (hasta 907 ind.l<sup>-1</sup> en el mismo lago) (Pennak 1978, Margalef 1983, 1995).

El material en suspensión tiene efectos sobre la comunidad fitoplanctónica y esta última

genera efectos indirectos sobre la comunidad zooplanctónica porque puede favorecer el incremento de especies filtradoras como *K. americana* y *B. longirostris*, (Bergquist & Carpenter 1986, Lampert *et al.* 1986, Elser & Goldman 1990, Wylie & Currie 1991, Bem 1994, Havens 2001, Kagami *et al.* 2002). Esta situación es especialmente importante en zonas tropicales, donde la cadena de herbivoría es predominante (Infante 1988) y la oferta de fitoplancton determina la velocidad de crecimiento y reproducción de las poblaciones zooplanctónicas (Bouvy *et al.* 2001). Además, algunas de las especies presentes en el lago pueden aprovechar también otras fuentes de energía importantes como son las bacterias, el material detritívoro, el material coloidal, el suspendido y en menor grado, las sustancias en solución (McQueen 1970, Infante 1988, Wylie & Currie 1991, Roldán 1992, Bem 1994, Koshikawa *et al.* 1996, Gurung *et al.* 2000, Sánchez & Ramírez 2000, García 2001).

La alta turbiedad en el Lago Santander favorece una depredación no selectiva por parte de los peces, lo que permite la persistencia de especies de gran tamaño (Geddes 1984, Almond *et al.* 1996, Loughheed & Chow-Fraser 1998) y puede ser tal vez la razón por la cual la especie *A. dorsalis* sea tan abundante.

Para la mayoría de las especies los nichos son disyuntos lo que indica que la competencia entre ellas se evita o no ocurre, con el propósito de evitar situaciones potencialmente severas y catastróficas para las especies. Otras especies presentan nichos solapados de distinta amplitud, comparten una porción del nicho y reservan cierto espacio para su uso exclusivo. De esta manera las especies cuentan con el refugio de un espacio no disputado del nicho, lo que les permite su coexistencia y en este caso el competidor superior (que es el que presenta un mayor valor de solapamiento direccional, o sea, la primera especie de cada pareja) ocupa el espacio disputado del nicho. El análisis de agrupamiento para los muestreos

(figura 9) muestra como el grupo conformado por los muestreos 3, 4, 5, 6, 8 y 9 está claramente influenciado por los altos valores de abundancia de *K. tropica tropica* y *A. dorsalis* cuyas poblaciones se mantuvieron por encima de las demás. El aislamiento observado en el muestreo 6 debe ser una respuesta a la disminución de la abundancia de *A. dorsalis*. De igual manera, la relación entre los muestreos 1 y 7 se debió al incremento de *K. americana* durante éstos.

En el análisis de agrupamiento de las especies (figura 10) en el grupo de las especies más abundantes, el mayor grado de asociación lo mostraron *K. tropica tropica* y *A. dorsalis*, que en términos generales son las especies más frecuentes, abundantes y dominantes. El segundo grupo lo conforman las especies con las más bajas abundancias durante todo el estudio y que en términos generales pueden considerarse raras y cuya probabilidad de hallarse juntas en los muestreos es muy baja. En razón de que los cuatro primeros taxones comprenden el 97.7% de la abundancia total se presentó un valor cercano a cero entre los dos grupos formados en el dendrograma.

Según Pielou (1972), el número de especies que pueden coexistir en una comunidad depende de la amplitud de sus nichos y del grado de solapamiento entre ellos. Los nichos amplios de algunas de las especies son un reflejo de la inestabilidad del lago provocada por la continua mezcla, por esta razón es probable que presenten como respuesta una alta tasa reproductiva que se refleja en los valores de los coeficientes de variación hallados. Las especies que presentan los coeficientes de variación más altos son las que tienen las más altas tasas de incremento bajo rangos estrechos de una condición favorable determinada, pero cuando las condiciones ambientales se vuelven adversas disminuye su abundancia a veces en forma catastrófica. Las especies que presentan bajos

valores de amplitud de la dimensión trófica es posible que no requieran ampliarla, ya que la oferta alimenticia es suficiente, como es el caso de *K. americana*.

El hecho de que las especies no se excluyan puede presentarse por: 1) la continua mezcla del sistema mantiene a las poblaciones constantemente a diferentes niveles y, 2) por la poca limitación de alimento que disminuye el grado de competencia. Por esta razón los organismos están permanentemente en contacto con suficiente alimento, además las poblaciones seleccionan partículas de distinto tamaño para alimentarse, los cladóceros son filtradores pasivos, los rotíferos son comedores de material en suspensión, los calanoides son filtradores activos de material un poco más grande y los ciclopoideos son detritívoros o reptatorios y también pueden ejercer el canibalismo como alternativa alimentaria (Havens 2001).

En la medida en que la complejidad estructural o la heterogeneidad del hábitat aumentan, el número de los microhábitat disponibles también se incrementa. El solapamiento de nichos en sí no implica necesariamente la existencia de competencia. Esta superposición de los hábitats usados puede indicar simplemente que los competidores se han diversificado de otras maneras, ya que si los recursos son abundantes, ambas especies pueden compartirlos sin causarse ningún perjuicio mutuo.

## CONCLUSIONES

En términos generales el Lago Santander presentó unas condiciones poco cambiantes durante el periodo de estudio, ya que la mayoría de las variables estudiadas mostraron una baja fluctuación temporal. El material suspendido y los nutrientes presentaron las mayores variaciones temporales. Este cuerpo de agua se puede considerar polimíctico cálido, con periodos de estratificación relativamente cortos debido a su reducida profundidad y a la escasa protección contra el viento.

Se colectó un total de 4007 individuos pertenecientes a ocho especies zooplanctónicas, de las cuales *K. tropica tropica* con 1173 individuos representó el 29.3% del total, le siguieron en su orden *A. dorsalis* (1129 individuos, 28.1%), *K. americana* (1100 individuos, 27.5%) y *B. longirostris* (513 individuos, 12.8%). De las poblaciones zooplanctónicas encontradas *H. thomassoni* se constituye en el primer reporte para Colombia y *T. prasinus* en el primero para el departamento de Antioquia.

De todas las variables fisicoquímicas evaluadas las que más influencia ejercieron en la comunidad zooplanctónica fueron el pH y el material suspendido, y en menor proporción el oxígeno disuelto y los nutrientes.

La persistencia de una especie como *A. dorsalis* en este lago permite inferir que una de las razones por las que la depredación por peces (depredadores visuales) no sea selectiva, pueda ser ocasionada por la alta turbiedad del agua.

El estado eutrófico del lago se deduce por los niveles de fósforo. El comportamiento temporal del CO<sub>2</sub>, la alta relación entre el nitrógeno y el fósforo, los bajos valores de riqueza y diversidad del zooplancton, la dominancia de rotíferos y copépodos y la presencia de *B. longirostris*, son características propias de este tipo de condición.

## AGRADECIMIENTOS

A Hernán Álvarez y Humberto Suárez de la Corporación Ecológica y Cultural Mi Lago por el apoyo logístico, al Laboratorio de Aguas de CORNARE por la realización de los análisis fisicoquímicos, a los profesores John Jairo Ramírez y Ricardo Callejas y a la Universidad de Antioquia.

## LITERATURA CITADA

- ALMOND, M. J. R., E. BENTZEN & W. D. TAYLOR. 1996. Size structure and species composition of plankton communities in deep Ontario lakes with and without *Mysis relicta* and planktivorous fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 315-325.
- ARANGUREN, N. 1998. *Estudio de los copépodos planctónicos (Crustacea) de la ciénaga de Guarinocito, Magdalena Medio*. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes. Santafé de Bogotá.
- BERGQUIST, A. M. & S. R. CARPENTER. 1986. Limnetic herbivory: effects on phytoplankton populations and primary production. Ecology 67: 1351-1360.
- BERN, L. 1994. Particle selection over a broad size range by crustacean zooplankton. Freshwater Biology 32: 105-112.
- BOUVY, M., M. PAGANO & M. TROUSSELLIER. 2001. Effects of a cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) on bacteria and zooplankton communities in Ingazeira reservoir (northeast Brazil). Aquatic Microbial Ecology 25 (3): 215-227.
- BRAY, J. R. & J. T. CURTIS. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. Ecological Monographs 27: 325-349.
- BUITRAGO, L. F. 1998. *Dinámica poblacional de Arctodiaptomus dorsalis en un ecosistema tropical raso: Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia*. Disertación de maestría en Recursos Hidrobiológicos. Universidad del Cauca. Popayán.
- CARAVALLHO, M. L. 1983. Efeitos da fluctuação do nível da água sobre a densidade e composição do zooplankton em um Lago de Varzea da Amazonia, Brasil. Acta Amazonica 13: 715-724.
- COLE, G. A. 1994. *Textbook of limnology*. Fourth Edition. Waveland Press, Inc. Illinois.
- CRISCI, J. V. & M. F. LÓPEZ. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Washington. Secretaría General de la O. E. A.
- DAVIGNEAU, P. 1981. *La síntesis ecológica*. Ed. Alhambra. Madrid.
- DONATO, J. Ch. 1991. Los sistemas acuáticos en Colombia: Síntesis y revisión. Cuadernos Divulgativos. N°4. Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias.
- ELSER, J. J. & C. R. GOLDMAN. 1990. Experimental separation of the direct and indirect effects of herbivorous zooplankton on phytoplankton in a subalpine lake. Verhandlungen Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie 24: 493-498.
- EPA. 1974. The relationships of phosphorus and nitrogen to the trophic state of northeast and northcentral lakes and reservoirs. National Eutrophication Survey Working Paper N°23. Washington DC.
- ESTEVEZ, F. 1988. *Fundamentos de Limnología*. Editorial Interciencia/FINEP. Río de Janeiro.
- ESTRADA, A. L. 1995. *Disposición vertical y horizontal del rotífero Brachionus plicatilis (Müller 1786) en la Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia*. Trabajos de Grado. Universidad de Antioquia, Departamento de Biología. Medellín.
- GANNON, J. E. & R. S. STEMBERGER. 1978. Zooplankton (especially crustacean and rotifers) as indicators of water quality. Transactions of the American Microscopical Society 97: 16-35.
- GARCÍA, M. R. 2001. Las comunidades de zooplankton en los embalses españoles. Ecosistemas 10 (2): 1-14.
- GAVIRIA, S. 1989. The calanoid fauna (Crustacea, Copepoda) of the cordillera Oriental of the Colombian Andes. Hydrobiologia 178: 113-134.
- GAVIRIA, S. 1994. Los copépodos (Arthropoda, Crustacea) de vida libre de las aguas continentales colombianas. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 19: 361-385.

- GEDDES, M. C. 1984. Seasonal studies on the zooplankton community of Lake Alexandrina, River Murray, South Australia and the role of turbidity in determining zooplankton community structure. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 417-426.
- GURUNG, T. B., M. Nakanishi & J. Urabe. 2000. Seasonal and vertical difference in negative and positive effects of grazers on heterotrophic bacteria in Lake Biwa. *Limnology and Oceanography* 45: 1689-1696.
- HAVENS, K. 2001. Complex analyses of plankton structure and function. *The Scientific World* 1: 119-132.
- INFANTE, A. 1988. *El plancton de las aguas continentales*. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos. Washington DC.
- JARAMILLO, J. C. 1994. Ecología poblacional del zooplancton en la Represa La Fe, El Retiro, Antioquia. Trabajo de Grado. Universidad de Antioquia, Departamento de Biología. Medellín.
- KAGAMI, M., T. YOSHIDA, T. B. GURUNG & J. URABE. 2002. Direct and indirect effects of zooplankton on algal composition in situ grazing experiments. *Oecologia* 133: 356-363.
- KOSHIKAWA, H., S. HARADA, M. WATANABE, K. SATO & K. AKEHATA. 1996. Relative contribution of bacterial and photosynthetic production to metazooplankton as carbon sources. *Journal of Plankton Research* 18: 2269-2281.
- KREBS, Ch. J. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia*. Harper & Row Latinoamericana. México.
- LAMPERT, W., W. FLECKNER, H. RAID & B. E. TAYLOR. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study of the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography* 31: 478-490.
- LAMPERT, W. & U. SOMMER. 1997. *Limnology: The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, Nueva York.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explanations*. Princeton University Press. Princeton.
- LEWIS, T. & L. R. TAYLOR. 1974. *Introduction to experimental ecology*. Academic Press Inc. Londres-Nueva York.
- LEWIS, W. M. 1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 1779-1787.
- LÖFFLER, H. 1964. The limnology of tropical high mountain lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie* 15: 176-193.
- LOUGHEED, V. L. & P. CHOW-FRASER. 1998. Factors that regulate the zooplankton community structure of a turbid, hypereutrophic Great Lakes wetland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 150-161.
- MACKERETH, F. J. H., J. HERON & J. F. TALLING. 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. *Scientific Publication of the Freshwater Biological Association*. 36: 1-120.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MANCA, M., A. CALDERONI & R. MOSELLO. 1992. Limnological research in lago Maggiore: studies on hydrochemistry and plankton. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia* 50: 171-200.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ed. Omega. Barcelona. 1010p.
- MARGALEF, R. 1995. *Ecología*. Ed. Omega. Barcelona. 951p.
- MÁRQUEZ, G. & G. GUILLOT. 2001. Ecología y efecto ambiental de embalses. Aproximación a casos colombianos. Serie de Publicaciones del Posgrado en Gestión Ambiental. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C.
- MCQUEEN, D. J. 1970. Grazing rates and food selection in *Diaptomus oregonensis* (copepoda) from Marion Lake, British Columbia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 27: 13-20.
- MIRACLE, M. 1974. Niche structure in freshwater zooplankton: A practical components approach. *Ecology* 55: 1306-1316.
- NICHOLLS, K. & C. TUDORANCEA. 2001. Species-level and community-level data analyses reveal differences and temporal change in the crustacean zooplankton of a large Canadian lake (Lake Simcoe, Ontario). *Journal of Limnology* 60 (2): 155-170.
- ODUM, E. P. 1983. *Ecología*. Editorial Guanabara. Rio de Janeiro.
- PACE, M. L. 1986. An empirical analysis of zooplankton community size across lake trophic gradients. *Limnology and Oceanography* 31: 41-55.
- PENNAK, R. W. 1957. Species composition of limnetic zooplankton communities. *Limnology and Oceanography* 2: 222-232.
- PENNAK, R. W. 1978. *Freshwater invertebrates of the United States*. 2ª. Ed. Wiley-Interscience. Nueva York.
- PIANKA, E. R. 1982. *Ecología evolutiva*. Ed. Omega SA. Barcelona.
- PIELOU, E. C. 1972. Niche width and niche overlap: A method for measuring them. *Ecology* 53 (4): 687-692.
- PIELOU, E. C. 1975. *Ecological diversity*. Wiley Interscience. Nueva York.
- RAMÍREZ, A. & G. VIÑA. 1998. *Limnología colombiana. Aportes a su conocimiento y estadísticas de análisis*. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Bogotá D.C.
- RAMÍREZ, J. J. 1986. Algunos organismos zooplanctónicos del embalse El Peñol. *Actualidades Biológicas* 15: 14-25.
- RAMÍREZ, J. J. 1987. Contribución al conocimiento de las condiciones limnológicas de la Laguna del Parque Norte. *Actualidades Biológicas* 16: 12-30.
- ROBINSON, J. & C. SANDGREN. 1984. An experimental evaluation of diversity indices as environmental discriminators. *Hydrobiologia* 108: 187-196.
- ROLDÁN, G. 1992. *Fundamentos de limnología neotropical*. Editorial Universidad de Antioquia. Medellín.
- RUTTNER, F. 1975. *Fundamentals of limnology*. 3ª ed. University of Toronto Press. Toronto y Bufalo.
- SAAVEDRA, G. E. 1984. *Contribución al conocimiento del zooplancton de aguas continentales frías. Embalse del Sisga*. Trabajo de Grado. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá D.C.
- SALAS, J. H. 1983. Resumen del Segundo Encuentro del Proyecto Regional: Desarrollo de Metodologías Simplificadas para la Evaluación de Eutroficación en Lagos Cálidos (antes lagos tropicales). OPS-CEPIS, Lima.
- SALMASO, N. & L. NASELLI-FLORES. 1999. Studies on the zooplankton of the deep subalpine Lake Garda. *Journal of Limnology* 58 (1): 66-76.
- SÁNCHEZ, J. I. & J. J. RAMÍREZ. 2000. Dinámica de la comunidad zooplanctónica (excepto Protozoa) en las zonas limnética y litoral de la laguna del Parque Norte, Medellín (Colombia). *Actualidades Biológicas* 22 (72): 65-82.
- SAWYER, C. N., P. L. MCCARTY & G. F. PARKIN. 2001. *Química para ingeniería ambiental*. 4ª Edición. McGraw Hill Interamericana, SA. Bogotá.
- SENDACZ, S. 1993. *Estudo da comunidade zooplanctonica de lagoas marginais do Rio Parana Superior*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- SENDACZ, S., E. KUBO & M. A. CESTAROLLI. 1985. Limnología de reservatorios do sudeste do Estado De Sao Paulo, Brasil. VIII. Zooplankton. *Boletim del Instituto de Pesca* 12 (1): 187-207.
- SHANNON, C. E. & W. WEAVER. 1949. *The mathematical theory of information*. Urbana. The University of Illinois Press.

- SIMPSON, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- SPRUELS, W. G. 1975. Factors affecting the structure of limnetic crustacean zooplankton communities in Central Ontario Lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie* 19: 635-643.
- TEBBUTT, T. H. Y. 1993. *Fundamentos de control de la calidad del agua*. Ed. Limusa. México D.F.
- TOLEDO, Jr. A., M. TALARICO, S. J. CHINEZ & G. E. AGUDO. 1983. *A aplicacao de modelos simplificados para avalicao de processos da eutrofizacao em lagos e reservatorios tropicais*. 12° Congresso Brasileiro de Engenharia Sanitaria e Ambiental, Camboriú.
- URIBE, A. & G. ROLDÁN. 1975. Estudio comparativos de algunas características fisicoquímicas y biológicas del Embalse El Peñol (Nare). *Actualidades Bioógicas* 4: 2-12.
- VALDERRAMA, M. 1986. *Análisis de la situación actual (1986) y perspectivas del desarrollo pesquero en embalses de Colombia*. Divulgación Pesquera XII (3, 4, 5). Subgerencia Fomento de Pesca y Fauna Terrestre. INDERENA. Bogotá.
- WASHINGTON, H. G. 1984. Diversity, biotic and similarity indices, a review with special relevance to aquatic ecosystem. *Water Research* 18 (6): 653-694.
- WELCH, E. B. 1992. *Ecological effects of wastewater: Applied limnology and pollutant effects*. Chapman & Hall. Londres.
- WYLIE, J. L. & D. J. CURRIE. 1991. The relative importance of bacteria and algae as food resources for crustacean zooplankton. *Limnology and Oceanography* 36: 708-728.

Recibido: 10/03/2003

Aceptado: 15/09/2003