



**RUTAS TRÓFICAS EN MACROZOOPLANCTON DEL LAGO DE TOTA –
BOYACÁ, COLOMBIA**



LUZ NIDIA GIL PADILLA

**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA Y TECNOLÓGICA DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
TUNJA, BOYACÁ
OCTUBRE 2016**

**RUTAS TRÓFICAS EN MACROZOOPLANCTON DEL LAGO DE TOTA – BOYACÁ,
COLOMBIA**

LUZ NIDIA GIL PADILLA

Requisito parcial para optar al título de: MAGISTER EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

DIRIGIDO POR:

NELSON JAVIER ARANGUREN RIAÑO Ph. D.

Docente Asociado Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia

CODIRIGIDO POR:

JONATHAN B. SHURIN Ph. D.

Docente Asociado Universidad de California, San Diego EE.UU.

UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA Y TECNOLÓGICA DE COLOMBIA

FACULTAD DE CIENCIAS

PROGRAMA DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

TUNJA, BOYACÁ

OCTUBRE 2016

CERTIFICADO DE ORIGINALIDAD

NELSON JAVIER ARANGUREN RIAÑO, Doctor en Ciencias – Biología, Docente asociado a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia y el codirector **JONATHAN BAIN SHURIN, Doctor en Filosofía, Docente titular de la Universidad de California, San Diego, Estados Unidos**

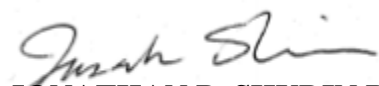
CERTIFICAN:

Que el trabajo de grado realizado bajo mi dirección y codirección por **Luz Nidia Gil Padilla** titulado “RUTAS TRÓFICAS EN MACROZOOPLANCTON DEL LAGO DE TOTA BOYACÁ - COLOMBIA ”, reúne las condiciones de originalidad requeridas para optar al título de **Magister en Ciencias Biológicas** otorgado por la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

Y para que así conste, firmamos la siguiente certificación en Tunja, a los 11 días del mes de octubre del 2016.

NELSON JAVIER ARANGUREN RIAÑO Ph. D.

Director
Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia
Unidad de Ecología en Sistemas Acuáticos



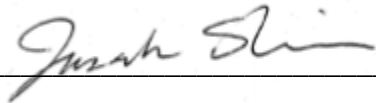
JONATHAN B. SHURIN Ph. D.

Codirector
Universidad de California – San Diego
Laboratorio de Shurin

COMITÉ TUTORIAL

NELSON JAVIER ARANGUREN RIAÑO Ph. D.

Director



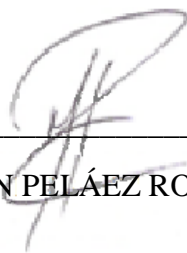
JONATHAN BAIN SHURIN Ph.D.

Codirector



ANGELICA MARIA TORRES BEJARANO. MSc.

Jurado 1



MARLON PELÁEZ RODRÍGUEZ Ph.D.

Jurado 2

La vida tiene retos y recompensas, los retos se superan y las recompensas se disfrutan, más aun si se está acompañado. Se superó este nuevo reto, con la motivación incondicional de JAJME REYES BECERRA, a quien le dedico con todo mi amor este logro, para que podamos disfrutar las recompensas que llegan a nuestras vidas.

Nidia G.

Resumen

En los ecosistemas acuáticos se presentan aportes de materia y energía, en mayor o menor proporción dependiendo de su cuenca, dado el origen y calidad de estos recursos, se puede alterar el balance en el metabolismo o las interacciones en la red trófica. Utilizando los isotopos estables de Carbono y Nitrógeno, se estableció el vínculo entre fuentes potenciales de recursos y el uso por las especies del macrozooplankton en los sectores Lago grande y Lago chico del lago de Tota (Boyacá). Así, se propusieron las posibles vías tróficas y el rol de cada especie en la red. En general, en la mayor parte de este estudio, las especies tuvieron un vínculo marcado con la vía autotrófica, siendo el fitoplancton el recurso alimenticio base para la red trófica, encontrando comúnmente señales empobrecidas de carbono. Particularmente, el análisis mostró una variación en la fuente o recurso para dos especies (*Daphnia laevis* y *Bosmina (Bosmina) cf. longirostris*), con un enriquecimiento en su señal de 19.92‰ $\delta^{13}\text{C}$ a -20.34‰ $\delta^{13}\text{C}$, lo que se puede dar por una plasticidad en su fuente alimenticia, e incluso el caso de *Boeckella gracilis* que tiene una señal que indica una especialización en su recurso con valores empobrecidos de carbono -30 a -26‰ $\delta^{13}\text{C}$ mientras que los valores de nitrógeno son enriquecidos con un valor promedio de 20.21‰ en $\delta^{15}\text{N}$. Para establecer el fraccionamiento trófico medio se formaron tres grupos, el primero (herbívoros) conformado por (*D. laevis*, *B. (Bosmina) cf. longirostris* y *Ceriodaphnia pulchella*), el segundo (omnívoro) en el que se encuentra (*Daphnia pulex*, *Macrocylops* sp. y Cyclopoida), y un tercer grupo (Consumidor secundario) donde esta *B. gracilis* el único calanoido. En la comparación de la variación temporal, se observa que hay un cambio significativo en las señales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de algunas especies en relación a la influencia de las fuentes y su origen alóctono o autóctono, la variación espacial no fue significativa. Se concluye que el macrozooplankton del lago de Tota, tiene un fuerte vínculo con la vía autotrófica y que los niveles tróficos pelágicos tienen 3 eslabones, más los productores primarios, y la red trófica en general tiende a tener una amplitud del nicho trófico.

Palabras claves: isotopos estables, carbono, nitrógeno, nivel trófico, macrozooplancton, lago de Tota.

Abstract

In aquatic ecosystems inputs of matter and energy present in greater or lesser extent depending on the basin, given the origin and quality of these resources, you can alter the balance in metabolism or interactions in the food web. Using stable isotopes of carbon and nitrogen, the link between potential sources of funds and use established by macrozooplankton species in Lake Big and Lake Fellow the Lake Tota sectors. Trophic possible ways the role of each species in the proposed network, as well. In general, most of this study, most species have a bond with the autotrophic pathway, being the phytoplankton the food resource base for the food web, commonly found impoverished carbon signals. Particularly, the analysis showed a variation in the source or resource for two species (*Daphnia laevis* and *Bosmina (Bosmina) cf. longirostris*), with an enrichment in its signal to 19.92 ‰ -20.34 ‰ $\delta^{13}\text{C}$, which can be given by plasticity in their food supply, and even if *Boeckella gracilis* having a signal indicating a specialization in its appeal with carbon impoverished -30 to -26 ‰ values $\delta^{13}\text{C}$ while nitrogen values are enriched with an average value 20.21 ‰ in $\delta^{15}\text{N}$. To set the trophic fractionation means establishing three groups, the first (herbivores) consisting of (*D. laevis*, *B. (Bosmina)* and *Ceriodaphnia pulchella cf. longirostris*), the second (omnivore) which is (*Daphnia pulex*, *Macrocyclops* sp. and Cyclopoida), and a third group (secondary consumer) where is the only calanoido *B. gracilis*. In comparing the temporal variation is observed that there is a significant change in signals $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of some species in relation to the influence of sources and allochthonous or autochthonous origin, spatial variation was not significant. It is concluded that the macrozooplankton Lake Tota, has a strong link with the autotrophic pathway and pelagic trophic levels have 3 sections, plus the primary producers and the food web in general tends to have an amplitude of trophic niche.

Keywords: stable isotope, carbon, nitrogen, trophic level, macro-zooplankton, Lake Tota.

Contenido

Lista de Figuras	10
Lista de Tablas.....	11
INTRODUCCIÓN	12
MATERIALES Y MÉTODOS	17
Área de estudio.....	17
Diseño de muestreo.....	19
Fase de campo	20
Comunidad zooplancton	20
Muestras para análisis isotópico	21
Materia orgánica particulada (MOP)	21
Variables físicas y químicas.....	21
Fase de Laboratorio.....	22
Comunidad zooplancton	22
Preparación muestras isotopos	22
Materia orgánica particulada (MOP)	24
Tratamiento de datos:	24
Comunidad de zooplancton	24
Isotopos.....	25
Variables físicas y químicas.....	25
RESULTADOS.....	25
Variables físicas y químicas	25
Composición taxonómica del macrozooplancton	27
Densidad y Abundancia del macrozooplancton.	29
Variación temporal de la riqueza de especies.	32
Índice de Constancia.	33
Nivel trófico y Ruta trófica de cada especie de macrozooplancton, a través del uso de los isotopos estables de Nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y Carbono ($\delta^{13}\text{C}$).....	34

Variación espacial y temporal de carbono y nitrógeno por especies de macrozooplanton.	36
Variación temporal	38
DISCUSION	39
CONCLUSIONES	44
RECOMENDACIONES	45
Agradecimientos	45
BIBLIOGRAFÍA	46

Lista de Figuras

Figura 1. Localización de las zonas de muestreo lago grande (Círculo Blanco), lago Chico (Círculo Negro). (Fuente: UDESA, 2012).....	18
Figura 2. Niveles del lago de Tota en los meses correspondientes al estudio (Cañon <i>com. pers.</i>).....	19
Figura 3. Análisis de componentes principales para las variables físicas y químicas.....	26
Figura 4. Variación en espacio y tiempo de la composición del macrozooplancton en el lago de Tota.....	27
Figura 5. Densidad total por metro cúbico del macrozooplancton encontrado en Lago Grande, y Lago Chico de diciembre de 2013 a julio de 2014.....	29
Figura 6. Abundancia porcentual de las especies de Cladóceros y Copépodos en el los dos sectores LG y LC, datos 2013 – 2014.....	30
Figura 7. Variación temporal de la riqueza de especies en LG.....	31
Figura 8. Abundancia porcentual de las especies de Cladóceros y Copépodos en el los dos sectores LG y LC, datos 2013 – 2014.....	32
Figura 9. Variación temporal de la riqueza de especies en LG.....	33
Figura 10. Variación temporal de la riqueza de especies en LC.....	33
Figura 11. Valores medios de las señales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, diferencia entre heterótrofos, autótrofos y sus niveles tróficos (enriquecido o empobrecido).....	37
Figura 12. Porcentaje de variación usando ANOVA para varios factores de los valores de $\delta^{13}\text{C}$	38
Figura 13. Porcentaje de variación usando ANOVA para varios factores de los valores de $\delta^{15}\text{N}$	39

Figura 14. Variación temporal de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para las especies y MOP durante el periodo de estudio.....40

Lista de Tablas

Tabla 1. Composición taxonómica del macrozooplancton de la zona limnética del lago de Tota.....29

Tabla 2. Índice de constancia en que se encuentran las especies por grupos de cladóceros y copépodos para cada uno de los sitios de muestreo y la categoría en que se encuentra cada una, según Dajoz (1979). LG (Lago grande), LC (Lago chico), x (presencia), 0 (ausencia).....35

INTRODUCCIÓN

Los sistemas lenticos de las zonas templadas tienen mayor proporción en área que los que se encuentran en zonas tropicales, esto hace que la cantidad de estudios sea menor, en la zona tropical y con marcadas diferencias dadas las características de estos sistemas, particularmente, los lagos de aguas cálidas situados en las regiones tropicales y subtropicales de Asia, África, Centro y Sur América, los cuales tienen propiedades físicas, químicas, procesos y vínculos biológicos que los regulan y difieren significativamente a los lagos templados (Lewis, 1987; 1996; Francis *et al.* 2011). Aunque, no se puede generalizar para todos los sistemas, según Roldán-Pérez y Ramírez-Restrepo (2008), la riqueza y densidad de especies del zooplancton son bajas, principalmente en ambientes naturales de agua dulce, como son los lagos tropicales, dependiendo claramente del tamaño entre ellos (Aranguren-Riaño, 2013), Adicionalmente, existe un tipo especial de lago tropical, los llamados lagos de alta montaña, estos lagos están situados en la franja ecuatorial, reciben una iluminación intensa todo el año y no sufren una variación estacional marcada. Estos lagos se encuentran en los Andes a altitudes de 3.000 a 4.000 msnm, debido a su alta elevación, registran para sus aguas temperaturas menores a 20°C, lo que hace que su metabolismo sea más lento y por ende todos los procesos que allí ocurren (Gunkel, 2000).

Además, rara vez se han considerado componentes importantes cuantitativamente del ciclo del carbono ya sea a escala global o regional (Cole *et al.* 2007). Sin embargo, diversos estudios (Pace *et al.* 2004; Moore *et al.* 2004; Cole *et al.* 2011; entre otros) muestran que estos ecosistemas son abiertos y tienen una entrada continua de energía en forma de materia orgánica (MO) de la que existen dos fuentes. La primera de ellas de origen autóctono, la cual es producida en parte por la fotosíntesis (productores primarios) y es utilizada por consumidores o almacenada en los ecosistemas. La segunda de origen alóctono proveniente de la cuenca de cada sistema acuático (fuentes difusas o puntuales). La magnitud y proporción de estas fuentes puede variar el estado trófico rápidamente dependiendo de la

estructura de cada cuenca (Wetzel, 2001, Pace *et al.* 2004). Lo que puede influir en cambios de abundancia o biomasa de organismos heterótrofos y autótrofos alterando las tasas de fotosíntesis y/o respiración de la comunidad, dos procesos que sustentan el ciclo de carbono global (Margalef, 1983).

Los flujos de carbono orgánico alóctono en los ecosistemas acuáticos, suelen ser constantes, dependiendo de la cuenca y litoral del sistema, estudios como los de Smith & Hollibgh (1997), Pace *et al.* (2004), Moore *et al.* (2004) y Cole *et al.* (2011), han demostrado en su mayoría experimentalmente, la importancia del flujo de materiales y energía entre ecosistemas y como los crustáceos pelágicos reciben un subsidio energético por parte del material alóctono. La entrada de nutrientes, detritus y organismos terrestres hacia los ecosistemas acuáticos pueden tener un efecto substancial sobre la abundancia de las poblaciones, la biodiversidad, la estructura de las comunidades, la estructura trófica y el metabolismo del sistema. Así por ejemplo, la entrada de materia orgánica particulada – (MOP), puede subsidiar energéticamente el metabolismo de bacterias heterotróficas, elevando la respiración y llevando al sistema a una supersaturación de CO₂ (Atwood *et al.* 2013). También, puede aumentar la abundancia de grupos como los cladóceros (e.g. Chydoridae) que tienen como base alimenticia este tipo de material (Wetzel, 2001; Pace *et al.* 2004).

El primero en proponer el concepto de cadena trófica en los sistemas acuáticos fue Lindeman (1942) quien, para su época advertía que los procesos dentro de los ecosistemas eran aun de un conocimiento muy incipiente. Para él todas las funciones y de hecho toda la vida, dentro de un ecosistema dependían de la utilización de una fuente externa de energía, la radiación solar e incorpora al detrito llamado por él “ooze” como parte importante en el flujo de energía.

Por otro lado, el uso del recurso, de cada especie, define la dinámica de la interacción trófica, en el caso de cladóceros la importancia del tamaño y calidad de las partículas alimenticias, en relación a las limitaciones morfológicas del aparato filtrador y la selección de alimento (Wetzel, 2001). Entre tanto, en copépodos de vida libre, quienes tienen patas raptoras, se les facilita agarrar las partículas de plantas o animales, lo que hace que su

alimento sea diferenciado o seleccionado (Cyr & Curtis, 1999; Wetzel, 2001). Así, la variabilidad ambiental en el espacio y el tiempo, es un mecanismo fundamental que permite que las especies compartan recursos para coexistir (Shurin *et al.* 2010). Para establecer que entre cladóceros y copépodos no se presenta una competencia directa por recursos, Cyr & Curtis, (1999) mencionan que estos dos grupos se alimentan de forma diferente, por el tamaño y la calidad del fitoplancton que aprovechan como recurso. Al mismo tiempo, se considera que los cladóceros pueden ser depredadores de bacterias (Perga *et al.* 2006), y que los copépodos lo pueden ser de ciliados (Calbet & Saiz, 2005). Teniendo una variedad de recursos, aprovechados de manera diferencial por cada especie (Krebs, 1989).

Estudios realizados en los últimos años (Sprules & Bowerman, 1988; Cole *et al.* 2011; Francis *et al.* 2011), acerca de las dietas de zooplancton, principalmente en lagos templados estiman que esta comunidad tiene un comportamiento dietario más omnívoro, considerando, a muchas especies como oportunistas. Algunos grupos del macrozooplancton (200 a 2000 μm), especialmente los copépodos calanoideos, pueden alimentarse de organismos de escalas menores como el microzooplancton (20 a 200 μm) o nanoplancton (2 a 20 μm) y actuar como depredadores tope dentro de la trama trófica microbiana (Dussart, 1965; Nava, 2006).

Aranguren-Riaño (2013), determinó a través de su investigación, empleando aminoácidos, el uso diferencial del nicho de recursos, mencionando que cada una de las especies tiende a usar recursos diferentes especialmente los copépodos calanoideos, los cuales pueden ser especialistas en el uso selectivo de su recurso, sobretodo en ambientes con baja productividad (como es el lago de Tota).

En las últimas décadas se ha avanzado en el conocimiento sobre la base bioquímica para el zooplancton y se ha establecido que la fisiología nutricional es fuertemente dependiente de la dieta de ácidos grasos altamente insaturados (ácido Eicosapentaenoico - EPA y ácido docosahexaenoico - DHA). El fitoplancton tiene generalmente altos contenidos de EPA y DHA, lo que lo convierte en una fuente de alta calidad alimenticia superior al detritus terrestre (Wetzel *et al.* 1995; Pace *et al.* 2004; Brett *et al.* 2009). El material terrestre, que en aguas dulces tiene mayor importancia, por la alta proporción de macrófitas, algas con

membranas celulósicas y aportes de celulosa terrestre, que llegan a estos sistemas (Margalef, 1983), suele ser recalcitrante, debido a que está compuesto principalmente por fenoles o compuestos húmicos aromáticos que constituyen el 80% del total de materia orgánica disuelta (MOD), los cuales son de difícil asimilación para el zooplancton en relación a la MO producida por el fitoplancton (Brett *et al.* 2009).

Por otro lado, los análisis con isótopos estables (átomos de diferente masa, pero idéntica configuración electrónica), se han convertido en una herramienta ecológica que permite dilucidar cómo los recursos de animales y plantas se mueven dentro de los ecosistemas, definir la posición trófica que guarda cada especie, modelar el entramado trófico y trazar la ruta de la energía (Vander Zander & Rasmussen, 2001; Soto-Jiménez, 2011). Los isótopos estables del carbono (^{13}C) y nitrógeno (^{15}N) son especialmente útiles para seguir las transferencias desde las plantas y el material detrítico hasta los herbívoros y consumidores secundarios. En muchos ecosistemas, las distintas fuentes de MO tienen diferentes proporciones isotópicas $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$, por lo que las dietas de los animales se pueden inferir a partir de la señal isotópica de sus tejidos (Peterson y Fry, 1987; Hecky & Hesslein, 1995; Fry, 2006). En el paso entre niveles tróficos sucesivos ocurre un cambio en las relaciones isotópicas, debido al propio metabolismo de los compuestos de carbono y nitrógeno. Por ello, este enriquecimiento predecible en nitrógeno se utiliza como indicador del nivel trófico, aunque $\delta^{15}\text{N}$ puede ser una herramienta útil, en las investigaciones sobre la estructura trófica de las cadenas tróficas, su sensibilidad depende fundamentalmente de la magnitud y la variación de enriquecimiento trófico (ΔN) (Matthews & Mazumder, 2008). Sin embargo, la combinación de ambos isótopos se usa para determinar las vías de transferencia de la MO y la estructura trófica de los ecosistemas (Vander Zanden & Rasmussen, 2001).

En ecosistemas acuáticos, se puede establecer el origen de los recursos, procesos metabólicos entre los organismos, la ruta trófica, el nivel trófico de cada una de las especies, esencialmente en las que es difícil cuantificar las dietas como es el caso del macrozooplancton. Estos procesos son interacciones tróficas complejas y permiten

adicionalmente realizar un seguimiento al flujo de energía y masa a través de las diferentes vías dentro de las comunidades ecológicas (Post, 2002; Moore *et al.* 2004; Pace *et al.* 2004; Santiago, *et al.* 2005; Cole *et al.* 2011; Francis *et al.* 2011). El análisis de isótopos estables también permite diferenciar entre señales terrestres (pesadas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y fuentes acuáticas (liviano $\delta^{12}\text{C}$ y $\delta^{14}\text{N}$) (Matthews, & Mazumder, 2006). Los estudios realizados en ambientes acuáticos superficiales tropicales con isótopos son escasos, en comparación con la gran cantidad de estudios desarrollados en zonas templadas, o en aguas endorreicas, o similares, empleando isótopos de oxígeno e hidrógeno (Lajtha & Michener, 1994; Santiago *et al.* 2005). Teniendo en cuenta solo la región Neotropical, la mayoría de estudios con isótopos estables de carbono y nitrógeno principalmente, se han dado en lagos de origen fluvial (Lewis, 1996), en la región amazónica, donde, trabajos como los de Araujo-Lima *et al.* (1986), Martinelli *et al.* (1988), Forsberg *et al.* (1993), Martinelli *et al.* (1994), Mozeto *et al.* (1996), Wantzen *et al.* (2002), Oliveira *et al.* (2006), Martinelli *et al.* (2009), Caraballo (2009, 2010), Caraballo *et al.* (2011, 2012), Torres *et al.* (2014), apuntaron a trazar las fuentes primarias de materiales y energía, incluyendo el carbono metanogénico en las cadenas alimenticias, de los diferentes tipos de ecosistemas acuáticos de esta región, con señales isotópicas de C y N, registraron por ejemplo en el trabajo de Torres *et al.* (2014), señales empobrecidas de Carbono para el zooplancton de -35‰ $\delta^{13}\text{C}$ a -42‰ $\delta^{13}\text{C}$, o el de Forsberg *et al.* (1993), con señales como la del fitoplancton que fue de -33.3‰ $\delta^{13}\text{C}$.

Este trabajo, busco determinar el nivel trófico y los posibles vínculos tróficos de las especies del macrozooplancton del Lago de Tota mediante el uso de isótopos estables de carbono (^{13}C) y nitrógeno (^{15}N), con el fin de conocer si el subsidio de carbono alóctono a lagos tropicales de alta montaña fríos, puede afectar la cantidad y calidad de los recursos para el zooplancton especialmente para el macrozooplancton y dar lugar a complejas interacciones o corroboran el concepto clásico de fitoplancton como nivel basal y zooplancton como consumidor primario, sin ninguna otra fuente nutricional que lo soporte.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El lago de Tota es un sistema de origen tectónico, con influencia glacial, localizado a 3015 msnm entre las coordenadas 5°28'13''-5°35'36'' N y los 72°50'38''-72°57'52'' W, en la Cordillera Oriental hacia el sur oriente del Departamento de Boyacá, entre los municipios de Tota, Cuitiva y Aquitania. El lago está dividido por islotes que actúan como barreras naturales y forman dos cubetas: Lago Chico (LC) y Lago Grande (LG). Tiene 13 km de largo y 8 km de ancho; un perímetro de 47 km, su profundidad media es de 30 m y la máxima de 60 m. La cuenca de captación es de 205 km² de los cuales 60 km² corresponden al espejo de agua y un volumen de 1.920 millones m³. (Roldán-Pérez y Ramírez-Restrepo, 1998; González *et al.* 2008).

Según el documento CONPES (2014) la cuenca del lago se divide en tres zonas de vida: páramo, bosque húmedo montano y una zona de transición el bosque húmedo montano a bosque seco montano, en estas, se destacan cuatro tipos de formaciones vegetales: la primera en la que predomina las gramíneas, con asociaciones de pajonales del páramo y frailejones (parte alta); la segunda conformada por arbustos, arboles dispersores y gramíneas (zonas que ya han sido cultivadas); la tercera la constituyen una vegetación de pantano y zonas húmedas, localizada alrededor del lago; y por ultimo encontramos la vegetación pionera que ocupa terrenos erosionados y suelos desnudos. Más del 80% del paisaje de la cuenca ha sido transformado, principalmente la vegetación nativa original de la región incluía tipos representativos de páramos húmedos y bosque alto andino. Del área de la cuenca del Lago de Tota, 710 Ha (4,25% de la cuenca) están ocupadas por plantaciones que no tienen definido su uso (protector o productor). Muchas de estas plantaciones han sido quemadas por la población para ampliación de la frontera agrícola, estas quemadas se han intensificado hacía el páramo con más de 50 Ha afectadas. La vegetación natural es prácticamente inexistente al igual que la vida silvestre, la cual se ve fuertemente amenazada (Documento CONPES, 2014).

En la cuenca del lago se presenta un sistema de precipitación monomodal predominante en la región nororiental (945 mm.año⁻¹) influenciado por los llanos orientales, donde se presenta una estación lluviosa desde abril hasta noviembre y una seca de diciembre a marzo (González *et al.* 2008). Adicionalmente, tiene una temperatura media mensual entre 9,9 y 11,7 °C, durante el año la cuenca tiene incidencia de vientos que corresponden al sistema de los alisios y a las variaciones geomorfológicas locales (Núñez *et al.* 2014). El lago de Tota es un sistema polimítico cálido, posee aguas poco mineralizadas y pH con una ligera tendencia a la basicidad. La relación C:N es baja, lo cual es típico en lagos tropicales altoandinos y se considera como un sistema oligotrófico (González *et al.* 2008). La problemática ambiental en la afectación de la calidad del recurso hídrico se ha generado por varios factores, como el cultivo de cebolla (*Allium fistulosum*) permanente y su aumento en el tiempo; el poco interés de las personas que habitan la cuenca contaminando el agua con sus vertimientos domésticos; dificultades en el control a estos y a la escorrentía agrícola. A su vez, existe incertidumbre sobre el impacto generado por la piscicultura de truchas (*Oncorhynchus mykiss*) en el lago de Tota y el turismo, así como el desconocimiento de la capacidad de carga del lago para desarrollar actividades económicas y ausencia de programas de educación ambiental que generen un sentido de pertenencia del territorio y sus recursos ambientales por parte de sus habitantes (CONPES, 2014).

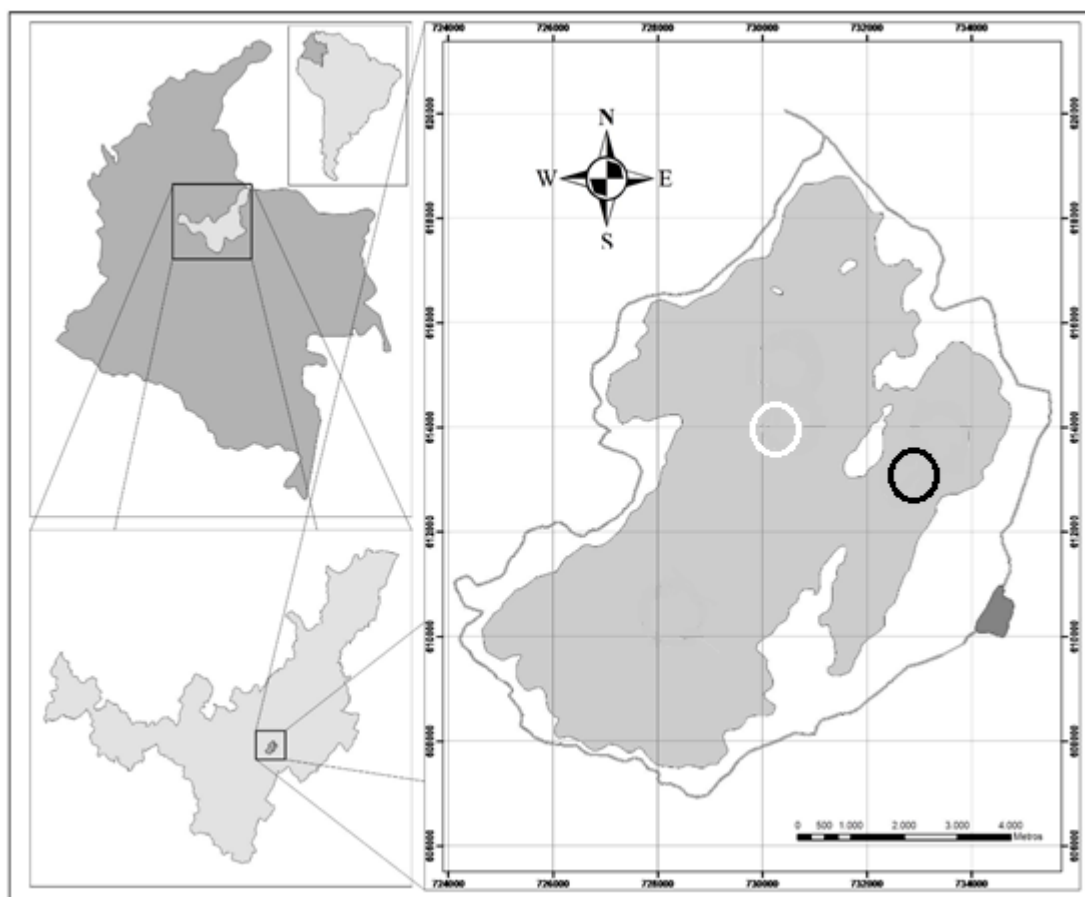


Figura 1. Localización de las zonas de muestreo lago grande (Circulo Blanco), lago Chico (Circulo Negro).
(Fuente: UDESA, 2012).

Diseño de muestreo

En la zona limnetica de los sectores, lago Grande y lago Chico, del lago de Tota (Figura 1), se realizaron diez (10) muestreos con una periodicidad mensual, entre noviembre de 2013 y julio de 2014, excepto noviembre en que se realizó un muestreo a comienzo de mes y otro al final. En estos sectores y periodos se tomaron muestras de zooplancton para el análisis isotópico y se midieron las variables físicas y químicas. Para complementar los análisis a partir del mes de diciembre del 2013 se tomaron muestras cuantitativas y cualitativas de zooplancton diferenciadas de las de macrozooplancton para isótopos. Adicionalmente se contó con la información de la estación de la Universidad de Antioquia, quienes midieron los niveles de cota del lago en el tiempo del estudio, los datos suministrados muestran el

comportamiento de las precipitaciones en un ciclo hidrológico completo para la zona, (Figura 2). Todas las muestras se recolectaron entre las 10 y 14 horas del día.

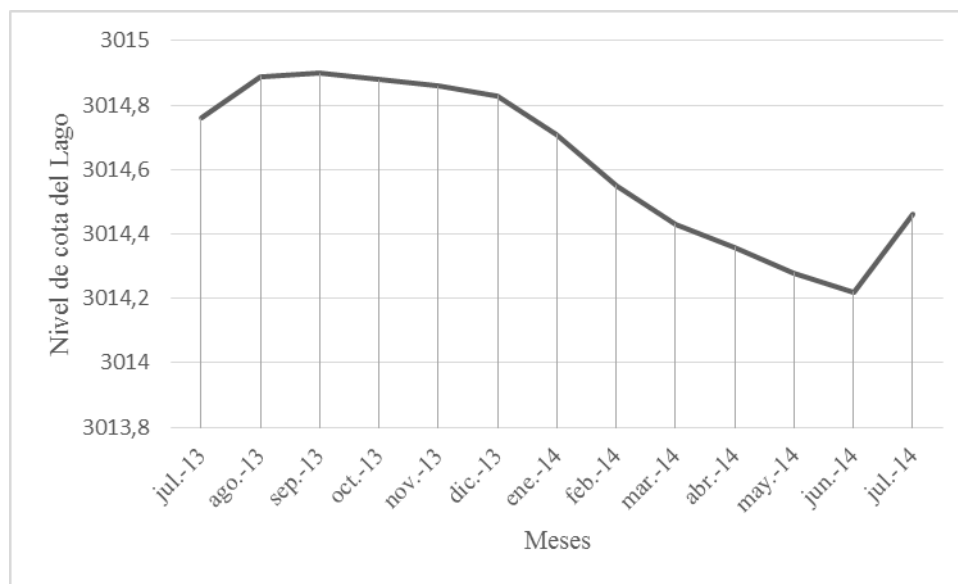


Figura 2. Niveles del lago de Tota en los meses correspondientes al estudio (Cañón *com. pers.*).

Fase de campo

Comunidad zooplancton

Se realizaron ocho (8) muestreos cuantitativos de la comunidad del zooplancton, en los puntos preestablecidos y entre los meses de diciembre del 2013 a julio de 2014. Para las muestras cualitativas se hicieron arrastres horizontales en la superficie con una red de 125 μm de diámetro de poro y boca de 10 cm de diámetro, estos arrastres se hicieron a una velocidad constante atendiendo a las recomendaciones de Aranguren-Riaño *et al.* (2002).

Para las muestras cuantitativas se colectaron organismos en tres profundidades: superficie (S), uno (1DS) y tres (3DS) veces la profundidad de la transparencia Secchi. Mediante la utilización de una botella tipo Schindler Patalas se tomaron 40 litros por profundidad, posteriormente se filtraron a través de la red de 45 μm de poro y un diámetro de 25 cm hasta obtener un volumen concentrado aproximado de 125ml. (Boltovskoy, 1995). La preservación de las muestras cualitativas y cuantitativas se hizo con solución transeau (6

partes de agua destilada 3 de alcohol y 1 de formaldehído), en proporción 1:1 con la muestra.

Muestras para análisis isotópico

Las muestras tomadas para el análisis de isotopos se colectaron mediante la misma metodología que se empleó para las muestras cualitativas. Los especímenes se mantuvieron *in vivo*, en frascos de 150 ml de boca ancha, y fueron transportas al laboratorio para posterior separación y selección (Caraballo *et al.* 2011). Adicionalmente, en el mes de julio del 2014, se colectaron algunos organismos de la zona litoral en la parte bentónica, de los cuales se conocía su hábito detritívoro para tener el contraste en la señal isotópica.

Materia orgánica particulada (MOP)

Para obtener las muestras de MOP, se filtró un volumen de un (1) litro de agua, por profundidad, con ayuda de una bomba de vacío, los filtros utilizados fueron de 47mm GF/F de 0,3 μ m de poro marca Advantec, esto se realizó en cada punto donde se tomaron las muestras de zooplankton por fecha. Los filtros fueron previamente quemados en mufla a 450°C por 1h, con el fin de neutralizar las trazas de carbono que pudieran tener (Shurin, *com. pers.*). El proceso de filtración se realizó por duplicado. Los filtros se doblaron con ayuda de pinzas punta roma, se depositaron en bolsas temporales de papel aluminio, rotuladas previamente con precaución de no contaminarlas, con residuos de pegante o marcador y se transportaron al laboratorio en neveras de icopor a una temperatura inferior a los 4°C (Francis *et al.*, 2011; Shurin *com. pers.*).

Variables físicas y químicas

Se realizó *in situ* la medición superficial, de las variables físicas: temperatura (°C) registrada con un oxímetro marca YSI modelo 55/50 FT, y químicas como: alcalinidad y dureza, tomadas a través del kit de titulación de Merck, oxígeno disuelto (mg/l), saturación de oxígeno (%), pH, medido con el pHmetro digital marca SCHOTT Instruments modelo handylab pH11/ SET, y conductividad eléctrica (μ S/cm) con un conductímetro marca YSI

modelo 30/10 FT. Adicionalmente, se consideró la transparencia con disco Secchi (m), para establecer las profundidades adecuadas de muestreo.

Fase de Laboratorio

Comunidad zooplancton

Las muestras fueron procesadas en el laboratorio de UDESA – (UPTC Tunja). Con las muestras cualitativas se realizó la identificación de las especies, para los copépodos se tuvo en cuenta lo propuesto por Reid (1999) y Morales *et al.* (1996): se hizo la disección de los individuos para observar la morfología del primer par de antenas, las patas torácicas 1, 2, 3, 4 y 5. En el caso de los cladóceros la disección se efectuó para observar la morfología de las patas, las anténulas, el postabdomen y las valvas (Dumont & Negrea, 2002). Para la determinación taxonómica se utilizaron libros, claves y artículos científicos como: Koste (1978), Shield & Koste (1992), Nogrady *et al.* (1993), Ulrich (1996), Elmoor-Loureiro (1997), Gaviria (2001), Nogrady & Sigers (2002), Gaviria & Aranguren-Riaño (2003) y Monroy *et al.* (2004). Se confirmó la taxonomía con el especialista Nelson Aranguren de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

Para el análisis de las muestras cuantitativas se siguieron los protocolos propuestos por Wetzel & Likens (1991), Boltovskoy (1995) y Fabián (1999): primero se homogeneizaron las muestras, posteriormente utilizando cámaras de 20 ml se tomaron 3 sub-muestras a volúmenes iguales y se contaron en el microscopio invertido Carl Zeiss, como mínimo 100 individuos de la especie más abundante. A estos datos se les halló el coeficiente porcentual de variación, considerando el 5% como máximo nivel de sesgo entre los conteos de las sub-muestras. Una vez hecho el conteo se regresó el contenido a la muestra para garantizar estabilidad del volumen original. En el caso de los copépodos se contaron las formas inmaduras (nauplios y copepoditos) como un taxón independiente (Carrillo *et al.* 1987).

Preparación muestras isotopos

El mismo día de muestreo, se cambiaron los organismos vivos a vasos de precipitado de boca ancha con agua filtrada del mismo lago dejando transcurrir de 12 a 14 horas para que

los organismos limpiaran su sistema digestivo, evitando que el material consumido interfiriera con la señal isotópica del material asimilado (Caraballo *et al.* 2011). Transcurridas las 12 horas se realizó bajo observación en estéreo-microscopio Carl Zeiss y pipetas tipo Pausteur la separación de individuos por especie en cajas de papel aluminio, debidamente marcadas evitando la contaminación. En el caso del orden Cyclopoida, si bien se realizó la identificación de dos (2) especies, fue difícil diferenciarlas en el momento de la separación por su tamaño y se decidió dejarlas hasta el nivel de orden. Este proceso se realizó en el menor tiempo posible, comenzando con los grupos más pequeños como *Bosminas* y con el sector más abundante, lago chico, evitando así el estrés (disminución de masa corporal) y la descomposición (proliferación de bacterias que interfirieran las señales), para luego ser llevados al horno a 60°C por cuatro horas.

Transcurrido el tiempo en el horno, se procedió a encapsularlas, entre 1 a 2 mg por especie, zona y muestreo, en cápsulas redondas de estaño que no superaron 1mm de alto y 5,5 mm de diámetro. Posteriormente, todas las muestras se embalaron en platos plásticos de 96 pocillos de fondo plano, teniendo especial precaución que las capsulas no quedaran ajustadas en cada pocillo, para evitar que se atascaran en el espectrómetro, ni muy sueltas para correr el riesgo de que se perdieran (Protocolo SIF, 2014) con una codificación detallada para cada grupo, incluyendo el peso establecido Villareal (*comp. pers*) para ser enviadas al Laboratorio Stable Isotope Facility (SIF), en la universidad de California en San Diego. Finalmente, en SIF se procesaron las muestras usando un analizador elemental interfaz espectrómetro de masas con un flujo continuo de relaciones isotópicas (IRMS). Se analizó tanto ^{13}C como ^{15}N en la misma muestra. Las muestras se quemaron a 1000°C en un reactor lleno de óxido de cromo y óxido de cobre plateado. Después de la combustión, los óxidos se eliminaron en un reactor de reducción (de cobre reducido a 650°C). El portador de helio fluye entonces a través de un colector de agua (perclorato de magnesio) y una trampa opcional CO_2 (para N-sólo analiza). N_2 y CO_2 se separan en una columna de Carbosieve GC (65°C, 65 ml / min) antes de entrar en el IRMS.

Para determinar la posible posición trófica (PT) del zooplancton se utilizó el fraccionamiento propuesto por (Matthews, & Mazumder, 2008), de 2,55‰; $\text{DE} = 1,4$; por

posición trófica calculada a partir experimentación con zooplancton dulceacuícola (principalmente cladóceros) y el complemento con tres estudios previos: (1) Post, (2002): $3,4\% \pm 0,98$ DE, $n = 56$; (2) Vanderklift y Ponsard, (2003): $2,54\% \pm 1,3$ DE, $n = 134$; y (3) McCutchan *et al.* (2003): $2,0\% \pm 1,8$ DE, $n = 83$). La ecuación empleada para hallar el fraccionamiento en todos los estudios es:

$$PT = (\delta^{15}N_{\text{zooplancton}} - \delta^{15}N_{\text{MOP}}) / \Delta + 1$$

donde: $\delta^{15}N_{\text{zooplancton}}$ = valor isotópico del nitrógeno del zooplancton, $\delta^{15}N_{\text{MOP}}$ = valor isotópico del nitrógeno del productor primario, Δ = fraccionamiento de $2,55\%$ y 1 = un nivel trófico superior al productor primario, asumiendo el valor de MOP como productor primario.

Materia orgánica particulada (MOP)

En el laboratorio de Udesa-UPTC, se secaron los filtros en horno a 60°C durante 6 horas, luego con ayuda de pinzas y tijeras se recortaron los bordes a los filtros dejándolos a un tamaño aproximado de 25 mm e igualmente se encapsularon en estaño con pesos aproximados de 60 mg y un tamaño de 3mm de alto y 5.5 mm de diámetro y embaladas en platos de 96 pocillos, codificadas y enviadas para el análisis isotópico, al laboratorio SIF UCDAVIS en la Universidad de California, San Diego. Se utilizaron aproximadamente 0,35-0,5 mg de muestras para análisis de las proporciones isotópicas $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Los valores de las proporciones isotópicas fueron expresados en delta por mil ($\delta\%$) relativos a los estándares internacionales Pee Dee Belemnite (PDB) para el ^{13}C y nitrógeno atmosférico para el ^{15}N . Esta notación representa diferencias en la tasa de isotopos de una muestra con respecto a un material estándar y se expresa de la siguiente forma:

$$\delta^{13}\text{C} = ((R_{\text{muestra}} / R_{\text{estándar}}) - 1) \times 1000$$

Tratamiento de datos:

Comunidad de zooplancton

Inicialmente se construyó una matriz con la composición de la comunidad de zooplancton. Luego se estimó la variación espacial y temporal de las especies, con sus densidades,

abundancia porcentual y riqueza. Se halló el índice de constancia de las especies presentado por Dajoz en (1979), el cual es la relación expresada en forma de %

$$IC = \frac{p \cdot 100}{P}$$

Siendo **p** el número de veces que contiene la especie estudiada y **P** el número total de muestras estudiadas. Los valores que se obtuvieron de IC se usaron para asignar la categoría a cada especie, contante, accesoria o accidental, según el porcentaje, constante >50%, accesorias, entre $25\% \leq IC \leq 50\%$ y accidentales valores <25%.

Isotopos

Se realizó una representación gráfica empleando un diagrama de contrastes entre las variables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Además, se realizó el análisis de varianza (ANOVA) comparando como variables dependientes los $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, y los factores: fechas, localidades y especies, e interacciones entre los factores, el análisis paramétrico se usó para mostrar estas interacciones en porcentajes. (Zar, 2010). Luego para conocer la variación temporal del alimento y la fuente se realizó un gráfico de dispersión por especie incluyendo la MOP, todo lo anterior se desarrolló en el mismo programa estadístico R (versión libre).

Variables físicas y químicas

Se realizó el análisis de componentes principales (ACP), para establecer variables físicas o químicas determinantes del ordenamiento espacial o temporal y así ponderarlas como base de los criterios, de distribución o abundancia de la comunidad de zooplancton. Para esto se usó el programa estadístico PAST (versión Libre 3.0).

RESULTADOS

Variables físicas y químicas

A través, del análisis de componentes principales (ACP) en la Figura 3 se evidencia el ordenamiento de tres grupos que se separan temporalmente, los meses de junio, el segundo noviembre y enero y el tercer grupo los meses de febrero, diciembre, mayo, las variables que explican en un 89% esta variación son dureza, transparencia y saturación de oxígeno.

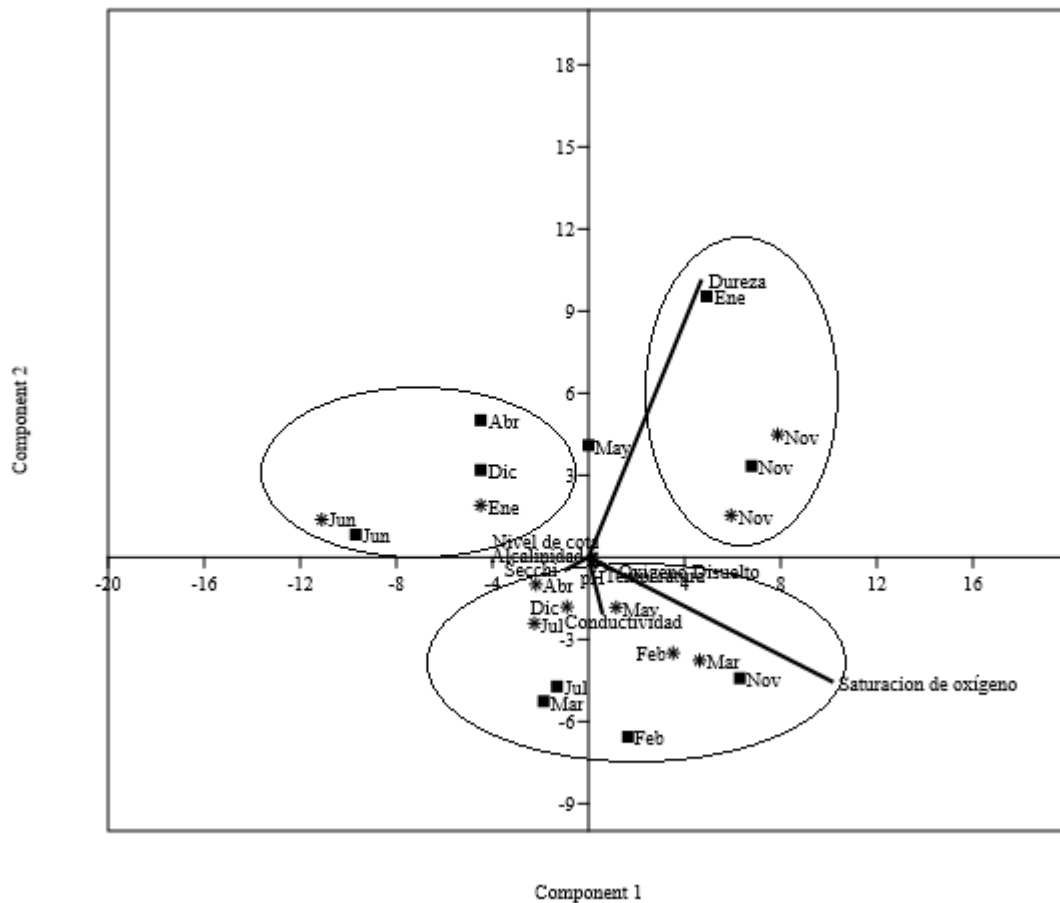


Figura 3. Análisis de componentes principales para las variables físicas y químicas sector de LG la forma de estrella y sector de LC cuadrado.

En la variación temporal de las variables físicas y químicas, representadas en la Figura 4 medidas para cada uno de los sectores, se ve como la dureza, saturación de oxígeno y transparencia presentan las variaciones marcadas, pero el resto de variables aunque no tan marcadas muestran en algún periodo del año cambios que pueden estar relacionadas con los diferentes cambios de la comunidad o de su recurso.

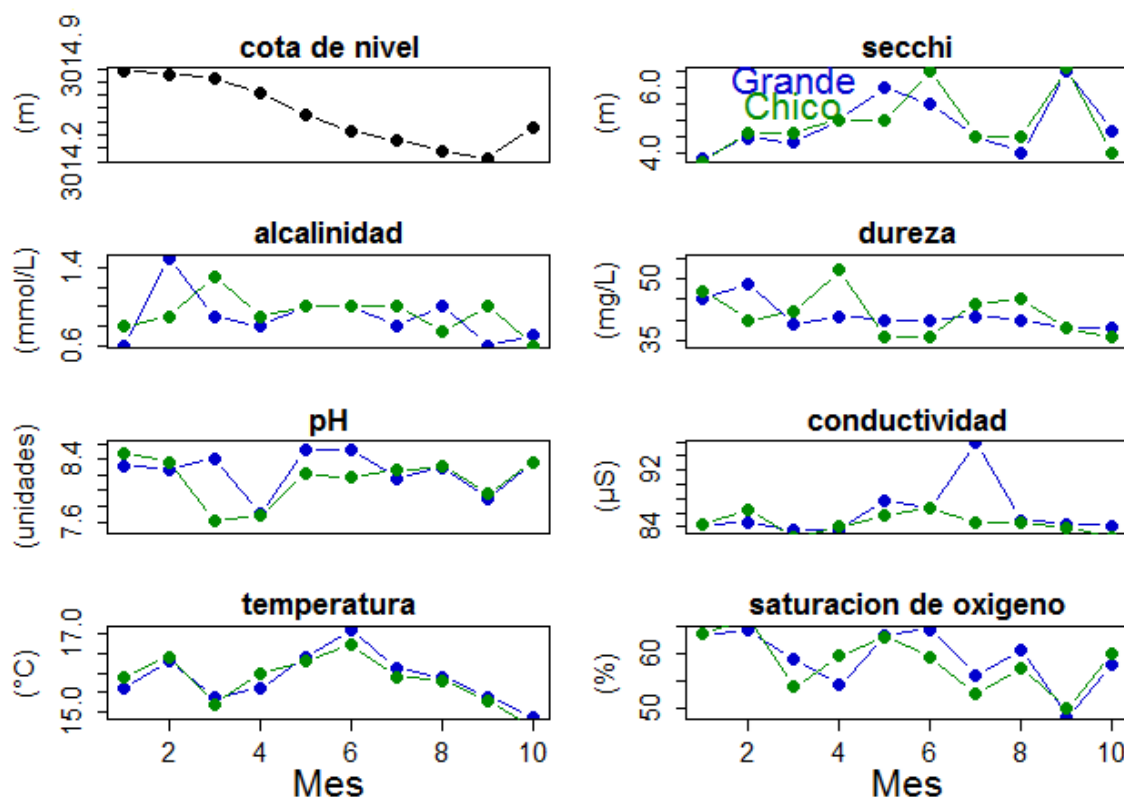


Figura 4. Variación temporal de las variables físicas y químicas sector de LG líneas de color azul, sector de LC líneas de color verde.

Composición taxonómica del macrozooplancton

En total se identificaron 9 especies, pertenecientes a 2 clases, 4 órdenes, 6 familias y 8 géneros (Tabla 1). 6 especies pertenecen a cladóceros y 3 a copépodos, la mayoría de estos crustáceos son planctónicos, excepto Chydoridae, *Macrocylops* sp. y *Simocephalus cf. semiserratus*. A escala espacial no se presentó un cambio apreciable en la composición taxonómica del macrozooplancton, entre ambas zonas se mantuvo una diferencia proporcional de máximo dos especies, siendo el LG el sector con mayor número de especies en el tiempo; mientras que a escala temporal, se presentó un cambio en el número de especies en el mes de abril, en LG cambia de 8 a 6 especies y en LC cambio de 9 a 6 especies (Figura 5).

Tabla 1. Composición taxonómica del macrozooplancton de la zona limnética del lago de Tota,

Phylum	Clase	Orden	familia	Genero	Especie
Arthropoda	Branchiopoda	Anomopoda	Bosminidae	<i>Bosmina</i>	<i>Bosmina</i>
					(<i>Bosmina</i>) cf. <i>longirostris</i> (O. F. Müller, 1785)
		Diplostraca	Daphniidae	<i>Daphnia</i>	<i>Ceriodaphnia pulchella</i> (Sars, 1862)
					<i>Daphnia laevis</i> (Birge, 1878)
					<i>Daphnia pulex</i> (Leydig 1860)
					<i>Simocephalus cf. semiserratus</i> (Sars, 1901)
		Chydoridae	Chydoridae	<i>Boeckella</i>	<i>Boeckella gracilis</i> (Daday, 1902)
					<i>Macrocyclus</i> <i>Macrocyclus</i> sp.
					<i>Metacyclus leptopus totaensis</i> (Reid, Molina Arévalo & Fukuchima, 1990)
					<i>Tropocyclops prasinus altoandinus</i> (Gaviria, 1994)
Maxillopoda	Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Metacyclus</i>		
			<i>Tropocyclops</i>		

* Orden sistemático según Dumont & Negrea (2002).

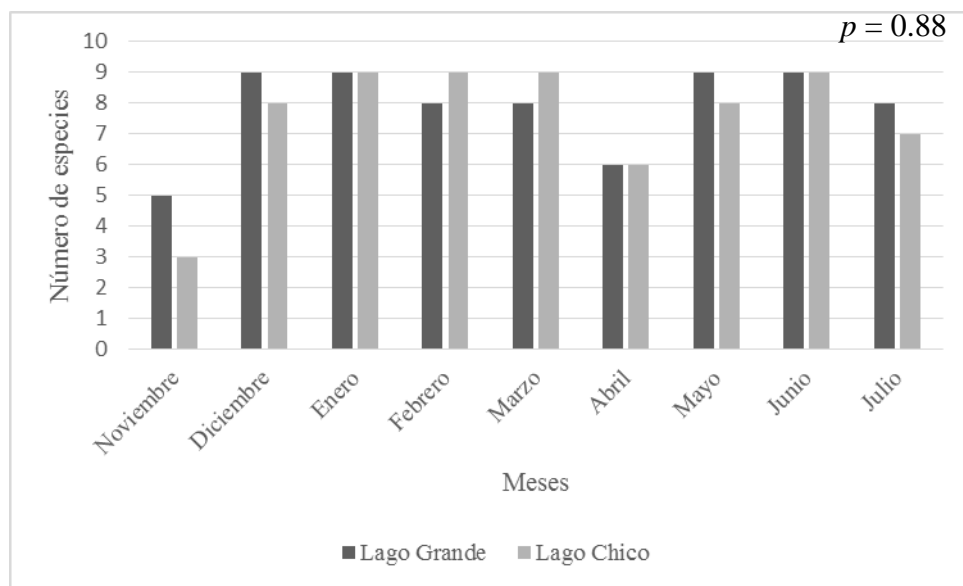


Figura 5. Variación en espacio y tiempo de la composición del macrozooplankton en el lago de Tota, valor p de la prueba de U de Mann-Whitney.

Densidad y Abundancia del macrozooplankton.

Se observa un cambio en las densidades totales tanto espacial como temporalmente. Para el sector LG las mayores densidades por metro cúbico para todos los grupos se dieron los meses de junio y julio, en sumatoria más de catorce mil individuos por metro cubico con picos de incremento en abril, diciembre y enero, sin embargo las densidades siempre estuvieron por debajo de las de LC, y en febrero se presentó la densidad más baja de todo el estudio con tan solo 890 individuos por metro cubico, seguida del mes de mayo, mientras que en el LC los meses diciembre, marzo y junio, presentaron las mayores densidades con más de dieciocho mil individuos por metro cubico. Por el contrario, febrero, abril y julio presentaron densidades bajas, pero nunca por debajo de las densidades de LG así solo en julio las densidades de LG fueron superiores a las de LC. Para ambos sectores del lago se observa una diferenciación en el comportamiento de la densidad. En general, el mes con mayor densidad total fue junio, tanto en LG como en LC (Figura 6).

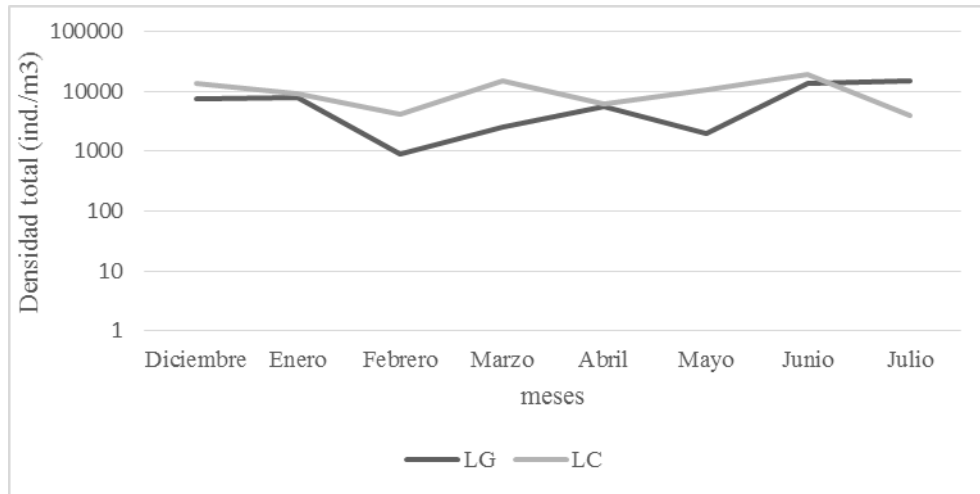


Figura 6. Densidad total por metro cúbico del macrozooplankton encontrado en Lago Grande, y Lago Chico.

Se realizó un análisis de componentes principales, para ordenar las especies temporalmente en los dos sectores, vemos como las mayores densidades de los cladóceros en LG se presentan en los periodos de junio y julio, para las especies de *Daphnia laevis*, *Bosmina (Bosmina) longirostris* y el grupo de juveniles de cladóceros, mientras que las mayores densidades de copépodos con la especie *Boeckella gracilis* en el mismo sector están en abril. Para el LC se ve como las mayores densidades de copépodos están en mayo, para los grupos copepoditos, nauplios y la especie *Metacyclops leptopus totaensis* mientras que los cladóceros al igual que en LG están en los meses de junio y julio con *Ceriodaphnia pulchella* (Figura 7).

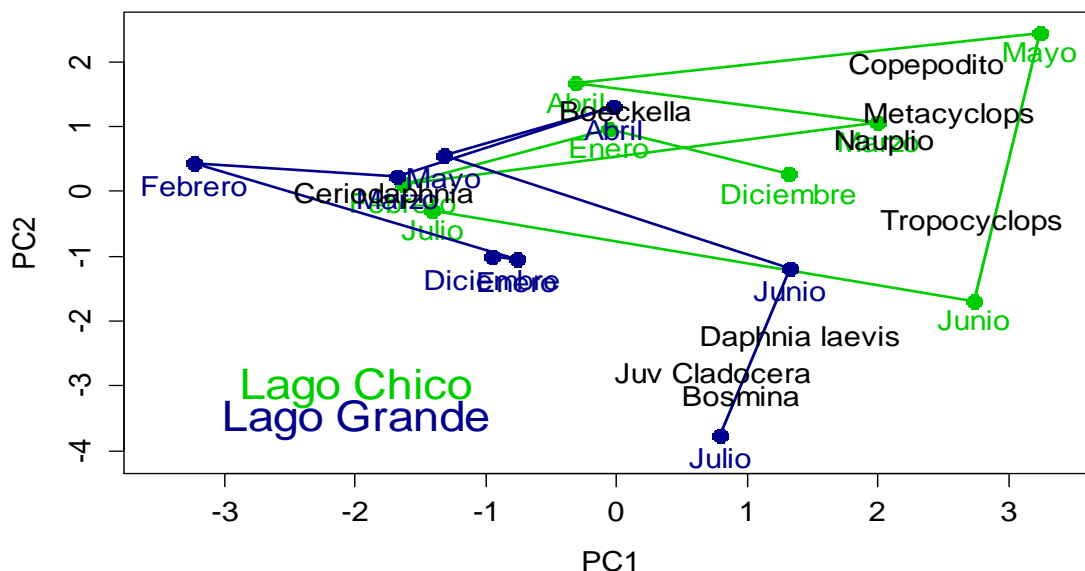


Figura 7. Análisis de Componentes Principales de la densidad del macrozooplankton encontrado en Lago Grande, y Lago Chico.

En cuanto a la abundancia relativa, los copépodos fueron el grupo abundante tanto en LG como en LC, siendo en este último sector, más representativos con un 67% y tan solo un 33% de cladóceros, en LG los cladóceros constituyen el 45% y los copépodos el 54%, teniendo una abundancia regular por grupo en el tiempo de estudio para este sector (Figura 8).

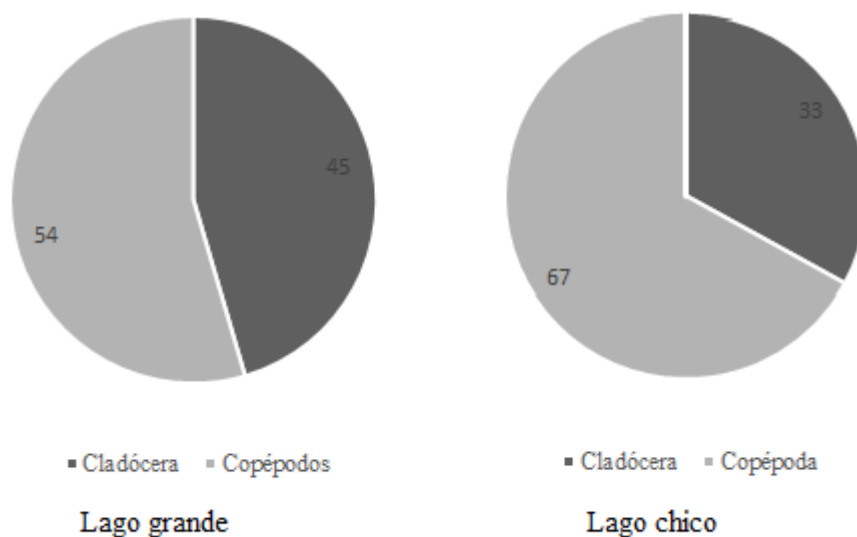


Figura 8. Abundancia relativa de las especies de cladóceros y copépodos en el los dos sectores LG y LC.

Variación temporal de la riqueza de especies.

En la riqueza del LG, se observa que los copépodos mantienen un número de tres (3) especies por más meses durante el tiempo de estudio, comparado con los cladóceros, que en los meses de abril y julio presentan un descenso a una y dos especies respectivamente (Figura 9).

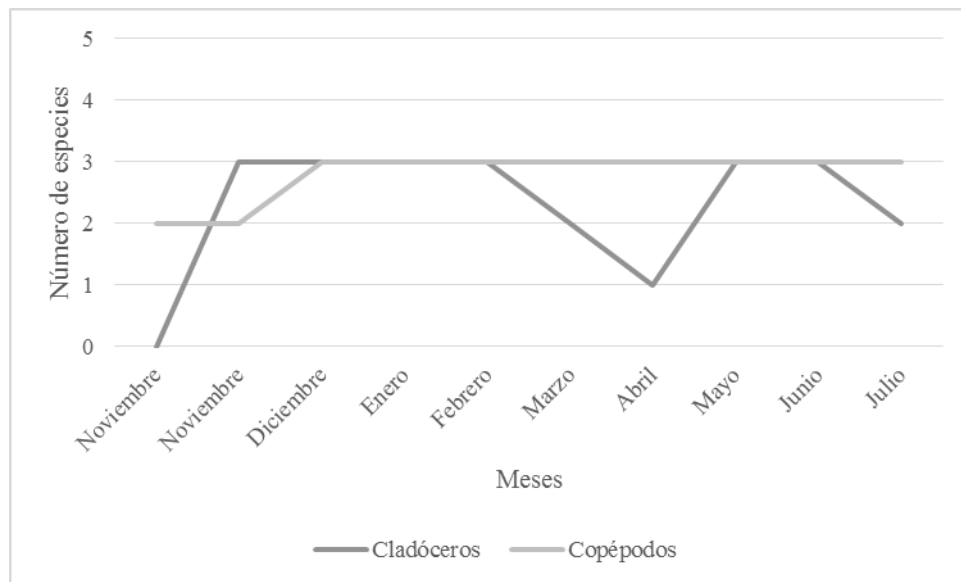


Figura 9. Variación temporal de la riqueza de especies en LG.

En el LC, se ve que cladóceros es el grupo que para el mes de junio registra la mayor riqueza con cuatro (4) especies. Al igual que en el LG en el mes de abril este grupo presento una disminución a una sola especie y luego en julio vuelve a descender inmediatamente después de su mayor riqueza. Mientras que los copépodos presentan tres (3) especies, igual que en LG, con mayor permanencia a lo largo del estudio (Figura 10).

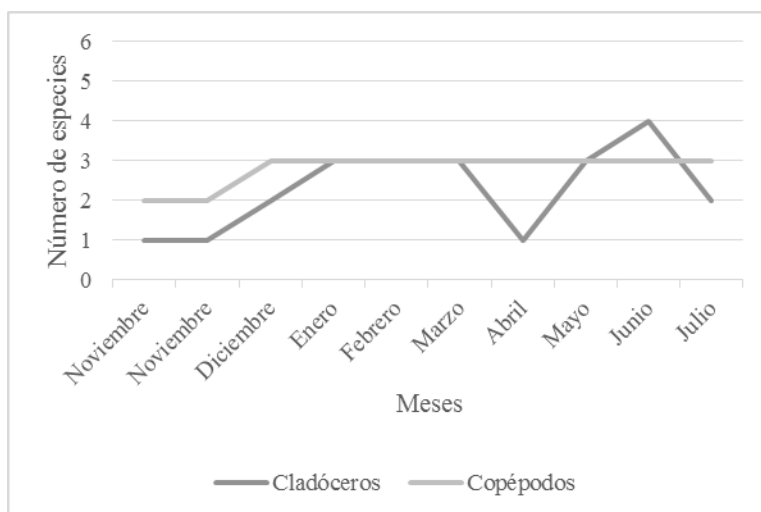


Figura 10. Variación temporal de la riqueza de especies en LC.

Índice de Constancia.

Este análisis muestra como resultado que los copépodos fueron un grupo constante en el estudio, *Boeckella gracilis* y *Tropocyclops prasinus altoandinus*, tuvieron una constancia del 100% en el Lago Grande y del 90 % en el Lago Chico. En cuanto a los cladóceros es un grupo que puede tener más especies accidentales como *Simocephalus cf. semiserratus*, el cual es de hábitat bentónico ó *Ceriodaphnia pulchella* que se puede encontrar habitando la zona litoral, al igual que los chydóridos, los cuales tuvieron un porcentaje bajo en lago grande ubicándolos en la categoría accesorios, mientras que para el Lago Chico corresponden a categoría constante, esto posiblemente por la cercanía del litoral y menor profundidad. Por otra parte, *B. cf. longirostris* y *D. laevis* fueron los cladóceros constantes, en ambos sitios de muestreo, (Tabla 2).

Tabla 2. Índice de constancia en que se encuentran las especies por grupos de cladóceros y copépodos para cada uno de los sitios de muestreo y la categoría en que se encuentra cada una, según Dajoz (1979). LG (Lago grande), LC (Lago chico), x (presencia), 0 (ausencia).

	LG	%	Categoría	LC	%	Categoría
--	----	---	-----------	----	---	-----------

		frecuencia			frecuencia	
Cladóceras						
<i>Bosmina</i> cf. <i>longirostris</i>	x	80%	Constante	x	70%	Constante
<i>Daphnia laevis</i>	x	90%	Constante	x	80%	Constante
<i>Daphnia pulex</i>	x	10%	Accidental	x	50%	Constante
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	x	20%	Accidental	x	20%	Accidental
Chydoridae	x	30%	Accesorias	x	60%	Constante
<i>Simocephalus</i> cf. <i>semiserratus</i>	x	10%	Accidental	0	0%	Accidental
Copépodos						
<i>Boeckella gracilis</i>	x	100%	Constante	x	90%	Constante
<i>Metacyclops leptopus</i> <i>totaensis</i>	x	80%	Constante	x	80%	Constante
<i>Tropocyclops prasinus</i> <i>altoandinus</i>	x	100%	Constante	x	90%	Constante

Isótopos estables de Carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y Nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$).

El comportamiento de los isótopos de $\delta^{13}\text{C}$, del vínculo trófico de cada una de las especies, muestra como *Daphnia laevis*, *Bosmina* (*Bosmina*) cf. *longirostris* y *Ceriodaphnia*

pulchella, tienen señales medias ($-25\text{‰ } \delta^{13}\text{C}$) relacionadas con la señal de MOP que representa cerca de un 70% de la señal del fitoplancton (autotrófica). Sin embargo, las dos primeras especies, presentan en diferentes momentos, valores enriquecidos en un rango de señales de $-19.92\text{‰ } \delta^{13}\text{C}$ a $-20.34\text{‰ } \delta^{13}\text{C}$, pero en otro momento las señales de las mismas dos especies son empobrecidas, mostrando algún vínculo trófico con el fitoplancton. El resto de las especies del macrozooplancton con señales empobrecidas (entre -29 a $-24\text{‰ } \delta^{13}\text{C}$), y hasta menos en el caso de *Boeckella gracilis* están más ligadas a la señal isotópica registrada para la MOP, y señales teóricas del fitoplancton como las que presenta Torres *et al.* (2014) con señales de -34‰ a $-30\text{‰ } \delta^{13}\text{C}$. El grupo contraste, para las señales de $\delta^{13}\text{C}$ fue, la macrófita *Egeria densa* y los crustáceos *Hyallela* sp. y *Eurycercus norandinus* los cuales tienen una señal enriquecida (entre -18 a $-14\text{‰ } \delta^{13}\text{C}$) mostrando una relación con la señal teórica del $\delta^{13}\text{C}$ terrestre presentada por Santiago *et al.* (2005), con señales de (-17 a $-9\text{‰ } \delta^{13}\text{C}$) (Figura 11).

En cuanto al comportamiento de isotopos de $\delta^{15}\text{N}$, recordando que cada $2,55\text{‰} \pm 1.4$ será interpretado como un nivel trófico superior al productor primario, donde especies como *Daphnia laevis*, *Ceriodaphnia pulchella* y *Bosmina* (*Bosmina*) cf. *longirostris* tienen señales aproximadas a $15.51\text{‰ } \delta^{15}\text{N}$ relacionadas directamente con productores primarios $12.34\text{‰ } \delta^{15}\text{N}$, convirtiéndolos en consumidores primarios de estos. Se presenta otro grupo de especies como *Daphnia pulex*, *Macrocylops* sp y el grupo de Cyclopoida con un nivel superior que por el enriquecimiento que muestran sus señales cercanas a $17.82\text{‰ } \delta^{15}\text{N}$ se interpreta como un grupo omnívoro, y con una señal más enriquecida de $\delta^{15}\text{N}$ y un valor promedio de $20.21\text{‰ } \delta^{15}\text{N}$. *Boeckella gracilis* se presenta como una especie que esta un nivel más arriba del anterior y puede ser un consumidor secundario. Otro grupo que se presenta es el de la macrófita *Egeria densa* y los crustáceos *Hyallela* sp. y *Eurycercus norandinus*, estos dos artrópodos presentan señales de 16 a $18.22\text{‰ } \delta^{15}\text{N}$ y fueron tomados directamente en la zona litoral en el compartimento bentónico, indicando un enriquecimiento y un solo nivel más relacionado a los omnívoros, aunque su señal también se relaciona con la señal de la macrófita (*Egeria densa*) (Figura 11).

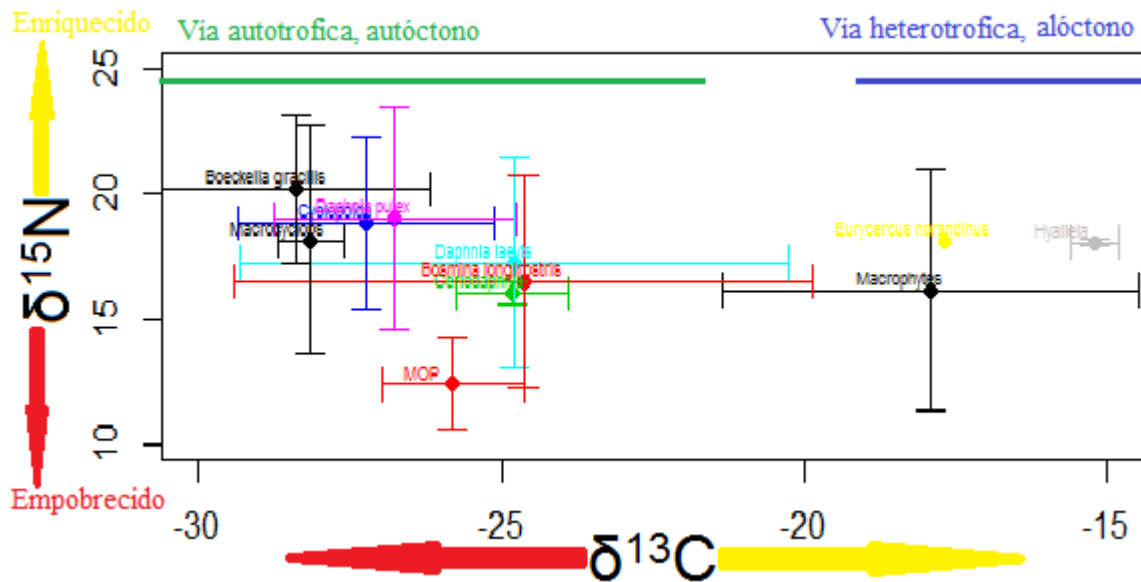


Figura 11. Valores medios de las señales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, diferencia entre heterótrofos, autótrofos y sus niveles tróficos (enriquecido o empobrecido).

Variación espacial y temporal de carbono y nitrógeno por especies de macrozooplanton.

Para establecer la diferencia de los valores del carbono, se presentan los resultados de la prueba ANOVA de varios factores, la cual muestra que el factor más significativo es la temporalidad con gl, 9, valor $p = < 0.001$, con un 54.5% (Figura 12), seguida del factor especies con gl 9, valor $p = < 0.001$, con un 23.3%, mientras que el factor localidad, con gl 1 y valor $p = < 0.001$, y un 1%, en cuanto a las interacciones entre factores, tuvieron un valor p significativo < 0.001 , y la interacción fecha:especies, tuvo el mayor porcentaje entre las interacciones con un 8%.

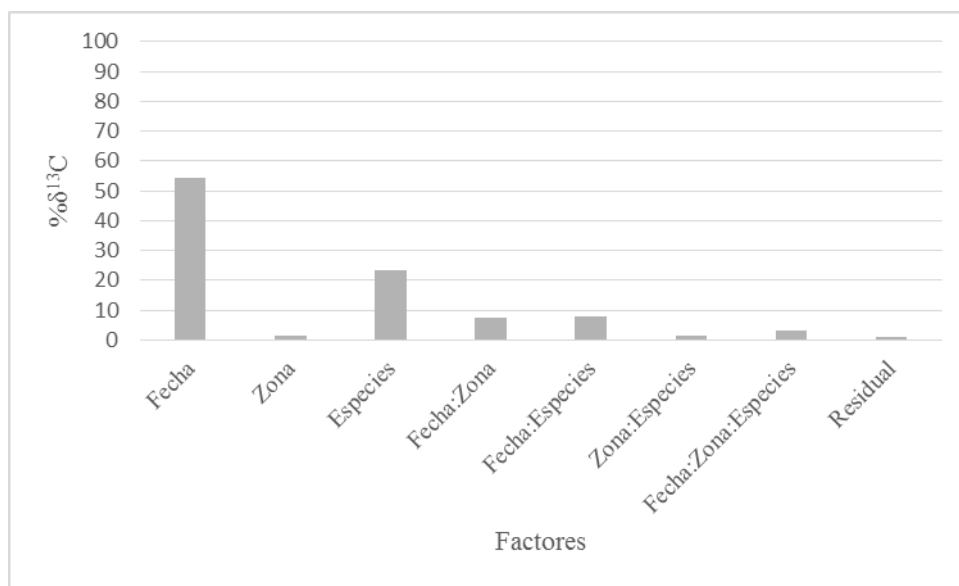


Figura 12. Porcentaje de variación usando ANOVA para varios factores de los valores de $\delta^{13}\text{C}$.

Para los resultados de variación de la señal de Nitrógeno (Figura 13) nuevamente el factor de mayor significancia es el de temporalidad con gl 9, y valor $p = <0.001$ y un 55.7%, mientras que el factor especies con gl 9, valor $p = <0.001$, solo representa un 9% por último el factor localidad no registro significancia, y de las interacciones la de mayor porcentaje con el 15% fue fecha y localidad. Para nitrógeno los valores de la ANOVA fueron significativos pero no igual que para el carbono.

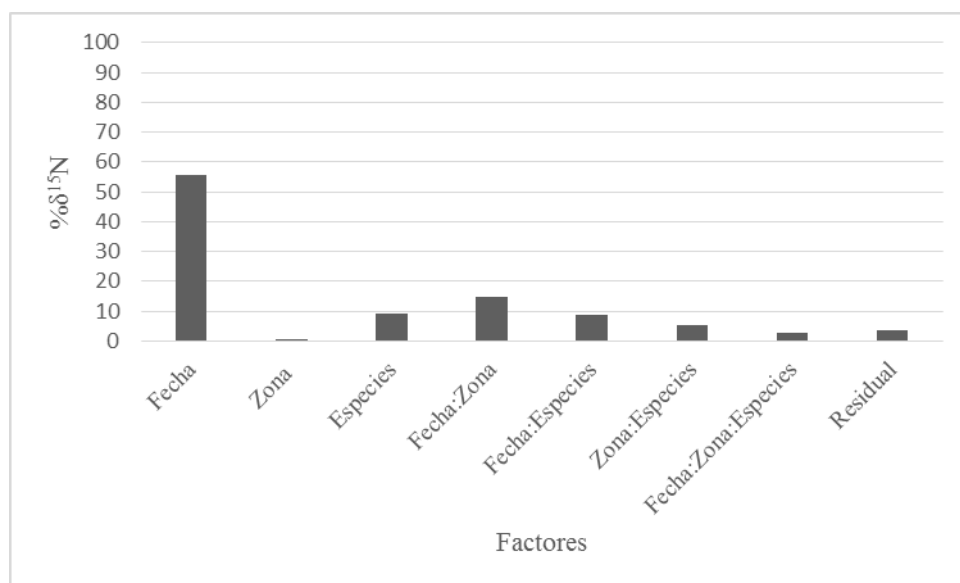


Figura 13. Porcentaje de variación usando ANOVA para varios factores de los valores de $\delta^{15}\text{N}$.

Variación temporal

Como mostró la ANOVA la variación significativa se dio en el factor temporal. Para apreciar mejor esta variación se realizó una comparación de las especies o grupos encontrados del macrozooplancton, y la MOP. Es así, como *Boeckella gracilis*, es una especie que muestra un enriquecimiento en la señal de carbono en los meses de noviembre y diciembre (altas precipitaciones), cuando el lago tiene un mayor nivel de agua, pero el resto del estudio mantuvo señales empobrecidas de $\delta^{13}\text{C}$, por debajo de la señal de carbono del MOP y enriquecida de $\delta^{15}\text{N}$ por encima de la señal de nitrógeno de MOP. Entre tanto, especies como *Daphnia pulex*, *Bosmina (Bosmina) cf. longirostris* y en menor proporción *Daphnia laevis*, presentan en los meses de más bajos niveles del lago (mayo y junio con bajas precipitaciones), un enriquecimiento tanto de $\delta^{13}\text{C}$ como de $\delta^{15}\text{N}$. Pero en julio cuando el nivel del lago sube nuevamente, las señales de estas especies se empobrecen en $\delta^{13}\text{C}$ como en $\delta^{15}\text{N}$. Ahora bien, el grupo de los ciclopidos no presentó una variación considerable, manteniendo las señales de carbono en el rango de las del recurso, aunque el nitrógeno si se enriquece respecto a la MOP, sobretodo en el mes de abril, En comparación con el recurso la MOP la cual no muestra una variación entre sus señales en el tiempo ni de carbono ni de nitrógeno (Figura 14).

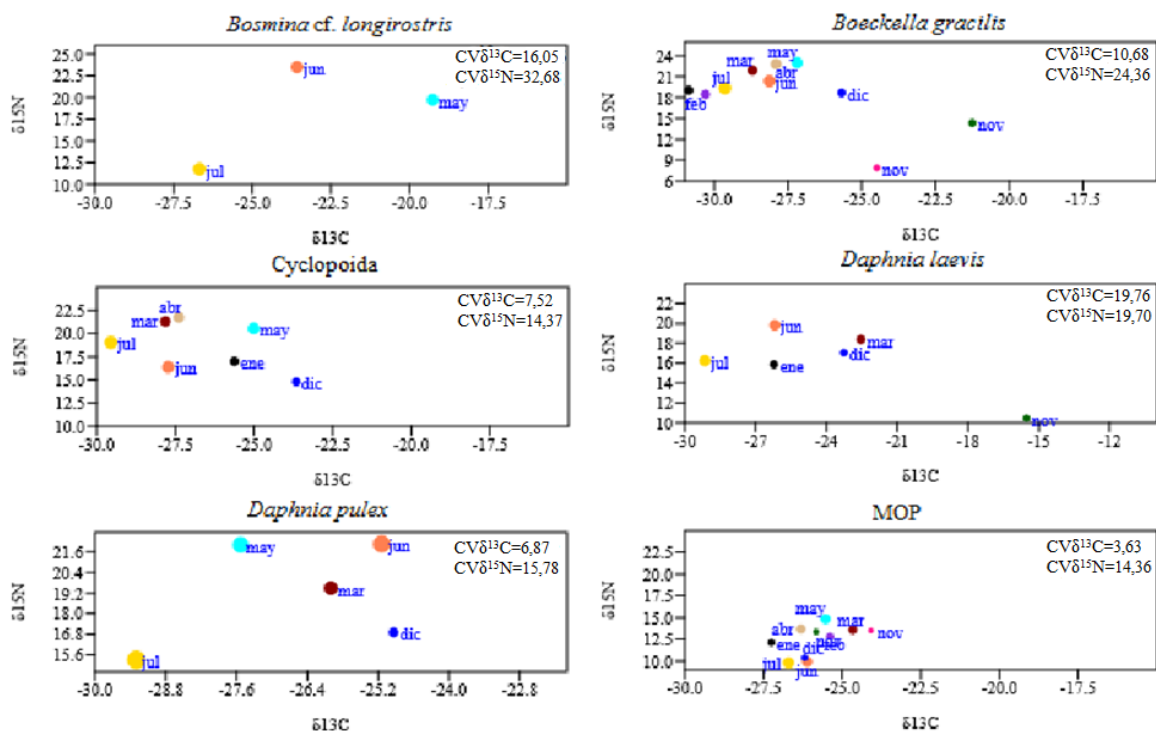


Figura 14. Variación temporal de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ para las especies y MOP durante el periodo de estudio.

DISCUSION

La composición de especies del macrozooplancton del Lago de Tota, con respecto al estudio de Monroy *et al.* (2004), se mantuvo, salvo por la ausencia de *Diaphanosoma birgei*. La variación temporal observada durante el estudio en la composición y riqueza de especies, principalmente en los cladóceros, se puede explicar por cambios en las condiciones del hábitat, dado que los cladóceros responden más rápido a los cambios ambientales, por tener ciclos de vida más cortos respecto a los copépodos, como lo señalan Shurin *et al.* (2010). Para el caso, los factores con mayor variabilidad, de acuerdo con el análisis de componentes principales (ACP), fueron la dureza y saturación de oxígeno. En términos generales los cladóceros, y en particular los dáfnidos presentan sensibilidad a los cambios del conjunto de estas variables (Gillooly & Dodson, 2000). En este sentido, Aranguren-Riaño *et al.* (2011) quienes en su estudio incluyeron al lago de Tota, encontraron que el grado de variabilidad temporal de las condiciones del ambiente es

considerada la causa principal de regulación de la riqueza de especies de crustáceos zooplanctónicos.

Respecto a la abundancia en el macrozooplancton, se considera que normalmente es más afectada por la oferta de recursos (Wetzel, 2001). Así, la diferencia en la abundancia detectada entre los dos sectores del lago, indica una variabilidad espacial en las condiciones de productividad y oferta entre el lago grande (LG) y lago chico (LC), como lo señala Aranguren (2015), quien a través de los resultados de clorofila-*a* estableció que el sector LC presenta un mayor impacto por los afluentes. Respecto a los cambios temporales en la abundancia se observó (Figura 7), que esta variación puede deberse a diferencias en las intensidades de los eventos reproductivos de cada especie (Townsend, Begon & Harper 2008), con una relación inversamente proporcional entre la abundancia de juveniles de cladóceros y los nauplios de copépodos, los cuales son más sensibles a los cambios ambientales. Con el análisis de isotopos no se encontró diferencias para creer que son los recursos los que influyen en este cambio, por lo tanto, se sugiere, que la estabilidad del hábitat o los depredadores, son los que pueden estar explicando las diferencias en las abundancias del zooplancton.

Los resultados del análisis de $\delta^{13}\text{C}$ de este estudio permitió tener una idea del recurso que usa el zooplancton como fuente de alimento en los lagos, mostrando así un subsidio importante de la ruta autotrófica la cual presenta valores entre -21 a -35‰ $\delta^{13}\text{C}$ (Santiago *et al.*, 2005). Sin embargo, especies como *D. laevis* o *B. (Bosmina) cf. longirostris*, tuvieron señales entre -24‰ a -17‰ $\delta^{13}\text{C}$ lo que indica, que en los meses noviembre, diciembre de 2013 y marzo del 2014 para *Daphnia* y junio y mayo para *Bosmina* presentaron un enriquecimiento de $\delta^{13}\text{C}$. Esto permite evidenciar la plasticidad trófica de estas especies con un vínculo más cercano a una fuente de origen alóctono, como lo sugieren Brett, *et al.* (2009). Así pueden tener una dieta mixta entre el carbono orgánico particulado – (COP) terrestre, o el reciclaje del COD del fitoplancton, ambos incorporados por el bacterioplancton con el cual puede presentar un vínculo directo depredando bacterias (Perga *et al.*, 2006).

Además, como lo señalan Dumont y Negrea (2002), en cladóceros como los dáfnidos, el tamaño de las partículas alimenticias están en el orden de 0,1 a 1,8 μm , y estos organismos no son selectivos y de las partículas tomadas, no todas van a ser asimiladas. En este estudio se presentó un aumento en la oferta de recursos, que se relaciona posiblemente con la variación de las condiciones ambientales en el tiempo, debido a que el enriquecimiento de $\delta^{13}\text{C}$ se presentó en el mismo periodo en que se registró una disminución en los niveles del lago, el cual por su hidrodinámica afecta aspectos importantes de la dinámica del ecosistema, como son la productividad primaria, densidad de fitoplancton, entre otros (Uptc & Corpoboyacá, 2015), contrario a lo que se concluiría con el aumento del nivel del lago, cuando las lluvias arrastrarían detritos por escorrentía desde la cuenca, aumentando la cantidad de oferta (Gillooly y Dodson, 2000; Moore *et al.* 2004; Dodson *et al.* 2009; Rose *et al.* 2015).

Existen estudios comparativos en el enriquecimiento de señales isotópicas, en ecosistemas acuáticos continentales de zonas templadas que han demostrado la incidencia de la materia y energía que entra de la cuenca sobre grupos como el zooplancton (Smith & Hollibgh, 1997; Moore *et al.* 2004; Cole *et al.* 2002, 2007, 2011; Karlson *et al.* 2007; Francis *et al.* 2011). Sin embargo, especies como *Daphnia pulex* con una señal promedio de -26‰ $\delta^{13}\text{C}$, grupos como los Ciclopoidos con señales de -27‰ $\delta^{13}\text{C}$ o *Macrocyclops* con señales de -29‰ $\delta^{13}\text{C}$, durante todo el periodo de estudio, tienen una señal directamente ligada a la materia orgánica (MO) producida de forma autóctona. De acuerdo con Rose *et al.* (2015), en lagos de alta montaña se ha determinado mayor importancia de los recursos autóctonos, por las características de la cuenca de estos sistemas. Es posible que la composición química de los recursos alóctonos no permita un aprovechamiento directo por grupos como los detritívoros, ya que tienen que actuar descomponedores para que puedan ser incorporados en la red trófica, o simplemente decantarse y acumularse en el fondo (Pace *et al.*, 2004; Brett *et al.* 2009). Un caso particular es la especie *B. gracilis* que presenta señales de $\delta^{13}\text{C}$ empobrecidas -28 a -30‰ $\delta^{13}\text{C}$, que indican un vínculo directo ligado a la señal autóctona (aunque no se determinó el recurso directo), y puede deberse al tamaño del cuerpo de un individuo el cual está bien relacionado con su tasa de alimentación (Cyr y

Curtis, 1999), pero además su dieta es específica o particular dado que es una señal muy empobrecida y ninguna otra especie registra esta señal.

En cuanto al ^{15}N , para comprender las rutas de materia orgánica entre los consumidores y conocer los niveles tróficos en que se encuentra cada especie, el fraccionamiento es la herramienta para conocer las proporciones de $\delta^{15}\text{N}$ y el desplazamiento isotópico entre la dieta y el consumidor (McCutchan Jr *et al.*, 2003). Para ello se tomaron los referentes teóricos de Post (2002), Thompson *et al.*, (2007), Matthews & Manzumder (2008) puesto que el enfoque que describen se puede utilizar para probar la variación del nivel trófico de los conjuntos de recursos de diversos ecosistemas. Así, el fraccionamiento aplicado en este estudio fue de $2,55\text{‰} \pm \text{DE} = 1,4$, estableciendo tres posiciones tróficas superiores al nivel basal que fueron: herbívoro (*D. laevis*, *Ceriodaphnia* y *B. (Bosmina)* cf. *longirostris*), omnívoro (*D. pulex*, *Macrocyclus* ó el grupo de los ciclopidos) y consumidor secundario (*B. gracilis*). Aunque, se encontraron dos situaciones particulares, en la primera las especies *D. laevis*, *Ceriodaphnia* y *B. (Bosmina)* cf. *longirostris*, que por el enriquecimiento de su señal $\delta^{15}\text{N}$ se ubican en un nivel de herbívoros o consumidores primarios, pero que se encuentran enriquecida respecto de la fuente, lo que indica algún grado de plasticidad (Begon *et al.*, 1996; Rejas, 2004), Este hecho puede estar relacionado con la variación en la disponibilidad de los recursos, o el cambio de las condiciones en el tiempo, lo que concuerda con las evidencias determinadas con aminoácidos para las especies de crustáceos planctónicos del Lago de Tota por Aranguren (2013). En la segunda, especies como *D. pulex*, *Macrocyclus* ó el grupo de los ciclopidos, presentaron un enriquecimiento de nitrógeno que los ubica en un nivel que podría tener una tendencia a la omnivoría aun cuando se encuentran empobrecidos respecto de la fuente, lo que según Thompson *et al.* (2007) no es común, ya que la omnivoría es poco probable en cadenas alimenticias cortas, porque entre más pequeña la cadena, tiende a predominar la especialización. Esto indicaría que estas especies estarían más ligadas al nivel de herbívoros, aunque en ciertos momentos también al nivel de consumidor secundario, otra alternativa, podría ser que la señal de nitrógeno enriquecido para este grupo se relacione con el detrito y este recurso fuese su fuente alimenticia, donde la diversidad en el origen de este recurso, da la posibilidad de

tener una señal empobrecida de carbono y enriquecida de nitrógeno (Moore *et al.*, 2004; Santiago *et al.* 2005)

Respecto a *B. gracilis*, que mantiene a través del tiempo una señal enriquecida de $\delta^{15}\text{N}$, correspondiente al nivel de consumidor secundario, resulta en una condición especialmente interesante debido a que esta especie es referenciada como filtradora (Cyr y Curtis, 1999). Sorprende así que la señal de carbono se mantiene empobrecida, lo que indica que presenta diferenciación entre los recursos que consume respecto al resto de especies del macrozooplancton, esto coincide con la diferenciación en la composición de aminoácidos establecida para esta especie en el Lago de Tota (Aranguren (2013), estudio que además se concluye que las especies tienden a usar recursos diferentes y por tanto ser más especializadas en ambientes con baja productividad, como sería el caso del Lago de Tota.

Finalmente, en algunas especies se detectaron cambios temporales importantes tanto en la señal de $\delta^{13}\text{C}$ como de $\delta^{15}\text{N}$. *D. pulex*, *D. laevis*, y *B. (Bosmina) cf. longirostris*. Así estas especies reflejan una mayor plasticidad trófica durante el periodo de aumento en las precipitaciones de julio a diciembre del 2013 y julio del 2014, cuando el nivel del lago incrementa, generando un cambio en las condiciones ambientales, teniendo mayor afinidad por el recurso alóctono que ingreso (Cole *et al.*, 2002; Karlson *et al.* 2007). Así, la escorrentía de la cuenca del lago tiene unos efectos importantes y todo el arrastre de material puede estar interfiriendo sobre la red trófica y las señales de cada especie (Pace *et al.* 2004; Francis *et al.*, 2011), de tal manera que estas se vinculan más con este tipo de recursos alóctonos adicionales, mientras que durante el periodo de enero a junio del 2014, donde el lago tiene un nivel bajo y donde el efecto alóctono se reduce, la señal tiende a potenciarse más hacia establecer un vínculo estrecho con las vías estrictamente autotróficas del fitoplancton (Brett *et al.* 2009). Eso significaría que la plasticidad que tienen algunas especies de la comunidad zooplanctónica, harían que la red trófica sea una red con mayor amplitud de nicho (Krebs, 1989), y con pocos eslabones para soportar, posiblemente por la diferencia energética de un eslabón a otro.

CONCLUSIONES

- En general, en la mayor parte del periodo de este estudio, la mayoría de especies del macrozooplancton del lago de Tota tienen un vínculo marcado con la vía autotrófica, siendo el fitoplancton el recurso alimenticio base para la red trófica, encontrando comúnmente señales empobrecidas de carbono.
- Especies como *D. laevis* y *Bosmina (Bosmina) cf. longirostris*, presentan mayor plasticidad trófica, tomando un recurso alternativo que enriquece su señal cuando las condiciones ambientales cambian, en comparación con *D. pulex* o los Ciclopoides, los cuales están estrechamente ligados al fitoplancton y a pesar de que cambien las condiciones ellos no cambian su preferencia.
- Se destaca de *Boeckella gracilis*, que la fuente o fuentes alimenticias, la cual no se ha diferenciado, aunque se presume que sea planctónica, tiene una señal de carbono empobrecida y una señal enriquecida en nitrógeno, lo que lo pone en una posición trófica diferenciada.
- En la mayoría de ecosistemas con redes tróficas cortas, se espera especialización de sus especies consumidoras, para éste estudio sorprendió la plasticidad de algunas especies, que cambiaron sus señales en el tiempo y no se logró clasificarlas en un nivel trófico exclusivo.
- La conclusión final, que se puede dar de la red trófica estudiada del lago de Tota es, que hay cambios específicos ligados a cambios ambientales, las especies de la red trófica tiende a tener una amplitud trófica, manteniendo siempre la característica de una red con pocos eslabones posiblemente por la diferencia energética de un eslabón a otro.

RECOMENDACIONES

- Hacer un análisis discriminando los recursos para establecer un vínculo directo de cada una de las especies y poder establecer una categorización propia del sistema, como alternativa metodológica en futuras investigaciones.
- Realizar un estudio enfocado en develar cual es el vínculo o vínculos tróficos que tiene la especie *Bockella gracilis*, para establecer con algún grado de certeza si es una especie, generalista o especialista y cuál es la fuente o fuentes alimenticias que tienen valores empobrecidos de $\delta^{13}\text{C}$ y enriquecidos de $\delta^{15}\text{N}$.
- Explorar otras alternativas de recursos con que cuenta el zooplancton, como es el bucle microbiano, que puede estar siendo el recurso que sustenta la cadena trófica o soportando alternativamente en los periodos de mayores cambios del sistema.
- Establecer que factores bióticos o abióticos están influyendo en la diferencia de abundancia entre los dos sectores, ya que con este estudio se puede establecer que no son los recursos los que generan esta variabilidad, sino que es otro tipo de interacción, o factor propio de la comunidad lo que lo está generando.

Agradecimientos

Agradezco a la Escuela de Postgrados de Ciencias Básicas, a la Maestría de ciencias biológicas de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia – UPTC y a la Dirección de Investigaciones – DIN, por su apoyo económico, a la Universidad de California y Agradezco sinceramente a mis tutores los profesores Nelson Aranguren y Jonathan Shurin, por la infinita paciencia que me han tenido y por la excelente guía dirigiendo y codirigiendo respectivamente esta investigación, por brindarme, el apoyo y la oportunidad de aprender y conocer tanto. También agradezco especialmente al Doctor Danny Rejas, quien siempre me ha asesoro y apoyo en el desarrollo del trabajo. Asimismo, agradezco a mi madre, hermanos y especialmente a mi compañero de vida Jaime Reyes, por la motivación constante para la culminación de esta meta. Un agradecimiento especial a Claudia Muñoz, Alejandra Jiménez y Alejandro Mosquera y Don Rafael, quienes apoyaron

y participaron diligentemente en toda la fase de campo, agradezco igualmente a Steven Villareal y el grupo del laboratorio de Jonathan Shurin, quienes me colaboraron con la mejor disposición en la fase de laboratorio. Al grupo de investigación UDESA, por la permanente compañía y apoyo en todo lo que he necesitado. Finalmente, pero no menos importante a todos mis amigos y colegas que directa o indirectamente me han apoyado para culminar esta etapa de mi vida.

BIBLIOGRAFÍA

- Aranguren-Riaño, N. (Ed.) Rueda, G. (2002). *Manual de métodos en Limnología*. Asociación Colombiana de Limnología ACL.
- Aranguren-Riaño, N., Guisande, C. & Ospina, R. (2011). Factors controlling crustacean zooplankton species richness in Neotropical lakes. *Journal of Plankton Research*, 33(8), 1295–1303.
- Aranguren-Riaño, N. (2013). *Diversidad ecológica de crustáceos planctónicos en sistemas lénticos colombianos*. (Tesis doctoral). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C. Colombia.
- Aranguren-Riaño, N. (2015). Flujo de Nutrientes (C, N y P) en el lago de Tota: Análisis de fuentes y biocaptación. Informe final, convenio 012-2014. UPTC & CORPOBOYACA.
- Araujo-Lima, C, Forsberg BR, Victoria R, Martinelli L. (1986). Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science*, 234, 1256-1258.

- Atwood, T., Hammill, E., Greig, H. Kratina, P., Shurin, J., Srivastava, D. & Richardson J. (2013). Predator - induced reduction of freshwater carbon dioxide emissions. *Nature Geoscience*, 6, 191–194. DOI: 10.1038/ngeo1734
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. (1996). *Ecology*. Blackwell Science, Oxford. 888
- Brett, M., Kainz, M., Taipale, S. & Seshan, H. (2009). Phytoplankton, not allochthonous carbon, sustains herbivorous zooplankton production. *PNAS*, 106 (50). 21197-21201.
- Boltovskoy, D. (1995). Colección de Plancton. Págs. 273, 286 en: E.C. Lopretto & G. Tell (ed). Ecosistemas de Aguas Continentales - Metodologías para su estudio. Tomo I - métodos físicos, químicos y biológicos más usados. Tomo I. Ediciones Sur. Argentina.
- Calbet A, Saiz E. (2005). The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.*, 38, 157–167.
- Caraballo, P. (2009). Uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno para estudios de ecología acuática. *Boletín científico CIOH*, 27, 176-187.
- Caraballo, P. (2010). *O papel do microbial loop na dinâmica trófica de um lago de varzea na Amazônia Central*. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
- Caraballo, P. Sanchez-Caraballo, A., Forsberg, B. & Leite, R. (2011). Crescimento Populacional e análise isotópica de *Diaphanosoma spinolosum* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea: Cladocera), alimentadas com diferentes frações de seston natural. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 33(1), 11-19.

- Caraballo, P., Forsberg, B. & Leite, R. (2012). Papel trófico del microbial loop en un lago de inundación de la Amazonia Central. *Acta Biológica Colombiana*, 17, 103-116
- Carrillo, P.L., Cruz-Pizarro, V., Morales, R., Sánchez-Castillo, P. (1987). Cambios estacionales en las comunidades de fitoplancton y zooplancton de la Albufera de Adra. *Limnetica*, 3, 243-254.
- Cole, J., Caraco, N., Kling, G. & Kratz, T. (1994). Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes. *Science*, 265, 1568–1570.
- Cole, J., Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., & Pace, M. L. (2002). Pathways of organic carbon utilization in small lakes: Results from a whole-lake ¹³C addition and coupled model. *Limnol. Oceanogr*, 47(6), 1664-1675.
- Cole, J., Prairie, Y., Caraco, N., McDowell, W., Tranvik, L., Striegl, R., Duarte, C., Kortelainen, P., Downing, J., Middelburg, J. & Melack, J. (2007). Plumbing the Global Carbon Cycle: Integrating Inland Waters into the Terrestrial Carbon Budget. *Ecosystems*, 10, 171–184. DOI: 10.1007/s10021-006-9013-8
- Cole, J., Carpenter, S., Kitchell, J., Pace, M., Solomon, C. & Weidel, B. (2011). Strong evidence for terrestrial support of zooplankton in small lakes based on stable isotopes of carbon, nitrogen, and hydrogen. *PNAS*, 108(5), 1975-1980. DOI:10.1073 / pnas.1012807108
- Consejo Nacional de Política Económica y Social, República de Colombia, Departamento Nacional de Planeación, Documento CONPES. (2014). *Manejo ambiental integral de la cuenca hidrográfica del lago de Tota*. Ministerio de Ambiente y Desarrollo sostenible, Bogotá, Colombia.

- Cyr, H. & J. Curtis. (1999). Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecología*, 118, 306-315.
- Dajoz, R. (1979). *Tratado de ecología*. Madrid, España: Ediciones Mundi-Prensa.
- Dumont, H.J. & Negrea, S.V. (2002). *Introduction to the Class Branchiopoda*. Leiden, Backhuys Publishers, 398p.
- Dussart, B.H. (1965). Les different categories de plancton. *Hydrobiologia*, 26, 72-74.
- Dodson, S., Newman, A. Will-Wolf, S., Alexander, M., Woodford, M. & Egeren, S. (2009). The Relationship between zooplankton community structure and lake characteristics in temperate lakes (Northern Wisconsin, USA). *Journal of plankton research*. 31(1), 93 – 100p.
- Elmoor-Loureiro, L. (1997). *Manual de identificação de cladoceros límnicos do Brasil*. Brasília: Editora Universal, 155p.
- Fabián, D. (1999). Zooplancton. Cap. 17, págs. 14, 15 en: R. Arocena & D. Conde (ed.), métodos en ecología de aguas continentales. Edición D.I.R.A.C. Facultad de Ciencias. Montevideo – Uruguay.
- Forsberg, B., Araujo-Lima, C., Martinelli, L., Victoria, R. & Bonassi, J. (1993). Autotrophic Carbon Sources for Fish of the Central Amazon. *Ecology*, 74(3), 643-652.
- Francis, T. B., Schindler, D., Holtgrieve, G., Larson, E., Scheuerell, M., Semmens, B. & Ward, E. (2011). Habitat structure determines resource use by zooplankton in

temperate lakes. *Ecology Letters*, 4, 364-372. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01597.x.

Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology*. New York. Springer 320.

Gaviria, S. (2001). Clave de Rotatoria, Instituto de Zoología, Universidad de Viena, Austria. Modificada de Herzig, 1989, Instituto de Limnología, Academia Austriaca de Ciencias.

Gaviria, S. & N. Aranguren. (2003). *Guía de Laboratorio para identificación de cladóceros (Anomopoda y Ctenopoda) y copépodos (Calanoida y Cyclopoida)*. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja-Colombia.

Gillooly, J. & S. Dodson. (2000). Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnology and Oceanography*, 45(1), 22-30.

González, A., Aranguren-Riaño, N. & Gaviria, S. (2008). Cambios en la Estructura de la Población de *Boeckella gracilis* (Crustacea, Centropagidae) en el plancton del lago de Tota, Boyacá – Colombia. *Acta biológica Colombia*, 13(2), 61 – 72.

Gunkel, G. (2000). Limnology of an Equatorial High Mountain Lake in Ecuador, Lago San Pablo. *Limnologica*, 30, 113-120.

Hecky, R., & Hesslein, R. (1995). Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 14, 631–653.

- Karlson, J., Jansson, M. & Jonsson, A. (2007). Respiration of allochthonous organic carbon in unproductive forest lakes determined by the Keeling plot method. *Limnology Oceanography*, 52(2), 603-608.
- Koste, W. (1978). *Rotatoria - Die Radertiere Mitteleuropas. I-II Textband*. Berlin: Gebruder Borntraeger.
- Krebs, C. (1989). *Ecological Methodology*, University of British Columbia, HarperCollinsPublishers 680.
- Lajtha, K. y Michener, R.H. (1994). *Stable isotopes in Ecology and environmental Science*. Ltd.Oxford, London. Blackwell Scientific Publications, 316.
- Lewis. W. M. (1996). Tropical lakes: how latitude makes a difference. En: F. Schiemer & K.T. Boland (Ed). *Perspectives in Tropical Limnology*. Amsterdam, the Netherlands. SPB Academic Publishers.
- Lewis, W. M. (1987). Tropical Limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18(1), 159 – 184.
- Lindeman, R. J. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, 399-418.
- Martinelli, L., Victoria, R., Matsui, E., Forsberg, B. & Mozeto, A. (1988). Utilização das variações naturais de $\delta^{13}\text{C}$ no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquáticos: princípios e perspectivas. *Acta Limnologica Brasileira*, 11, 859-882.
- Martinelli L., Victoria, R., Forsberg, B. & Richey, J. (1994). Isotopic composition of majors carbon reservoirs in the Amazon floodplain. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 20, 31-46.

- Martinelli, L., Ometto, J., Ferraz, E., Victoria, R., Camargo, P. & Moreira, M. (2009). *Desvendando questões ambientais com isotopos estáveis*. São Paulo: Oficina de Textos.
- Matthews, B. & Mazumder, A. (2006). Habitat Specialization and the Exploitation of Allochthonous Carbon by Zooplankton. *Ecology*, 87(11), 2800 – 2812.
- Matthews, B. & Mazumder, A. (2008). Detecting trophic-level variation in consumer assemblages. *Freshwater Biology*, doi:10.1111/j.1365-2427.2008.02018.x.
- Margalef, R. (1983). *Limnología*. Barcelona, España: Ediciones Omega.
- McCutchan, J., Lewis, W., Kendall, C. & McGrath, C.C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102, 378–390
- Monroy J.D., Aranguren-Riaño, N. & Gaviria S. (2004) Los crustáceos planctónicos del Lago de Tota. *Ciencia en Desarrollo*, 1(2), 64-81
- Moore, J., Berlow, E., Coleman, D., de Ruiter, P., Dong, Q., Hastings, A., Collins, N., McCann, K., Melville, K., Morin, P., Nadelhoffer, K., Rosemond, A., Post, D., Sabo, J., Scow, K., Vanni, M. & Wall, D. (2004). Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 584-600. DOI: 10.1111 /j.1461-0248.2004.00606.x
- Morales E. Reid, J. Lifle, T. Fiers, F. (1996). Cap. 1, Introducción. Págs. 1-5 en: E.S Morales (ed). CATALOGO DE LOS COPEPODOS (CRUSTACEA) CONTINENTALES DE LA PENINSULA DE YUCATAN, MEXICO. El Colegio de la Frontera Sur-ECOSUR y Comision Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-CONAVIO. México.
- Mozeto, A., Umbuzeiro, G. & Jardim, W. (1996). *Métodos de Coleta, Análises Físico-Químicas e Ensaio Biológicos e Ecotoxicológicos de Sedimentos de Água Doce*. 1st ed. São Carlos: Cubo Multimedia

- Nava T. A. (2006). *Depredación selectiva de Centropages furcatus (Copepoda: Calanoida) en Bahía de La Paz, B.C.S., México*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S. México, 59.
- Nogrady, T., Wallace, R. L. & Snell, T. W. (1993). Rotifera. En H. J. Dumont (ed.), *Biology, ecology and systematics. Vol. 1, Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. SPB Academic Publishers bv, The Hague, The Netherlands
- Nogrady, T & Sigers H. (2002). *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, Volume 6*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Núñez, L., Ville, J., Verdugo, N., Sopó, G. & Martínez O. (2014). Informe de Batimetría Lago de Tota. Grupo de Modelación, Subdirección de Hidrología, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM.
- Oliveira, A.C., Soares, M., Martinelli, L. & Moreira, M. (2006). Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lake. *Aquatic Science*, 68, 229-238.
- Pace, M., Cole, J., Carpenter, S., Kitchell, J., Hodgson, J., Van de Bogert, M., Bade, D., Kritzberg, E. & Bastviken, D. (2004). Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature*, 427, 240-243.
- Perga M.E, Kainz M, Matthews B, Mazumder A. (2006). Carbon pathways to zooplankton: insights from the combined use of stable isotope and fatty acid biomarker. *Freshwater Biology*, 51, 2041–2051. DOI: 10.1111 / j.1365-2427.2006.01634.x
- Peterson, B. & Fry B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 18, 293-320. DOI: 10.1146/ nnurev.es.18.110187.001453
- Post, D. (2002). Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.

- Post, D. (2002). The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(6), 269 – 277.
- Rejas, D. (2004). *Trophic relations and nutrient recycling in a tropical floodplain lake*. (Tesis doctoral), Katholieke Universiteit Leuven Faculteit Wetenschappen Departement Biologie. 157.
- Reid, J. (1999). *Limnotemas, Técnicas Taxonômicas Para Copépodes*. Publicado por la asociación Brasileira de Limnología. Rio de Janeiro, Brasil.
- Roldán-Pérez, G. & Ramírez-Restrepo, J. (2008) *Fundamentos de Limnología neotropical 2ª edición*. Medellín: Editorial Universidad de Antioquia.
- Rose, K., Williamson, C., Kissman, C. & Saros, J. (2015). Does allochthony in lakes change across an elevation gradient? *Ecology*, 96(12), 3281–3291.
- Santiago, Louis S.; Andrade, José Luis; Silvera, Katia; Dawson, Todd E.; (2005). El uso de isótopos estables en biología tropical. *Interciencia*, septiembre, 536-542.
- Shield, R.J. & W. Koste. (1992). Rotifera from Australian inland waters VIII. Trichocercidae (Monogononta). *Trans. Roy. Soc. S. Aust*, 116, 1-27.
- Shurin, J., Winder, M., Adrian, R., Keller, W., Matthews, B., Paterson, A., Paterson, M., Pinel-Alloul, B., Rusak, J. & Yan, N. (2010). Environmental stability and lake zooplankton diversity – contrasting effects of chemical and thermal variability. *Ecology Letters*, 13, 453 – 463. DOI: 10.1111 / j.1461-0248.2009.01438.x.

- Smith, S. & Hollibaugh, J. (1997). Annual Cycle and Interannual Variability of Ecosystem Metabolism in a Temperate Climate Embayment. *Ecological Monographs*, 67(4), 509–533. DOI: 10.2307 / 2963468
- Soto-Jiménez, M. F. (2011). Transferencia de elementos traza en tramas tróficas acuáticas. *Hidrobiológica*, 21(3), 239-248.
- Sprules W. & Bowerman J. (1988). Omnivory and food chain length in zooplankton food webs. *Ecology*, 69(2) 418 – 426.
- Thompson, R. Hemberg, M. Starzomski, B. & Shurin, J. (2007). Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology*. 88(3), 612 – 617p.
- Torres, A., Duque, S. & Caraballo, P. (2014). Papel Trófico del Zooplancton a través del análisis de Isótopos Estables en un Lago de inundación en la Amazonia Colombiana. *Caldasia*, 36(2), 331-344.
- Townsend, C.R., Begon, M. & Harper, J. (2008). *Essentials of Ecology*. Third edition. Blackwell Publishing. ISBN: 978-1-4051-5658-5. Oxford 888.
- Ulrich, L. (1996). *Crustacea Cladópera Bosminidae*. Editorial Gustav Fischer.
- Uptc & Corpoboyocá. (2015). Efecto De Variabilidad Climática De Un Ciclo Anual Sobre El Flujo De Nutrientes (C, N Y P), Fuentes Y Biocaptación En El Lago De Tota. Informe final convenio 092. 58p.
- Vanderklift, M.A & Ponsard, S. (2003). Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136, 169–182. DOI 10.1007/s00442-003-1270-z

- Vander Zanden M. & Rasmussen J. (2001). Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food webs studies. *Limnol. Oceanogr.*, 46(8) 2061–2066
- Wantzen, K.M., Machado, F., Voss, M., Boriss, H. & Junk. W. (2002). Flood pulse induced isotopic changes in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences*, 64, 239-251.
- Wetzel, R., Hatcher, P. & Bianchi, T. (1995). Natural photolysis by ultraviolet irradiance of recalcitrant dissolved organic matter to simple substrates for rapid bacterial metabolism. *Limnology Oceanography*, 40(8), 1369-1380.
- Wetzel, R. & Likens, G. (2000). *Limnological Analyses*, 2nd edition. New York: Springer Science + Business Media.
- Wetzel, R. (2001). *Limnology Lake and River Ecosystems*, 3rd edition. San Diego, California Academic Press, 1006.
- Zar, J. (2010). *Biostatistical Analysis*, fifth edition, New Jersey, United States of America: Pearson Prentice-Hall, 947.