

Limnetica, 26 (1): 75-88 (2007)

© Asociación Española de Limnología, Madrid. Spain. ISSN: 0213-8409

## Cambios nictemerales en la distribución vertical de algunos microcrustáceos en un lago artificial del neotrópico (Colombia)

Silvia Villabona-González<sup>1,\*</sup>, Rosa A. Gavilán-Díaz<sup>1</sup> & Ana L. Estrada-Posada<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Limnología., Grupo estudios en Biodiversidad. Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander. AA 678, Bucaramanga, Colombia. [rgavilan@uis.edu.co](mailto:rgavilan@uis.edu.co).

<sup>2</sup> Grupo de Limnología Básica y Experimental. Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. Apartado postal 1226, Medellín, Colombia. [alesposada@yahoo.com](mailto:alesposada@yahoo.com).

\* Autor responsable de la correspondencia: [silvillabo\\_81@yahoo.com](mailto:silvillabo_81@yahoo.com)

### RESUMEN

#### Cambios nictemerales en la distribución vertical de algunos microcrustáceos en un lago artificial del neotrópico (Colombia)

En el Lago Acuarela, un sistema artificial de poca profundidad, se analizó la distribución vertical diaria de los microcrustáceos planctónicos y su relación con algunas variables físicas y químicas. Se evaluaron cuatro ciclos nictemerales a intervalos de tres horas en el sitio más profundo del lago. El cuerpo de agua presentó: Inestabilidad térmica en casi todos los horarios de octubre, enero y mayo, estratificación física y química permanente en todo el nictemeral de marzo y estratificación óxica en todos los muestreos, con anoxia en el fondo. *Bosmina longirostris* (Cladocera) fue la especie más abundante, seguida de los nauplios (Copepoda) que presentaron mayor densidad que los adultos de *Arctodiaptomus dorsalis* y *Thermocyclops decipiens* (Copepoda). Las tres especies y los nauplios presentaron diferencias significativas de la densidad entre los ciclos y en su distribución vertical para cada muestreo, pero no se hallaron diferencias significativas entre horarios, por lo que posiblemente predominó la migración horizontal sobre la migración vertical. Los microcrustáceos se ubicaron principalmente en capas eufóticas y frecuentemente se agregaron en la columna de agua como un gremio más que como poblaciones aisladas, excepto en algunas ocasiones *T. decipiens*.

**Palabras clave:** Lago neotropical, distribución vertical, Cladocera, Copepoda, *Bosmina*, *Arctodiaptomus*, *Thermocyclops*.

### ABSTRACT

#### Nictemeral changes in the vertical distribution of some microcrustaceans in an artificial neotropical lake (Colombia)

The diel vertical distribution of the planktonic microcrustacean and its relationship with some physical and chemical variables was analyzed in the Lake Acuarela, a little depth artificial system. Four nictemeral cycles were evaluated at intervals of three hours in the deepest place of the lake. The water body had: Thermal instability in almost every hour of October, January and May, permanent physical and chemical stratification in the whole nictemeral of March and oxidic stratification in all the samplings, with an anoxic bottom. *Bosmina longirostris* (Cladocera) was the most abundant species followed by the nauplios (Copepoda) that had a higher density than the adults of *Arctodiaptomus dorsalis* and *Thermocyclops decipiens* (Copepoda). Those three species and the nauplios had significant differences of density among the cycles and in their vertical distribution for each sampling, but there were not significant differences among hours, this could mean that the horizontal migration possibly prevailed on the vertical migration. The microcrustaceans were located mainly in euphotic layers and frequently they were aggregated in the water column like a guild more than like isolated populations, except in some occasions *T. decipiens*.

**Keywords:** Neotropical lake, vertical distribution, Cladocera, Copepoda, *Bosmina*, *Arctodiaptomus*, *Thermocyclops*.

## INTRODUCCIÓN

Los lagos tropicales de moderada profundidad, ubicados en regiones con altas corrientes de viento y baja humedad, presentan una gran inestabilidad diaria (Esteves, 1988), producto de la interacción entre el comportamiento térmico y el efecto de la energía externa producida por el viento, que conlleva a una reorganización periódica de las variables físicas y químicas del sistema en el eje vertical (Gavilán-Díaz, 1990). Esto afecta la distribución vertical del zooplankton, ya que las diferentes especies ocupan ciertas profundidades de la columna de agua, de acuerdo con la temperatura, la intensidad de luz, y el oxígeno disuelto entre otros factores físicos, químicos y biológicos (Erkan *et al.*, 2000).

Los ritmos diarios de la distribución y desplazamiento vertical, se conocen como “migración vertical diaria” (MVD), observada frecuentemente en los diferentes grupos zooplanctónicos y en múltiples ecosistemas acuáticos (Bo-Ping & Straskraba, 2001). Existen numerosas investigaciones que la documentan y establecen diversas causas, como acumulación de energía (Sekino & Yamamura, 1999), disponibilidad y calidad del alimento (Sturner & Schwalbach, 2001), y evasión a la depredación por peces (Zaret & Suffern, 1976) e invertebrados (Neill, 1990). Sin embargo, las últimas investigaciones señalan que los cambios en la intensidad lumínica son el principal inductor de las variaciones en la disposición vertical y que factores adicionales modifican la intensidad de la respuesta (Ringelberg & Van Gool, 2003).

Los microcrustáceos planctónicos desempeñan un papel importante en el flujo de energía de los productores a los consumidores terciarios (Dejen *et al.*, 2004). Por su condición de presa y/o depredador y por la influencia de factores abióticos (Horppila *et al.*, 2000), los Copépodos y Cladóceros han desarrollado diferentes patrones de distribución vertical, que van desde un patrón de migración normal, permanencia en la superficie en horas de oscuridad y descenso al estrato afótico durante el día (Peticarrari *et al.*, 2004), hasta la migración inversa (Gavilán-Díaz, 1990) y crepuscular (Torres-Orozco & Estrada-

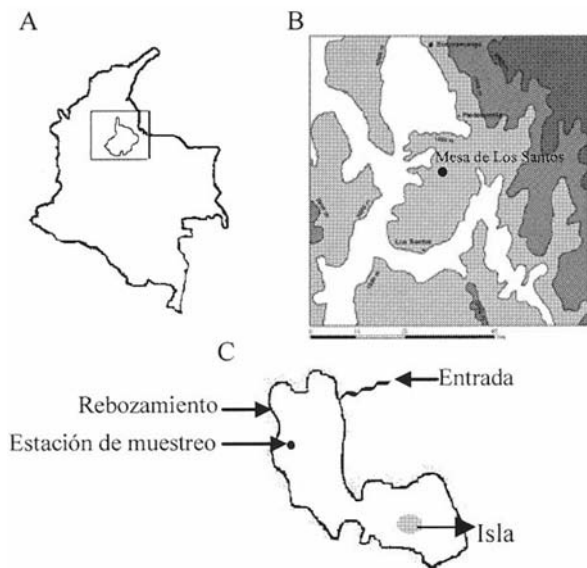
Hernández, 1997), que son comportamientos más inusuales en el zooplankton. Sin embargo, en otros estudios no se ha registrado migración vertical para estos individuos (Fisher *et al.*, 1983).

En ese orden de ideas, es evidente que las variaciones en la disposición vertical de los organismos a nivel de ecosistema son impredecibles desde el punto de vista de la actividad y de la selección individual (Margalef, 1983), ya que son producto de respuestas fisiológicas específicas a las fluctuaciones de los factores bióticos y abióticos que se presentan en cada sistema (Ranta & Nuutinen, 1985), los cuales son particulares para cada lago, y están determinados por las características morfológicas, topográficas y latitudinales (Ramírez & Díaz, 1995).

En este estudio se investigaron los cambios nictemerales en la distribución vertical de las poblaciones de Cladocera y Copepoda de un lago somero tropical, y de igual forma se determinó si esta distribución estuvo asociada con algunas variables físicas y químicas.

## ÁREA DE ESTUDIO

El Lago Acuarela, es un sistema artificial, de origen reciente (1989), ubicado en la Mesa de los Santos, al Noreste del departamento de Santander, Colombia (6°51'N, 73°04'W), a una altitud de 1685 m snm (Fig. 1). Por su ubicación pertenece a la zona de vida de bosque seco premontano (Holdridge, 2000) y a la provincia de Humedad subhúmedo (IGAC, 1977). La precipitación anual total alcanza los 1000 mm y presenta un ciclo bimodal con máximos, en abril-mayo y septiembre-octubre y mínimos de diciembre a enero, datos tomados de la estación meteorológica, privada Guayacanal, situada a aproximadamente a 1km del Lago y de la Estación 2406005 del IDEAM, ubicada en el Municipio de Los Santos. El lago tiene una profundidad máxima de 10.5 m y un área superficial de 200 km<sup>2</sup>. Fue construido sobre un terreno con vegetación natural y es utilizado para recreación y cultivo de peces. El volumen se mantiene por nivel freático, escorrentías y en menor proporción por una pequeña quebrada, y



**Figura 1.** Lago Acuarela. Localización y estación de muestreo: A. Colombia y Departamento de Santander, B. Mesa de los Santos y C. Lago. *Lago Acuarela. Location and sampling station: A. Colombia and Departamento de Santander, B. Mesa de los Santos and C. Lake.*

reboza por una de las paredes laterales (Fig. 1). Las características limnológicas del lago se vienen estudiando desde el 2003, pero no existe ningún reporte sobre el zooplancton.

## MATERIALES Y MÉTODOS

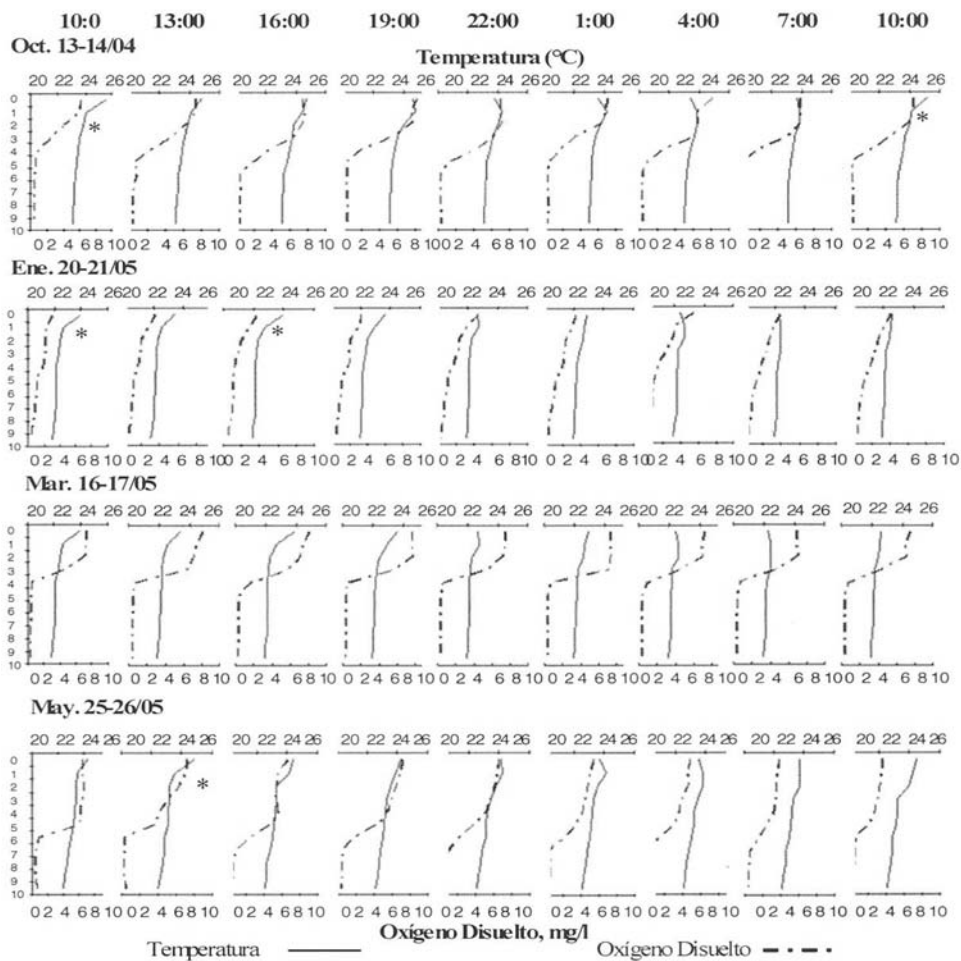
En el sitio más profundo del lago (10.5 m, 6°51'17.9"N, 73°04'21.1"W), se evaluaron cuatro ciclos nictemerales en las siguientes fechas: 13 de octubre de 2004, 20 de enero, 16 de marzo y 25 de mayo de 2005. Los ciclos de muestreo se realizaron a intervalos de tres horas iniciando a las 10:00 horas y terminando igualmente a las 10:00 horas del día siguiente.

La temperatura ambiente y los perfiles verticales de temperatura del agua ( $T^{\circ}$ ), pH y conductividad eléctrica (C.E.) se midieron con una sonda Horiba multiparámetros U-10 y los de oxígeno disuelto (OD), se registraron con un Oxímetro YSI. Se consideró como estratificación térmica diferencias de  $1^{\circ}\text{C}$  o más por cada metro.

Los muestreos para el análisis de distribución vertical de Cladocera y Copepoda en octubre y enero, se hicieron en tres profundidades: sub-superficie (30 cm abajo de la superficie), límite de capa fótica (aproximadamente 1 m en todos los muestreos, calculada para cada horario de acuerdo con la profundidad Secchi y el coeficiente 2.7 según Margalef (1983) y 0.5 m antes del fondo. En marzo y mayo, se adicionó una cuarta profundidad correspondiente a la oxiclina (aproximadamente entre los 4 m y 5 m). En cada profundidad se tomó una sola muestra de 24 litros con una botella de Van Dorn. Posteriormente, las muestras fueron concentradas con una red de 68  $\mu\text{m}$ , almacenadas en frascos de 100 ml y fijadas con formol 4 % y glucosa 8 % (Haney & Hall, 1973). En el laboratorio se determinaron las especies con ayuda de claves taxonómicas (Korinek, 1984; Reid, 1985; Korovchinsky, 1992; Alonso, 1996; El Moor-Loureiro, 1997; Gaviria, 2000) y con la asesoría de personal especializado. Todos los individuos de Cladocera y Copepoda (excepto nauplios) presentes en la muestra se contaron por medio de estereoscopio, en una cubeta de Bogorov de 10 ml. Los nauplios fueron considerados como un grupo aparte y no se clasificaron hasta niveles taxonómicos específicos. Después de agitar la muestra fueron retirados tres ml y depositados en una cámara Sedgwick-Rafter y con un microscopio se contaron todos los nauplios presentes. Las muestras fueron depositadas en la colección Limnológica de la Universidad Industrial de Santander.

## Análisis de los datos

Como medida de tendencia central de los datos se empleó la media aritmética, y la dispersión se calculó usando la desviación estándar y el coeficiente de variación de Pearson (CV). Con el fin de evidenciar diferencias significativas de la distribución de los microcrustáceos se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis, ya que los datos no cumplieron con las exigencias establecidas por las pruebas paramétricas. Para las diferencias entre ciclos se promediaron las abundancias en cada uno y para determinar di-



**Figura 2.** Lago Acuarela. Perfiles verticales de temperatura del agua y oxígeno disuelto para para las fechas de muestreo. \* Estratificación térmica. *Lago Acuarela. Vertical profiles of water temperature and dissolved oxygen for the sampling dates. \* Thermal stratification.*

ferencias espaciales (profundidades) y temporales (horas) se realizó una matriz por cada ciclo, agrupando las abundancias por horas y profundidades, de tal forma que se permitiera observar las diferencias entre cada una de éstas. En caso de obtener diferencias significativas, se utilizó el test de comparación de medias de Mann Whitney para establecer las diferencias específicas entre pares de tratamientos. El nivel de asociación entre el componente biótico y abiótico se determinó por medio de análisis de correlación de Spearman y Análisis de Componentes Principales. Los análisis estadísticos fueron hechos con el paquete Statistica v 6.0.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Componente abiótico

De acuerdo a los datos obtenidos de la Estación Meteorológica Guayaquil, durante el periodo de estudio la precipitación coincidió parcialmente con el comportamiento bimodal histórico de la región, con fuertes lluvias en octubre (193.5 mm) y mayo (151 mm). El mes más seco fue marzo (8 mm) y contrario a los registros históricos que señalan a enero como mes de sequía, en este año, se registraron altas precipitaciones (143.5 mm). Tres de los cuatro

**Tabla 1.** Variación del componente abiótico en cada ciclo nictemeral en el Lago Acuarela. *Variation of the abiotic component in each nictemeral cycle in the Lago Acuarela.*

Variable	Oct.		Ene.		Mar.		May.	
	Media	CV(%)	Media	CV(%)	Media	CV(%)	Media	CV(%)
T° aire (°C)	21.9	17.6	20.1	15.9	21.2	12.7	21.6	13.3
T° agua (°C)	23.7	2.0	22.4	2.4	23.3	6.1	23.4	2.5
O.D. (mg/l)	3.9	81.0	2.4	68.4	3.9	87.3	3.7	65.4
pH	6.9	21.1	5.2	5.7	6.5	22.5	5.8	13.3
C.E. (µS/cm)	25.5	25.3	23.6	5.7	24.1	23.0	24.4	34.6

días de muestreo estuvieron ubicados en épocas de alta pluviosidad, lo que influyó de alguna manera la mezcla térmica en este sistema.

A diferencia de otros lagos tropicales someros, como el Lago Carioca (Barbosa & Tundisi, 1980) y de algunos lagos amazónicos (Tundisi *et al.*, 1984) y africanos (Talling, 1957), que presentan estratificación durante el día y mezcla durante la noche, el Lago Acuarela presentó: 1. Estratificación constante y más profunda las 24 horas en marzo (época de sequía), cuando se registraron los máximos gradientes verticales de todas las variables físicas y químicas analizadas y 2. Inestabilidad térmica en casi todas las horas de octubre, enero y mayo, coincidiendo con la temporada de lluvias (Fig. 2). Esta ausencia de estabilidad es común en sistemas lacustres tropicales, ya que la reducida profundidad, la poca protección contra el viento y la incidencia de las lluvias evitan que se presenten diferencias verticales significativas de temperatura y densidad, y la estratificación, cuando es débil, se rompe fácilmente por las corrientes de convección (Payne, 1986).

La temperatura del aire presentó poca variación entre los ciclos (1.5 °C), con un promedio máximo de 21.6 °C en mayo y un promedio mínimo de 20.1 °C en enero. Esta variable también mostró una baja fluctuación diaria (Tabla 1). A pesar de ello, se registraron los valores menores en las madrugadas, lo cual afectó la estructura térmica del lago, al producirse inversión térmica en enero y mayo, e incluso una estratificación inversa en octubre (1:00 h), debido a la diferencia entre temperatura ambiente y temperatura del agua, ocurriendo una conducción de calor hacia la atmósfera que ocasiona el enfria-

miento de las capas superficiales (Talling, 2001), procesos comúnmente observados en otros sistemas tropicales (Ramírez & Bicudo, 2002) y registrados anteriormente para este lago.

Se observó estratificación óxica permanente (Fig. 2), con un coeficiente de variación mayor que el de las otras variables (Tabla 1) y un gradiente más pronunciado, presentando concentraciones alrededor de 7 mg/l en superficie (excepto en enero cuando fue de ~4 mg/l) y menores de 1 mg/l en el fondo. Este comportamiento es ocasionado por deficiencias de oxígeno en el eje gravedad luz, debido a que las altas temperaturas propias de estos sistemas, controlan la concentración de oxígeno, acelerando los procesos de descomposición de materia orgánica y aumentando la demanda de este gas (Ruttner, 1975). Lo anterior, posiblemente, es la principal causa de la anoxia registrada en las capas profundas, al ser este un lago de origen reciente y construido sobre un terreno con vegetación natural que aún se encuentra en descomposición. Este último aspecto fue evidenciado por un olor a H<sub>2</sub>S a los 10 m, indicando una concentración mayor de 100 µg/l (Infante *et al.*, 1979). Esta alta tasa de descomposición de material vegetal ha sido reportada para otros sistemas como el lago Brokopondo (Van der Heide, 1982) y para la laguna del Parque Norte (Ramírez, 1987), un cuerpo de agua con características similares al analizado en cuanto a origen y morfología.

Igualmente, Esteves (1988) afirma que en lagos de regiones tropicales frecuentemente se observa estratificación química, especialmente de oxígeno independiente de estratificación térmica,

lo cual es aún más evidente en sistemas que fueron construidos en áreas pobladas con vegetación como el lago estudiado. Lo anterior, explica el hecho de que a pesar de que los perfiles de temperatura indican una posibilidad de mezcla vertical de la columna de agua en octubre, marzo y mayo se haya registrado una marcada estratificación óxica persistente.

Excepto en mayo, el comportamiento del pH estuvo ligado al del oxígeno, aunque este presentó una menor fluctuación (Tabla 1), registrándose valores básicos en la superficie y ácidos en el fondo. La dinámica del OD y del pH, está determinada por procesos de oxido-reducción. La presencia del fitoplancton y la alta densidad de cianobacterias en las capas superficiales (*Microcystis* spp.), con alta producción de O<sub>2</sub> y fijación de CO<sub>2</sub> por fotosíntesis, propician un pH básico, y contrariamente la descomposición, la respiración y la anoxia son responsables de la acidez de las capas más profundas (Henry, 1999).

A pesar de que en el fondo se presentó la máxima conductividad, su variación diaria fue baja (Tabla 1) y el gradiente vertical fue reducido, posiblemente debido a la ausencia de una estratificación térmica permanente (Tundisi & Tundisi, 1982). Además, todos los registros (Max. = 47  $\mu$ S/cm, Min. = 18  $\mu$ S/cm) son característicos de cuencas de alta montaña (Roldan, 1992) y propios de aguas tropicales que poseen alcalinidad baja (Talling & Talling, 1965), reducida dureza y bajo contenido de sólidos (Payne, 1986). La tendencia de máximos en el fondo, fue observada también en el Lago Batata (Esteves *et al.*, 1994), debido a una alta liberación de iones por descomposición orgánica y contacto del agua con el sedimento.

**Tabla 2.** Diferencias significativas en la densidad de las especies entre los ciclos de muestreo. *Significative differences in the species density among the cycles of sampling.*

Especie	K-W	P
<i>Bosmina longirostris</i>	90.31	0.001
<i>Arctodiaptomus dorsalis</i>	85.16	0.001
<i>Thermocyclops decipiens</i>	48.53	0.001

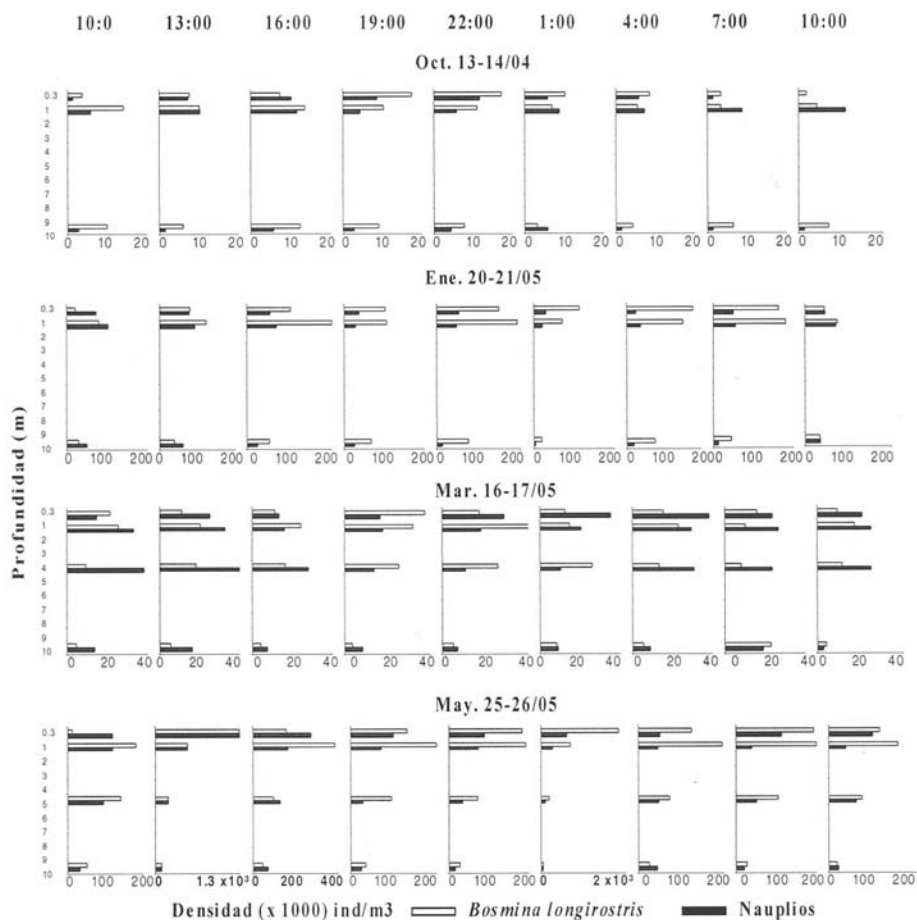
### Distribución vertical del zooplancton

La composición de microcrustáceos del Lago Acuarela es parecida a la de otros sistemas acuáticos neotropicales. *Bosmina longirostris* (Müller 1785), representó el 63 % del total de los microcrustáceos encontrados, los nauplios el 30 %, *Arctodiaptomus dorsalis* (Marsh 1907) el 6 % y *Thermocyclops decipiens* (Kiefer 1929) el 1 %. Las otras especies encontradas, como *Diaphanosoma birgei* (Korinek 1981) y *Daphnia ambigua* (Scourfield 1947) no se tuvieron en cuenta para el análisis de distribución vertical por su mínima abundancia (menos del 1 % del total de individuos) y por su presencia esporádica.

La distribución estacional y vertical de los organismos zooplanctónicos y las diferencias significativas se observan en las figuras 3 y 4 y en las tablas 2 y 3. Las tres especies estudiadas presentaron diferencias significativas entre ciclos, determinadas por su menor densidad en octubre. *B. longirostris*, *A. dorsalis* y los nauplios (quienes no presentaron cambios significativos) tuvieron sus máximos en mayo y *T. decipiens* en marzo. A pesar de que exhibieron una distribución espacial heterogénea, determinada por las diferencias significativas entre profundidades, no se presentaron cambios significativos entre horas, en ningún ciclo para ningún grupo, lo que indica ausencia de migración diaria.

**Tabla 3.** Diferencias significativas en la densidad de las especies entre las diferentes profundidades. *Significative differences in the species density among the different depths.*

	<i>Bosmina longirostris</i>		<i>Arctodiaptomus dorsalis</i>		<i>Thermocyclops decipiens</i>		nauplios	
	K-W	P	K-W	P	K-W	P	K-W	P
Octubre			6.14	0.047			9.14	0.0103
Enero	12.83	0.0016	15.13	0.0005	15.95	0.0003	7.58	0.0226
Marzo	15.6	0.0014	24.6	0.0001	15.1	0.0017	14.8	0.002
Mayo	21.03	0.0001	26.2	0.001	12.11	0.007	14.4	0.0015



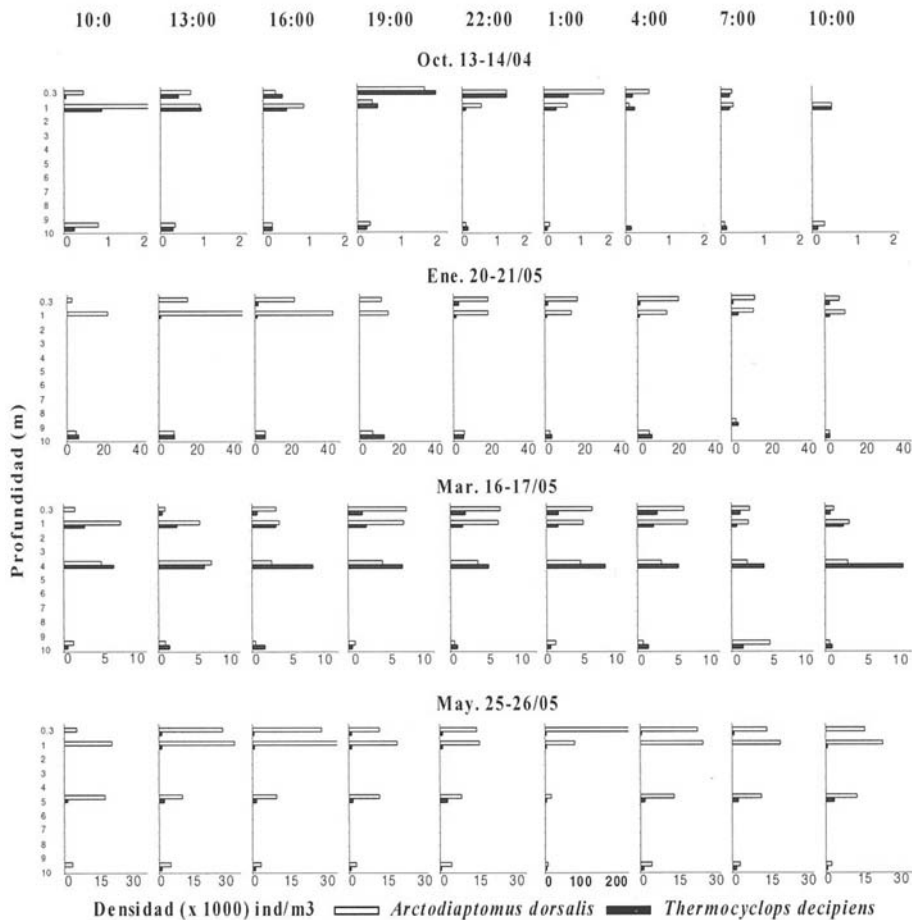
**Figura 3.** Lago Acuarela. Distribución vertical de *Bosmina longirostris* y nauplios. Lago Acuarela. Vertical distribution of *Bosmina longirostris* and nauplios.

En octubre, los gráficos señalan que las tres especies analizadas presentaron una tendencia similar en su distribución vertical, habitando principalmente la superficie durante horas de oscuridad y el límite de la zona fótica durante horas de luz. Sin embargo, el análisis estadístico mostró que sólo *A. dorsalis* presentó diferencias significativas entre profundidades (determinadas por el fondo) y que al igual que *T. decipiens*, se correlacionó positivamente con el oxígeno disuelto.

Durante el ciclo de enero, *B. longirostris* y *A. dorsalis*, prefirieron la superficie (noche) y límite de la zona fótica (día) con mayor temperatura, oxígeno y pH, lo cual es corroborado estadísticamente, al presentarse diferencias vertica-

les significativas, debido al poco número de individuos que permaneció en el fondo y al estar asociadas positivamente con las variables anteriormente mencionadas. Inversamente, *T. decipiens* presentó mayor concentración a los 10 m (profundidad que produjo las diferencias significativas) y baja densidad en capas superficiales, relacionándose negativamente con la temperatura del agua, el oxígeno y el pH.

Las tres poblaciones exhibieron comportamientos diversos durante el día de máxima estratificación (marzo); gráficamente no se observó un patrón entre el día y la noche. No obstante, *B. longirostris* se correlacionó positivamente con la temperatura, el pH y el oxígeno y negativamente con la conductividad, con densidades mayores en



**Figura 4.** Lago Acuarela. Distribución vertical de *Arctodiaptomus dorsalis* y *Thermocyclops decipiens*. Lago Acuarela. Vertical distribution of *Arctodiaptomus dorsalis* and *Thermocyclops decipiens*.

superficie y límite de capa fótica. *A. dorsalis*, presentó movimientos entre todas las profundidades, lo que se evidenció con las diferencias significativas entre casi todas ellas y con la ausencia de asociación con las variables físicas y químicas. *T. decipiens* presentó siempre el máximo número en la oxiclina (4 m), con una correlación positiva con la temperatura, el pH y el oxígeno y negativa con la conductividad.

Un patrón más uniforme se registró en mayo. *B. longirostris* y *A. dorsalis*, tuvieron su máxima densidad en el límite de la zona fótica, y la superficie, especialmente a las 13:00 h y la 1:00 h, cuando se produjo un aumento abrupto en su abundancia. Estuvieron asociados positivamente con T°, OD y pH (excepto

*Bosmina longirostris*), y negativamente con la conductividad. La distribución de *T. decipiens* siguió el mismo patrón de distribución de marzo, con un mayor número de individuos en la oxiclina (5 m), profundidad que produjo las diferencias significativas en la distribución vertical. Sin embargo, no presentó ninguna relación con el componente abiótico.

Los náuplios presentaron un patrón de distribución vertical muy similar en los cuatro ciclos nictemerales; frecuentemente estuvieron concentrados en las aguas oxigenadas, de pH básico, más calidas y con menor concentración iónica de la superficie y el límite de la capa fótica. En marzo fueron más abundantes a los 4 m, pero siguieron evadiendo el fondo y en



esta profundidad se presentaron las diferencias significativas de todos los ciclos, debido a que allí se presentó siempre la menor abundancia de náuplios registrándose densidades mínimas hasta de 30 ind/m<sup>3</sup>.

La migración vertical es una conducta exhibida comúnmente por el zooplancton (Lampert & Sommer, 1997). Particularmente, *B. longirostris* ha sido reportada como especie migradora en lagos a nivel mundial (Gavilán-Díaz, 1990). Diferentes publicaciones han registrado la migración del género *Thermocyclops* (Pinel-Alloul *et al.*, 2004; Torres-Orozco & Estrada-Hernández, 1997) y específicamente, Gavilán-Díaz (1990) encontró migración inversa para la especie *T. decipiens*. El género *Arctodiaptomus* tiene pocas investigaciones relacionadas con este comportamiento, como la de Schabetsberger & Jersabek (2004) quienes hallaron para *Arctodiaptomus alpinus* un patrón de migración vertical diaria influenciado por el sexo. Para la especie *A. dorsalis* no se encontró ningún reporte.

A pesar de que la distribución vertical de los nauplios ha sido poco estudiada (Vuorinen *et al.*, 1999), se ha encontrado que generalmente no tienen una conducta migratoria (Begg, 1976) y que tienden a permanecer en capas superiores (Gavilán-Díaz, 1990).

Los resultados obtenidos indican que a pesar de que los microcrustáceos mostraron gráficamente migración, con tendencia a permanecer en el límite de la capa fótica y/o oxiclina en el día y en la superficie y/o límite de la capa fótica en la noche, no se presentó una migración vertical diaria estadísticamente significativa, debido a que no existieron diferencias entre los horarios. Esta ausencia de migración vertical diaria fue registrada anteriormente por Fisher *et al.* (1983) en el Lago Calado donde los individuos, al igual que en el presente lago, permanecieron principalmente en capas superficiales y oxigenadas, inclusive durante horas de luz. La preferencia por las capas donde aún hay alguna presencia de radiación (límite de C.F), ha sido explicada por la abundancia de alimento específico, que es aproximadamente tres veces más elevado en esta zona que en las capas superficiales (Williamson *et al.*, 1996). Además, allí no están tan expuestos a ser

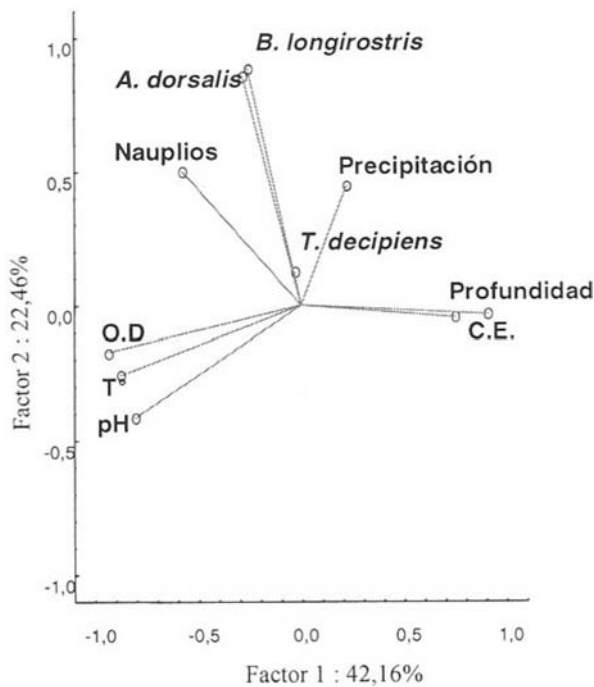
visualizados por los depredadores.

Adicionalmente, la transparencia ejerce una importante influencia en la amplitud de la distribución vertical, pues en sistemas como el presente donde es reducida (aproximadamente 44 cm), una pequeña distancia recorrida ubica a los organismos en una zona de refugio o afótica y una gran amplitud de migración implicaría un gasto de energía inútil para el zooplancton (Torres-Orozco & Estrada-Hernández, 1997). De acuerdo con la composición íctica del Lago (*Cichla ocellaris*, *Geophagus steindachneri*, *Oreochromis niloticus*, *Poecilia reticulata* y *Rhamdia quelen*) es probable que los poecílidos sean importantes depredadores de zooplancton (Meffe & Snelson, 1989), además, prefieren alimentarse en las capas superficiales (Torres-Orozco & Estrada-Hernández, 1997), por lo cual es posible que las bajas densidades registradas en subsuperficie, se deban a una alta presión por depredación y no por efecto de una migración vertical diaria, lo que de hecho no implica que no exista migración. Posiblemente, en este lago, predomina la migración horizontal, ya que las corrientes de viento, pueden cambiar drásticamente los patrones distribucionales del plancton en poco tiempo, concentrando a los organismos en un área dada, o llevándoselos de esta (Boltovskoy *et al.*, 1984), lo que se muestra en las figuras 3 y 4 y la Tabla 4, para octubre y mayo.

De acuerdo con los resultados del análisis de componentes principales (Fig. 5), los primeros dos componentes explicaron el 64.62 % de la variación total de los datos. El eje uno está determinado por la variación del componente abiótico

**Tabla 4.** Evidencia de migración horizontal, mediante los coeficientes de variación de la densidad total del zooplancton en la columna de agua entre las diferentes horas de muestreo. *Evidence of horizontal migration, through the coefficients of variation of the total zooplankton density in the water column among the different hours of sampling.*

	%Oct.	%Ene.	%Mar	%May.
<i>Bosmina longirostris</i>	36.7	35.2	30.6	99.4
<i>Arctodiaptomus dorsalis</i>	54.9	42.5	27.5	107.9
<i>Thermocyclops decipiens</i>	53.9	27.0	18.1	58.9
nauplios	63.3	55.0	47.7	118.4



**Figura 5.** Lago Acuarela. Análisis de componentes principales para el zooplancton y las variables abióticas en los cuatro ciclos de muestreo. *Lago Acuarela. Analysis of principal components for the zooplankton and the abiotic variables in the four sampling cycles.*

(OD, T°, pH, C.E., Profundidad). *B. longirostris* y *A. dorsalis* parecen comportarse como un gremio, más que como poblaciones aisladas. Dicho gremio estuvo controlado positivamente por el oxígeno disuelto y la temperatura y negativamente por la profundidad y la conductividad. Junto con los análisis de correlación (Tabla 5), la posición de los organismos reflejó una distribución vertical agregada y una ubicación en zonas poco profundas, donde se presentaron los máximos de temperatura, oxígeno y pH, y los mínimos de conductividad. El eje dos está regido por la precipitación y la densidad de los grupos zooplanctónicos, observándose ocasionalmente mayores densidades con altas precipitaciones.

Huntley (1985) afirma que la mayoría de factores físicos y químicos de la columna de agua no parecen ser importantes para la MVD y que estos modifican mas no controlan este proceso. A pesar de que en este estudio no se evidenció

**Tabla 5.** Correlaciones entre los microcrustáceos y las variables abióticas. *Correlations between the microcrustacean and the abiotic variables.*

	T°	O.D.	pH	C.E.
<i>A. dorsalis</i> Oct.		0.54		
<i>T. decipiens</i> Oct.		0.53		
Nauplios Oct.		0.53		-0.57
<i>B. longirostris</i> Ene.	0.42	0.54	0.4	
<i>A. dorsalis</i> Ene.	0.55	0.59	0.48	
<i>T. decipiens</i> Ene.	-0.78	-0.48	-0.62	
Nauplios Ene.	0.38		0.43	
<i>B. longirostris</i> Mar.	0.44	0.49	0.45	-0.46
<i>T. decipiens</i> Mar.	0.42	0.49	0.48	-0.52
Nauplios Mar.	0.4	0.45	0.46	-0.58
<i>B. longirostris</i> May.	0.6	0.68		-0.51
<i>A. dorsalis</i> May.	0.74	0.76	0.39	-0.64
Nauplios May.	0.54	0.66		

MVD estadísticamente, dichos factores fueron determinantes en la disposición vertical de los grupos estudiados, principalmente el déficit de oxígeno de capas profundas. Los movimientos restringidos a capas oxigenadas, no son inusuales y han sido reportados frecuentemente (Horppila *et al.*, 2000), puesto que la exposición del zooplancton a concentraciones de oxígeno incluso menores de 1mg/l, que es el límite de tolerancia para los cladóceros (Shapiro, 1990), altera los patrones de distribución vertical (Meyers, 1980), ya que esto resulta en una desventaja reproductiva (Hanazato *et al.*, 1989) y una tasa reducida de crecimiento (Hanazato & Dodson, 1995). De acuerdo a Williamson (1991), los copépodos generalmente son tolerantes a la hipoxia. Sin embargo, esto no se cumplió para ninguna de las dos especies, particularmente *A. dorsalis*. Aparentemente *T. decipiens*, fue más resistente a la anoxia, por su ubicación en capas profundas. No obstante, sólo en enero se asoció negativamente con el oxígeno, pues el establecimiento en la oxiclina durante marzo y mayo no implicó una exposición a los mínimos de esta variable. Ramírez & Díaz (1996-1997) registraron esta ubicación profunda, explicándola, según Payne (1986), como producto de su alimentación raptorial y detritívora, que hace más conveniente su permanencia cerca del fondo.

En conclusión, las diferentes densidades de los microcrustáceos registradas en las distintas profundidades, implican evasión a condiciones químicas desmejoradas (fondo), búsqueda de refugios lumínicos y alimenticios (LCF y oxiclina) y evasión a depredadores o depredación (subsuperficie) y/o a migración horizontal.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Sr. Leonidas Gómez y personal del Club Náutico Acuarela, por permitir la realización del presente estudio; al Dr. Germán Camargo por suministrarnos los datos climáticos de la Estación Guayacanal; al personal del Laboratorio de Limnología de la Universidad Industrial de Santander por su invaluable colaboración; a los auxiliares de campo; a Mauricio Torres por la determinación de la ictiofauna del lago. El primer autor agradece al profesor John Jairo Ramírez y a los integrantes del Grupo LimnoBasE de la Universidad de Antioquia, por su acogida durante la pasantía.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALONSO, M. 1996. Crustácea, Branchiopoda. En: *Fauna ibérica*, Vol. 7. M. A. Ramos *et al.*, (eds.) Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. 486 pp.
- BARBOSA, F. & J. TUNDISI. 1980. Primary production of phytoplankton and environmental characteristics of a shallow quaternary lake at Eastern Brazil. *Arch. Hydrobiol.*, 90: 139-161.
- BARBOSA, F. & J. TUNDISI. 1989. Diel variations in a shallow tropical brazilian lake. I. The influence of temperature variation on the distribution of dissolved oxygen and nutrients. *Arch. Hydrobiol.*, 116 (3): 333-349.
- BEGG, G. 1976. The relationship between the diurnal movements of some of the zooplankton and the sardine *Limnothrissa miodon* in Lake Kariba, Rhodesia. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 529-539.
- BOLTOVSKOY, D., F. PEDROZO & P. BATTISTONI. 1984. The effects of wind and diel vertical migrations on the distribution of freshwater zooplankton. *Studies of Neotropical Fauna and Environment*, 19(3): 137-154.
- BO-PING, H. & M. STRASKRABA. 2001. Control mechanism of diel vertical migration: Theoretical assumptions. *J. Theor. Biol.*, 210: 305-318.
- CALABAN, M. & J. MAKAREWICZ. 1982. The effect of temperature and density on the amplitude of vertical migration of *Daphnia magna*. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 267-271.
- CARVALHO, M. 1983. Efeitos da flutuação do nível da água sobre a densidade e composição do zooplankton em um Lago de Varzea da Amazonia, Brasil. *Acta Amazônica*, 13: 715-724.
- CASSIANO, E. & E. RODRIGUES. 2004. Vertical distribution of zooplankton in the water column of Lago Amapá, Rio Branco, Acre, Brazil. *Rev. Bras. Zool.*, 21(2): 169-177.
- CERBIN, S., D. BALAYLA & W. VAN DE BUND. 2003. Small-scale distribution and diel vertical migration of zooplankton in a shallow lake (Lake Naardermeer, the Netherlands). *Hydrobiologia*, 49: 111-117.
- DEJEN, E., J. VIJVERBERG, L. NAGELKERKE & F. SIBBING. 2004. Temporal and spatial distribution of microcrustacean zooplankton in relation to turbidity and other environmental factors in a large tropical lake (L. Tana, Ethiopia). *Hydrobiologia*, 513: 39-49.
- DUVAL, W. & G. GEEN. 1976. Diel feeding and respiration rhythms in zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 2(6): 823-829.
- ECCLES, D. 1974. An outline of the physical limnology of Lake Malawi (Lake Nyasa). *Limnol. Oceanogr.*, 19: 730-742.
- EL MOOR LOUREIRO, L. 1997. *Manual de identificação de Cladóceros límnicos do Brasil*. Editora Universa. Universidad Católica de Brasilia. Brasil. 155 pp.
- ERKAN, F., A. GÜGÜ. & J. ZAGORODNYAYA. 2000. The diel vertical distribution of zooplankton in the Southeast Black Sea. *Turk. J. Zool.*, 24: 417-427.
- ESTACIÓN GUAYACANAL. 2004. *Datos históricos de precipitación*. Lago Acuarela. 28 pp.
- ESTACIÓN GUAYACANAL. 2005. *Datos diarios de precipitación, años 2004 y 2005*. Lago Acuarela. 2 pp.
- ESTEVEZ, F. 1988. *Fundamentos de limnología*. Río de Janeiro. Editora Interciencia. 574 pp.
- ESTEVEZ, F., S. THOMAZ & F. ROLAND. 1994. Comparison of the metabolism of two floodplain lakes of the Trombetas River (Pará, Brazil) based on a study of diel variation. *Amazoniana*, Plön, 13:(1/2): 33-46.

- ESTRADA-POSADA, A. 1999. *Variação Espacial e temporal da comunidade zooplancônica do reservatório "La Fe", Antioquia, Colombia*. Dissertação de Mestre, Universidade de São Paulo. 78 pp.
- FISHER, T., J. MELACK, B. ROBERTSON, E. HARDY & L. ALVEZ. 1983. Vertical distribution of zooplankton and physico-chemical conditions during a 24-hour period in an Amazon floodplain lake-Lago Calado, Brazil. *Acta Amazônica*, 13 (3/4): 475-487.
- GALLO-SÁNCHEZ, J., S. GAVIRIA & J. RAMÍREZ. 2004. Dinámica de la comunidad zooplanctónica (Excepto Protozoa) en la Laguna del Parque Norte, Medellín (Antioquia, Colombia). *Actual. Biol.*, 26 (81): 231-241.
- GASOL, J., K. JÜRGENS, R. MASSANA, J. CALDERÓN-PAZ & C. PEDRÓS-ALIÓ. 1995. Mass development of *Daphnia pulex* in a sulfide-rich pond (Lake Ciso). *Arch. Hydrobiol.*, 132: 279-296.
- GAVILÁN-DÍAZ, R. 1990. *Flutuações Nictemerais dos Fatores Ecológicos na Represa de Barra Bonita-Médio Tietê-SP*. Dissertação de Mestre, Universidade Federal de São Carlos. 157 pp.
- GAVIRIA, S. 2000. *Guía de laboratorio para la identificación de Cladóceros, Copépodos y Rotíferos*. Medellín. Editorial Universidad de Antioquia. 56 pp.
- GLIWICZ, M. 1985. Predation or food limitation: an ultimate reason for extinction of planktonic cladoceran species. *Archiv für Hydrobiologie, Beihefte Ergebnisse der Limnologie*, 21: 419-430.
- GONZÁLEZ, E., M. ORTAZ, C. PEÑA-HERREIRA & A. DE INFANTE. 2004. Physical and chemical features of a tropical hypertrophic reservoir permanently stratified. *Hydrobiologia*, 522: 301-310.
- HANAZATO, T., M. YASUNO, & M. HOSOMI. 1989. Significance of a low oxygen layer for a *Daphnia* population in Lake Yunoko, Japan. *Hydrobiologia*, 185: 19-28.
- HANAZATO, T. & S. DODSON. 1995. Synergistic effects of low concentration, predator kairomone, and a pesticide on the Cladoceran *Daphnia pulex*. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 700-709.
- HANEY, J. & D. HALL, 1973. Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 331-339.
- HENRY, R. 1999. Heat budgets, thermal structure and dissolved oxygen in Brazilian reservoirs. In: *Theoretical reservoir ecology and its applications*. J. G. Tundisi & M. Straskraba (eds.): 125-151. International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Sciences & Backhuys Publishers, São Paulo.
- HOLDRIDGE, L. 2000. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. IICA, San José de Costa Rica. 216 pp.
- HOPP, U. & M. MAIER. 2005. Implication of the feeding morphology for herbivorous feeding in some fresh water cyclopoid copepods. *Freshwat. Biol.*, 50: 742-747.
- HORPPILA, J., T. MALINEN, L. NURMINEN, P. TALLBERG & M. VINNI. 2000. A metalimnetic oxygen minimum contributing to the low biomass of cladocerans in Lake Hiidenvesi—a diurnal study on the refuge effect. *Hydrobiologia*, 436: 81-90.
- HUNTLEY, M. 1985. Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplankton. In: *Migration: Mechanism and adaptive significance*. M. A. Rankin (Comp.): 71-90. Contributions in Marine Science (Suppl.) 27.
- IDEAM. 2003. *Datos Históricos de precipitación. Estación 2406005*. La Mesa. 12 pp.
- INFANTE, A., O. INFANTE, M. MARQUEZ, W. LEWIS & F. WEIBEZAHN. 1979. Conditions leading to mass mortality of fish and zooplankton in Lake Valencia, Venezuela. *Acta científica Venezolana*, 30: 67-73.
- INSTITUTO GEOGRÁFICO AGUSTÍN CODAZZI (IGAC). 1977. *Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia*. Vol. XIII. Nº 11. Bogotá. 283 pp.
- JARAMILLO, J. & S. GAVIRIA. 2003. Caracterización física, química y estructura de la comunidad zooplanctónica de un pequeño lago tropical, Lago Santander (Rionegro, Antioquia, Colombia). *Caldasia*, 25 (2): 355-380.
- KORINEK, V. 1984. *Cladóceros-Cladocera*. Bruxelles, Belgium: Cercle hydrobiologique de Bruxelles. 90 pp.
- KOROVCHINSINSKY, N. 1992. *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Sididae & Holopediidae (Crustacea: Daphniiformes)*. Netherlands: SPB Academic Publishing. 82 pp.
- LAMPERT, W. & U. SOMMER. 1997. *Limnoecology: The ecology of lakes and streams*. New York: Oxford University Press. 382 pp.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Barcelona: Ed. Omega 1010 pp.
- MÁRQUEZ, C. & G. GUILLOT. 2001. *Ecología y efecto ambiental de embalses*. Aproximación

- con casos colombianos*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. 242 pp.
- MATSUMURA-TUNDISI, T., J. TUNDISI & L. TAVARES. 1984. Diel migration and vertical distribution of Cladocera in Lake D. Helvecio (Minas Gerais, Brazil). *Hydrobiologia*, 113: 299-306.
- MEFFE, G. & F. SNELSON Jr. 1989. An ecological overview of poeciliid fishes. In: *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. G. Meffe & F. Snelson Jr (eds.): 13-31. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- MEYERS, D. 1980. Diurnal vertical migration in aquatic microcrustacea: light and oxygen responses of littoral zooplankton. In: *Evolution and ecology of zooplankton communities*. W. Kerfoot (ed.): 80-90. University Press, England.
- NEILL, W. 1990. Induced vertical migration in copepods as a defense against invertebrate predation. *Nature*, 345: 524-526.
- PAYNE, A. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. Wiley, Nueva York. 310 pp.
- PERTICARRARI, A., M. ARCIFA & R. RODRIGUES. 2004. Diel vertical migration of copepods in a Brazilian lake: a mechanism for decreasing risk of *Chaoborus* predation?. *Braz. J. Biol.*, 64(2): 289-298.
- PINEL-ALLOUL, B., G. MÉTHOT & N. MALINSKY-RUSHANSKY. 2004. A short-term study of vertical and horizontal distribution of zooplankton during thermal stratification in Lake Kinneret, Israel. *Hydrobiologia*, 526: 85-98.
- RAMÍREZ, J. 1987. Contribución al conocimiento de las condiciones limnológicas de la Laguna del Parque Norte. *Actual. Biol.*, 16 (59): 12-30.
- RAMÍREZ, J. & A. DÍAZ. 1995. Cambios diurnos de temperatura y variables físicas y químicas en dos épocas del año en la Laguna del Parque Norte, Colombia. *Act. Limnol. Brasil.*, 7: 87-104.
- RAMÍREZ, J. & A. DÍAZ. 1996-1997. Fluctuación estacional del zooplancton en la laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. *Rev. Biol. Trop.*, 44(3)/45(1): 549-563.
- RAMÍREZ, J. & C. BICUDO. 2002. Variations of climatic and physical co-determinants of phytoplankton community in four nictemeral sampling days in a shallow tropical reservoir, southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.*, 62 (1): 1-14.
- RAMOS-JILIBERTO, R., J. CARVAJAL, M. CARTER & L. ZUÑIGA. 2004. Diel vertical migration patterns of three zooplankton populations in a Chilean Lake. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 29-41.
- RANTA, E. & V. NUUTINEN. 1985. Daphnia exhibit diurnal vertical migration in Shallow Rock-Pools. *Hidrobiologia*, 127: 253-256.
- RAVERA, O. 1996. Zooplankton and trophic state relationships in temperate lakes. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 54: 195-212.
- REID, J. 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da orden cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bol. Zool., Univ. S. Paulo*, 9:17-143.
- REID, J. 1989. The distribution of species of the genus *Thermocyclops* (Copepoda, Cyclopoida) in the western hemisphere, with description of *T. parvus*, new species. *Hydrobiologia*, 175: 149-174.
- RINGELBERG, J. & E. VAN GOOL. 2003. On the combined analysis of proximate and ultimate aspects in diel vertical migration (DVM) research. *Hydrobiologia*, 491: 85-90.
- ROLDAN, G. 1992. *Fundamentos de limnología neotropical*. Medellín: Universidad de Antioquia. 529 pp.
- RUTTNER, F. 1975. *Fundamentals of Limnology*. 3<sup>rd</sup> edition. University of Toronto Press. Toronto. 307 pp.
- SEKINO, T. & N. YAMAMURA. 1999. Diel vertical migration of zooplankton: optimum migrating schedule based on energy accumulation. *Evolutionary Ecology*, 13: 267-282.
- SENDACZ, S. 1984. A study of the zooplankton community of Billings Reservoir-São Paulo. *Hydrobiologia*, 113: 121-127.
- SHAPIRO, J. 1990. Biomanipulation: the next phase-making it stable. *Hydrobiologia*, 200/201: 13-27.
- STATSOFT, INC. 2001. Statistica v 6.0 for Windows. Data análisis software system, www.statsoft.com.
- STERNER, R. & M. SCHWALBACH. 2001. Diel integration of food quality by *Daphnia*: Luxury consumption by a freshwater planktonic herbivore. *Limnol. Oceanogr.*, 46(2): 410-416.
- SUÁREZ-MORALES, E. & M. ELÍAS-GUTIÉRREZ. 2001. On the taxonomical status of *Arctodiaptomus dampfi* Brehm (Crustacea: Copepoda: Diaptomidae) with comments on *A. dorsalis* (Marsh). *J. Limnol.*, 60 (1): 11-18.
- TALLING, J. 1957. Diurnal changes of stratification and photosynthesis in some tropical African waters. *Proceedings of the Royal society*, 147: 57-83.

- TALLING, J. & I. TALLING. 1965. The chemical composition of African lake waters. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 50: 421-463.
- TALLING, J. 2001. Environmental controls on the functioning of shallow tropical lakes. *Hydrobiologia*, 458: 1-8.
- TOLOMEYEV, A. & Y. ZADEREEV. 2005. An in situ method for the investigation of vertical distributions of zooplankton in lakes: Test of a two compartment enclosure. *Aquatic Ecology*, 39 (1-2): 181-188.
- TORRES-OROZCO, R. & M. ESTRADA-HERNÁNDEZ. 1997. Patrones de migración vertical en el plancton de un lago tropical. *Hidrobiológica*, 7: 33-40.
- TUNDISI, J. & T. TUNDISI. 1982. Estudos limnológicos no sistema de lagos do Médio Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. *Anais do II Seminário Regional de Ecología*, 133-258.
- TUNDISI, J., B. FORSBERG, A. DEVOL, T. ZARET, T. MATSUMURA-TUNDISI, A. DOS SANTOS, J. RIBEIRO & E. HARDY. 1984. Mixing Patterns in Amazon lakes. *Hydrobiologia*, 108: 3-15.
- VAN DER HEIDE, J. 1982. *Lake Brokopondo*. Financing phase limnology of a man-made lake in the humid tropics. Amsterdam. Offsetdrukkerij Kanters B. V. 271 pp.
- VUORINEN, I., H. KURKI, E. BOSMA, A. KALANGALI, H. MOLSA & O. LINDQVIST. 1999. Vertical distribution and migration of pelagic *Copepoda* in Lake Tanganyika. *Hydrobiologia*, 407: 115-121.
- WILLIAMSON, C. 1991. Copepoda. In: *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. J. Thorp & A. Covich (eds.): 782-822. New York: Academic Press.
- WILLIAMSON, C., R. SAUNDERS, R. MOELLER & P. STUTZMAN. 1996. Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory. *Limnol. Oceanogr.* 41(2): 224-233.
- WOOD, R., PROSSER & R. BAXTER. 1976. The seasonal pattern of thermal characteristics of four of the Bishoftu crater lakes, Ethiopia. *Freshwat. Biol.*, 6: 519-530.
- ZARET, T. & S. SUFFERN. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.*, 21(6): 804-813.