



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Diversidad ecológica de crustáceos planctónicos en sistemas lénticos colombianos.

Nelson Javier Aranguren Riaño

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2013

Diversidad ecológica de crustáceos planctónicos en sistemas lénticos colombianos.

Nelson Javier Aranguren Riaño

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Doctor en Ciencias Biología

Director:

Ph.D. Rodolfo Ospina Torres

Codirector:

Ph.D. Cástor Guisande González

Línea de Investigación:

Biodiversidad y Conservación

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

Año 2013

Contenido

Resumen.....	V
Lista de figuras.....	VII
Lista de tablas.....	X
Introducción.....	11
1. Diversidad taxonómica de cladóceros y copépodos planctónicos en lagos de Colombia: análisis local y regional.....	13
1.1. Introducción.....	13
1.2. Materiales y Métodos.....	16
1.2.1. Área de estudio.....	16
1.2.2. Recolección de muestras de plancton.....	17
1.2.3. Recolección de información física y química.....	17
1.2.4. Análisis de pigmentos fotosintéticos.....	18
1.2.5. Identificación taxonómica de especies.....	18
1.2.6. Sistematización y análisis de información.....	18
1.3. Resultados.....	19
1.3.1. Diversidad taxonómica Región Norandina.....	20
1.3.2. Diversidad taxonómica Región Amazonia.....	24
1.3.2. Diversidad taxonómica Región Cinturón Árido Pericaribeño.....	27
1.3.3. Diversidad taxonómica comparativa.....	31
1.3.4. Factores de regulación de la cantidad de especies.....	34
1.4. Discusión.....	38
1.5. Referencias Bibliográficas.....	45
2. Diversidad ecológica de cladóceros y copépodos planctónicos en lagos de Colombia: análisis local y regional.....	55
2.1. Introducción.....	55
2.2. Materiales y Métodos.....	58
2.2.1. Área de estudio.....	58
2.2.2. Muestras de plancton.....	59
2.2.3. Información física y química.....	59
2.2.4. Análisis de pigmentos fotosintéticos.....	60
2.2.6. Sistematización de información.....	60
2.3. Resultados.....	61
2.3.1. Condiciones limnológicas generales.....	61
2.3.2. Análisis de la composición de aminoácidos: contexto taxonómico.....	62
2.3.3. Análisis de la composición de aminoácidos: contexto geográfico.....	65
2.3.4. Composición de aminoácidos crustáceos planctónicos: escala regional.....	68
2.3.5. Análisis en casos específicos.....	70
2.3.6. Efecto de variables ambientales sobre la composición de aminoácidos.....	74
2.4. Discusión.....	75
2.5. Referencias Bibliográficas.....	81
A. Anexo: Ubicación de lagos seleccionados.....	88
B. Anexo: Listado de especies de crustáceos planctónicos con datos de aminoácidos.....	89

3. Aspectos de la morfología de cladóceros y copépodos planctónicos en lagos de Colombia: aproximación funcional	91
3.1. Introducción	91
3.2. Materiales y Métodos	93
3.2.1. Área de estudio	93
3.2.2. Información física y química	94
3.2.3. Análisis de pigmentos fotosintéticos	95
3.2.4. Muestras de zooplancton.....	95
3.2.5. Caracterización morfométrica de los crustáceos	95
3.2.6. Sistematización de información	102
3.3. Resultados.....	103
3.3.1. Morfometría y aspectos taxonómicos	103
3.3.2. Morfometría y aspectos geográficos.....	107
3.3.3. Morfometría y condiciones ambientales.....	114
3.4. Discusión	116
3.5. Referencias Bibliograficas.....	121
4. Conclusiones.....	124
Anexo 1. Ubicación de lagos seleccionados	127
Anexo 2. Listado de especies de crustáceos planctónicos con morfometría	128

Resumen

Los ecosistemas acuáticos tropicales son muy importantes por la gran heterogeneidad ambiental, biodiversidad y servicios ecosistémicos, sin embargo, se conoce poco acerca de su funcionamiento. Se describe la relación de la diversidad taxonómica y ecológica de las especies de crustáceos planctónicos de 15 lagos de Colombia para las regiones Norandina, Pericaribeña y Amazonia. Se identificaron 43 especies, con una mayor proporción de especies dentro de cladóceros y un mayor endemismo en la región Norandina. Un análisis de composición de aminoácidos para la especies, resalta a los calanoides y Sididae (Cladocera) como los organismos más especializados, con la fluctuación temporal ambiental, variación de fitopigmentos y tamaño de los lagos como las variables más significativas para explicar diferencias en la composición de aminoácidos. Se concluye que en escalas local y regional, los patrones de diversidad taxonómica y ecológica son diferentes con implicación en el grado de redundancia y especialización de las especies.

Palabras clave: zooplancton, biodiversidad, nicho trófico, Neotropico, diversidad ecológica, crustáceos.

Abstract

Tropical aquatic ecosystems are important for their environmental heterogeneity, biodiversity, and ecosystem services, however, little is known about its functioning. The relationship between taxonomic and ecological diversity of planktonic crustacean species from 15 lakes of Colombia in the regions Norandina, Pericaribeña and Amazonia was studied. 43 species were identified with a great proportion of species inside of cladocers and high endemism in the region Norandina. Analysis of aminoacids components for the species noted to the calanoids and Sisidae (Cladocera) as the most specialized organisms, with the variables, environmental temporal fluctuation, variation of phytopigments, and lake size, which explained significative differences in the aminoacids composition. The main conclusion is the patterns of taxonomic and ecological diversity to regional and local scale are different with implication over redundancy grade and specialization of species.

Keywords: zooplankton, biodiversity, trophic niche, Neotropic, ecological diversity, crustaceans

Lista de figuras

Figura 1-1: Géneros de crustáceos planctónicos representados por más de una especie	19
Figura 1-2: Especies de crustáceos planctónicos por área de distribución geográfica	21
Figura 1-3: Dendrograma por afinidad en la composición taxonómica de los crustáceos planctónicos en lagos de la región Norandina	23
Figura 1-4. Especies de crustáceos planctónicos de la región Norandina por área de distribución geográfica	23
Figura 1-6. Especies de crustáceos planctónicos de la región Amazónica por área de distribución geográfica	27
Figura 1-7: Dendrograma por afinidad en composición taxonómica de los crustáceos planctónicos en lagos de la región Pericaribeña	30
Figura 1-8: Especies de crustáceos de la región Pericaribeña por área de distribución geográfica	30
Figura 1-9: Cantidad promedio de especies y variabilidad por región	31
Figura 1-11: Proporción de especies según categoría de distribución por región	33
Figura 1-12. Dendrograma de la composición taxonómica de los crustáceos planctónicos para los lagos estudiados	34
Figura 1-13: Relación del tamaño del lago y la cantidad de especies de crustáceos del plancton	35
Figura 1-14: Relación concentración de clorofila a y cantidad de especies de crustáceos del plancton	35
Figura 1-15: Relación grado de estabilidad física y química con la cantidad de especies de crustáceos del plancton	37
Figura 1-16: Relación entre la riqueza de pigmentos fotosintéticos y la cantidad de especies de crustáceos del plancton	37

Figura 2-1: Gráfico del análisis de componentes principales sobre variables físicas y químicas de los sistemas por región: Amazonia (Ama), Norandina (NA), Pericaribeña (PC).....	62
Figura 2-2: Valores del índice de fluctuación para los cambios temporales físicos y químicos en los lagos por región: Amazonia (Ama), Norandina (NA), Pericaribeña (PC).	63
Figura 2-3: Distribución de medias \pm DS para los datos del análisis discriminante sobre la composición de aminoácidos de las especies de crustáceos por grupo taxonómico.	64
Figura 2-5: Distribución de medias + DS para los datos del análisis discriminante sobre la composición de aminoácidos de las especies de crustáceos por región biogeográfica.	66
Figura 2-6: Distancia promedio y variación de la composición de los aminoácidos de los crustáceos planctónicos por grupo y región. NA=Norandina, Ama=Amazonia, PC=Pericaribeña. Cala=Calanoida, Cyclo=Cyclopoida, Clado=Cladocera.	67
Figura 2-7: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de los crustáceos planctónicos de los lagos amazónicos.	68
Figura 2-8: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de los crustáceos planctónicos de los lagos Norandinos.....	69
Figura 2-9: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de los crustáceos planctónicos de los lagos de la región Pericaribeña.....	70
Figura 2-10: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de <i>Bosmina longirostris</i> en tres lagos de la región Norandina.....	71
Figura 2-11: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de <i>Notodiaptomus maracaibensis</i> en cuatro lagos de la región Pericaribeña	72
Figura 2-12. Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de <i>Thermocyclops decipiens</i> en cuatro lagos de la región Pericaribeña	73
Figura 2-13: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de <i>Moina micrura</i> en tres lagos de la región Amazonia	73
Figura 2-14: Relación de la concentración de clorofila <i>a</i> y la distancia promedio en la composición de aminoácidos de los crustáceos planctónicos por lago.	74
Figura 3-3. Gráfica del análisis de multiescalamiento dimensional para las especies de cladóceros anomópodos	106
Figura 3-4. Gráfica del análisis de multiescalamiento dimensional para las especies de cladóceros ctenópodos.....	107
Figura 3-5. Variación del tamaño corporal de los copépodos calanoideos entre lagos y regiones.	108

Figura 3-6. Variación de las proporciones de a. mandíbula, b. antena, c. maxilípedos, de los copépodos calanoideos entre lagos y regiones.....	108
Figura 3-7. Variación del tamaño corporal de los copépodos ciclopoideos entre lagos y regiones.	110
Figura 3-8. Variación de la proporción del ancho corporal en los copépodos ciclopoideos por lago y región.....	110
Figura 3-9. Variación del tamaño corporal de los cladóceros anomópodos entre lagos y regiones.	111
Figura 3-10. Variación de las proporciones de a. cabeza, b. mandíbula, c. pata 1, de los cladóceros anomópodos entre lagos y regiones.....	112
Figura 11. Variación de la proporción de la pata 3 en los cladóceros ctenópodos por lago y región.	113
Figura 3-12. Efecto de la concentración de clorofila a de los lagos sobre la longitud corporal de copépodos calanoideos.	114
Figura 3-13. Efecto de la concentración de clorofila a de los lagos sobre la longitud corporal de cladóceros anomópodos.....	115
Figura 3-14. Efecto de la variabilidad temporal del hábitat en los lagos sobre la longitud corporal de copépodos ciclopoideos.....	116

Lista de tablas

Pág.

Tabla 1-1: Localización geográfica de los sistemas seleccionados.....	16
Tabla 1-2: Listado de especies de crustáceos planctónicos registrados en lagos de la región Norandina.....	21
Tabla 1-3: Listado de especies de crustáceos planctónicos registrados en lagos de la región Amazonia	24
Tabla 1-4: Listado de especies de crustáceos planctónicos registrados en lagos de la región Pericaribeña	28
Tabla 1-5: Listado de géneros de crustáceos planctónicos con dos o más especies por región	32
Tabla 2-1: Localización geográfica de los sistemas seleccionados.....	58
Tabla 2-2: Porcentajes de validación en la asignación de datos a diferentes categorías geográficas para cada uno de los tres grupos principales de crustáceos planctónicos....	67
Tabla 3-1. Localización geográfica de los sistemas seleccionados.....	93
Tabla 3-2. Estructuras consideradas en el análisis morfométrico por grupos taxonómico	96

Introducción

El estudio de la diversidad biológica, su naturaleza así como los procesos históricos y ecológicos que la determinan, son de vigencia permanente. Inicialmente se abordó desde una perspectiva descriptiva con fundamento taxonómico y filogenético; recientemente se ha concentrado la investigación en establecer modelos de distribución de especies y patrones de interacción con el ambiente, así como en evaluar efectos de la variabilidad espacial y temporal en las condiciones del ambiente sobre las entidades biológicas. El enfoque ahora es más de carácter funcional, se pretenden comprender relaciones de causalidad en y entre poblaciones de las diferentes especies, su organización natural y su dinámica.

En ecosistemas acuáticos tropicales, es relativamente nuevo el enfoque funcional al abordar el estudio de la diversidad. Esto es más relevante en el zooplancton, sobre el cual la investigación se ha mantenido enfocada en aspectos descriptivos convencionales. Sin embargo nuevas herramientas tecnológicas nos permiten explorar sobre el rol de las especies en las comunidades y la importancia de estos roles en la dinámica de los ecosistemas. Con base en recientes estudios de carácter ecológico en ríos, lagos y embalses, se ha revelado un panorama de alta complejidad de los ecosistemas acuáticos tropicales, debido principalmente a un bajo grado de predictibilidad en la variación temporal del ambiente y a una alta heterogeneidad espacial, en escalas local y regional.

Con el objetivo de explorar sobre algunos de estos aspectos, se estructuró el proyecto interinstitucional "Aproximación al estudio de la diversidad ecológica en ambientes acuáticos de Colombia", del cual se deriva el presente documento centrado en el estudio de la diversidad de los crustáceos planctónicos de 15 lagos ubicados en las regiones biogeográficas: Norandina, Pericaribeña y Amazónica. El libro está organizado en tres capítulos principales en formato de artículo científico:

1. *Diversidad taxonómica de cladóceros y copépodos planctónicos en lagos de Colombia: análisis local y regional*

2. *Diversidad ecológica de cladóceros y copépodos planctónicos en lagos de Colombia: análisis local y regional*

3. *Aspectos de la morfología de cladóceros y copépodos planctónicos en lagos de Colombia: aproximación funcional*

Se anexan los soportes de las publicaciones y ponencias orales que hasta la fecha se han generado como producto de esta investigación.

1. Diversidad taxonómica de cladóceros y copépodos planctónicos en lagos de Colombia: análisis local y regional

1.1. Introducción

El estudio de la biodiversidad en los ecosistemas tropicales se torna prioritario, en primer lugar porque el conjunto de sus especies constituye un patrimonio insustituible y en segundo lugar debido a que la información que se obtiene de su estudio puede generar grandes beneficios, no solo por la comprensión misma de la naturaleza, sino por el conocimiento de los procesos que la afectan. Considerando el actual deterioro ambiental y la consecuente desaparición de las especies, la investigación sobre la biodiversidad podría ser el mayor reto ambiental que ha de enfrentar la humanidad en los próximos años (Moreno 2001).

Colombia ha sido reconocida como uno de los doce países con mayor diversidad biológica del mundo (Hernández y col. 1992b). Esa gran diversidad es una herencia de procesos evolutivos y de especiación del Terciario y Cuaternario, con dos centros principales: Amazonia y Andes (Van der Hammen 1995), y es favorecida por la alta

complejidad orográfica y climática que ha derivado en una considerable variedad de condiciones ambientales y de ecosistemas, entre estos los acuáticos. Bajo este panorama, los sistemas acuáticos de Colombia se han ordenado en cuatro provincias geográficas (Donato 1998): Alta Montaña Tropical, Andina, Tierras Bajas y Costera.

Los crustáceos planctónicos (copépodos y cladóceros) son un grupo de organismos que hacen parte de la biota acuática de lagos y océanos, así como de la zona potamal y de los planos inundables de grandes ríos. Según Margalef (1983), los crustáceos planctónicos acceden a los recursos disponibles de diversas formas y con diferentes grados de selectividad de acuerdo con su capacidad sensitiva a la expresión del entorno, lo que determina el potencial de diversidad del grupo en los sistemas acuáticos. En Colombia se conocen 69 especies de copépodos (Gaviria y Aranguren 2007) y 74 especies de cladóceros (Gaviria 2000), de las cuales 22 y 24 respectivamente, serían verdaderamente planctónicas (Roldán y Ruíz 2001). A pesar de esto, la información sobre la composición de especies de crustáceos planctónicos en sistemas acuáticos de Colombia se considera incompleta, debido a la concentración de esfuerzos de investigación en algunos sectores de las regiones Andina y Caribe.

Otro aspecto fundamental en el estudio de la diversidad en los ecosistemas acuáticos tropicales, trata de la comprensión de los mecanismos de regulación de la cantidad de especies que los integran y de cómo varían estos en escala local y regional. Este conocimiento permitiría no solo ampliar el espectro de conocimiento acerca de la biodiversidad, sino usar esta información para establecer criterios más precisos de valoración, categorización, conservación y manejo de los ecosistemas

acuáticos. A pesar de la importancia del tema, poco se conoce sobre estos procesos en sistemas acuáticos tropicales.

El tamaño de los lagos tendría efecto positivo sobre la riqueza de crustáceos planctónicos, por la mayor estabilidad física y oferta potencial de nichos (Dodson 1992, Dodson y Silva-Briano 1996). Sobre el efecto de la de la productividad primaria Dodson y col. (2000), establecieron un patrón unimodal en esta relación, en el que los lagos de mediana a baja productividad expresaron la mayor concentración de especies. Sin embargo hacen énfasis en la necesidad de conocer las implicaciones de las escalas temporal y espacial en la relación a la productividad y riqueza. También se debe considerar que estas tendencias no son generalizables, pues los mecanismos de regulación de la riqueza de estos organismos parecen variar según el área geográfica (De Los Ríos y Soto 2007).

Otro factor determinante de la diversidad es el grado de estabilidad del ambiente físico. Connell y Orias (1964) plantean que el costo derivado en los procesos de regulación fisiológica sería más bajo en un ambiente estable, lo cual posibilita una mayor inversión en crecimiento y reproducción por parte de las poblaciones y se proveen mayores oportunidades de formación de asociaciones interespecíficas entre las poblaciones existentes y entre nuevas especies foráneas. Sobre la diversidad en el plancton, Margalef (1957), Flöder y Sommer (1999) y Beisner (2001) manifiestan que la heterogeneidad temporal en la disponibilidad de recursos y el nivel de fluctuación del ambiente físico tienen un fuerte impacto y están estrechamente relacionados. Sin embargo no habría claridad en la forma como opera este proceso. Aunque la comprensión de este tipo de mecanismos sigue siendo un desafío para los investigadores (Gaston 2000), se reconoce a la variabilidad temporal de las condiciones del ambiente como factor determinante de la estructura de las comunidades (Rutherford y col. 1999 y Ruokolainen y col. 2009).

Los objetivos principales de este trabajo son: 1) Cuantificar la diversidad taxonómica de los crustáceos planctónicos de 12 sistemas acuáticos tropicales ubicados en tres regiones biogeográficas de Colombia, con variadas condiciones estructurales y funcionales y 2) Determinar qué factores ambientales (tamaño de los lagos, concentración de clorofila *a*, variabilidad temporal en las condiciones del hábitat y riqueza de pigmentos fotosintéticos) son los que controlan las posibles diferencias en la riqueza de especies entre hábitats.

1.2. Materiales y Métodos

1.2.1. Área de estudio

Se seleccionaron 12 cuerpos de agua lénticos (Tabla 1-1), distribuidos en tres de las principales provincias biogeográficas de Colombia, según Hernández y col. (1992a). Entre marzo de 2005 y febrero de 2007 se adelantaron dos muestreos por sistema en épocas climáticas contrastantes, en periodos de alta y baja precipitación según el patrón climático conocido para cada región.

Tabla 1-1: Localización geográfica de los sistemas seleccionados

Provincia	Sistema	Coordenadas	Altitud (m)
Norandina	Tota	05°33'40'' N 72°53'52'' W	3015
	Fúquene	05°27'38'' N 73°45'22'' W	2543
	Iguaque	05°41'26'' N 73°26'17'' W	3600
	Guatavita	04°58'80'' N 73°04'49'' W	3000

Tabla 1-1: (continuación)

Cinturón Árido Pericaribeño	Vipis (Vía Parque Isla de Salamanca)	11°02'39'' N 74°45'34'' W	4
	Complejo Ayapel	08°19'42'' N 75°06'11'' W	18
	Momil	09°14'10'' N 75°40'51'' W	15
	Purísima	09°13'16'' N 75°44'27'' W	15
Amazonía	Yahuaraca	04°11'42'' S 69°57'20'' W	90
	Tarapoto	03°48'34'' S 60°25'50'' W	97
	Zacambú	04°17'39'' S 70°08'24'' W	89
	El Correo	03°46'30'' S 70°22'50'' W	97

1.2.2. Recolección de muestras de plancton

La colección de unidades muestrales de plancton se hizo mediante arrastres con red de 45 μm de diámetro de poro, en la zona de aguas libres de cada sistema desde un bote neumático de remo, tomando en cuenta las consideraciones de Boltovskoy (1995). Las muestras se preservaron en solución de formalina al 4%.

1.2.3. Recolección de información física y química

Simultáneamente al muestreo biológico, se realizó la medición *in situ* de variables ambientales como temperatura y pH mediante pH-metro Boeco ad 110, transparencia con disco Secchi, profundidad con ecosonda Echotest II, conductividad eléctrica con conductímetro Schott-Gerate CG 858 y oxígeno disuelto mediante oxímetro YSI 55.

1.2.4. Análisis de pigmentos fotosintéticos

Se analizaron los pigmentos fotosintéticos de cada sistema, entre estos la clorofila *a*, mediante cromatografía líquida de alta eficiencia siguiendo la metodología descrita por Zapata y col. (2000). El equipo utilizado es un Waters Alliance, detector 996 Waters photodiode array y una columna Waters Symmetry C8 (150 x 4.6 mm, 3.5 μ m, 100 Å de tamaño de poro).

1.2.5. Identificación taxonómica de especies

La identificación taxonómica de las especies se realizó mediante disecciones de los ejemplares bajo observación en estereoscopio, montajes en láminas y como medio glicerina. Para Cladocera se revisaron las claves y reportes de Paggi (1973), Brandorff (1976), Paggi y Paggi (1990), Korovchinsky (1992), Gaviria (1993), Elmoor-Loureiro (1997), Flößner (2000), Orlova-Bienkowskaja (2001) y Monroy y col. (2004). Para Copepoda se revisaron las claves y reportes de Sendacz y Kubo (1982), Dussart (1984), Reid (1985), Gaviria (1989), Reddy (1994), Cicchino y col. (2001), Dussart y Defaye (2001), Gutiérrez-Aguirre y col. (2006) y Gaviria y Aranguren (2007).

1.2.6. Sistematización y análisis de información

Para establecer el comportamiento de la riqueza por región, se estimó el promedio y la desviación estándar y se representó esta información en gráficos de cajas y bigotes. Se realizó un análisis de agrupamiento para establecer el grado de asociación entre lagos por región y entre regiones con base en la presencia o ausencia de las especies de crustáceos. Se usó la distancia euclídea como medida de similitud y el agrupamiento simple como herramienta de vinculación (Krebs 1989). El grado de estabilidad temporal físico y químico de cada lago se evaluó mediante el índice de estabilidad

de Dubois (Guisande-C. y col. 2006), con la ecuación:

$$D = \sum_{i=1}^s P_i \log_2 \frac{P_i}{P_{im}}$$

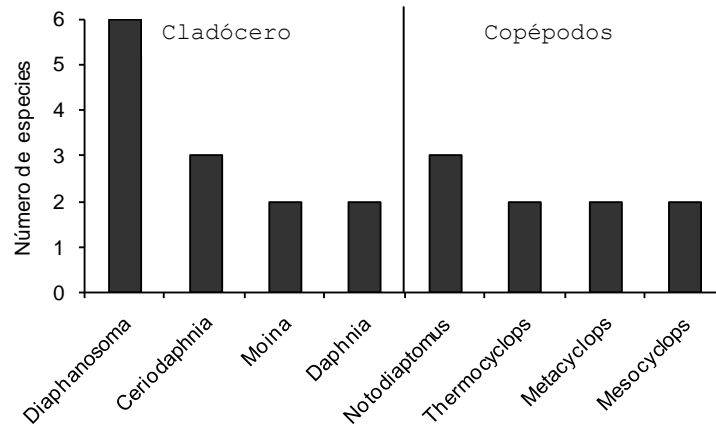
donde s es el número de variables, P_i la proporción relativa de la variable i a un tiempo específico y P_{im} el estado de referencia, que se calcula como la media de proporciones relativas para la variable i durante el periodo de estudio.

Para evaluar el efecto del tamaño de los lagos, del grado de estabilidad físico y químico, de la concentración de clorofila a de los lagos y de la variedad de pigmentos fotosintéticos sobre la cantidad de especies por lago y región se estimó para cada caso el coeficiente de correlación lineal de Pearson (Zar 1999) y un análisis de regresión lineal múltiple para establecer la variable explicativa de mayor importancia. Se analizó la posible autocorrelación de los residuos mediante el test de Durbin-Watson (DW), la existencia de distribución normal por el test de Kolmogorov-Smirnov (KS) y el grado de colinealidad entre ellos.

1.3. Resultados

Se han identificado 43 especies de crustáceos planctónicos, 23 de cladóceros, 13 de copépodos ciclopoideos y 7 de copépodos calanoideos. En la figura 1-1 se muestran los géneros con mayor representación de especies.

Figura 1-1: Géneros de crustáceos planctónicos representados por más de una especie



Los géneros de los cladóceros *Diaphanosoma* y *Ceriodaphnia*, de las familias Sididae y Daphnidae respectivamente, y los copépodos calanoideos del género *Notodiaptomus*, mostraron la mayor riqueza de especies entre los crustáceos del plancton de los lagos estudiados.

La mayor proporción de especies se distribuyen geográficamente en la región Neotropical seguida por especies cosmopolitas (Figura 1-2). En menor proporción aquellas conocidas en la franja tropical o endémicas. Se seleccionan las categorías de forma similar a Korovchinsky (2006).

1.3.1. Diversidad taxonómica Región Norandina

Se han identificado 13 especies, 7 pertenecen a cladóceros, 4 a copépodos ciclopoideos y 2 a copépodos calanoideos. La distribución de las especies en los lagos de la región Norandina se presenta en la tabla 1-2.

El cladócero *Bosmina longirostris* se registró en los cuatro sistemas, mientras que el ciclopoideo *Metacyclops mendocinus* fue registrado en dos sistemas. Las demás especies (85%) están restringidas a uno de los lagos.

Figura 1-2: Especies de crustáceos planctónicos por área de distribución geográfica

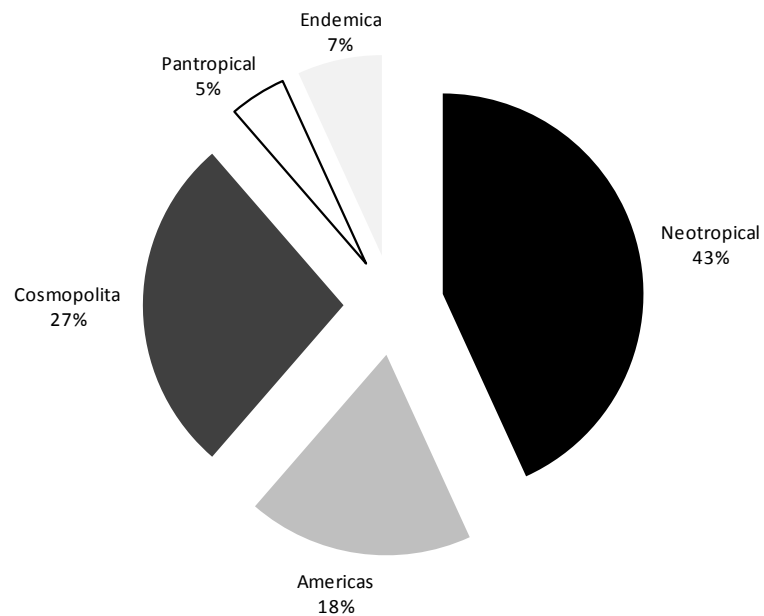


Tabla 1-2: Listado de especies de crustáceos planctónicos registrados en lagos de la región Norandina

Taxón	Tota	Fúquene	Iguaque	Guatavita
Cladocera				
<i>Bosmina longirostris</i> O. F. Müller, 1785	+	+	+	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	+			
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> Müller, 1765		+		
<i>Daphnia ambigua</i> Scourfield, 1947		+		
<i>Daphnia pulex</i> Leydig, 1860	+			
<i>Diaphanosoma birgei</i> Korineck, 1981	+			

Tabla 1-2: (Continuación)

<i>Diaphanosoma brachyurum</i> - group		+		
Copepoda Cyclopoida				
<i>Metacyclops leptotus totaensis</i> Reid, Molina & Fukushima, 1990	+			
<i>Metacyclops mendocinus</i> Wierzejski, 1892		+		+
<i>Tropocyclops prasinus altoandinus</i> Gaviria, 1994	+			
<i>Tropocyclops prasinus prasinus</i> Fischer, 1860			+	
Copepoda Calanoida				
<i>Boeckella gracilis</i> Daday, 1902	+			
<i>Colombodiaptomus brandorffi</i> Gaviria, 1989			+	

Por afinidad en la composición de los crustáceos planctónicos, las lagunas de Fúquene y Guatavita conforman un grupo, diferenciado de las lagunas de Iguaque y lago de Tota, que presentaron mayor proporción de especies exclusivas. En la figura 1-3 se muestra el patrón de organización según la similitud en la composición taxonómica.

Según la distribución geográfica la mayoría de especies registradas en los lagos de la región Norandina se conocen en el continente americano, aunque la diferencia no es tan marcada

respecto a la proporción de especies cosmopolitas, del Neotrópico o endémicas (Figura 1-4).

Figura 1-3: Dendrograma por afinidad en la composición taxonómica de los crustáceos planctónicos en lagos de la región Norandina

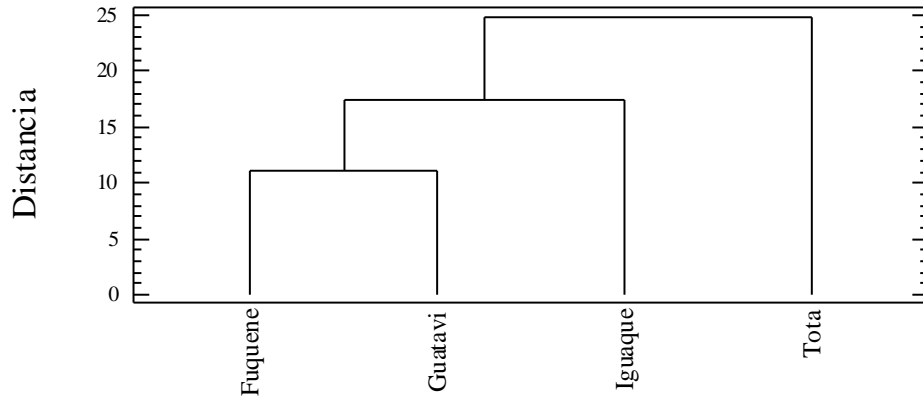
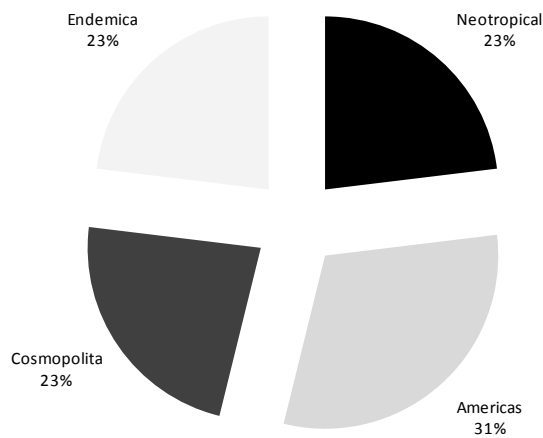


Figura 1-4. Especies de crustáceos planctónicos de la región Norandina por área de distribución geográfica



1.3.2. Diversidad taxonómica Región Amazonia

Se han identificado 17 especies, 10 de cladóceros, 5 de copépodos ciclopoideos y 2 de copépodos calanoideos. La distribución de las especies en los lagos de la región Amazónica se presenta en la tabla 1-3.

Especies como el ciclopoideo *Mesocyclops longisetus longisetus* y el cladóceros *Bosminopsis deitersi* se consideran de amplia distribución en la región, mientras que 6 especies de crustáceos (35%), están restringidas a uno de los lagos.

Tabla 1-3: Listado de especies de crustáceos planctónicos registrados en lagos de la región Amazonia

Taxón	Yahuaracaca	Zacambú	Tarapoto	El Correo
Cladocera				
<i>Bosmina hagmani</i> Stingelin, 1904	+			
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895	+	+	+	+
<i>Diaphanosoma brevireme</i> Sars, 1901	+		+	+
<i>Diaphanosoma polypina</i> Korovchinsky, 1982	+	+		
<i>Diaphanosoma spinulosum</i> Herbst, 1967	+			+
<i>Moina micrura</i> Kurz, 1874	+		+	+

Tabla 1-3: (Continuación)

<i>Moina minuta</i> Hansen, 1899	+	+		+
<i>Moina reticulata</i> Daday, 1905			+	+
<i>Moinodaphnia macleayi</i> King, 1853		+		
<i>Pseudosida bidentata</i> Herrick, 1884	+			
Copepoda Cyclopoida				
<i>Mesocyclops longisetus longisetus</i> Thiébaud, 1914	+	+	+	+
<i>Mesocyclops meridianus</i> Kiefer, 1926	+			
<i>Microcyclops anceps anceps</i> Richard, 1897	+	+	+	
<i>Thermocyclops crassus</i> Fischer, 1853	+			
<i>Thermocyclops tenuis</i> Marsh, 1910	+		+	+

Tabla 1-3: (Continuación)

Copepoda Calanoida				
<i>Dactylodiaptomus pearsei</i> Wrigth, 1927	+			
<i>Notodiaptomus linus</i> Brandorff, 1973	+		+	+

Las lagunas de El Correo y Tarapoto presentan la mayor similitud en la composición taxonómica de los crustáceos planctónicos; se diferencian de los lagos de Zacambú y Yahuarcaaca, que presenta la mayor variedad de especies, muchas de ellas exclusivas de este último sistema. En la figura 1-5 se muestra el patrón de organización según la similitud en la composición taxonómica.

En esta región las especies conocidas para el Neotrópico presentan la mayor proporción (Figura 1-6), seguidas de las especies cosmopolitas y aquellas conocidas en el continente americano.

Figura 1-5: Dendrograma por afinidad en la composición taxonómica de los crustáceos planctónicos en lagos de la región Amazónica

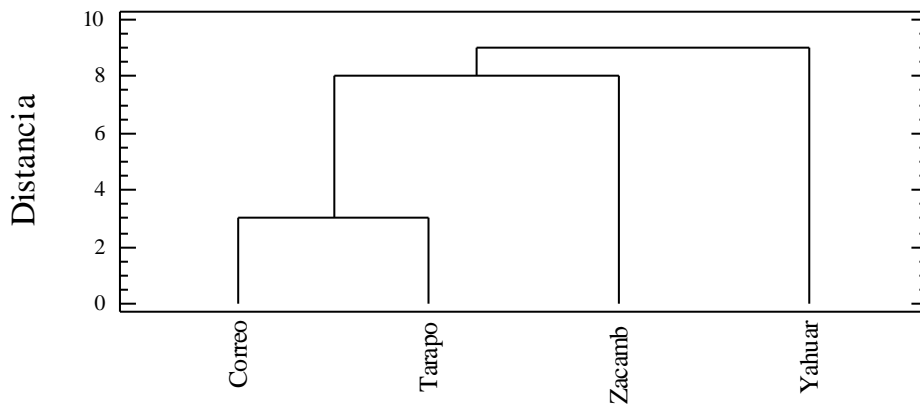


Figura 1-6. Especies de crustáceos planctónicos de la región Amazónica por área de distribución geográfica



1.3.2. Diversidad taxonómica Región Cinturón Árido Pericaribeño

Se registran 15 especies, 8 de cladóceros, 4 de copépodos ciclopoideos y 3 de copépodos calanoideos. La distribución de las especies en los lagos de la región Pericaribeña se presenta en la tabla 1-4.

Tabla 1-4: Listado de especies de crustáceos planctónicos registrados en lagos de la región Pericaribeña

Taxón	Ayapel	Momíl	Purísima	Vipis
Cladocera				
<i>Bosmina longirostris</i> O. F. Müller, 1785	+	+	+	+
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895	+			
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars, 1886	+	+	+	+
<i>Diaphanosoma brevireme</i> Sars, 1901	+			+
<i>Diaphanosoma dentatum</i> Herbst, 1968	+			
<i>Diaphanosoma spinulosum</i> Herbst, 1967	+	+	+	
<i>Moina micrura</i> Kurz, 1874	+	+	+	
<i>Moina minuta</i> Hansen, 1899	+			+
Copepoda Cyclopoida				
<i>Diacyclops</i> sp.	+			
<i>Mesocyclops venezolanus</i> Dussart, 1987	+	+	+	+
<i>Thermocyclops crassus</i> Fischer, 1853	+			
<i>Thermocyclops decipiens</i> Kiefer, 1929	+	+	+	+

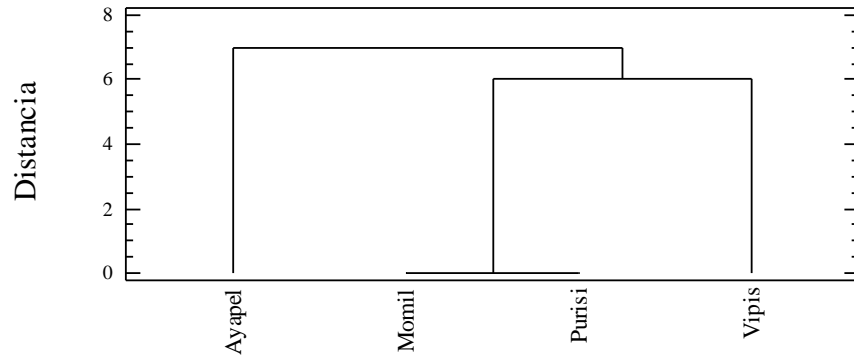
Tabla 1-4: (Continuación)

Copepoda Calanoida				
<i>Arctodiaptomus dorsalis</i> Marsh, 1907				+
<i>Notodiaptomus coniferoides</i> Wrigth, 1927	+			
<i>Notodiaptomus maracaibensis</i> Kiefer, 1956	+	+	+	

Especies de cladóceros como *Ceriodaphnia cornuta* y *Bosmina longirostris*, y de copépodos ciclopoideos como *Mesocyclops venezolanus* y *Thermocyclops decipiens* se distribuyen en todos los sistemas muestreados. El 38% de las especies correspondiente a 6 taxones se consideran de distribución restringida a alguno de los sistemas.

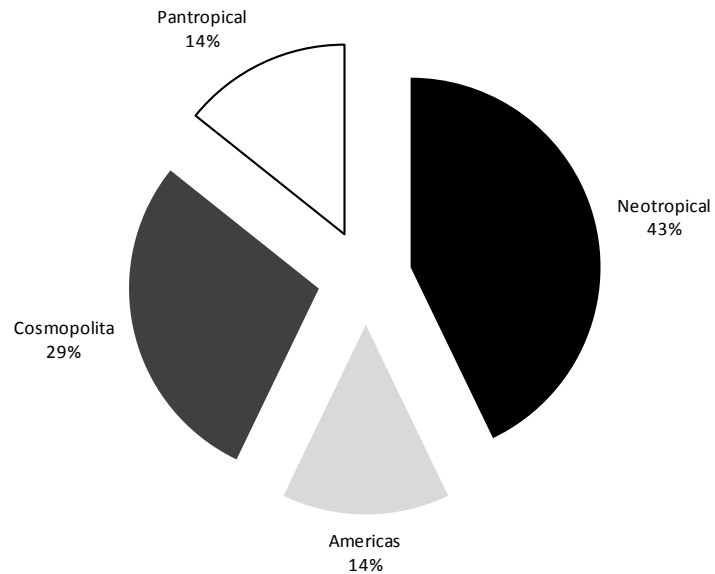
Los sistemas Momíl y Purísima están conformados por las mismas especies de crustáceos planctónicos. Los lagos de Vipis y Ayapel se diferencian del grupo anterior por la presencia de una mayor proporción de especies exclusivas, fenómeno más destacado en Ayapel. En la figura 1-7 se muestra el patrón de organización según la similitud en la composición taxonómica.

Figura 1-7: Dendrograma por afinidad en composición taxonómica de los crustáceos planctónicos en lagos de la región Pericaribeña



de distribución geográfica. De la región Neotropical se presentan la mayoría de especies de crustáceos planctónicos, seguida de especies cosmopolitas y en menor proporción de las conocidas en la franja tropical y en el continente americano.

Figura 1-8: Especies de crustáceos de la región Pericaribeña por área de distribución geográfica



1.3.3. Diversidad taxonómica comparativa

La mayor riqueza promedio y la mayor variabilidad local se presentaron en la región de la Amazonia, seguida por la región Pericaribeña y posteriormente la región Andina. La figura 1-9 presenta la tendencia de la riqueza promedio y el rango de dispersión de la cantidad de especies de crustáceos planctónicos por región.

Se destaca la riqueza de especies de los cladóceros del género *Diaphanosoma* en todas las regiones. La Región Norandina muestra, comparativamente con las regiones Pericaribeña y Amazónica, mayor diversificación a nivel de género (Tabla 1-5).

Figura 1-9: Cantidad promedio de especies y variabilidad por región

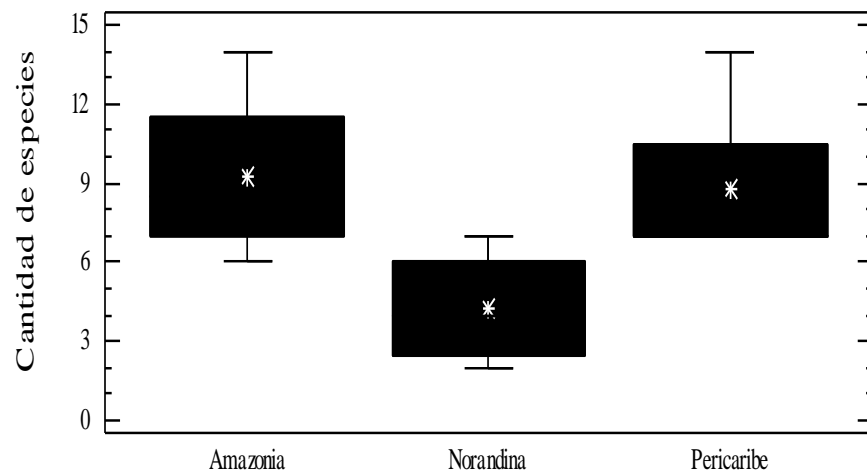


Tabla 1-5: Listado de géneros de crustáceos planctónicos con dos o más especies por región

Amazonía	Caribe	Andina
<i>Diaphanosoma</i>	<i>Diaphanosoma</i>	<i>Diaphanosoma</i>
<i>Moina</i>	<i>Moina</i>	<i>Daphnia</i>
<i>Thermocyclops</i>	<i>Thermocyclops</i>	<i>Ceriodaphnia</i>
	<i>Notodiaptomus</i>	<i>Metacyclops</i>
		<i>Tropocyclops</i>

La proporción de la cantidad de especies por grandes grupos taxonómicos no presenta una variación significativa entre las regiones (Figura 1-10). Este fenómeno corresponde con el potencial natural de diversificación que se conoce para los crustáceos del plancton.

En la región Norandina se determinó una importante proporción de especies con distribución restringida a un solo sistema, contrastable con lo expresado en las regiones Pericaribeña y Amazónica, donde la mayoría de las especies se encuentran distribuidas en más de un sistema (Figura 1-11).

Figura 1-10: Proporción de especies de crustáceos planctónicos por grupo y por región

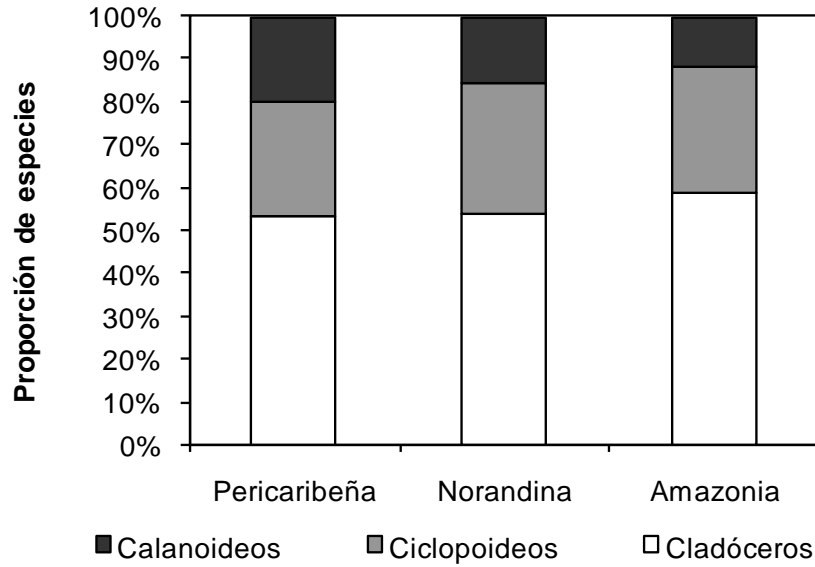
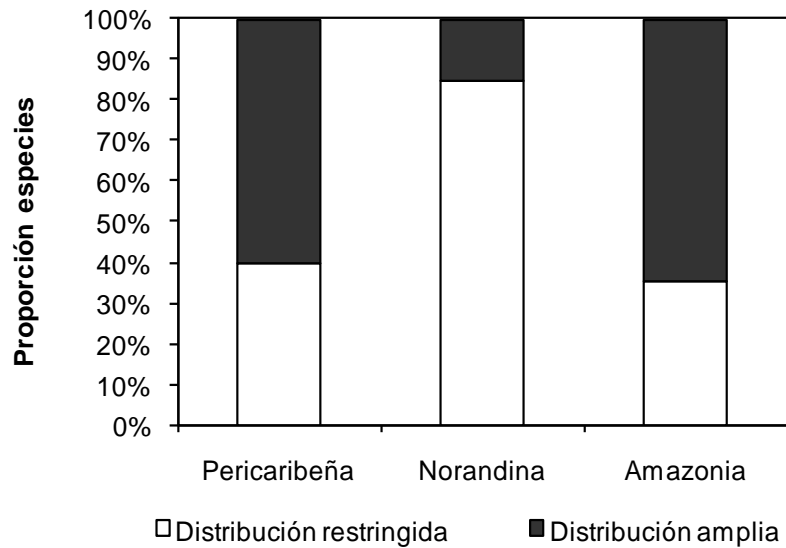
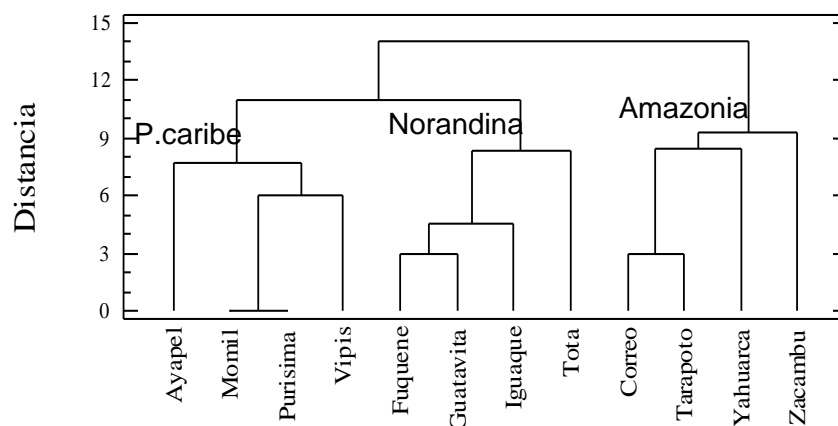


Figura 1-11: Proporción de especies según categoría de distribución por región



Con base en la composición taxonómica de los crustáceos planctónicos en los lagos seleccionados, cada región expresa identidad faunística (Figura 1-12). Aunque en grado bajo, las regiones Norandina y Pericaribeña presentan mayor similitud en la composición de las especies.

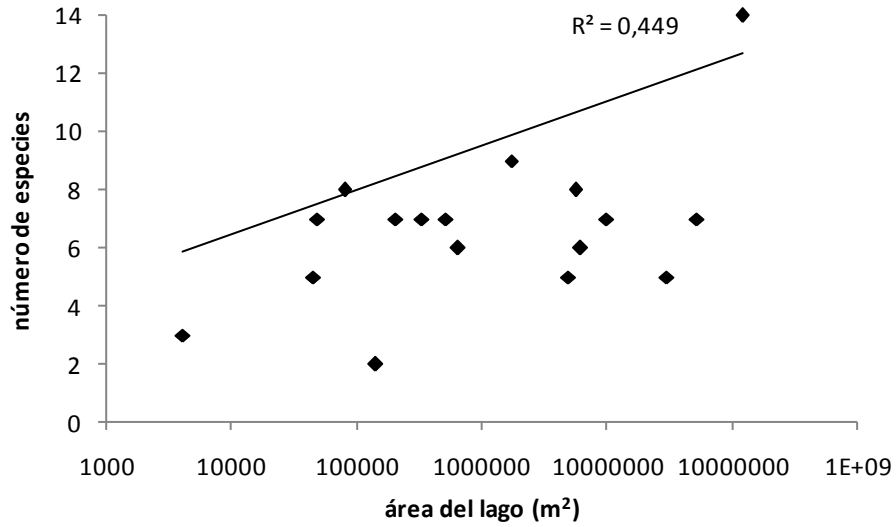
Figura 1-12. Dendrograma de la composición taxonómica de los crustáceos planctónicos para los lagos estudiados



1.3.4. Factores de regulación de la cantidad de especies

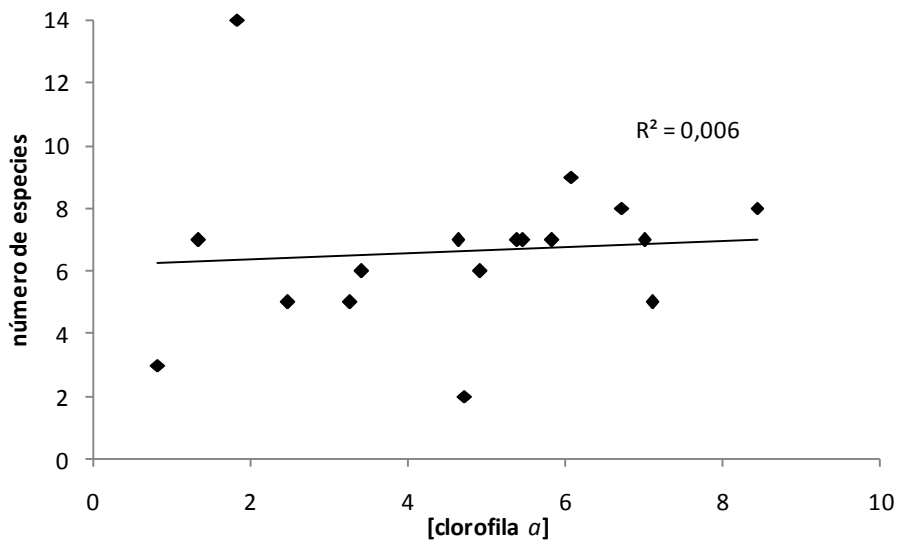
La cantidad de especies de crustáceos está determinada de forma positiva y significativa por el tamaño de los lagos ($r = 0,67$, $F_{1,16} = 12,22$, $p = 0,003$). En la figura 1-13 se representa esta relación.

Figura 1-13: Relación del tamaño del lago y la cantidad de especies de crustáceos del plancton



No se encontró una relación significativa de la cantidad de especies con la concentración de clorofila *a*, usada como indicador del potencial de productividad de los lagos (Figura 1-14).

Figura 1-14: Relación concentración de clorofila *a* y cantidad de especies de crustáceos del plancton



Otra variable que se relacionó con la cantidad de especies en los lagos estudiados fue el grado de estabilidad físico y químico (Figura 1-15). En los sistemas con mayor fluctuación temporal se encontró menor riqueza de crustáceos planctónicos ($r = -0,85$, $F_{1,13} = 36,69$, $p < 0,001$).

La riqueza de los pigmentos fotosintéticos como un indicador de calidad de recurso presentó una relación positiva significativa con la riqueza de crustáceos planctónicos ($r = 0,50$, $F_{1,14} = 5,27$, $p = 0,036$), ver figura 1-16.

El análisis de regresión múltiple del que se excluye el efecto de la clorofila *a* por no presentar relación evidente, establece que el tamaño de los lagos, la estabilidad del hábitat y la riqueza de pigmentos fotosintéticos son factores importantes para explicar la variación de la riqueza de los crustáceos planctónicos ($r^2 = 0,82$, $F_{3,11} = 22,49$, $p < 0,001$). Sin embargo, en el modelo el grado de estabilidad temporal en las condiciones del hábitat es la variable que explica de forma más significativa las diferencias en la cantidad de especies de crustáceos en los sistemas estudiados ($t = -5,208$, $p < 0,001$). El valor de $DW = 2,34$ indica que no se presenta autocorrelación entre los residuos. La prueba de *KS* establece que los residuos se distribuyen de forma normal ($p = 0,756$).

Figura 1-15: Relación grado de estabilidad física y química con la cantidad de especies de crustáceos del plancton

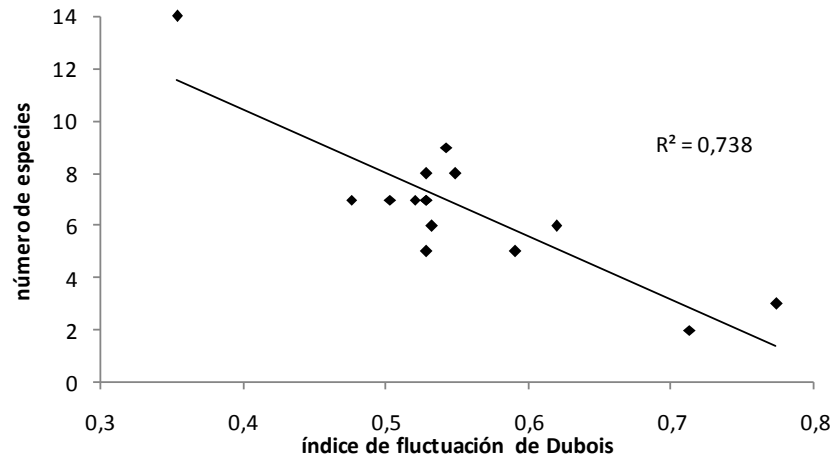
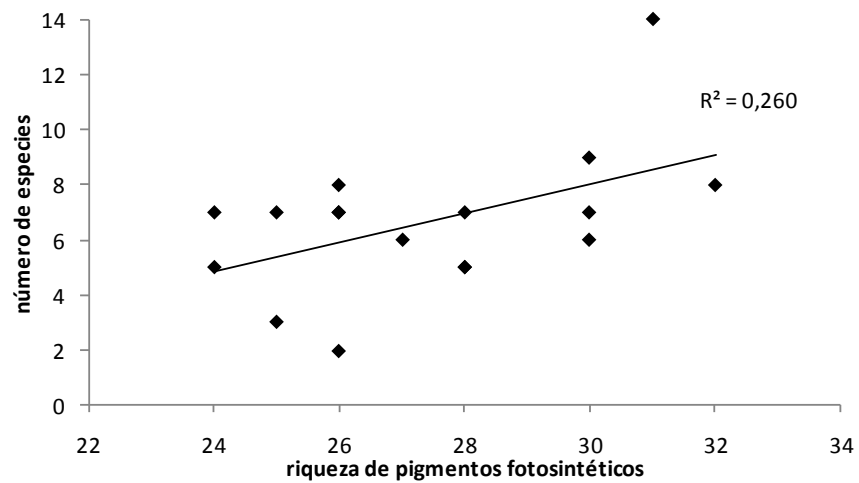


Figura 1-16: Relación entre la riqueza de pigmentos fotosintéticos y la cantidad de especies de crustáceos del plancton



1.4. Discusión

La cantidad de especies de crustáceos planctónicos halladas en los 12 sistemas acuáticos seleccionados se considera alta. Según Roldán y Ruíz (2001) se conocían para toda Colombia 24 y 22 especies de cladóceros y copépodos planctónicos, lo que significa que la información sobre la diversidad de estos grupos estaría aún incompleta.

Se presentan tres registros de especies no conocidas en Colombia (Gaviria 2000, Gaviria y Aranguren 2007), el cladócero *Moina reticulata* y los copépodos calanoideos *Dactylodiaptomus pearsei* y *Notodiaptomus linus*. Estas especies se distribuyen en la amazonia brasilera (Elmoor-Loureiro 1997 y Suárez-Morales y col. 2005) con ampliación para *M. reticulata* a la cuenca del Orinoco venezolano (Zoppi de Roa y López 2008) y América Central (Elias-Gutiérrez y col. 1999).

La mayor variedad de especies de cladóceros del género *Diaphanosoma* en las tres regiones se explica en el potencial de diversificación de este grupo (Paggi 1978, Korovchinsky 1992). Esta tendencia se puede presentar también en especies de *Ceriodaphnia* en la región Norandina (Gaviria 2000). La gran riqueza de especies de copépodos del género *Notodiaptomus* es común en Suramérica (Boxshall y Hasley 2003, Suárez-Morales y col. 2005), y se había reconocido para Colombia (Gaviria y Aranguren 2007).

En cuanto a la distribución geográfica, la mayor proporción de especies de crustáceos planctónicos neotropicales es una observación esperable en lagos de centro y norte del continente suramericano (Elmoor-Loureiro 1997, Gaviria y Aranguren 2007, Zoppi de Roa y López 2008). La existencia de diferentes rutas de migración entre Suramérica y otros continentes, explican otros

patrones de distribución de varios elementos bióticos actuales (Hernández y col. 1992c). Entre ellos podríamos considerar a los crustáceos planctónicos que se presentan en las regiones Pantropical, Americana y los cosmopolitas. Havel y Shurin (2004) relacionan como principales mecanismos de dispersión del zooplancton al viento, los flujos de agua superficial, el transporte por otros animales y al efecto del desplazamiento de las poblaciones humanas. La mayor proporción de especies con distribución en el continente americano observada en la región Norandina, estaría dada por la condición de sistemas fríos que favorece a algunos cladóceros dáfnidos como *Ceriodaphnia pulchella*, *Daphnia ambigua* y *D. pulex* (Gaviria 1993). En esta región se determinaron además la mayor proporción de endemismos, representados por los copépodos *Metacyclops leptopus totaensis*, *Tropocyclops prasinus altoandinus* (Gaviria 1994) y *Colombodiatomus brandorffi* (Gaviria 1989). Esto se debe, en parte, a la alta variedad de condiciones ambientales que se presenta entre los sistemas acuáticos tropicales de montaña (Löffler 1964, Donato 2001), y a la limitación que existiría para los procesos de dispersión de los organismos por la distancia entre los lagos y el aislamiento (Cohen y Shurin 2003).

Comparativamente la composición de especies a nivel local presenta afinidad por la proximidad geográfica de los sistemas en cada región. Esta afinidad es mayor entre los lagos de las regiones Pericaribeña y Amazonia por efecto de la conectividad propia de los sistemas integrados a planos inundables de una misma cuenca hidrográfica (Junk 1989, Vásquez y Rey 1992) o llanuras aluviales. La tendencia a una mayor riqueza de crustáceos planctónicos en este tipo de ambientes, se debe posiblemente al efecto positivo de la riqueza regional sobre la riqueza local, fenómeno favorecido en zonas geográficas de mayor tamaño (Gaston 2000, Shurin y col. 2000, Ricklefs 2004), como en este caso, y a la mayor diversidad

de hábitats promovida por la influencia de la zona litoral y la dinámica del pulso (Paggi y Paggi 1990, Azevedo y Bonecker 2003).

A pesar de las diferencias en la composición, no se expresan cambios importantes en la proporción de las especies por grupo taxonómico en las escalas local y regional. Se mantiene una mayor variedad de cladóceros, seguida de los copépodos ciclopoideos y los calanoideos. Esto se explica por un aparente umbral en la cantidad de especies por grupo dado por la saturación natural derivada de la mayor competencia interespecífica en cada uno de ellos (Miracle 1974, Hall y col. 1976, Saunders y Lewis 1988, Shurin y col. 2000).

Las diferencias regionales que se presentan en la proporción de especies de distribución restringida, especialmente en la región Norandina donde el 85% de las especies se encuentra exclusivamente en un sistema, contrastando con el 35% y 38% estimado para las regiones Amazónica y Pericaribeña, respectivamente, se explican por la heterogeneidad en la morfometría y en la variabilidad de la composición química de los lagos andinos (Donato 2001), sumado al efecto diferencial de los factores asociados a la dispersión de las especies de crustáceos del plancton (Gaviria 1989, Hessen y col. 2006).

La débil afinidad en la composición de especies entre la región Pericaribeña y Norandina se debe a que el cladócero *Bosmina longirostris* se registró en todos los sistemas de estas regiones. Es conveniente considerar que *B. longirostris* es una especie que aunque cosmopolita presenta muchas variedades resultado de variaciones genéticas o ciclomórficas y debe someterse a revisión taxonómica (Lieder 1996, Kotov y col. 2009). Algunas especies de amplia distribución en sistemas acuáticos cálidos tropicales fueron comunes en algunos lagos de las regiones Amazonia y Pericaribeña, como el caso de los cladóceros *Diaphanosoma*

brevireme, *Moina micrura*, *M. minuta* y *Bosminopsis deitersi* (Collado y col. 1984, Elias-Gutiérrez y col. 1999, Zoppi de Roa y López 2008) y del copépodo *Thermocyclops crassus* (Collado y col. 1984, Dussart y col. 1984, Suárez-Morales y col. 2005, Gaviria y Aranguren 2007).

No hay claridad en los factores del ambiente acuático que regulan la riqueza de especies del zooplancton, particularmente de los crustáceos (Hessen y col. 2006). Sin embargo, Dodson (1992) y Dodson y col. (2000) para lagos de Norte América establecen una relación positiva con el tamaño de los lagos y una relación de tipo parabólico con la tasa fotosintética. El patrón de relación con el tamaño de los lagos coincide con lo observado en los sistemas seleccionados para esta investigación, donde el mayor número de especies se presenta en los sistemas de mayor área como el complejo de Ayapel y el lago de Tota, en contraste con lo observado en los lagos más pequeños como Iguaque y Guatavita. Según Hobæk y col. (2002), en lagos de mayor tamaño habría mayor diversidad de nichos para los organismos zooplanctónicos, así como posibilidad efectiva de establecer refugios anti depredación, favoreciendo el establecimiento de una mayor cantidad de especies. Respecto al efecto de la productividad sobre la riqueza de especies del plancton consumidor, hay discrepancias que parecen depender de la escala de observación. Para Chase y Leibold (2002) en un espectro local se observa una relación unimodal, mientras que en escala regional esta relación puede ser positiva y lineal. En general se ha planteado un efecto positivo de la productividad primaria sobre la riqueza de organismos heterótrofos explicado en que habría mayor energía disponible y mayor complejidad en las interacciones tróficas con mayor posibilidad de coexistencia (Gaston 2000, Dodson y col. 2000, Hessen y col. 2006). En esta investigación no se halló una tendencia generalizable en la relación concentración de clorofila a y riqueza, sin embargo en las regiones Norandina y Pericaribeña la mayor cantidad de

especies se halló en los sistemas con menor concentración de clorofila *a*, contrario a lo observado para los lagos de la Amazonia. Por tanto las tendencias de relación entre la riqueza de crustáceos planctónicos y la concentración de clorofila *a* usada como indicador del estado de productividad, variaría en escala regional. Cambios en el comportamiento de la relación riqueza de crustáceos y concentración de clorofila *a* se han asociado con el efecto de la variación en la ubicación geográfica de los lagos (De Los Ríos y Soto 2007). Es posible que un factor más determinante de la riqueza sea la calidad más que la cantidad del recurso alimenticio (Miracle 1974, Lewis 1979, Saunders y Lewis 1988). Existen evidencias de la capacidad selectiva del zooplancton hacia los recursos alimenticios y de la importancia de este proceso en la reducción de la competencia, posibilitando la coexistencia de una mayor cantidad de especies (Hall y col. 1976, Lampert y Sommer 1997). La relación positiva y significativa hallada entre la riqueza de crustáceos planctónicos y la riqueza de pigmentos fotosintéticos de las algas puede ser evidencia de este hecho.

Es poco conocida la importancia que la estabilidad temporal de las condiciones físicas del hábitat tendría sobre la diversidad en las comunidades acuáticas tropicales, especialmente sobre el zooplancton. En aquellos sistemas acuáticos con cambios temporales marcados - mayor variabilidad - en las condiciones del hábitat, son pocas las especies planctónicas que pueden establecerse y mantenerse (Margalef 1957, Hutchinson 1967, Beisner 2001, Urban 2004). Lewis (1987) hace énfasis en que los lagos tropicales, son más inestables por efecto del disturbio causado por la acción de los vientos, con los consecuentes cambios abióticos en la masa de agua, cambios que ejercerían acción reguladora sobre la cantidad de especies. Como este efecto se acentúa en lagos pequeños (Flöder y Sommer 1999), se explica por qué los lagos de mayor área como Ayapel y Tota presentaron menor nivel de fluctuación en las condiciones ambientales y mayor

riqueza de crustáceos planctónicos, mientras que lagos pequeños como Guatavita e Iguaque con alto nivel de fluctuación, presentaron los valores más bajos en la cantidad de especies de crustáceos planctónicos. Este análisis es aplicable para los lagos seleccionados independientemente de la región geográfica en la que se localizan. La conductividad eléctrica, la transparencia y el oxígeno disuelto, en su orden, fueron las variables ambientales que presentaron mayor fluctuación temporal en los lagos. Por esta razón se consideran determinantes de la riqueza de los crustáceos planctónicos en los sistemas seleccionados. Como lo han propuesto Connell y Orias (1964), Rutherford y col. (1999) y Ruokolainen y col. (2009), se confirma la relevancia de la variabilidad temporal del ambiente, como factor regulador de primer orden sobre la estructura de las comunidades.

En síntesis, la composición de especies de crustáceos planctónicos expresa afinidad por región biogeográfica. La mayor similitud faunística entre los lagos de cada región se explica por la proximidad y la respectiva facilidad para la dispersión de los organismos. No se hallaron diferencias entre las regiones sobre la proporción de especies en los grandes grupos taxonómicos, lo que puede confirmar la existencia de un umbral biótico. Se determinaron variaciones regionales en la proporción de especies restringidas a un solo lago, esto por efecto del grado diferencial de conectividad o aislamiento de los lagos en cada región. La variabilidad temporal en las condiciones ambientales se considera el principal factor de regulación de la riqueza de los crustáceos planctónicos en los sistemas seleccionados, independientemente de la región geográfica.

Agradecimientos

Nelson Aranguren agradece a la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia por la cofinanciación de la investigación código DIB 8003180. Al Dr. Juan Cesar Paggi - Instituto Nacional de Limnología, Argentina- y al Dr. Daniel Previattelli - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brasil -, por la confirmación taxonómica de algunas especies. Al Dr. Patricio De Los Ríos - Universidad Católica de Temuco, Chile - y al Dr. Carlos López - Universidad del Zulia, Venezuela-, por el envío de valiosa bibliografía. A los jurados lectores Dra. Claudia Bonecker, Dr. Gabriel Pinilla y Dr. Santiago Gaviria, por sus valiosas sugerencias. Al Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología "Francisco José de Caldas" - Colciencias- por el apoyo económico al desarrollo de los estudios de doctorado y a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia por la comisión otorgada para adelantar los estudios doctorales.

1.5. Referencias Bibliográficas

Azevedo, F. & C. Bonecker. 2003. Community size structure of zooplanktonic assemblages in three lakes on the upper River Parana floodplain, PR-MS, Brazil. *Hydrobiologia* 505: 147-158.

Beisner, B., 2001. Plankton community structure in fluctuating environments y the role of productivity. *Oikos* 95: 496-510.

Boltovskoy, D., 1995. Colección de plancton, p. 271-295. En: E.C. Lopretto & G. Tell (eds). Ecosistemas de aguas continentales: Metodologías para su estudio Tomo I. Ediciones Sur, Argentina.

Boxshall, G. & S. Halsey. 2003. An introduction to copepod diversity. The Ray Society, Dorchester. UK. Series London No. 166. Part I. 421 p.

Brandorff, G., 1976. A new species of *Bosminopsis* (Crustacea, Cladocera) from the Rio Negro. *Acta Amazónica* 6: 109-114.

Chase, J. & M. Leibold. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416: 427-430.

Cicchino, G., E. Santos-Silva & B. Robertson. 2001. A new species of *Notodiaptomus* Kiefer, 1936 (Copepoda, Diaptomidae) from the Amazon y Orinoco River Basins. *Hydrobiologia* 453/454: 539-548.

Cohen, G. & J. Shurin. 2003. Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. *Oikos* 103: 603-617.

Collado, C., C. Fernando & D. Sephton. 1984. The freshwater zooplankton of Central America and the Caribbean. *Hydrobiologia* 113: 105-119.

Connell, J. & E. Orias. 1964. The ecological regulation of species diversity. *The American Naturalist* 98: 399-414.

De Los Ríos, P. & D. Soto. 2007. Crustacean (Copepoda and Cladocera) zooplankton richness in Chilean Patagonian lakes. *Crustaceana* 80(3): 285-296.

Dodson, S., 1992. Predicting crustacean zooplankton species richness. *Limnology y Oceanography* 37: 848-856.

Dodson, S. & D. Silva-Briano. 1996. Crustacean zooplankton species richness and associations in reservoirs and ponds of Aguascalientes State, Mexico. *Hydrobiologia* 325: 163-172.

Dodson, S., S. Arnott & K. Cottingham. 2000. The relationships in lake communities between primary productivity y species richness. *Ecology* 81: 2662-2679.

Donato, J. Ch., 1998. Los sistemas acuáticos de Colombia: síntesis y revisión, p. 31-47. En: E. Guerrero (ed). Una aproximación a los humedales de Colombia. Fondo FEN Colombia. Comité Colombiano de la UICN. Editorial Guadalupe, Bogotá, Colombia.

Donato, J. Ch., 2001. Fitoplancton de los lagos andinos del norte de Sudamérica (Colombia): composición y factores de distribución. Colección Jorge Álvarez Lleras No.19. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá, Colombia. 232 p.

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

Dussart, B., C. Fernando, T. Matsumura-Tundisi & R. Shiel. 1984. A review of systematics, distribution and ecology of tropical freshwater zooplankton. *Hydrobiologia* 113: 77-91.

Dussart, B. & D. Defaye. 2001. Introduction to the Copepoda. Second edition. In Dumont, H.J. (ed). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Backhuys Publishers. The Netherlands. 289 p.

Elias-Gutiérrez, M., J. Ciros-Pérez, E. Suárez-Morales & M. Silva-Briano. 1999. The freshwater Cladocera (Orders Ctenopoda y Anomopoda) of Mexico, with comments on selected taxa. *Crustaceana* 72:171-186.

Elmoor-Loureiro, L., 1997. Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Editora Universa. Brasília. 155 p.

Flößner, D., 2000. Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. Backhuys Publishers. The Netherlands. 428 p.

Flöder S. & U. Sommer. 1999. Diversity in planktonic communities: An experimental test of the intermediate disturbance hypothesis. *Limnology and Oceanography* 44: 1114-1119.

Gaston, K., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.

Gaviria, S., 1989. The calanoid fauna (Crustacea, Copepoda) of the Cordillera Oriental of the Colombian Andes. *Hydrobiologia* 178: 113-134.

Gaviria, S., 1993. Crustacean plankton of a high-altitude tropical lake Laguna de Chingaza, Colombia. *Int. Verh. Verein. Limn.* 25: 906-911.

Gaviria, S., 1994. Los copépodos (Arthropoda, Crustacea) de vida libre de las aguas continentales de Colombia. *Revista de la*

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales XIX (73): 361-385.

Gaviria, S., 2000. Estado actual del conocimiento de la biodiversidad y biogeografía de los cladóceros y copépodos de las aguas epicontinentales de Colombia. Conferencia magistral, Memorias Primer Congreso Colombiano de Zoología. U. Nacional de Colombia. Bogotá.

Gaviria, S. & N. Aranguren. 2007. Especies de vida libre de la subclase Copepoda (Arthropoda, Crustacea) en aguas continentales de Colombia. *Biota Colombiana* 8: 53-68.

Guisande-C. C., A. Barreiro, I. Maneiro, I. Riveiro & A. Vergara. 2006. Tratamiento de datos. Ed. Díaz de Santos. España. 356 p.

Gutiérrez-Aguirre, M., E. Suárez-Morales, Cervantes-Martínez, M. Elías-Gutiérrez & D. Previattelli. 2006. The neotropical species of *Mesocyclops* (Copepoda, Cyclopoida): an upgraded identification key and comments on selected taxa. *Journal of Natural History* 40: 549-570.

Hall, D., S. Threlkeld, C. Burns & P. Crowley. 1976. The size-efficiency hypothesis y the size structure of zooplankton communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7: 177-208.

Havel, J. & B. Shurin. 2004. Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 49(4 part 2): 1229-1238.

Hernández, J., A. Hurtado, R. Ortiz & T. Walschburger. 1992a. Unidades biogeográficas de Colombia, p. 105-151. *En* G. Halffter (ed). La diversidad biológica de Iberoamérica I. Programa

Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo CYTED-D, Instituto de Ecología, A.C. México.

Hernández, J., R. Ortiz, T. Walschburger & A. Hurtado. 1992b. Estado de la diversidad en Colombia, p. 41-43. *En* G. Halffter (ed). La diversidad biológica de Iberoamérica I. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo CYTED-D, Instituto de Ecología, A.C. México.

Hernández, J., T. Walschburger, R. Ortiz & A. Hurtado. 1992c. Origen y distribución de la biota suramericana y colombiana, p. 55-104. En: G. Halffter (ed). La diversidad biológica de Iberoamérica I. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo CYTED-D, Instituto de Ecología, A.C. México.

Hessen, D., B. Faafeng, V. Smith, V. Bakkestuen & B. Walseng. 2006. Extrinsic and intrinsic controls of zooplankton diversity in lakes. *Ecology* 87: 433-443.

Hobæk, A., M. Manca & T. Anderson. 2002. Factors influencing species richness in lacustrine zooplankton. *Acta Oecologica* 23: 155-163.

Hutchinson, E., 1967. A treatise on limnology Vol. II: Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley & Sons. USA. 1115 p.

Junk, W., 1989. The use of Amazonian flood plains under an ecological perspective. *Interiencia* 14: 317-321.

Korovchinsky, N., 1992. Sididae y Holopedidae (Crustacea: Daphniiformes). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. SPB Academic Publishing. The Netherlands. 82 p.

Korovchinsky, N., 2006. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) as a relict group. *Zoological Journal of the Linnean Society* 147: 109-124.

Kotov, A., S. Ishida & D. Taylor. 2009. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 1-51.

Krebs, Ch. J., 1989. *Ecological methodology*. University of British Columbia, Harper Collins Publishers. New York. USA. 654 p.

Lampert, W. & U. Sommer. 1997. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. New York. 382 p.

Lewis, W., Jr. 1979. *Zooplankton community analysis - studies on a tropical system*. Springer-Verlag. New York. 163 p.

Lewis, W., Jr. 1987. Tropical limnology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 159-184.

Lieder, U., 1996. *Crustacea, Cladocera, Bosminidae*. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Germany. 85 p.

Löffler, H., 1964. The limnology of tropical high-mountain lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* XV: 176-193.

Margalef, R., 1957. La teoría de la información en ecología. *Memorias Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona* XXXII (13): 373-436.

Margalef, R., 1983. *Limnología*. Editorial Omega, Barcelona, España. 1010 p.

Miracle, M., 1974. Niche structure in freshwater zooplankton: a principal components approach. *Ecology* 55: 1306-1316.

Monroy, D., N. Aranguren & S. Gaviria. 2004. Los crustáceos planctónicos del lago de Tota (Boyacá, Colombia). *Ciencia en Desarrollo* 1: 64-81.

Moreno, C.E., 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M & T - Manuales y Tesis SEA, Vol 1. Zaragoza, España. 84 p.

Orlova-Bienkowskaja, M., 2001. Cladocera: Anomopoda. Daphnidae: genus *Simocephalus*. En Dumont, H.J. (ed). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Backhuys Publishers. The Netherlands. 130 p.

Paggi, J.C., 1973. Acerca de algunas especies de la familia Moinidae (Crustacea, Cladocera) de la República Argentina. *Physis* 32: 269-277.

Paggi, J.C., 1978. Revisión de las especies argentinas del género *Diaphanosoma* Fischer (Crustacea, Cladocera). *Acta Zoologica Lilloana* XXXIII (1): 43-65.

Paggi J.C. & S. Paggi. 1990. Zooplâncton de ambientes lóticos e lênticos do rio Paraná médio. *Acta Limnol. Brasi* III: 685-719.

Reddy, Y., 1994. Copepoda: Calanoida: Diaptomidae. Key to the genera *Heliodiaptomus*, *Allodiaptomus*, *Neodiaptomus*, *Phyllodiaptomus*, *Eudiaptomus*, *Arctodiaptomus* and *Sinodiaptomus*. En Dumont, H.J. (ed). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. SPB Academic Publishing. The Netherlands. 221 p.

Reid, J., 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da Orden Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). Bolm. Zool. U. São Paulo 9: 17-143.

Ricklefs, R., 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. Ecology Letters 7: 1-15.

Roldán, G. & E. Ruiz. 2001. Development of limnology in Colombia, p. 69-119. En R.G. Wetzel & B. Gopal (eds). Limnology in developing countries. International Association for Limnology (SIL). USA.

Ruokolainen, L., E. Ranta, V. Kaitala & M. Fowler. 2009. Community stability under different correlation structures of species environmental responses. Journal of Theoretical Biology 261: 379-387.

Rutherford, S., S. D'Hondt & W. Prell. 1999. Environmental controls on the geographic distribution of zooplankton diversity. Nature 400: 749-753.

Saunders, J. III & W. Lewis Jr. 1988. Dynamics and control mechanisms in a tropical zooplankton community (Lake Valencia, Venezuela). Ecological Monographs 58: 337-353.

Sendacz, S. & E. Kubo. 1982. Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de reservatórios do Estado de São Paulo. B. Inst. Pesca 9: 51-89.

Shurin, J., J. Havel, M. Leibold & B. Pinel-Alloul. 2000. Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation. Ecology 81: 3062-3073.

Suárez-Morales, E., J. Reid & M. Elias-Gutiérrez. 2005. Diversity and distributional patterns of Neotropical freshwater copepods (Calanoida: Diaptomidae). *Internat. Rev. Hydrobiol.* 90:71-83.

Urban, M., 2004. Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology* 85(11): 2971-2978.

Van der Hammen, T., 1995. Prologo, p. 7-8. *En* J.O. Rangel (ed). Colombia diversidad biótica I. Instituto Ciencias Naturales. Convenio INDERENA-Universidad Nacional de Colombia. Editorial Guadalupe, Bogotá, Colombia.

Vásquez, E. & J. Rey. 1992. Composition, abundance and biomass of zooplankton in Orinoco floodplain lakes, Venezuela. *Annals Limnol.* 28(1): 3-18.

Zapata, M., F. Rodríguez & J.L. Garrido. 2000. Separation of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton: a new HPLC method using a reversed phase C₈ and pyridine containing mobile phases. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 195: 29-45.

Zar, J.H., 1999. Biostatistical analysis. Fourth edition. Prentice Hall. New Jersey. USA. 663 p.

Zoppi de Roa, E. & C. Lopez. 2008. An updated checklist of inland Cladocera (Crustacea: Orders Ctenopoda and Anomopoda) from Venezuela. *Zootaxa.* 1919: 45-57.

2. Diversidad ecológica de cladóceros y copépodos planctónicos en lagos de Colombia: análisis local y regional

2.1. Introducción

Un problema central en la conservación de la diversidad biológica es la evaluación de la importancia relativa de la biodiversidad en las diferentes áreas, hábitats y ecosistemas (Groombridge 1992). Esto es aun más relevante en la región tropical, por el alto potencial de recursos biológicos y la alta vulnerabilidad a alteraciones locales y a cambios globales.

Se tiene claridad acerca de que la expresión de la diversidad biológica depende de eventos históricos y procesos en escala ecológica, con consecuencias no solo en la variedad de especies (diversidad taxonómica), sino en la oferta de nichos que podrían ser ocupados de forma diferencial por las especies (diversidad ecológica).

Las especies en una comunidad establecen interacciones de diversa índole que a la vez determinan el funcionamiento de la comunidad (flujo de energía, productividad y estabilidad). El uso de los recursos por cada especie define en gran medida la dinámica de estas interacciones y por ende tiene importantes implicaciones en

la diversidad (Schoener 1974). La coexistencia de las especies en la comunidad se garantiza cuando se minimiza la probabilidad de exclusión. De acuerdo con MacArthur y Levins (1967), esto se logra cuando se regula la abundancia de las poblaciones y se usan de forma especializada los recursos disponibles. Esta regulación se puede dar tanto por factores dependientes de la densidad, como por factores ambientales externos a las poblaciones. Sin embargo, se puede dar una coexistencia estable o inestable, según se incorporen otras especies al sistema (Chesson 2000), o cambien los hábitos o los mecanismos de uso de los recursos disponibles por parte de las especies que coexisten.

Para el caso del zooplancton, Miracle (1974), Lewis (1979) y Saunders y Lewis (1988) han identificado un efecto significativo de la calidad del alimento sobre la estructura y dinámica de la fracción de herbívoros de la comunidad, lo cual corresponde con la capacidad selectiva y diferencial que tendría cada especie en esta comunidad, como lo han reseñado Margalef (1983) y Lampert y Sommer (1997). Por tanto, la oferta variada de alimento sería un factor determinante de la diversidad ecológica del zooplancton (Guisande-C. y col. 2003, Aranguren-Riaño y col. 2011).

Aunque es complejo y difícil conocer el nicho de una especie (Leibold 1995), para el caso de la comunidad zooplanctónica cada especie tendría un nicho característico, lo cual permite la coexistencia de varias especies (Miracle 1974). Makarewicz y Likens (1975) plantean que la separación del nicho entre las especies del zooplancton sería resultado de la presión selectiva por depredadores, la competencia y la extinción de especies en el pasado. La evidencia de la separación de los nichos estaría en que las especies seleccionan alimento de varios tamaños y calidades (Cyr y Curtis 1999) y están segregadas en el espacio y en el tiempo. La alimentación es un proceso fundamental para la sobrevivencia de un organismo y no es constante ni inflexible.

Según Calbet y col. (2007), las condiciones fisiológicas y ambientales determinan el comportamiento alimenticio de un organismo en un momento determinado. Para el caso de especies de crustáceos planctónicos de ambientes tropicales, es posible que algunas de ellas sean poco selectivas y puedan incluso usar recursos de diversa naturaleza como algas y detritus, según la oferta del momento (Aranguren-Riaño 1998).

Guisande-C. y col. (1999) y Guisande-C. y col. (2003) proponen el uso de la composición de aminoácidos como una herramienta que permite profundizar en la comprensión de las interacciones tróficas entre organismos planctónicos, así como sobre los factores que regulan la estructura de estas comunidades. Esta técnica consiste en explorar la forma como cada especie del zooplancton accede y utiliza los recursos alimenticios disponibles, dado que cada especie podría asimilar de forma selectiva algunos aminoácidos. Así, las principales diferencias en la composición de los aminoácidos entre las especies se explican en diferentes expresiones de la dieta (Guisande-C. 2006).

Es imperativo comprender aspectos funcionales de las especies y trascender lo taxonómico, pues esta información es esencial para aplicar en procesos ecológicos que se asocian con el funcionamiento de los ecosistemas (Barnett y col. 2007). En este capítulo se analiza la expresión específica de los aminoácidos de algunas especies de crustáceos planctónicos de lagos tropicales, como indicador de aspectos funcionales asociados con uso de recursos y efecto de condiciones ambientales.

2.2. Materiales y Métodos

2.2.1. Área de estudio

Se seleccionaron 15 cuerpos de agua lénticos (Tabla 2-1, Anexo 1), distribuidos en tres de las principales provincias biogeográficas de Colombia, según Hernández y col. (1992).

Entre marzo de 2005 y febrero de 2007 se adelantaron dos muestreos por sistema en épocas climáticas contrastantes, en periodos de alta y baja precipitación según el patrón climático conocido para cada región.

Tabla 2-1: Localización geográfica de los sistemas seleccionados

Region	Lago	Localización geográfica	Altitud (m)	Número de puntos de muestreo
Norandina	Tota	05°33'40'' N 72°53'52'' W	3015	5
	Fúquene	05°27'38'' N 73°45'22'' W	2543	4
	Iguaque	05°41'26'' N 73°26'17'' W	3600	1
	Guatavita	04°58'80'' N 73°04'49'' W	3000	2
Peri-Caribeña	Ayapel	08°19'42'' N 75°06'11'' W	18	5
	Momil	09°14'10'' N 75°40'51'' W	15	2
	Purísima	09°13'16'' N 75°44'27'' W	15	2
	San Sebastian	09°12'39'' N 75°48'14'' W	16	2
Amazonia	Yahuaraca I	04°11'51'' S 69°57'15'' W	90	1
	Yahuaraca II	04°11'32'' S 69°57'26'' W	90	1
	Yahuaraca III	04°11'13'' S 69°57'40'' W	90	1
	Yahuaraca IV	04°10'58'' S 69°58'00'' W	90	1
	Tarapoto	03°48'34'' S 60°25'50'' W	97	2
	Zacambú	04°17'39'' S 70°08'24'' W	89	2
	El Correo	03°46'30'' S 70°22'50'' W	97	2

2.2.2. Muestras de plancton

La colección de muestras cualitativas se hizo mediante arrastres con red de 45 μm de diámetro de poro, en la zona de aguas libres de cada sistema desde un bote neumático de remo, tomando en cuenta las consideraciones de Boltovskoy (1995). Una fracción de cada muestra se preservó por congelación para posterior análisis de aminoácidos. El resto de muestra para trabajo taxonómico se preservó en solución Transeau en proporción 1:1. La identificación taxonómica de las especies se llevó a cabo siguiendo los procedimientos descritos en el capítulo I de este informe.

Las muestras cuantitativas corresponden al filtrado a través de la red, de 60 litros obtenidos con trampa para plancton tipo Schindler de 10 litros de capacidad (Wetzel y Likens 1991). La preservación se hizo en solución Transeau en proporción 1:1. El conteo de los copépodos y cladóceros se realizó en cámaras tipo Bogorov bajo observación en estereoscopio (Paggi & Paggi 1995). Se revisó el volumen total de las unidades muestrales.

2.2.3. Información física y química

Simultáneamente al muestreo biológico, se realizó la medición *in situ* de variables ambientales como temperatura y pH mediante pHmetro Boeco ad 110, transparencia con disco Secchi, profundidad con ecosonda Echotest II, conductividad eléctrica con conductímetro Schott-Gerate CG 858 y oxígeno disuelto mediante oxímetro YSI 55.

El grado de estabilidad temporal físico y químico de cada lago se evaluó mediante el índice de estabilidad de Dubois (Guisande y col. 2006). Mediante la ecuación:

$$D = \sum_{i=1}^S p_i \log_2 \frac{p_i}{p_{im}}$$

donde s es el número de variables, P_i la proporción relativa de la variable i a un tiempo específico y P_{im} el estado de referencia, que se calcula como la media de proporciones relativas para la variable i durante el periodo de estudio.

2.2.4. Análisis de pigmentos fotosintéticos

Se analizaron los pigmentos fotosintéticos de cada sistema, entre ellos la clorofila a , mediante cromatografía líquida de alta eficiencia siguiendo la metodología descrita por Zapata y col. (2000). El equipo utilizado es un Waters Alliance, detector 996 Waters photodiode array y una columna Waters Symmetry C8 (150 x 4.6 mm, 3.5 μ m, 100 Å de tamaño de poro).

2.2.5. Análisis de aminoácidos

Para evaluar la composición específica de los aminoácidos, se separaron entre 4 a 10 ejemplares adultos por especie, lavados en agua destilada y preservados en ácido clorhídrico. El análisis de los aminoácidos se realizó por cromatografía líquida de alta eficacia (HPLC) utilizando un sistema Alliance de Waters, un 474 detector de fluorescencia y una columna 15 x 3.9 Nova-Pak C18 (van Wandelen y Cohen 1997). La cuantificación se hace utilizando 15 aminoácidos esenciales mediante patrones standard H NCI0180 PIERCE. Este procedimiento se efectuó en el Laboratorio de Zooplancton del Departamento de Ecología de la Universidad de Vigo (España).

2.2.6. Sistematización de información

Para el análisis de los aminoácidos por especie, se elaboró una matriz con los datos de proporción porcentual de los 15 aminoácidos seleccionados (Guisande-C. y col. 2002). La integración de la información se hizo por análisis discriminantes, un método de ordenación diseñado para describir diferencias entre grupos de unidades muestrales (agrupamientos con criterio

taxonómico o ambiental). Los patrones de afinidad se representan gráficamente en un sistema de ejes, sobre los cuales se localizan los grupos organizados según la función discriminante de mayor peso en el análisis (McCune y Grace 2002). Se estimó el grado de relación entre la composición de los aminoácidos y los agrupamientos taxonómicos y ambientales determinados, por medio de la regresión logística (Guisande-C. y col. 2006), considerando como variable dependiente cada grupo conformado según la afinidad taxonómica en diferentes niveles (especie, género, familia, orden), y por afinidad geográfica en escala local y regional. El grado promedio de separación entre los patrones de aminoácidos de las especies de crustáceos planctónicos por lago, se evaluó mediante la estimación de la distancia euclídea. Se calculó el coeficiente de correlación de Pearson para conocer el grado de relación entre las distancias promedio de los patrones de aminoácidos por lago y la expresión de las variables ambientales: concentración de clorofila *a*, variedad de pigmentos fotosintéticos, riqueza de crustáceos planctónicos y estabilidad temporal del hábitat (Zar 1999). Los análisis se realizaron en el Software SPSS, licenciado para la UPTC.

2.3. Resultados

2.3.1. Condiciones limnológicas generales

Se estableció un patrón limnológico regional, explicado por el comportamiento de la transparencia, la conductividad eléctrica y los nutrientes (Figura 2-1). Los lagos de la región Amazonia tienen mayor afinidad en las condiciones físicas y químicas con los lagos de la región Norandina. Este grupo de sistemas presentan valores altos de ortofosfato y de transparencia, sin embargo esta última característica es más notoria para los lagos Norandinos. Los sistemas de la región Pericaribeña se distinguieron por presentar mayores valores de nitratos y de conductividad eléctrica.

Los cambios temporales en las condiciones limnológicas tienden a ser mayores en los lagos de la región Norandina, con excepción del Lago de Tota. Los sistemas de la región Pericaribeña expresaron menor grado de fluctuación temporal (Figura 2-2). Las variables que más influyeron en la fluctuación fueron la profundidad máxima, la transparencia y el oxígeno disuelto.

2.3.2. Análisis de la composición de aminoácidos: contexto taxonómico

Se obtuvo información de la composición de aminoácidos para 28 especies de crustáceos planctónicos, correspondiente al 67% de las especies identificadas (Anexo 2). De las restantes especies no se obtuvo información por no cumplir con la cantidad mínima de muestra para el análisis.

Figura 2-1: Gráfico del análisis de componentes principales sobre variables físicas y químicas de los sistemas por región: Amazonia (Ama), Norandina (NA), Pericaribeña (PC).

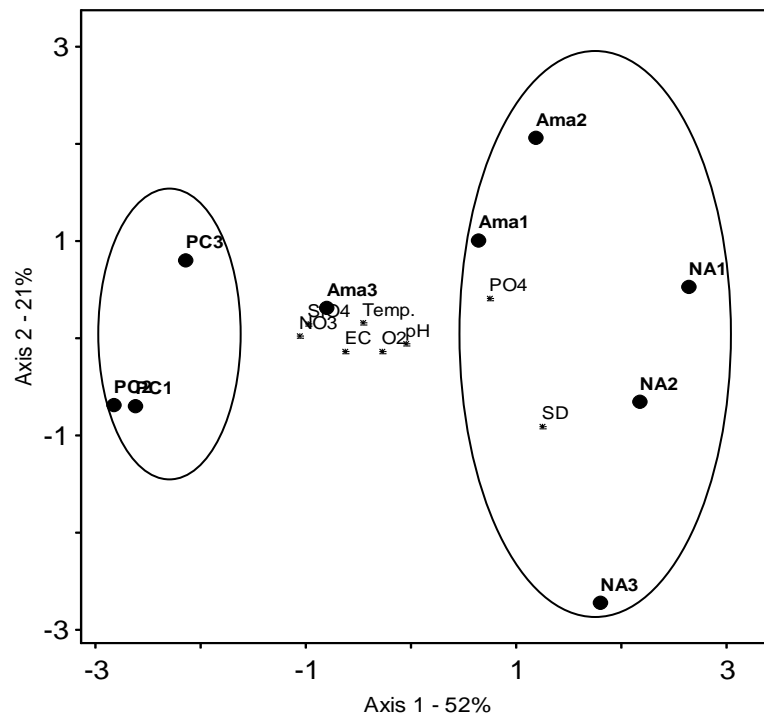
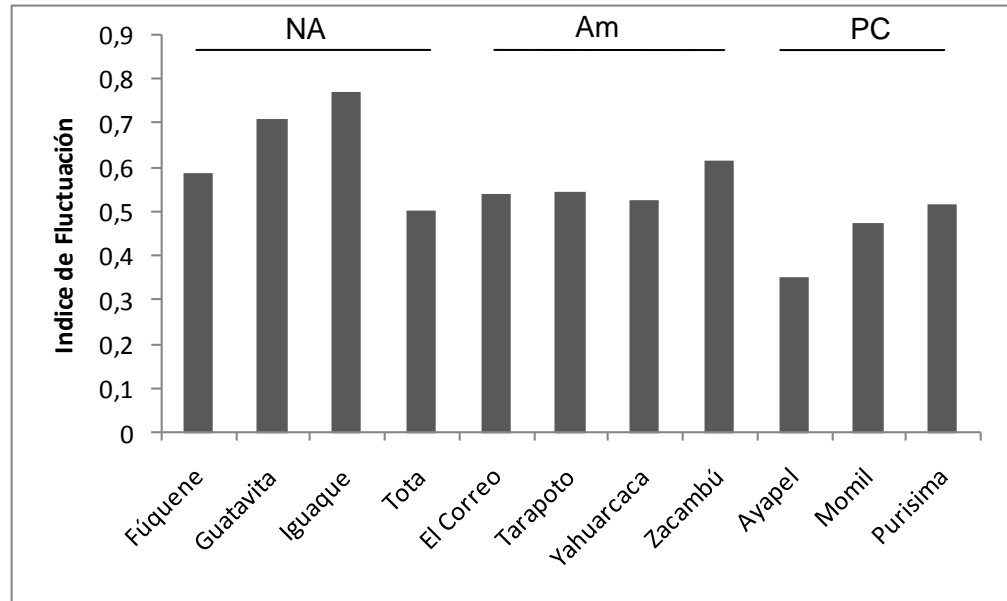
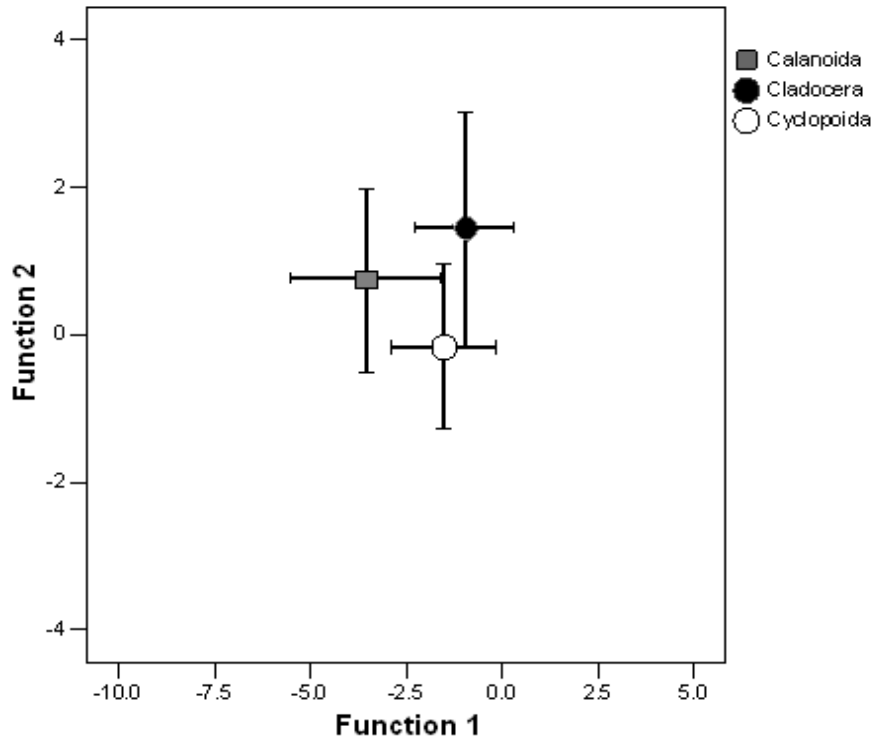


Figura 2-2: Valores del índice de fluctuación para los cambios temporales físicos y químicos en los lagos por región: Amazonia (Ama), Norandina (NA), Pericaribeña (PC).



Con base en la proporción estimada de los 15 aminoácidos para las 28 especies de crustáceos planctónicos y mediante el análisis discriminante, se presentan las tendencias de agrupamiento por grupo taxonómico (Figura 2-3).

Figura 2-3: Distribución de medias \pm DS para los datos del análisis discriminante sobre la composición de aminoácidos de las especies de crustáceos por grupo taxonómico.

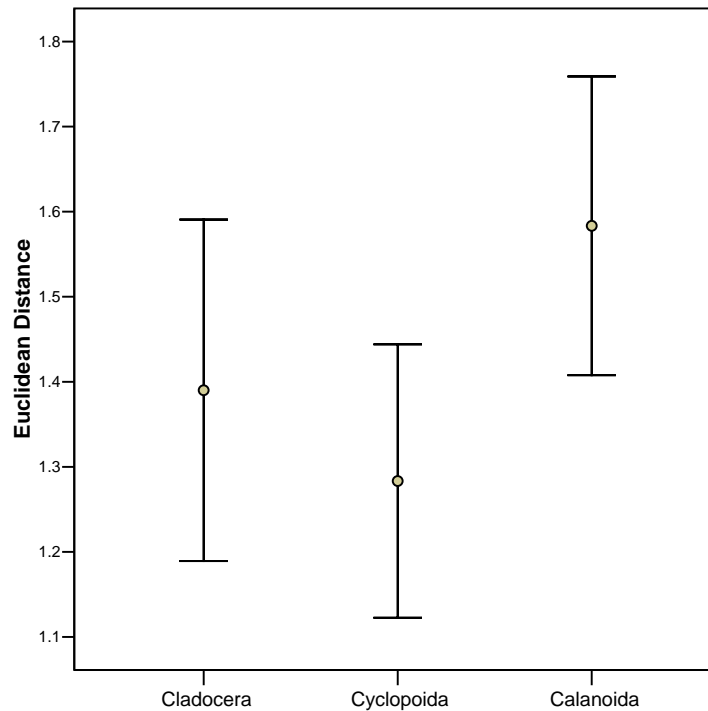


Con respecto al criterio de agrupamiento taxonómico, todas las funciones discriminantes fueron significativas ($p < 0,001$) y el porcentaje de validación cruzada fue de 66%. Teniendo en cuenta que la primera función explica el 75% de la variabilidad de los datos, se puede establecer una mayor afinidad en la composición de aminoácidos de los cladóceros con los copépodos ciclopoideos y una menor afinidad de estos con los copépodos calanoideos.

Entre los grupos taxonómicos se observaron diferencias significativas en el grado de variación de la composición de los aminoácidos de las especies ($F = 4,34$, $g = 2$, $p = 0,032$).

Los copépodos calanoideos, expresaron la mayor variación interespecífica en los patrones de aminoácidos, respecto a los cladóceros y copépodos ciclopoideos (Figura 2-4).

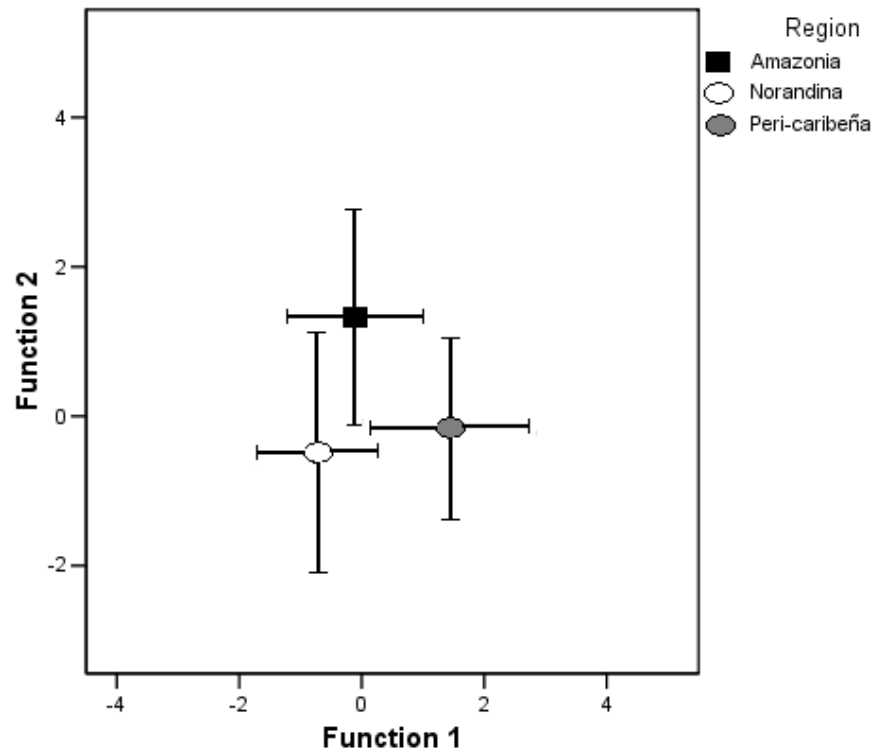
Figura 2-4: Distancia promedio \pm desviación estándar entre la composición de los aminoácidos de las especies de crustáceos planctónicos de cada grupo taxonómico



2.3.3. Análisis de la composición de aminoácidos: contexto geográfico

Las tendencias de agrupamiento por región biogeográfica se muestran en la Figura 2-5. Con respecto al criterio de agrupamiento geográfico y ambiental, todas las funciones discriminantes fueron significativas ($p < 0,001$) y el porcentaje de validación cruzada fue de 72%. Teniendo en cuenta que la primera función explica el 70% de la variabilidad de los datos, se puede establecer una mayor afinidad entre la composición de aminoácidos de los crustáceos planctónicos de las regiones Amazonia y Norandina.

Figura 2-5: Distribución de medias \pm DS para los datos del análisis discriminante sobre la composición de aminoácidos de las especies de crustáceos por región biogeográfica.



A pesar de los bajos porcentajes en la validación (Tabla 2-2), se puede afirmar que el efecto del factor geográfico y ambiental es más importante que el factor taxonómico sobre la expresión de los aminoácidos de las especies de crustáceos planctónicos. El análisis de regresión logística confirma esta tendencia, ya que para el factor geográfico se obtuvo una relación significativa ($r^2= 81,4$ $p<0,001$) con un 82% de clasificación correcta de los casos, mientras que para el factor taxonómico se obtuvo una clasificación del 73% de los casos.

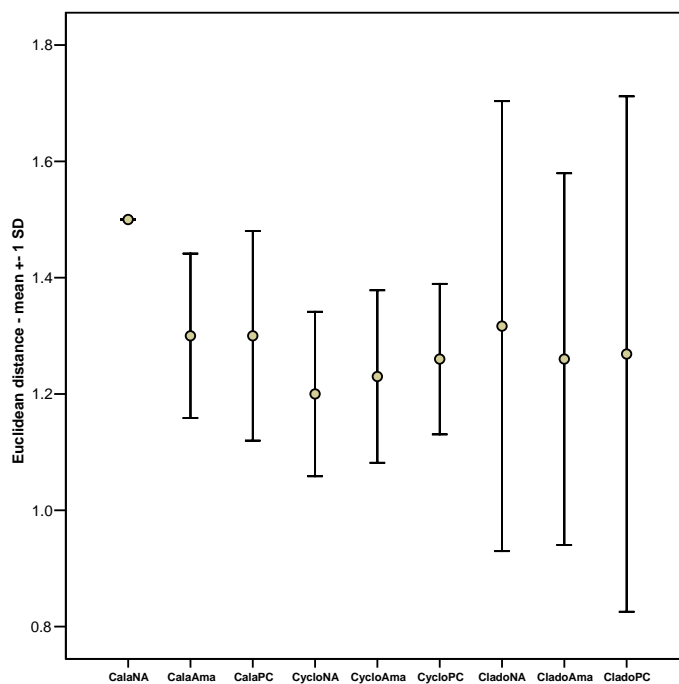
En la región Norandina se estimó la mayor diferenciación entre la composición específica de aminoácidos para las especies de copépodos calanoideos y cladóceros, no así para los copépodos

ciclopoides, que expresaron la mayor diferenciación en la región Pericaribeña. La mayor variación en el patrón de aminoácidos se presentó entre las especies de cladóceros, observación que aplica para las tres regiones (Figura 2-6).

Tabla 2-2: Porcentajes de validación en la asignación de datos a diferentes categorías geográficas para cada uno de los tres grupos principales de crustáceos planctónicos.

Grupo	Validación a Región (%)
Cladocera	77
Cyclopoida	63
Calanoida	73

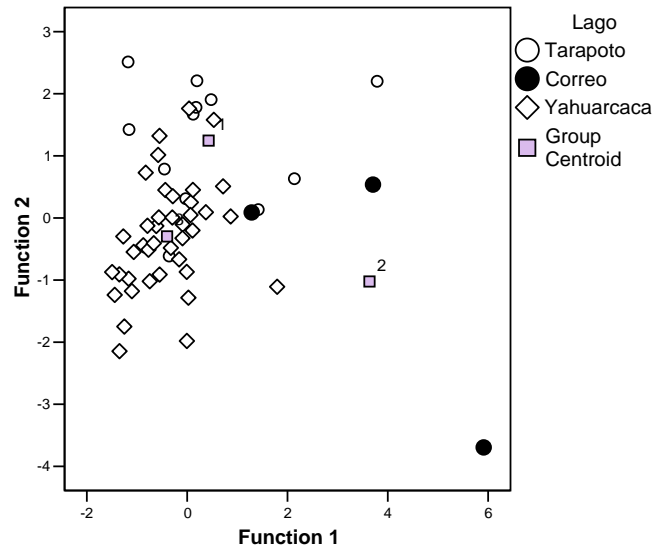
Figura 2-6: Distancia promedio y variación de la composición de los aminoácidos de los crustáceos planctónicos por grupo y región. NA=Norandina, Ama=Amazonia, PC=Pericaribeña. Cala=Calanoida, Cyclo=Cyclopoida, Clado=Cladocera.



2.3.4. Composición de aminoácidos crustáceos planctónicos: escala regional

En el análisis discriminante para la información de la composición de los aminoácidos para lagos de la región Amazonia, la primera función discriminante, que explica el 66% de la variabilidad, fue significativa ($p < 0,01$); el porcentaje de validación cruzada se estimó en 64%. En la Figura 2-7, se presenta la distribución de los datos.

Figura 2-7: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de los crustáceos planctónicos de los lagos amazónicos.



En el análisis discriminante para la información de la composición de los aminoácidos para lagos de la región Norandina, las dos primeras funciones fueron significativas ($p < 0,001$) y explicaron el 89% de la variabilidad. La validación cruzada se estimó en 61%. En la Figura 2-8, se presenta la distribución de los datos.

En el análisis discriminante para la información de la composición de los aminoácidos para lagos de la región Pericaribeña, las dos primeras funciones fueron significativas ($p < 0,01$) y explican el 95% de la variabilidad. Se obtuvo un 57% de validación cruzada, sin embargo al organizar los lagos por cuenca (río Sinú y río San Jorge) la validación aumenta al 94,6%. En la Figura 2-9, se presenta la distribución de los datos por lago y cuenca.

Figura 2-8: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de los crustáceos planctónicos de los lagos Norandinos.

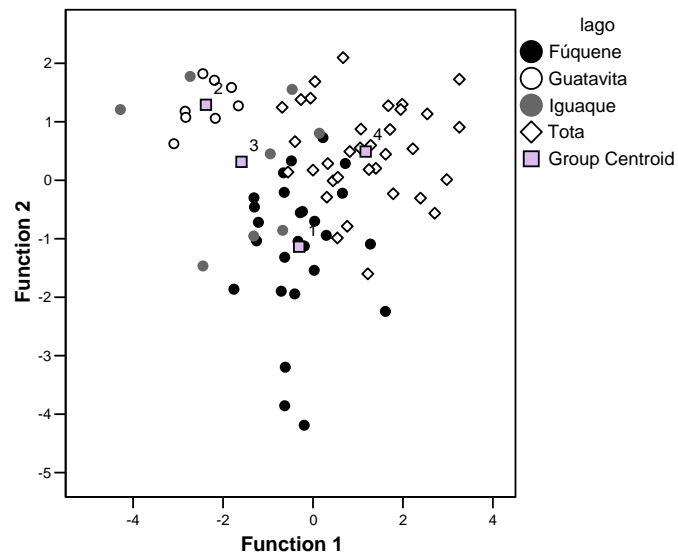
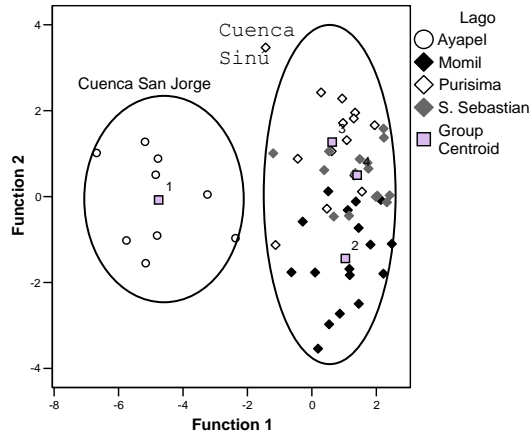


Figura 2-9: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de los crustáceos planctónicos de los lagos de la región Peri-Caribeña.

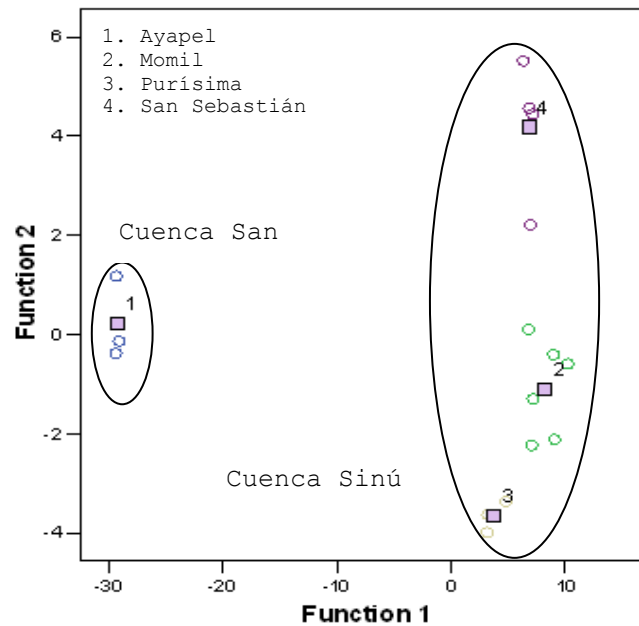


2.3.5. Análisis en casos específicos

Algunas especies se hallaron en más de un lago. A pesar de pertenecer a la misma entidad taxonómica, la composición de aminoácidos de estas poblaciones, según el análisis discriminante, se presenta separado, es decir como entidades ecológicas independientes producto de la interacción con las condiciones ambientales locales.

Bosmina longirostris es una especie que se registró en tres lagos de la región Norandina. El análisis discriminante separa las poblaciones con un 72 % de validación cruzada en la asignación a cada lago (Figura 2-10).

Figura 2-11: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de *Notodiaptomus maracaibensis* en cuatro lagos de la región Pericaribeña.



Una condición similar se presentó con *Thermocyclops decipiens*, la comparación de la composición de aminoácidos entre las poblaciones de los lagos mediante el análisis discriminante, muestra que no hay un patrón claro de separación por lago, se obtuvo un 19% de validación cruzada. Sin embargo cuando el análisis se hace por cuenca, la validación aumenta a 88% (Figura 2-12).

Para el caso del cladóceros *Moina micrura*, hallado en tres lagos de la región Amazonia, Lago el Correo y Lago Tarapoto, vinculados a la cuenca del río Loretoyacu y el sistema Yahuaraca, vinculado con el río del mismo nombre, el análisis discriminante separa con 86% de validación cruzada la CA de las poblaciones por afinidad a la cuenca, más que a los lagos donde se obtuvo un 67% de validación (Figura 2-13). Se resalta el efecto de la conectividad de los lagos sobre la homogeneidad de las condiciones del hábitat y a la vez sobre el grado de similitud en la expresión de la CA.

Figura 2-12. Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de *Thermocyclops decipiens* en cuatro lagos de la región Pericaribeña.

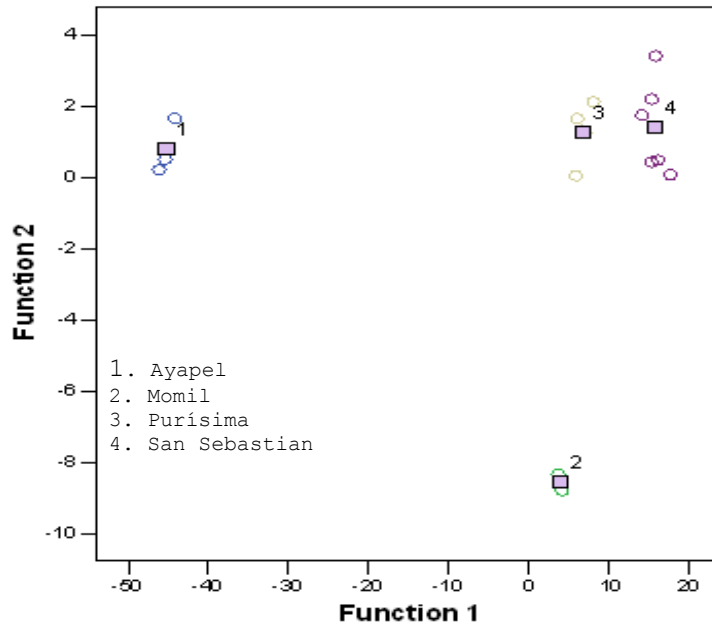
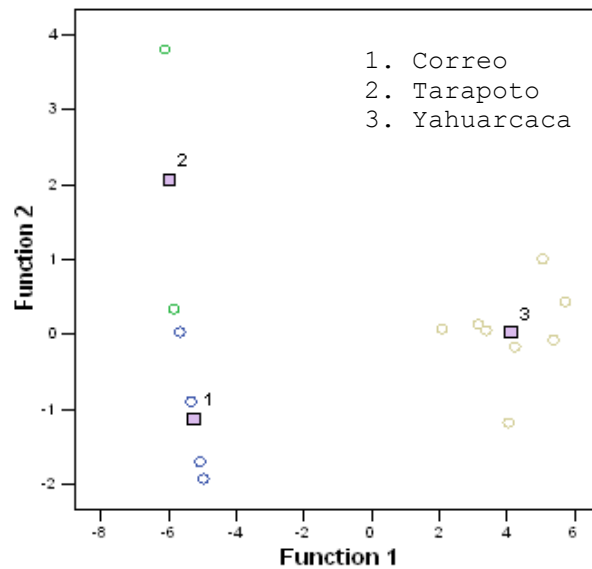


Figura 2-13: Representación de las primeras funciones discriminantes para la composición de los aminoácidos de *Moina micrura* en tres lagos de la región Amazonia.

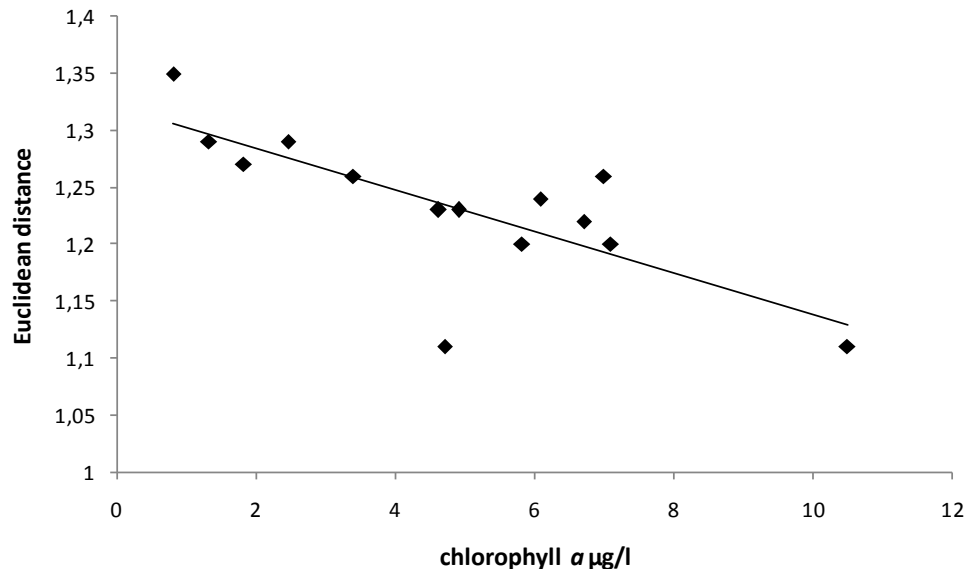


2.3.6. Efecto de variables ambientales sobre la composición de aminoácidos

No se halló relación significativa de la riqueza de especies de crustáceos, la variedad de pigmentos fotosintéticos y la estabilidad temporal del hábitat, con el grado de diferenciación de los aminoácidos de las especies por lago.

Se determinó relación negativa de la concentración de clorofila *a* con el grado de diferenciación en la composición de los aminoácidos estimado para las especies por lago ($r = -0,65$, $F_{1,13} = 9,55$, $p = 0,008$). Esto significa que en lagos potencialmente más productivos, hay menor grado de variación interespecífica en el uso de los recursos, mientras que en ambientes más pobres en recursos, el grado de diferenciación de la composición específica de aminoácidos, por ende del uso de recursos, se acentúa. Esta relación se presenta independiente de la región geográfica donde se localice el sistema (Figura 2-14).

Figura 2-14: Relación de la concentración de clorofila *a* y la distancia promedio en la composición de aminoácidos de los crustáceos planctónicos por lago.



2.4. Discusión

La composición de aminoácidos permite obtener información acerca del uso diferencial del nicho de recursos y de la adaptación de las especies del zooplancton a las condiciones del hábitat (Guisande-C. y col. 2002; Riveiro y col. 2003; Guisande-C. 2006). De acuerdo con Cyr y Curtis (1999) las especies del zooplancton tendrían diferencias en la selección del alimento por tamaño y calidad, además de estar segregadas en el espacio y en el tiempo. Por tanto una composición de aminoácidos (CA) similar podría indicar que se usan recursos comunes a pesar de las diferencias morfológicas y de la capacidad de selección de las especies, y de esta forma se entiende por qué la CA no refleja claramente un patrón taxonómico. Sin embargo, los copépodos calanoideos tienden a expresar porcentajes más altos de validación taxonómica con base en la CA, lo cual indica un mayor grado de especificidad en el uso selectivo de los recursos respecto a los otros grupos de crustáceos planctónicos. Esto se corresponde con la idea de que los copépodos calanoideos se consideran un grupo con especies más especializadas en la selección de los recursos (Hutchinson 1967; Sloan 1973; Friedman y Strickler 1975; Koehl 1983; Kerfoot y Kirk 1991).

La distancia (grado de separación) en la CA puede usarse para evaluar el uso diferencial de los recursos alimenticios. La mayor distancia estimada para los copépodos calanoideos respecto a la CA de los cladóceros y de los copépodos ciclopoideos, sería el resultado de una más selecta preferencia alimenticia por especie (Guisande-C. y col. 2003, Barnett y col. 2007), lo cual concuerda con la mayor validación taxonómica establecida. Se destaca que en general, el grado de diferenciación en la CA de los cladóceros y copépodos ciclopoideos es bajo. Esto se explica por la mayor amplitud y plasticidad en los hábitos alimenticios, ya que muchas de sus especies se consideran omnívoras o presentan bajo grado de selectividad (DeMott 1986, Saunders y Lewis 1988). Sin embargo los

cladóceros de la familia Sididae, particularmente las especies del género *Diaphanosoma*, presentaron alto grado de separación en la CA respecto a los demás crustáceos de cada región. Esto puede explicarse por la diversificación taxonómica y de roles ecológicos que las especies de este grupo expresan en ambientes tropicales (Paggi 1978 y Korovchinsky 1992). Además se ha demostrado que especies de este grupo son más selectivas que otros crustáceos del plancton sobre el tamaño de las partículas que usan como recurso (Pagano 2008).

La tendencia a un ordenamiento de la CA según un patrón ambiental geográfico, coincide con los resultados obtenidos del análisis de pigmentos fotosintéticos en las mismas regiones y lagos por Guisande y col. (2008). En este trabajo se muestra mayor afinidad en los pigmentos fotosintéticos de los lagos de las regiones Amazonia y Andina, similar al patrón obtenido con la CA. Esto sería indicador de un posible efecto diferencial en las condiciones limnológicas regionales, particularmente por el comportamiento de la transparencia, los nutrientes y la conductividad eléctrica. Las diferencias regionales en las condiciones físicas y químicas de los lagos están determinadas por procesos histórico-geológicos modelados por factores locales recientes (Donato 2001). Estos procesos permiten asociar a los Andes con la Amazonia por la dinámica sedimentaria de origen aluvial cordillerano, mientras que la región Pericaribeña corresponde a una zona de terrazas aluviales y depósitos principalmente marinos (Thouret 1981).

Las diferentes expresiones físicas y químicas del ambiente acuático no solo afectan la composición taxonómica del zooplancton, también pueden regular aspectos funcionales como roles e interacciones entre las especies (Miracle 1974; Beisner y col. 2006; Barnett y col. 2007, Dodson y col. 2009, Tavernini y col. 2009). Por tanto la CA de los crustáceos planctónicos estaría

condicionada por la expresión del ambiente de los lagos en escala local y regional. Evidencia de esto es la diferenciación en la CA de las poblaciones de algunas especies de cladóceros y copépodos planctónicos con distribución en más de un sistema acuático, independientemente de la región. Estas especies con mayor rango de distribución geográfica presentan mayor capacidad de ajuste a las diferencias en las condiciones de cada hábitat. Según los resultados obtenidos, estas especies expresan algún grado de plasticidad en el uso de los recursos según la oferta del sistema donde se integran. De esta forma, la CA de estas poblaciones sería indicador de una mayor diversidad ecológica que taxonómica. Sprules y Bowerman (1988), plantean a este respecto que en el zooplancton de lagos la omnivoría es un hábito común, lo cual permite considerar a muchas de estas especies como oportunistas (Brandl 2005). Esta condición se puede acentuar en lagos tropicales donde habría baja predictibilidad en la expresión espacio-temporal del hábitat (Lewis 1996), como en el caso de lagos de zonas bajas (Aranguren-Riaño 1988, Villabona y col. 2011), y mayor variación ambiental entre sistemas de una misma región geográfica, como en el caso de los lagos de montaña (Gaviria 1989, Donato 2001, Aranguren-Riaño y Andrade 2003).

El grado de diferenciación en la CA de las especies de crustáceos, corresponde con el grado de variación temporal en las condiciones físicas y químicas de los lagos por región. Así en la región Norandina, las especies presentan mayor diferenciación en la CA y a la vez los lagos expresan altos valores de fluctuación ambiental, en contraste a lo observado en los sistemas de las regiones Pericaribeña y Amazónica. De acuerdo con Urban (2004), el efecto de la variación ambiental local afecta no solo la composición sino la estructura trófica y funcional de las comunidades acuáticas. La relación de factores abióticos sobre la CA en zooplancton, particularmente rotíferos, ha sido determinada por Guisande y col. (2008).

Con respecto al efecto de la concentración de clorofila *a* sobre el grado de diferenciación de la CA, se describe una relación inversa. Los sistemas acuáticos más productivos con mayor oferta en cantidad de recursos favorecen la homogeneidad de la CA, mientras que en los ambientes poco productivos se presenta mayor grado de diferenciación en la CA de los crustáceos planctónicos. Según Schoener (1974) y Dodson y col. (2000), el uso de los recursos determina la posibilidad de coexistencia de las especies y la estructura de las comunidades. Este uso está determinado por la oferta en calidad y cantidad (Miracle 1974, Case 1981). En ambientes con un recurso alimenticio abundante, la probabilidad de que varias especies lo utilicen aumenta (Turner y Tester 1989), y no sería limitativo (Tilman 1982). Por el contrario en ambientes con recurso escaso, las especies tienden a diversificar y especializar sus hábitos alimenticios; de esta forma exploran otras opciones de recursos (Hutchinson 1961, Makarewicz y Likens 1975, Guisande-C. y col. 2003, Bonecker y col. 2007).

En síntesis, la composición específica de aminoácidos de los crustáceos planctónicos se refiere a un patrón ambiental geográfico más que taxonómico. Esto quiere decir que independientemente del grupo taxonómico, la CA de las especies presenta una asociación más evidente a las regiones y lagos donde habitan. En este mismo sentido, sería la cantidad de recurso disponible la que determina la variación interespecífica en la CA. Esta relación es inversa y significativa. No se determinó una relación significativa con la calidad del recurso, ni con el tamaño y la estabilidad física de los lagos. Se sugiere indagar sobre aspectos funcionales de las especies de grupos como los copépodos calanoideos y cladóceros sídidos, que mostraron mayor diferenciación en la CA. La expresión del hábitat tiene influencia importante en la CA de los crustáceos planctónicos de los sistemas estudiados. Evidencia de ello es la diferenciación de las

poblaciones de especies que se hallaron en más de un lago. El análisis de la diversidad ecológica, además de brindar información de otra dimensión de la biodiversidad, permite comprender procesos funcionales asociados a los roles de las especies en las comunidades biológicas.

Agradecimientos

Nelson Aranguren agradece a la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia por la cofinanciación de la investigación código DIB 8003180. Al Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología "Francisco José de Caldas" - Colciencias- por el apoyo económico al desarrollo de los estudios de doctorado y a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia por la comisión otorgada para adelantar los estudios doctorales. Al grupo de trabajo del Laboratorio de Zooplancton de la Universidad de Vigo - España, por su colaboración en la fase de análisis de aminoácidos. A Berto y Aldo Barreiro de la Universidad de Vigo, por su dedicación en la preparación de protocolos y análisis de aminoácidos Fase II. Al Profesor Santiago Duque del grupo de Limnología Amazónica de la Universidad Nacional de Colombia, por el apoyo en las actividades de campo de la Región Amazónica. A todos los integrantes del Proyecto "Aproximación al estudio de la diversidad ecológica en ambientes acuáticos en Colombia" por su apoyo en colección de muestras y compartir la información ambiental de la región Amazonia y Pericaribeña. Al Dr. Jonathan Shurin - Universidad de California S. Diego - USA., por sus comentarios a los análisis y discusión. A los integrantes del grupo de investigación UDESA de la UPTC por su apoyo constante que permitieron mantener el ánimo para culminar la labor. Al Magister Luis A. González, por su atenta colaboración en solventar detalles de forma del presente documento. Especialmente a mis tutores Dr. Cástor Guisande y Dr. Rodolfo Ospina por su orientación, apoyo y asesoría con alto sentido de rigor científico que llevaron a una mayor objetividad y calidad del documento. A los jurados lectores Dra. Claudia Bonecker, Dr. Gabriel Pinilla y Dr. Santiago Gaviria, por sus valiosas sugerencias.

2.5. Referencias Bibliográficas

Aranguren-Riaño, N., 1998. Estudio de los copépodos planctónicos (Crustacea) de la Ciénaga de Guarinocito, Magdalena Medio, Colombia. Tesis Maestría. Departamento de Biología. Universidad de Los Andes. Bogotá.

Aranguren-Riaño, N. & C. Andrade. 2003. Estructura de la comunidad zooplanctónica (Copépodos y Cladóceros) en tres lagunas colombianas de alta montaña. *Ciencia en Desarrollo*. 1(1): 70-83.

Aranguren-Riaño, N., C. Guisande-C. & R. Ospina. 2011. Factors controlling crustacean zooplankton species richness in Neotropical lakes. *Journal of Plankton Research*. 33(8): 1295 - 1303.

Barnett, A., K. Finla & B. Beisner. 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*. 52: 796-813.

Beisner, B., P. Peres-Neto, E. Lindström, A. Barnett & M.- Longhi. 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*. 87(12): 2985-2991.

Boltovskoy, D., 1995. Colección de plancton, p. 271-295. *En* E.C. Lopretto & G. Tell (eds). *Ecosistemas de aguas continentales: Metodologías para su estudio Tomo I*. Ediciones Sur, Argentina.

Bonecker, C., M. Nagae, M. Maria, L. Machado & F. Lansac-Tôha. 2007. Zooplankton biomass in tropical reservoirs in southern Brazil. *Hydrobiologia*. 579(1): 115-123.

Brandl, Z., 2005. Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey. *Hydrobiologia*. 546: 475-489.

Calbet, A., F. Carlotti & R. Gaudy. 2007. The feeding ecology of the copepod *Centropages typicus* (Kröyer). *Progress in Oceanography*. 72: 137-150.

Case, T., 1981. Niche separation and resource scaling. *The American Naturalist*. 118(4): 554-560.

Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 343-66.

Cyr, H. & J. Curtis. 1999. Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia*. 118: 306-315.

DeMott, R., 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia*. 69: 334-340.

Dodson, S., S. Arnott & K. Cottingham. 2000. The relationships in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology*. 81(10): 2662-2679.

Dodson, S., A. Newman, S. Will-Wolf, M. Alexander, M. Woodford & S. Van Egeren. 2009. The relationship between zooplankton community structure and lake characteristics in temperate lakes (Northern Wisconsin, USA). *Journal of Plankton Research*. 31(1): 93-100.

Donato, J. Ch., 2001. Fitoplancton de los lagos andinos del norte de Sudamérica (Colombia): composición y factores de distribución. Colección Jorge Álvarez Lleras No.19. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá, Colombia.

Friedman, M. & R. Strickler. 1975. Chemoreceptors and feeding in calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). Proc. Nat. Acad. Sci. 72(10): 4185-4188.

Gaviria, S., 1989. The calanoid fauna (Crustacea, Copepoda) of the Cordillera Oriental of the Colombian Andes. Hydrobiologia. 178: 113-134.

Goombridge, B., (Ed.). 1992. Global biodiversity: status of the earth's living resources. Chapman & Hall.

Guisande-C., C., 2006. Biochemical fingerprints in zooplankton. Limnetica. 25(1-2): 369-376.

Guisande-C., C., I. Maneiro & I. Riveiro. 1999. Homeostasis in the essential amino acid composition of the marine copepod *Euterpina acutifrons*. Limnol. Oceanogr. 44(3): 691-696.

Guisande-C., C., I. Maneiro, I. Riveiro, A. Barreiro & Y. Pazos. 2002. Estimation of copepod trophic niche in the field using amino acids and marker pigments. Marine Ecology Progress Series. 239: 147-156.

Guisande-C., C., F. Bartomeus, M. Ventura & J. Catalan. 2003. Role of food partitioning in structuring the zooplankton community of mountain lakes. Oecologia: 136: 627-634.

Guisande-C. C., A. Barreiro, I. Maneiro, I. Riveiro & A. Vergara. 2006. Tratamiento de datos. Ed. Díaz de Santos. España. 356 p.

Guisande-C., C., A. Barreiro, A. Acuña, L. Marciales, E. Hernández, A. Torres, N. Aranguren-Riaño, W. López, S. Duque, L. Gallo, N. Aguirre, M. Mogollón, J. Palacio & G. Rueda-Delgado.

2008. Testing of the Chemtax program in contrasting Neotropical lakes, lagoons and swamps. *Limnol. Oceanogr.: Methods*. 6: 643-652.

Hernández, J., A. Hurtado, R. Ortiz & T. Walschburger. 1992. Unidades biogeográficas de Colombia: 105-152. En: Halffter G. (Compilador). La diversidad biológica de Iberoamérica I. CYTED-D, Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. México.

Hutchinson, E., 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*. 95(882): 137-145.

Hutchinson, E., 1967. A treatise on limnology. Vol. II: Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley & Sons. USA.

Kerfoot, W. & K. Kirt. 1991. Degree of taste discrimination among suspension-feeding cladocerans and copepods: Implications for detritivory and herbivory. *Limnol. Oceanogr.* 36(6): 1107-1123.

Koehl, M., 1983. The morphology and performance of suspension-feeding appendages *Journal of Theoretical Biology*. 105(1, 7): 1-11.

Korovchinsky, N., 1992. Sididae y Holopedidae (Crustacea: Daphniiformes). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. SPB Academic Publishing. The Netherlands. 82 p.

Lampert, W. & U. Sommer. 1997. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. New York.

Leibold M. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*. 76(5): 1371-1382.

Lewis, W., Jr. 1979. Zooplankton community analysis - studies on a tropical system. Springer-Verlag. New York.

Lewis, W., Jr. 1996. Tropical lakes: how latitude make a difference. In: Schiemer F. & K. Boland (eds). *Perspectives in Tropical Limnology*. Academic Publishing. The Netherlands.

MacArthur, R. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*. 101(921): 377-385.

Magurran, A., 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedral. España.

Makarewicz, J. & G. Likens. 1975. Niche analysis of a zooplankton community. *Science*. 190(4218): 1000-1003.

Margalef, R. 1983. *Limnología*. Editorial Omega. Barcelona.

McCune, B. & J. Grace. 2002. *Analysis of ecological communities*. MJM Software. USA.

Miracle, M. 1974. Niche structure in freshwater zooplankton: a principal components approach. *Ecology*. 55: 1306-1316.

Pagano, M. 2008. Feeding of tropical cladocerans (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*) and rotifer (*Brachionus calyciflorus*) on natural phytoplankton: effect of phytoplankton size-structure. *Journal of Plankton Research*. 30(4): 401-414.

Paggi, J.C., 1978. Revisión de las especies argentinas del género *Diaphanosoma* Fischer (Crustacea, Cladocera). *Acta Zoologica Lilloana* XXXIII (1): 43-65.

Paggi, S. & J. Paggi. 1995. Determinación de la abundancia y biomasa zooplanctónica, p. 315-323. *En* E.C. Lopretto & G. Tell (eds). *Ecosistemas de aguas continentales: Metodologías para su estudio* Tomo I. Ediciones Sur, Argentina.

Riveiro, I., C. Guisande-C., C. Franco, A. Lago De Lanzós, I. Maneiro & A. Vergara. 2003. Egg and larval amino acid composition as indicators of niche resource partitioning in pelagic fish species. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 260: 255-262.

Saunders, J. III & W. Lewis Jr. 1988. Dynamics and control mechanisms in a tropical zooplankton community (Lake Valencia, Venezuela). *Ecological Monographs.* 58(4): 337-353.

Schoener, T., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science.* 185(4145): 27- 39.

Sloan, D., 1973. Food size selection among copepods. *Ecology.* 54(4): 909-914.

Sprules, W. & J. Bowerman. 1988. Omnivory and food chain length in zooplankton food webs. *Ecology.* 69(2): 418-426.

Tavernini, S., R. Primicerio & G. Rossetti. 2009. Zooplankton assembly in mountain lentic waters is primarily driven by local processes. *Acta Oecologica.* 35(1): 22-31.

Thouret, J., 1981. Un mapa geomorfoestructural de los Andes colombianos. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi". Bogotá. Colombia.

Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press. Princeton, N.J.

Turner, J. & P. Tester. 1989. Zooplankton feeding ecology: nonselective grazing by the copepods *Acartia tonsa* Dana, *Centropages velificatus* De Oliveira, and *Eucalanus pileatus* Giesbrecht in the plume of the Mississippi River. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 126(1): 21-43.

Urban, M., 2004. Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology*. 85(11): 2971-2978.

Van Wandelen, C. & S. Cohen. 1997. Using quaternary high-performance liquid chromatography eluent systems for separating 6-aminoquinolyl-N-hydroxysuccinimidyl carbamate-derived amino acid mixtures. *Journal Chromatography*. 763: 11-22.

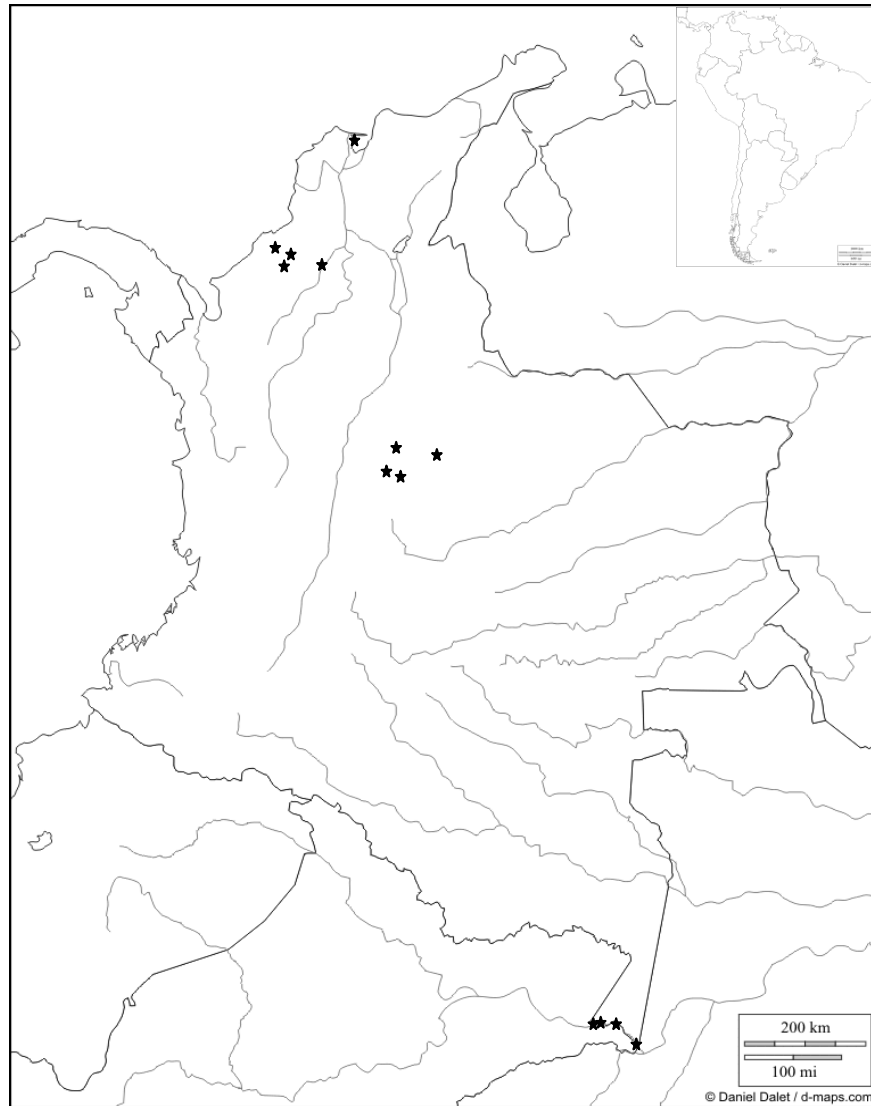
Villabona-González S., N. Aguirre & A. Estrada. 2011. Influencia de las macrófitas sobre la estructura poblacional de rotíferos y microscrustráceos en un plano de inundación tropical. *Revista Biología Tropical*. 59(2): 853-870.

Wetzel, R. & G. Likens. 1991. *Limnological analyses*. Second Edition. Springer Verlag. USA.

Zapata, M., F. Rodríguez & J.L. Garrido. 2000. Separation of chlorophylls y carotenoids from marine phytoplankton: a new HPLC method using a reversed phase C₈ y pyridine containing mobile phases. *Mar.Ecol. Prog. Ser.* 195: 29-45.

Zar, J.H., 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall. New Jersey. USA.

A. Anexo: Ubicación de lagos seleccionados



B. Anexo: Listado de especies de crustáceos planctónicos con datos de aminoácidos

Cladocera	<i>Bosmina longirostris</i>
	<i>Bosminopsis deitersi</i>
	<i>Ceriodaphnia cornuta</i>
	<i>Ceriodaphnia pulchella</i>
	<i>Daphnia ambigua</i>
	<i>Daphnia pulex</i>
	<i>Diaphanosoma birgei</i>
	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> group
	<i>Diaphanosoma brevireme</i>
	<i>Diaphanosoma polypina</i>
	<i>Diaphanosoma spinulosum</i>
	<i>Moina micrura</i>
	<i>Moina minuta</i>
Copepoda Cyclopoida	<i>Ergasilus</i> sp.
	<i>Mesocyclops meridianus</i>
	<i>Mesocyclops venezolanus</i>
	<i>Metacyclops mendocinus</i>
	<i>Microcyclops anceps</i>
	<i>Thermocyclops crasuss</i>
	<i>Thermocyclops decipiens</i>
	<i>Thermocyclops tenuis</i>
	<i>Tropocyclops prasinus</i>
Copepoda Calanoida	<i>Arctodiaptomus dorsalis</i>
	<i>Boeckella gracilis</i>
	<i>Colombodiaptomus brandorffi</i>
	<i>Dactylodiaptomus pearsei</i>
	<i>Notodiaptomus linus</i>
	<i>Notodiaptomus maracaibensis</i>

3. Aspectos de la morfología de cladóceros y copépodos planctónicos en lagos de Colombia: aproximación funcional

3.1. Introducción

La morfología de los organismos es un producto de la interacción entre los individuos (base genética, mecanismos de regulación, expresión e integralidad) y las oportunidades del medio para sobrevivir. Persisten muchas inquietudes respecto al efecto de las diferencias anatómicas entre las especies sobre el desempeño de los organismos en el ambiente (Wainwright y Reilly 1994). ¿Las diferencias anatómicas entre especies corresponden estrictamente a patrones filogenéticos? ¿Morfologías similares se pueden relacionar con condiciones particulares del ambiente, independientemente de las afinidades filogenéticas?. Según Ferry-Graham y col. (2002), la morfología vista desde la perspectiva funcional puede explicar, por ejemplo, la relación entre organismo, uso de recursos y especialización, con la finalidad de comprender por qué son y actúan de una determinada manera. El uso de los recursos por cada especie define en gran medida la dinámica de estas interacciones y por ende tiene importantes implicaciones en la diversidad (Schoener 1974).

La alimentación es un proceso fundamental para la sobrevivencia de un organismo y no es constante ni inflexible. Según Calbet y col. (2007), las condiciones fisiológicas y ambientales determinan el comportamiento alimenticio de un organismo en un momento determinado. Este comportamiento puede estar determinado por patrones alométricos, en los que la variación del tamaño corporal tiene implicaciones en la tasa metabólica y en el uso de los recursos disponibles (Cyr y Pace 1993).

A pesar de la gran variedad morfológica y taxonómica, los crustáceos del plancton usan en común materia orgánica particulada como recurso. La forma como detectan y obtienen el alimento hace la diferencia entre las especies. En esto los diferentes patrones morfológicos tienen relación, por ejemplo: el tamaño corporal (Cyr y Pace 1993), la estructura y densidad de los sistemas de filtración (Hessen 1985) o la estructura de las piezas bucales (Ohtsuka y col. 1996). Sin embargo para la mayoría de las especies se desconoce cómo son u operan estos mecanismos.

Es imperativo comprender aspectos funcionales de las especies y trascender lo taxonómico, pues esta información es esencial para aplicar en procesos ecológicos que se asocian con el funcionamiento de los ecosistemas (Barnett y col. 2007). En este capítulo se analiza la expresión de algunas variables morfométricas relacionadas con hábitos de alimentación de algunas especies de crustáceos planctónicos de lagos tropicales, y la relación que puede haber entre los patrones identificados y aspectos taxonómicos, geográficos y ambientales.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Área de estudio

Se seleccionaron 15 cuerpos de agua lénticos (Tabla 1, Anexo 1), distribuidos en tres de las principales provincias biogeográficas de Colombia, según Hernández y col. (1992).

Tabla 3-1. Localización geográfica de los sistemas seleccionados

Provincia	Sistema	Coordenadas	Altitud (m)	Número de puntos de muestreo
Norandina	Tota	05°33'40'' N 72°53'52'' W	3015	5
	Fúquene	05°27'38'' N 73°45'22'' W	2543	4
	Iguaque	05°41'26'' N 73°26'17'' W	3600	1
	Guatavita	04°58'80'' N 73°04'49'' W	3000	2
Cinturón Árido Pericaribeño	Ayapel	08°19'42'' N 75°06'11'' W	18	5
	Momil	09°14'10'' N 75°40'51'' W	15	2
	Purísima	09°13'16'' N 75°44'27'' W	15	2
	San Sebastian	09°12'39'' N 75°48'14'' W	16	2
Amazonía	Yahuaraca I	04°11'51'' S 69°57'15'' W	90	1
	Yahuaraca II	04°11'32'' S 69°57'26'' W	90	1
	Yahuaraca III	04°11'13'' S 69°57'40'' W	90	1

Tabla 3-1 (continuación)

	Yahuaracaca IV	04°10'58'' S 69°58'00'' W	90	1
	Tarapoto	03°48'34'' S, 60°25'50'' W	97	2
	Zacambú	04°17'39'' S, 70°08'24'' W	89	2
	El Correo	03°46'30'' S, 70°22'50'' W	97	2

Entre marzo de 2005 y febrero de 2007 se adelantaron dos muestreos por sistema en épocas climáticas contrastantes, en periodos de alta y baja precipitación según el patrón climático conocido para cada región.

3.2.2. Información física y química

Se realizó la medición *in-situ* de variables ambientales como temperatura y pH mediante pH-metro Boeco ad 110, transparencia con disco Secchi, profundidad con ecosonda Echotest II, conductividad eléctrica con conductímetro Schott-Gerate CG 858 y oxígeno disuelto mediante oxímetro YSI 55.

El grado de estabilidad temporal físico y químico de cada lago se evaluó mediante el índice de estabilidad de Dubois (Guisande y col. 2011). Mediante la ecuación:

$$D = \sum_{i=1}^s p_i \log_2 \frac{p_i}{p_{im}}$$

donde s es el número de variables, p_i la proporción relativa de la variable i a un tiempo específico y p_{im} el estado de referencia, que se calcula como la media de proporciones relativas para la variable i durante el periodo de estudio.

3.2.3. Análisis de pigmentos fotosintéticos

Se analizaron los pigmentos fotosintéticos de cada sistema, entre estos la clorofila *a*, mediante cromatografía líquida de alta eficiencia siguiendo la metodología descrita por Zapata y col. (2000). El equipo utilizado es un Waters Alliance, detector 996 Waters photodiode array y una columna Waters Symmetry C8 (150 x 4.6 mm, 3.5 μm , 100 Å de tamaño de poro).

3.2.4. Muestras de zooplancton

La colección de muestras cualitativas se hizo mediante arrastres con red de 45 μm de diámetro de poro, en la zona de aguas libres de cada sistema desde un bote neumático de remo, tomando en cuenta las consideraciones de Boltovskoy (1995). La muestra se preservó en solución Transeau en proporción 1:1. La identificación taxonómica de las especies se llevó a cabo siguiendo los procedimientos descritos en el capítulo I de este informe.

3.2.5. Caracterización morfométrica de los crustáceos

Se tomaron registros morfométricos de 37 especies de crustáceos planctónicos: 22 especies de cladóceros, 9 especies de copépodos ciclopoideos y 6 especies de copépodos calanoideos. El listado de especies se presenta en el Anexo 2.

De cada especie se seleccionaron entre 3 y 6 individuos - hembras adultas. Se tomaron medidas de morfología general externa y luego se procedió a realizar micro-disecciones para hacer mediciones de apéndices del cefalotórax y algunos torácicos. La selección y medición de estructuras se hizo con base en Dumont y Negrea (2002) para Cladocera y Ulrich (1993) para Copepoda. En siguiente cuadro se presentan las estructuras consideradas en cada grupo.

Tabla 3-2. Estructuras consideradas en el análisis morfométrico por grupos taxonómico

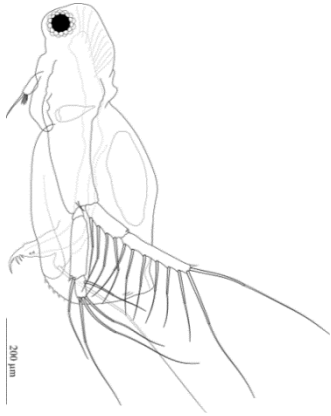
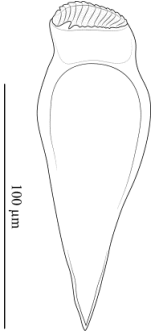
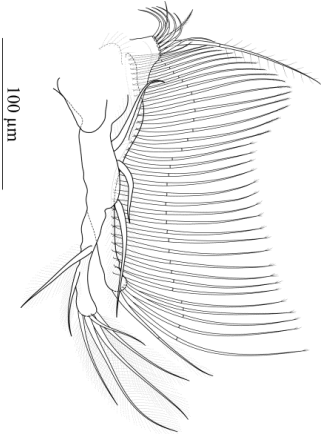
Cladocera - Ctenopoda	
<p>Morfología general:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Longitud total 2. Longitud de la cabeza 4. Ancho máximo caparazón 5. Longitud antena y anténula 6. Longitud promedio cerdas terminales anténula 7. Longitud promedio cerdas laterales rama dorsal antena 	
<ol style="list-style-type: none"> 8. Longitud mandíbula 	
<ol style="list-style-type: none"> 9. Longitud exopodito pata 1 10. Longitud promedio cerdas filtradoras de enditos 1 a 4 - pata 1. 	

Tabla 3-2: (continuación)

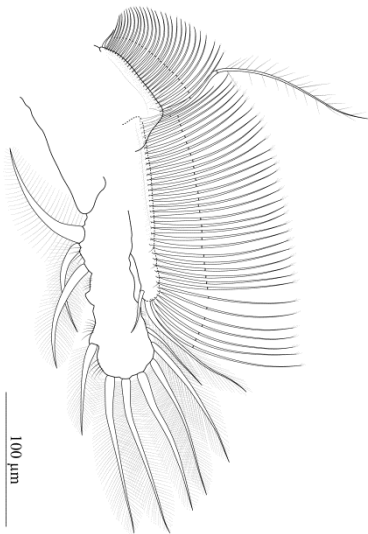
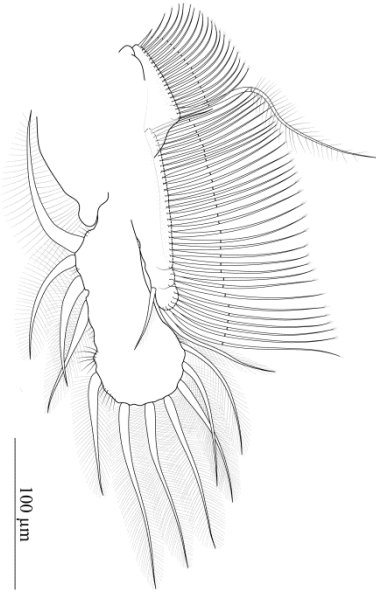
<p>11. Longitud exopodito pata 2 12. Longitud promedio cerdas filtradoras de enditos 1 a 4 - pata 2.</p>	
<p>13. Longitud exopodito pata 3 14. Longitud promedio cerdas filtradoras de enditos 1 a 4 - pata 3.</p>	

Tabla 3-2: (Continuación)

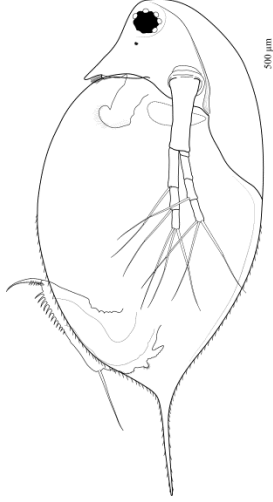
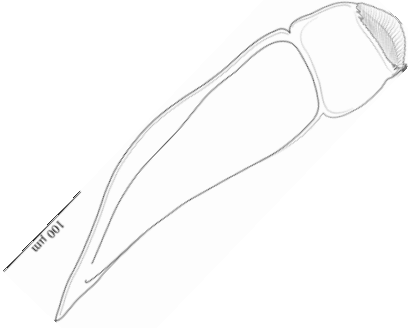
Cladocera - Anomopoda	
<p>Morfología general:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Longitud total con y sin espina 2. Longitud de la cabeza 3. Ancho máximo caparazón 4. Longitud antena y anténula 5. Longitud promedio cerdas terminales anténula 6. Longitud promedio cerdas laterales rama dorsal antena 	
<ol style="list-style-type: none"> 7. Longitud mandíbula 	

Tabla 3-2 (continuación)


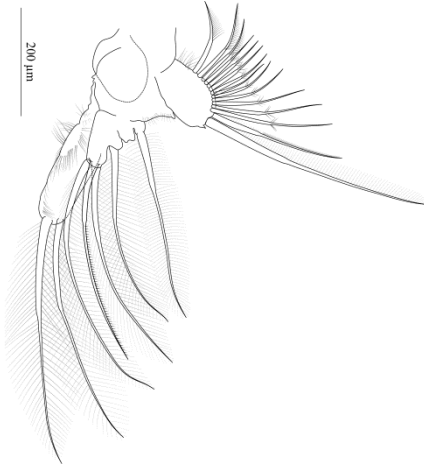
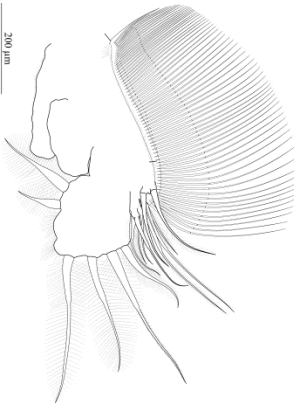
<p>8. Longitud exopodito pata 1 9. Longitud promedio cerdas filtradoras de enditos 1 a 4 - pata 1.</p>	
<p>10. Longitud exopodito pata 2 11. Longitud promedio cerdas de enditos 1 a 4 - pata 2.</p>	
<p>12. Longitud exopodito pata 3 13. Longitud promedio cerdas filtradoras de enditos 1 a 3 - pata 3.</p>	

Tabla 3-2: (Continuación)

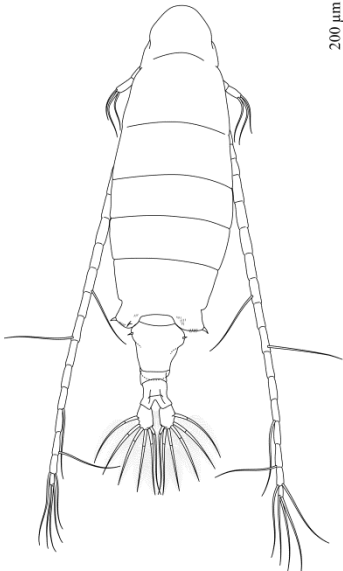
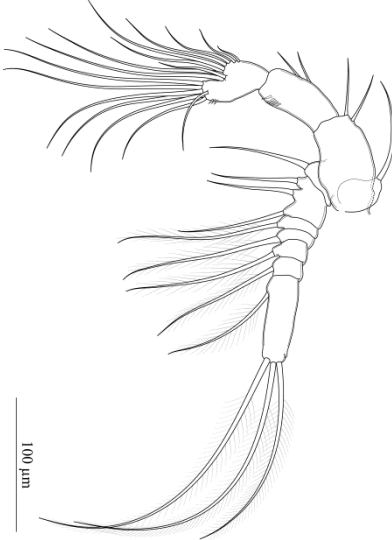
Copepoda - Mod. Calanoida	
<p>Morfología general:</p> <ol style="list-style-type: none">1. Longitud total y sin furcas2. Ancho corporal máximo3. Longitud antena 1	 <p>200 μm</p>
<ol style="list-style-type: none">4. Longitud rama(s) anténula	 <p>100 μm</p>

Tabla 3-2: (Continuación)

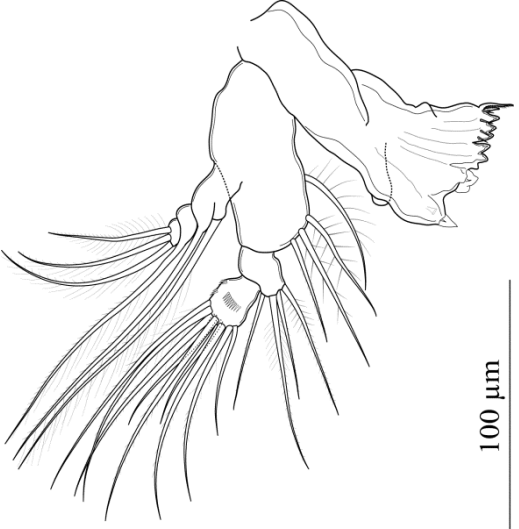
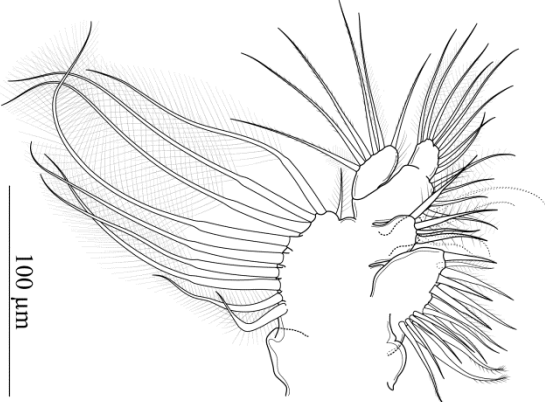
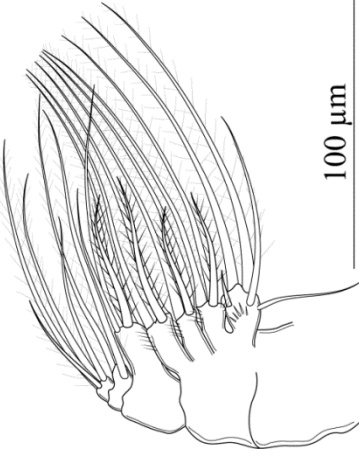
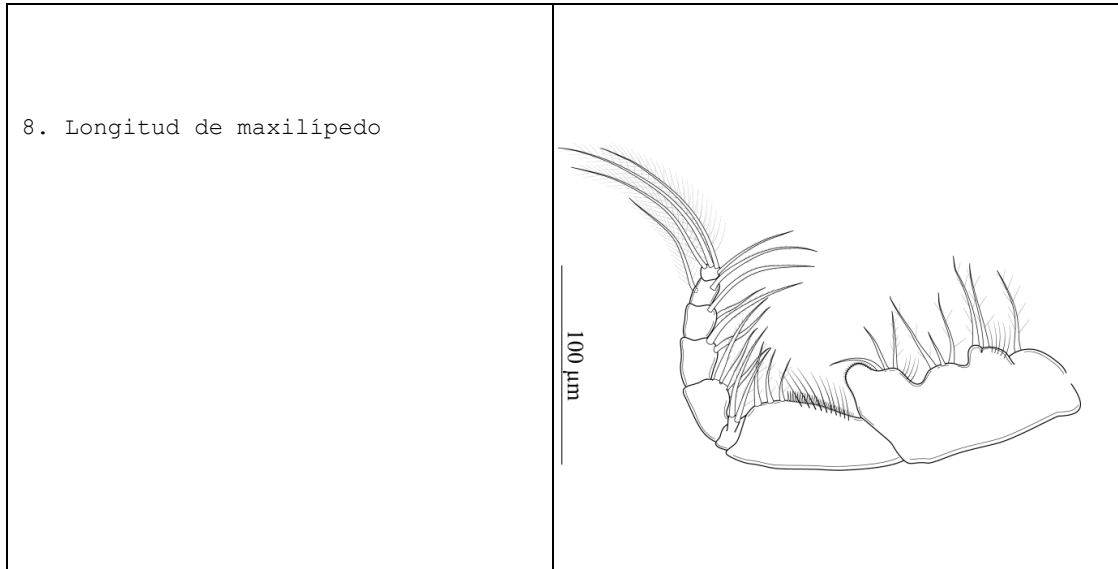
<p>5. Longitud de la mandíbula</p>	 <p>A detailed line drawing of a mandible, showing its various segments and the dense arrangement of setae (hairs) on the distal end. A vertical scale bar on the right side is labeled "100 µm".</p>
<p>6. Longitud maxila</p>	 <p>A detailed line drawing of a maxilla, showing its complex structure and the arrangement of setae. A vertical scale bar on the left side is labeled "100 µm".</p>
<p>7. Longitud de la maxílula</p>	 <p>A detailed line drawing of a maxillula, showing its structure and the arrangement of setae. A vertical scale bar on the right side is labeled "100 µm".</p>

Tabla 3-2: (Continuación)



3.2.6. Sistematización de información

Se estandarizaron los valores morfométricos de todas las variables para lo cual se estimó la proporción mediante la razón: variable X / Longitud corporal, esto con el fin de evitar el efecto del tamaño corporal sobre la expresión cuantitativa de cada variable. Se estimó el promedio y la variación de los datos para cada variable por especie. Se realizaron gráficos de cajas por variable y grupo taxonómico para representar la tendencia central y la variabilidad de las series de datos, considerando lagos y regiones biogeográficas. La verificación de posibles patrones regionales en la morfometría de las especies, se realizó mediante una Anova-no paramétrica. Para determinar patrones taxonómicos y ambientales en la expresión morfométrica se realizó en *R* un Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS como se le conoce comúnmente) (Guisande y col. 2011).

Como criterio de ordenamiento se tuvo en cuenta el grupo taxonómico a diferentes niveles y el registro geográfico (lago y región). Este análisis permite en una gráfica de ejes, representar la similitud entre las entidades taxonómicas o geográficas, en

un ordenamiento determinado por las variables descriptoras (morfométricas), en el que las distancias definidas en el gráfico preservan el orden de rango de la disimilaridad entre las muestras (McCune y Grace 2002). Se calculó el coeficiente de correlación de Pearson para conocer la relación entre la proporción promedio de cada variable morfométrica por grupo taxonómico y la expresión de las condiciones ambientales de los lagos: concentración de clorofila *a*, variedad de pigmentos fotosintéticos y estabilidad temporal del hábitat (Zar 1999).

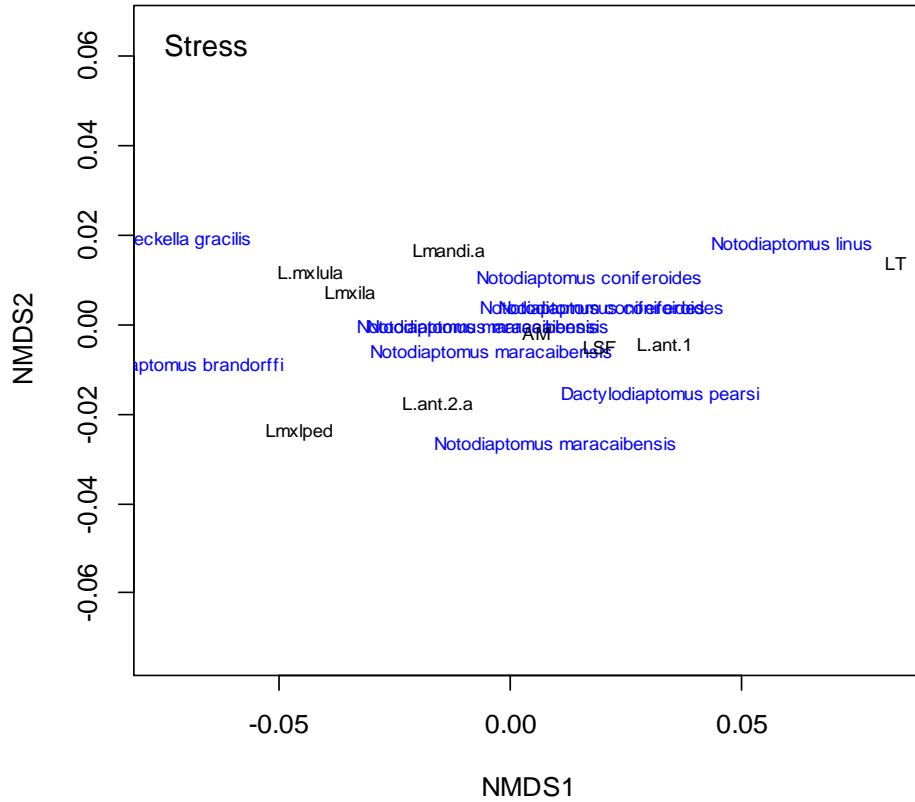
3.3. Resultados

3.3.1. Morfometría y aspectos taxonómicos

Con base en el análisis de escalamiento multidimensional se presentan las gráficas con la ubicación de las especies por grupo taxonómico en función de su morfometría. La distancia es una medida del grado de similaridad en función de la expresión de cada variable morfológica considerada.

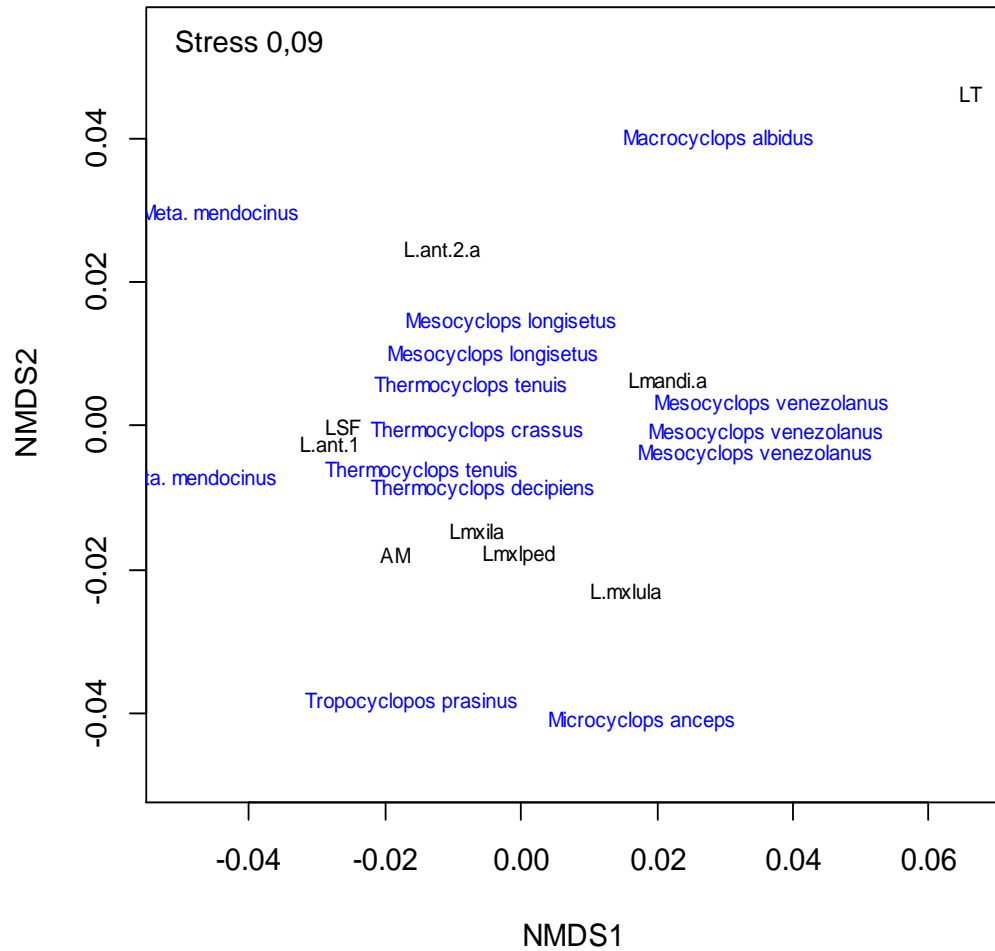
En la figura 3-1, se muestra la ubicación de las especies de copépodos calanoideos y las estructuras que la explican. La diferenciación de las especies está determinada principalmente (eje 1) por la longitud del cuerpo y por la proporción de las piezas bucales como la maxila, maxilula y maxilipedo. En el eje 2, algunas especies del género *Notodiaptomus* se diferencian por la proporción de la mandíbula y de las antenas 1 y 2. El nivel de stress del análisis es del 3%, por tanto el ajuste de la representación bueno.

Figura 3-1: Gráfica del análisis de multiescalamiento dimensional para las especies de calanoideos.



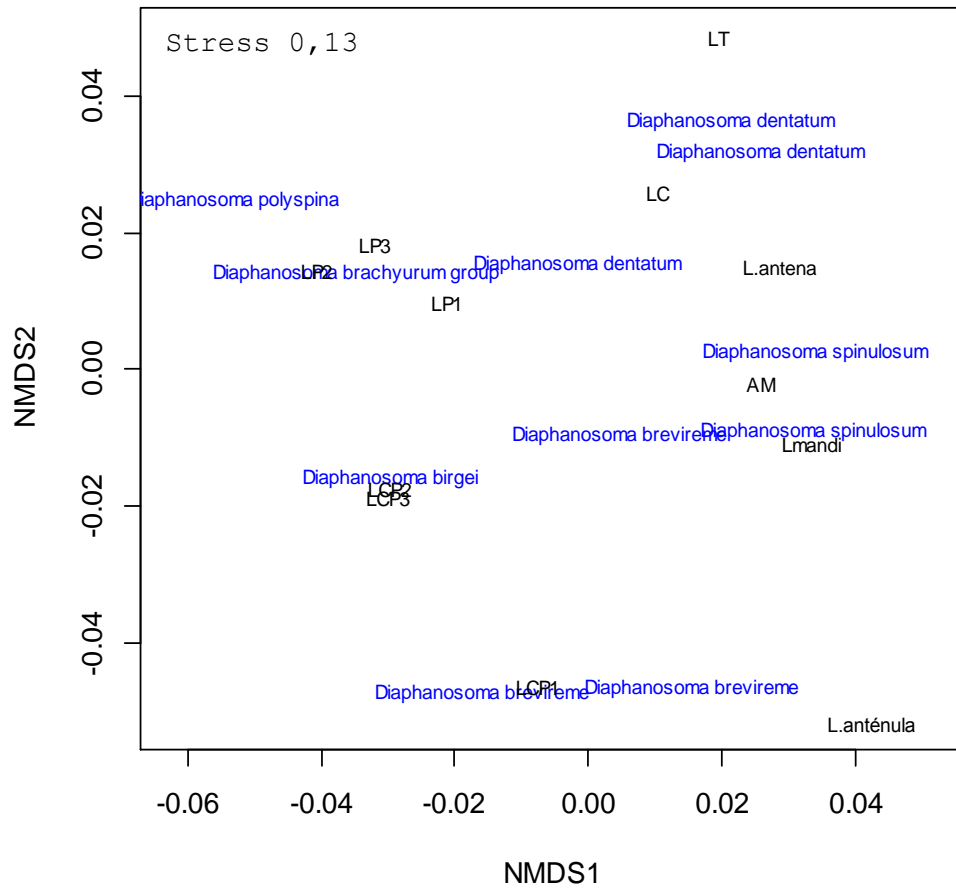
En la figura 3-2, se muestra la ubicación de las especies de copépodos ciclopoideos y las estructuras que la explican. La separación de las especies está determinada por la longitud del cuerpo y por la proporción de la antena 1 y la mandíbula. En el eje 2, se diferencian las especies por las proporciones de la antena 2, de la maxila, maxílula y del maxilípido. El nivel de stress del análisis es del 9%, por tanto el ajuste de la representación se considera bajo. Lo que indica que en este grupo no hay una clara diferenciación de las especies con los atributos morfológicos considerados.

Figura 3-2. Gráfica del análisis de multiescalamiento dimensional para las especies de ciclopoideos.



El análisis de los cladóceros se realizó para los ordenes Ctenopoda y Anomopoda independientemente, debido a las diferencias en sus patrones morfológicos y evolutivos. La figura 3-3, muestra la disposición de las especies y las estructuras de los anomópodos. Las especies se agrupan por familias y se diferencian por la proporción de las antenas, así como la proporción de las patas 1 a 3 y sus cerdas. Las especies dentro de las familias se diferencian por el tamaño corporal, la proporción de la mandíbula y la proporción de la cabeza. El ajuste del análisis se considera bajo, sin embargo dada la cantidad de especies con-genéricas, se

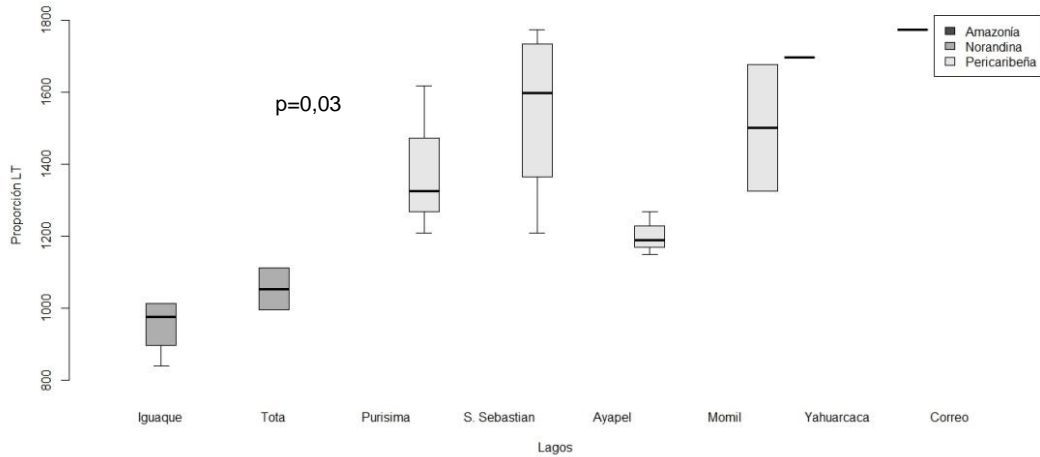
Figura 3-4. Gráfica del análisis de multiescalamiento dimensional para las especies de cladóceros ctenópodos.



3.3.2. Morfometría y aspectos geográficos

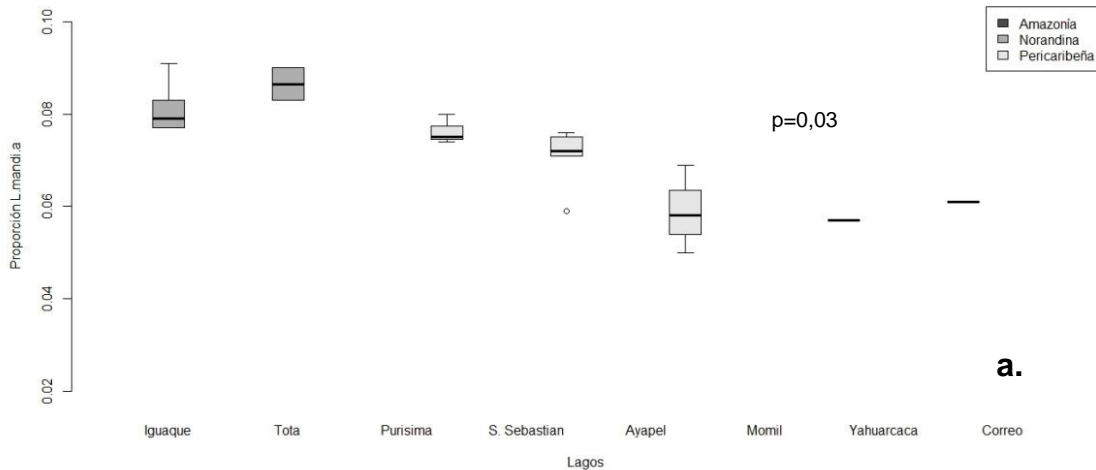
Se presentan las tendencias y variabilidad en la expresión morfométrica de aquellas estructuras que presentaron diferencias significativas entre regiones biogeográficas. Para el caso de los copépodos calanoideos el tamaño corporal es menor en los lagos de la región Norandina y mayor lagos de la región Amazónica (Figura 3-5).

Figura 3-5. Variación del tamaño corporal de los copépodos calanoideos entre lagos y regiones.

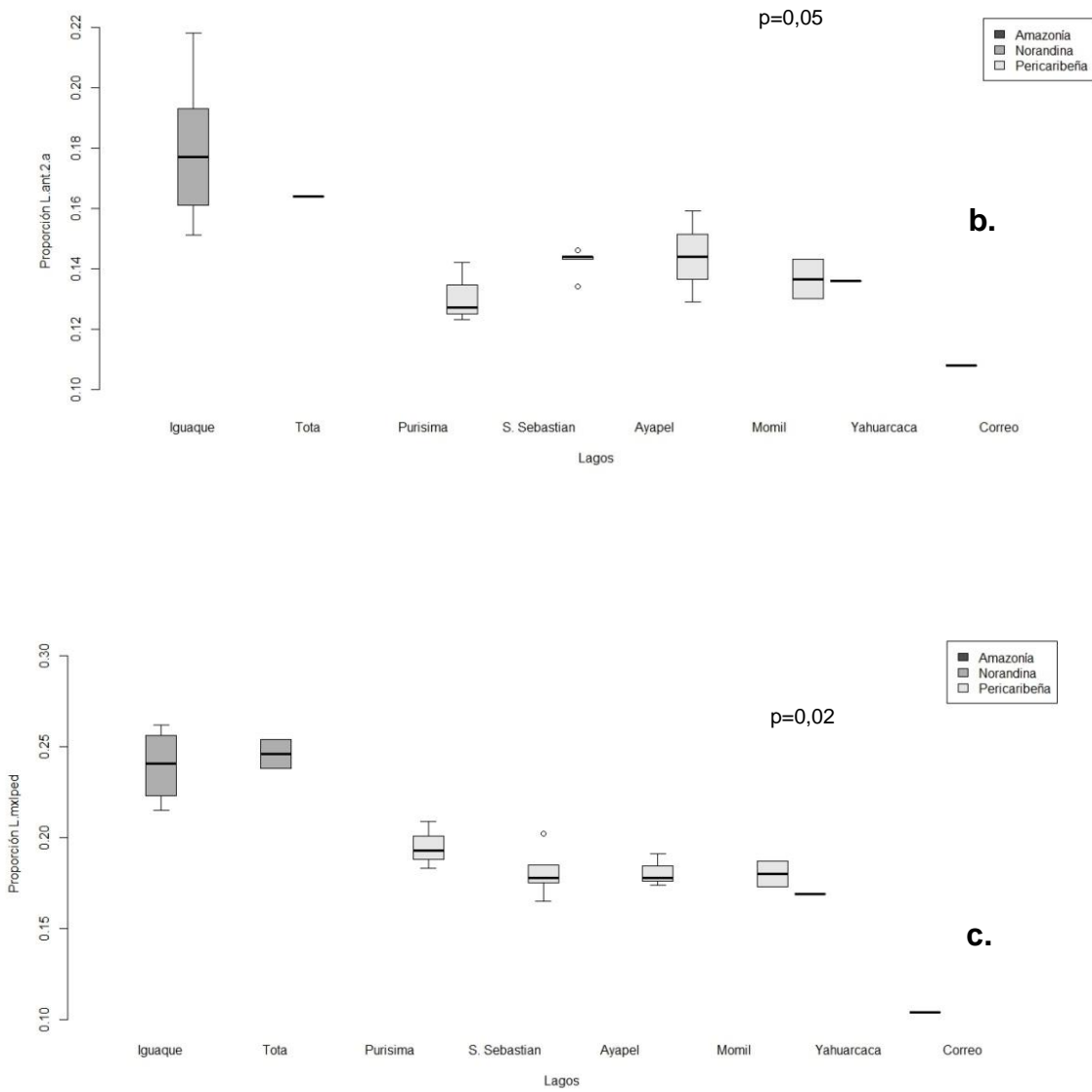


La proporciones de la mandíbula, antena 2 y maxilípedos, a diferencia del tamaño corporal, son mayores en las especies de los lagos andinos y menores en las especies de los lagos amazónicos. En la figura 3-6 a, b y c, se muestran estas relaciones.

Figura 3-6. Variación de las proporciones de a. mandíbula, b. antena, c. maxilípedos, de los copépodos calanoideos entre lagos y regiones.

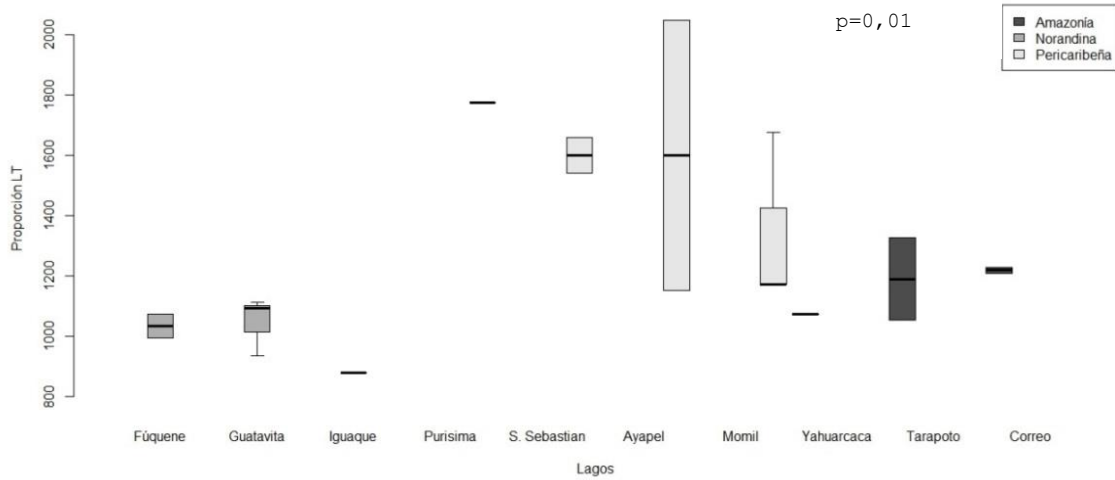


a.



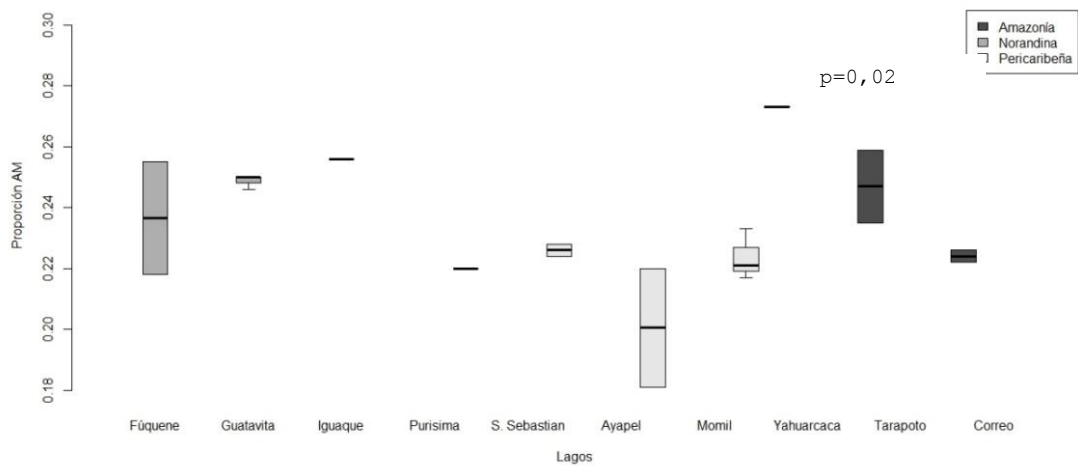
Las especies de copépodos ciclopoideos de lagos de la región Norandina presentan tamaño corporal más pequeño, de forma similar a lo expresado por las especies de copépodos calanoideos. El mayor tamaño se estimó para las especies de los lagos de la región Pericaribeña (Figura 3-7).

Figura 3-7. Variación del tamaño corporal de los copépodos ciclopoideos entre lagos y regiones.



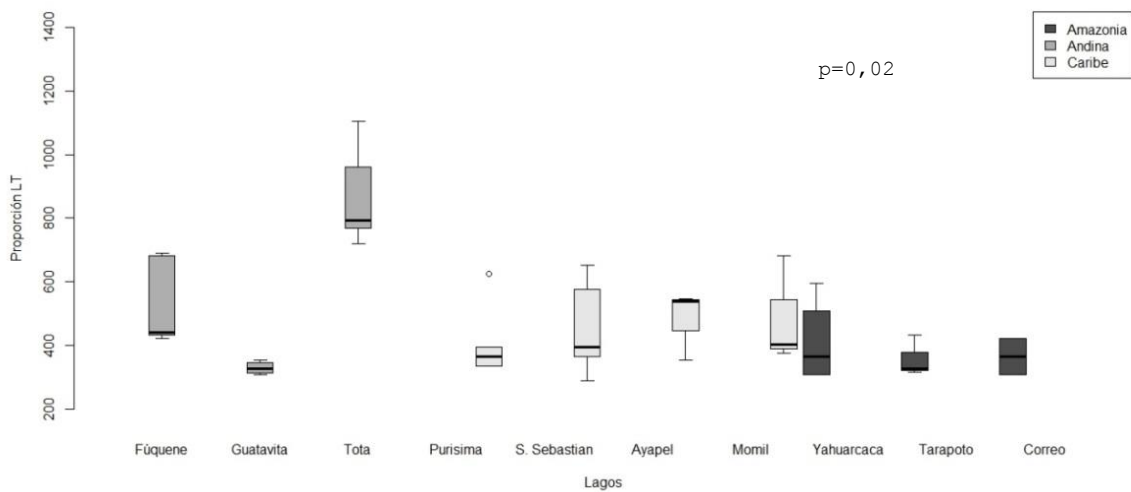
Se hallaron diferencias significativas en la proporción del ancho corporal por regiones. En la zona Amazónica se registran valores mayores, mientras que en los lagos de la región Pericaribeña, las especies de copépodos ciclopoideos son proporcionalmente menos robustas (Figura 3-8).

Figura 3-8. Variación de la proporción del ancho corporal en los copépodos ciclopoideos por lago y región.



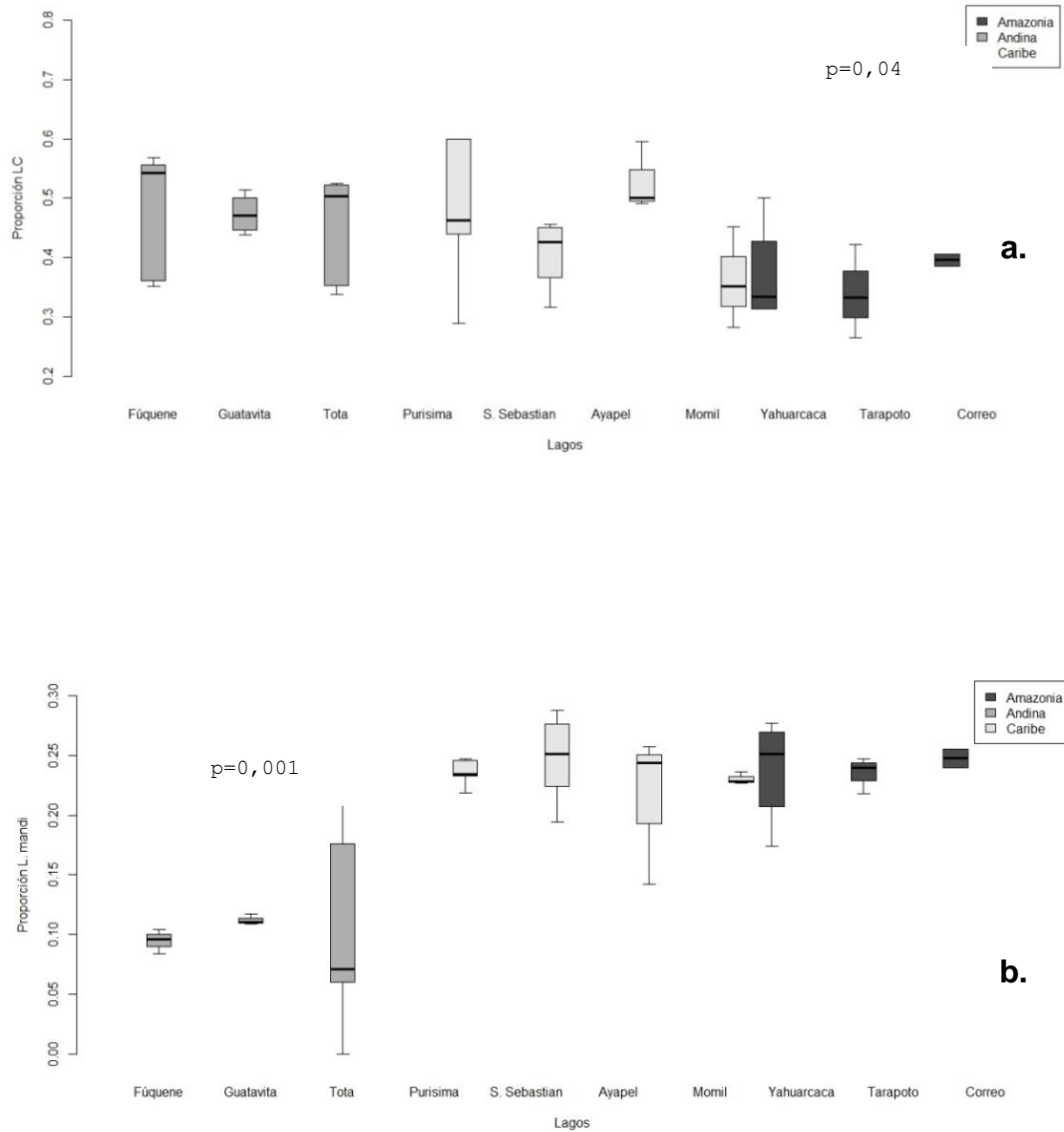
Las especies de los cladóceros anomópodos, a diferencia de los ctenópodos, presentaron mayor variación morfométrica entre los lagos y regiones. Se establecieron diferencias significativas en el tamaño corporal (Figura 3-9) y en las proporciones de la cabeza, mandíbula y pata 1 (Figura 3-10 a-c). En general estos cladóceros tienden a ser de menor tamaño en los lagos de la región Amazónica y de mayor tamaño en los lagos andinos, con excepción de *Bosmina freyi*, en la laguna de Guatavita.

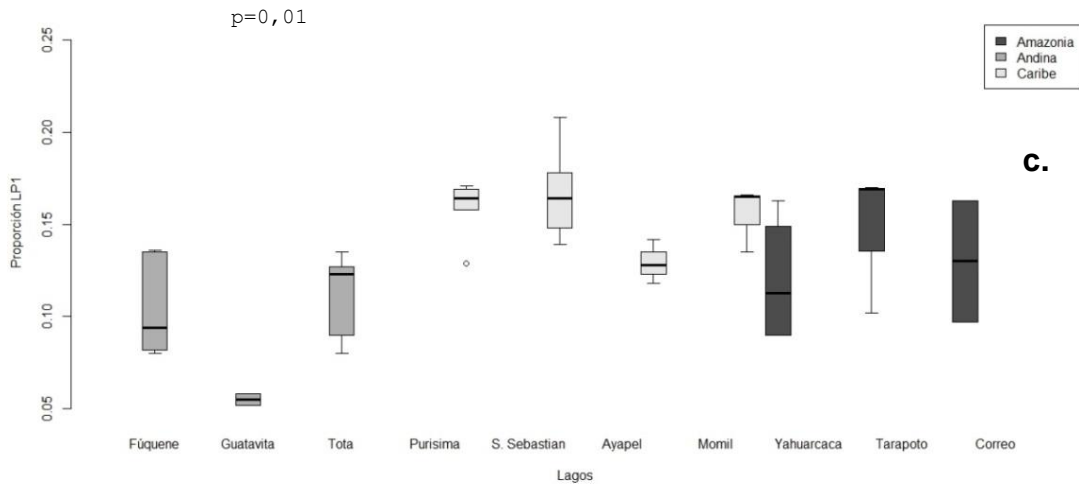
Figura 3-9. Variación del tamaño corporal de los cladóceros anomópodos entre lagos y regiones.



De forma similar a lo expresado por la longitud corporal, se describe la variación de la proporción de la longitud de la cabeza. Mientras que la mandíbula es proporcionalmente más pequeña en las especies de cladóceros de los lagos de la región Norandina y más grande en las especies de la región Amazónica, la proporción de la pata 1 es mayor en las especies de los lagos de la región Pericaribeña y menor en las de los lagos andinos.

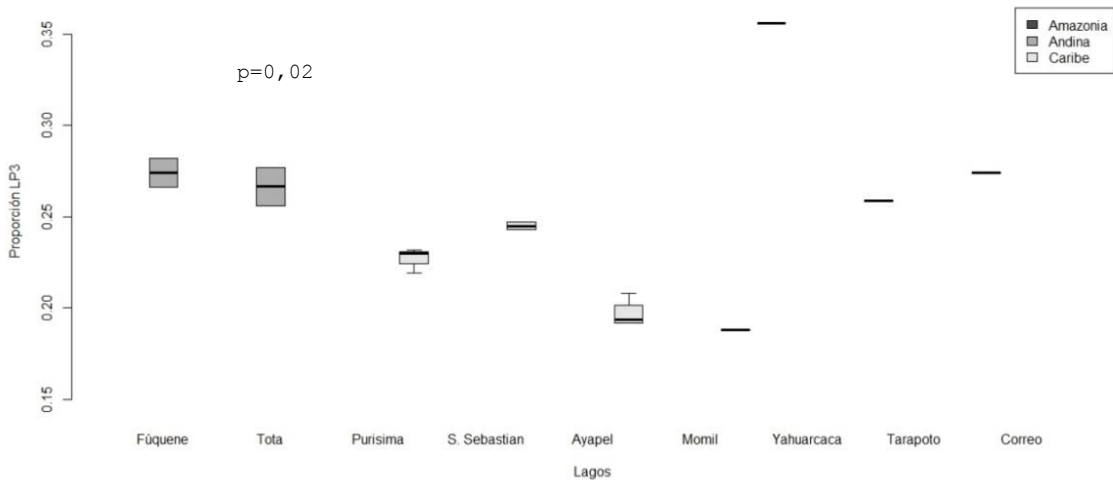
Figura 3-10. Variación de las proporciones de a. cabeza, b. mandíbula, c. pata 1, de los cladóceros anomópodos entre lagos y regiones.





I lo presentaron variación geográfica significativa en la proporción de la pata 3. Las especies de *Diaphanosoma* tienen proporciones mayores en los lagos de la Amazonia, en comparación con las especies de la región Pericaribeña. Las especies de la región Norandina, expresaron valores intermedios (Figura 3-11).

Figura 11. Variación de la proporción de la pata 3 en los cladóceros ctenópodos por lago y región.



3.3.3. Morfometría y condiciones ambientales

Se destaca el efecto significativo de la concentración de clorofila *a* sobre el tamaño de los crustáceos planctónicos. Los copépodos calanoideos expresaron una relación positiva del tamaño corporal con la concentración de clorofila *a* ($r = 0,91$ $F_{1,7} = 32,03$ $p = 0,001$) (Figura 3-12), en contraste con la relación negativa establecida para los cladóceros anomópodos ($r = -0,62$ $F_{1,9} = 5,2$ $p = 0,05$) (Figura 3-13).

Figura 3-12. Efecto de la concentración de clorofila *a* de los lagos sobre la longitud corporal de copépodos calanoideos.

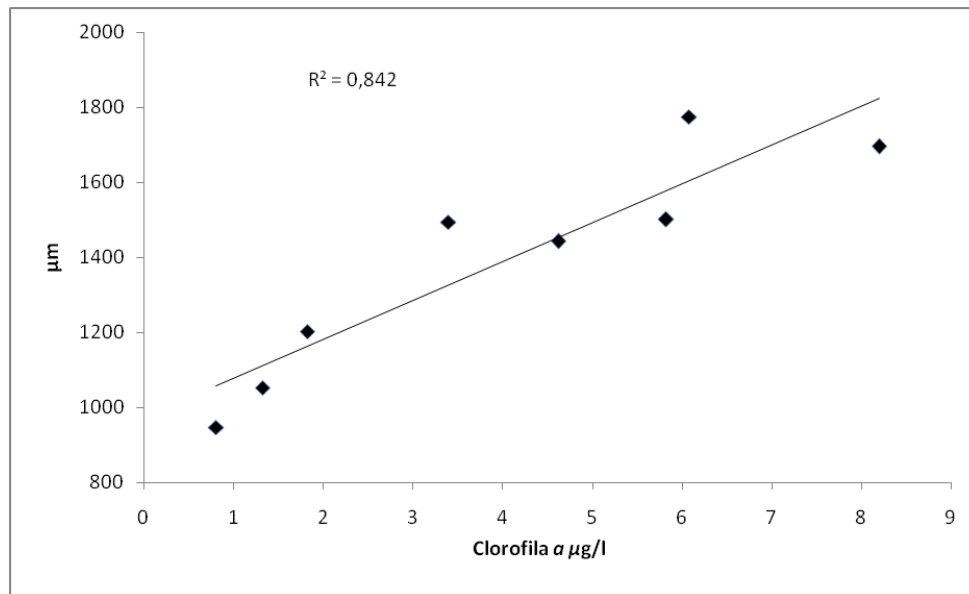
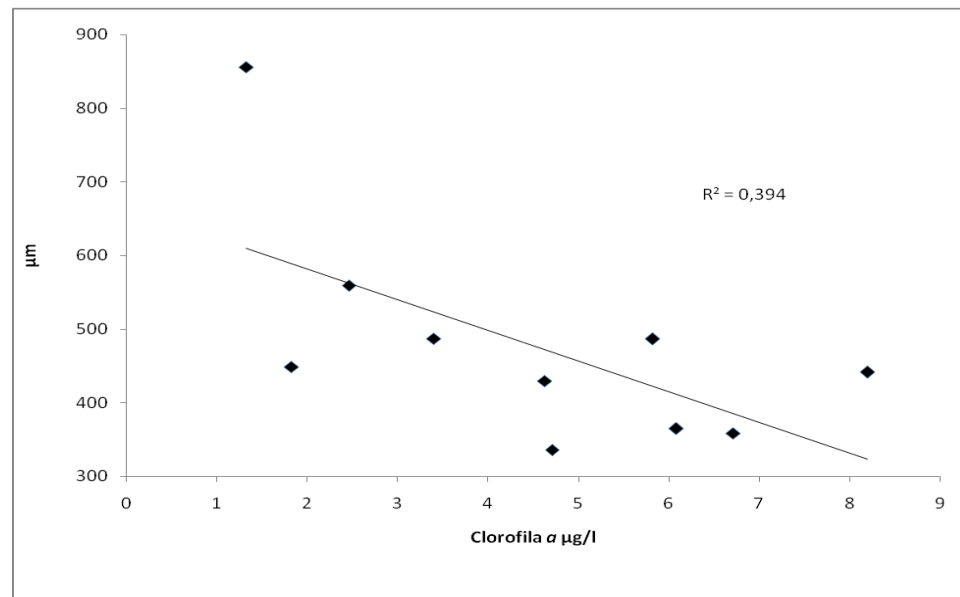


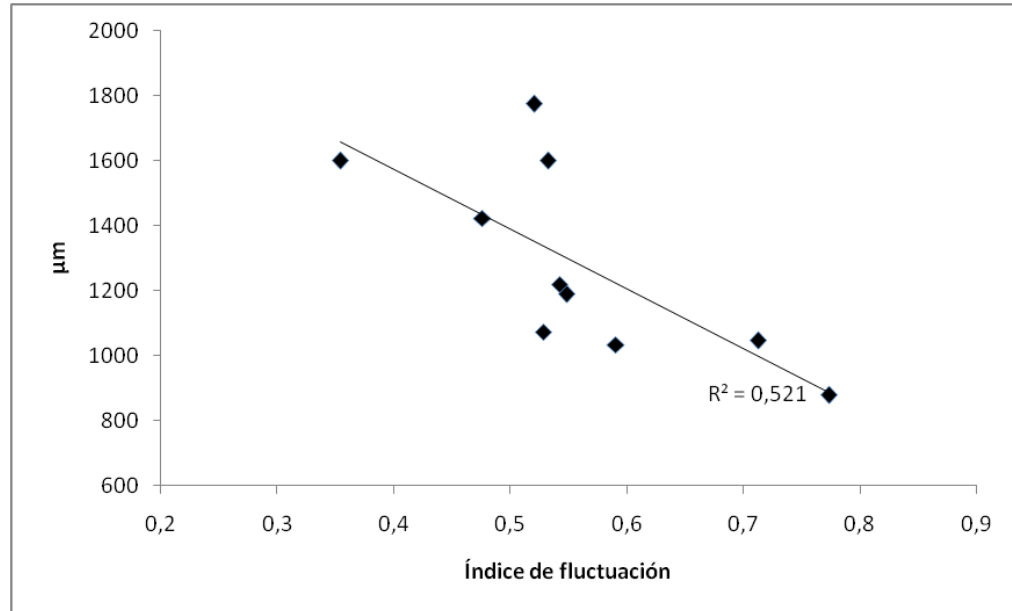
Figura 3-13. Efecto de la concentración de clorofila a de los lagos sobre la longitud corporal de cladóceros anomópodos.



Otras estructuras que presentaron variación significativa en función de la expresión de la concentración de clorofila a fueron las antenas en ciclopoideos ($r = - 0, 67$ $F_{1,9}= 6,68$ $p= 0,03$), piezas bucales de calanoideos como las maxilas ($r = - 0,78$ $F_{1,7}= 9,54$ $p = 0,02$) y los maxilípedos ($r = - 0,69$ $F_{1,7}= 5,75$ $p = 0,05$), así como las anténulas ($r = - 0,75$ $F_{1,7}= 7,81$ $p = 0,03$). Se destaca que la relación en estos casos fue negativa.

La variabilidad temporal del hábitat también se relacionó de forma significativa con el tamaño corporal. La figura 3-14, muestra la relación obtenida para los copépodos ciclopoideos ($r = - 0, 72$ $F_{1,9}= 8,7$ $p = 0,01$).

Figura 3-14. Efecto de la variabilidad temporal del hábitat en los lagos sobre la longitud corporal de copépodos ciclopoideos.



3.4. Discusión

Se reconoce en la morfometría evaluada patrones con ajuste taxonómico significativo. Además del valor taxonómico, reflejado en la clara distinción de familias, géneros y especies (no en todos los casos), una información complementaria surge. Se refiere a la posibilidad de evaluar grados de variación en los patrones morfológicos generales. En copépodos calanoideos se obtuvo mayor diferenciación de las especies con respecto a las estructuras vinculadas con la alimentación, lo cual puede ser un criterio de evaluación de niveles de especialización frente a la búsqueda y obtención de recursos. Ohtsuka y col. (1996), destacan el rol de la estructura morfológica de la maxila y maxílula en la diferenciación de los hábitos alimenticios de estos organismos.

En contraste están las seis especies de cladóceros ctenópodos del género *Diaphanosoma*, que no presentan un ajuste significativo frente a las diferentes expresiones morfométricas consideradas y que tienen mayor grado de similaridad. Posiblemente no presentan gran variación con respecto a un patrón morfológico común. Dumont y Negrea 2002 y Elmoor-Loureiro 2006, destacan un patrón uniforme en los apéndices de este grupo, asociado a su condición más primitiva dentro de los cladóceros.

Los copépodos ciclopoideos (nueve especies) presentaron alto grado de diferenciación entre los géneros. Por lo tanto es un grupo con alta variabilidad morfométrica. Se destaca la afinidad entre algunas especies de *Thermocyclops* y *Mesocyclops*. Esta afinidad puede estar relacionada con la alta frecuencia de coexistencia de especies de estos géneros, considerados omnívoros en sus hábitos (Ueda y Reid 2003).

Los cladóceros anomópodos (dieciséis especies), si bien presentan un patrón claro de diferenciación a nivel de familias, en lo que respecta a géneros y especies presentan alto grado de similaridad morfométrica, especialmente entre especies de las familias Moinidae con algunas especies de Daphnidae, particularmente del género *Ceriodaphnia*. La mayoría de los cladóceros son filtradores de un amplio espectro de partículas y uno de los recursos que no requiere procesamiento especial es el detritus, que según Moore y col. (2004) es un recurso con alta relevancia en las redes tróficas. La selección pues se hace por tamaño (microfagia) y por tanto la estructura básica de los aparatos filtradores es similar, especialmente las patas 3 y 4 (Dumont y Negrea 2002).

Complementario a la asociación de la expresión morfométrica con las entidades taxonómicas, se establecieron algunos patrones geográficos entre regiones. El menor tamaño corporal, así como la tendencia a la mayor proporción del tamaño de algunos apéndices del cefalotórax en las especies de copépodos de la región Norandina y menor proporción en especies de la región Amazonia, determina que habría un factor ambiental-geográfico asociado. Este factor podría estar relacionado con el grado de productividad de los lagos donde habitan como se evidencio en los copépodos calanoideos y ciclopoideos. Cyr y Pace (1993) establecen que el tamaño corporal define la tasa metabólica, por tanto en sistemas menos productivos sería mejor tener bajas tasas metabólicas asociadas con tamaños menores.

Además del efecto de la concentración de clorofila *a*, se identificó en copépodos ciclopoideos una interesante relación negativa del tamaño del cuerpo con el grado de estabilidad temporal del hábitat. Esto puede ser una adaptación relacionada con acortamiento del ciclo de vida como mecanismo de respuesta al bajo grado de predictibilidad del hábitat (Townsend y col. 2008).

Dodson (1974), reconoce que un factor determinante de la tendencia la reducción del tamaño de los organismos es el efecto de posibles depredadores visuales, sobre todo en lagos con alta transparencia como es la condición de los lagos andinos.

En contraste, los cladóceros anomópodos tienden a ser de mayor tamaño y con mandíbulas y patas más pequeñas en la zona Norandina, comparativamente con las especies de las regiones Pericaribeña y de la Amazonia. De acuerdo con Peters y Downing (1984) el proceso de filtración y metabolismo de los cladóceros es muy diferente al

de los copépodos. Se debe señalar la alta variabilidad en la expresión morfométrica de este grupo, respecto a la variabilidad estimada en los cladóceros ctenópodos. Esta mayor variabilidad está determinada por la mayor riqueza de familias, géneros y especies, con planes morfológicos de mayor complejidad y grado de especialización, especialmente en la proporción de las antenas y la pata 1. Según Elmoor-Loureiro (2006), la variación en la pata 1 corresponde con la especialización en la manipulación del alimento.

Sin duda aspectos funcionales del efecto de la variación en las estructuras de filtración sobre el establecimiento y coexistencia de especies bajo determinadas condiciones es un campo amplio que debe explorarse por las implicaciones que tendría para comprender la expresión de la diversidad local y regional.

Agradecimientos

Nelson Aranguren agradece a la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Nacional de Colombia por la cofinanciación de la investigación código DIB 8003180. Al Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología "Francisco José de Caldas" - Colciencias- por el apoyo económico al desarrollo de los estudios de doctorado y a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia por la comisión otorgada para adelantar los estudios doctorales. Al Profesor Santiago Duque del grupo de Limnología Amazónica de la Universidad Nacional de Colombia, por el apoyo en las actividades de campo de la Región Amazónica. A todos los integrantes del Proyecto "Aproximación al estudio de la diversidad ecológica en ambientes acuáticos en Colombia" por su apoyo en colección de muestras y compartir la información ambiental de la región Amazonia y Pericaribeña. A Paola Rodríguez por el apoyo en la fase inicial de laboratorio. A los integrantes del grupo de investigación UDESA de la UPTC por su apoyo constante que permitieron mantener el ánimo para culminar la labor. A Juan P. Álvarez por la elaboración de las ilustraciones. Al Magister Luis A. González, por su atenta colaboración en solventar detalles de forma del presente documento. Especialmente a mis tutores Dr. Cástor Guisande y Dr. Rodolfo Ospina por su orientación, apoyo y asesoría con alto sentido de rigor científico que llevaron a lograr mayor objetividad y calidad en el documento.

3.5. Referencias Bibliograficas

Barnett, A., K. Finla & B. Beisner. 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*. 52: 796-813.

Boltovskoy, D., 1995. Colección de plancton, p. 271-295. En: E.C. Lopretto & G. Tell (eds). Ecosistemas de aguas continentales: Metodologías para su estudio Tomo I. Ediciones Sur, Argentina

Calbet, A., F. Carlotti & R. Gaudy. 2007. The feeding ecology of the copepod *Centropages typicus* (Kröyer). *Progress in Oceanography*. 72: 137-150.

Cyr, H., M, & Pace. 1993. Allometric theory: extrapolations from individuals to communities. *Ecology*. 74: 1234-1245.

Dumont H. & S. Negrea. 2002. Branchiopoda. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Backhuys Publishers. Netherlands.

Elmoor-Loureiro L. 2006. Male claspers and lobes homology of the first thoracopod among cladocerans (Branchiopoda. Nauplius. 13(1): 19-22.

Ferry-Graham, L. A., Bolnick, D. I., & P. Wainwright. 2002. Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Integrative and Comparative Biology*. 42(2): 265-277.

Guisande C., Vaamonde A. & A. Barreiro. 2011. Tratamiento de datos con R, Statística y SPSS. . Ed. Díaz de Santos. España.

Hernández, J., A. Hurtado, R. Ortiz & T. Walschburger. 1992. Unidades biogeográficas de Colombia, p. 105-151. En G. Halffter (ed). La diversidad biológica de Iberoamérica I. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo CYTED-D, Instituto de Ecología, A.C. México.

Hessen, D. 1985. Filtering structures and particle size selection in coexisting Cladocera. *Oecologia*. 66(3): 368-372.

McCune, B. & J. Grace. 2002. Analysis of ecological communities. MJM Software. USA.

Moore J, Berlow E, Coleman D, de Ruiter P, Hastings QD, Collins N, McCann K, Melville K, Morin J, Nadelhoffer K, Rosemond A, Post D, Sabo J, Scow KM, Vanni M & D. Wall. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 584-600.

Ohtsuka, S., Tanimura, A. & M. Fukuchi. 1996. Relationships between mouthpart structures and in situ feeding habits of five neritic calanoid copepods in the Chukchi and northern Bering Seas in October 1988. *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.* 9: 153-168.

Peters R. & J. Downing. 1984. Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. *Limnology and Oceanography*. 29(4): 763-784.

Schoener, T., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185(4145): 27- 39.

Townsend, C., Begon, M. & J. Harper. 2008. *Essentials of Ecology*. Third Edition. Blackwell Publishing. USA.

Ueda, H. & J. Reid. 2003. Copepoda: Cyclopoida - Genera Mesocyclops and Thermocyclops. In: Dumont H. (Ed.). *Guides to the*

identification of the macroinvertebrates of the continental waters of the world. Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands.

Ulrich von E. 1993. Crustácea Copepoda Calanoida und Cyclopoida. Gustav Fisher Verlag. SüBwasserfauna von Mitteleuropa. Stuttgart. Germany.

Wainwright, P & S. Reilly. (Eds). 1994. Ecological morphology: integrative organismal biology. University of Chicago Press. USA.p

Zapata, M., F. Rodríguez & J.L. Garrido. 2000. Separation of chlorophylls y carotenoids from marine phytoplankton: a new HPLC method using a reversed phase C₈ y pyridine containing mobile phases. Mar.Ecol. Prog. Ser. 195: 29-45.

Zar, J.H., 1999. Biostatistical analysis. Fourth edition. Prentice Hall. New Jersey. USA.

4. Conclusiones

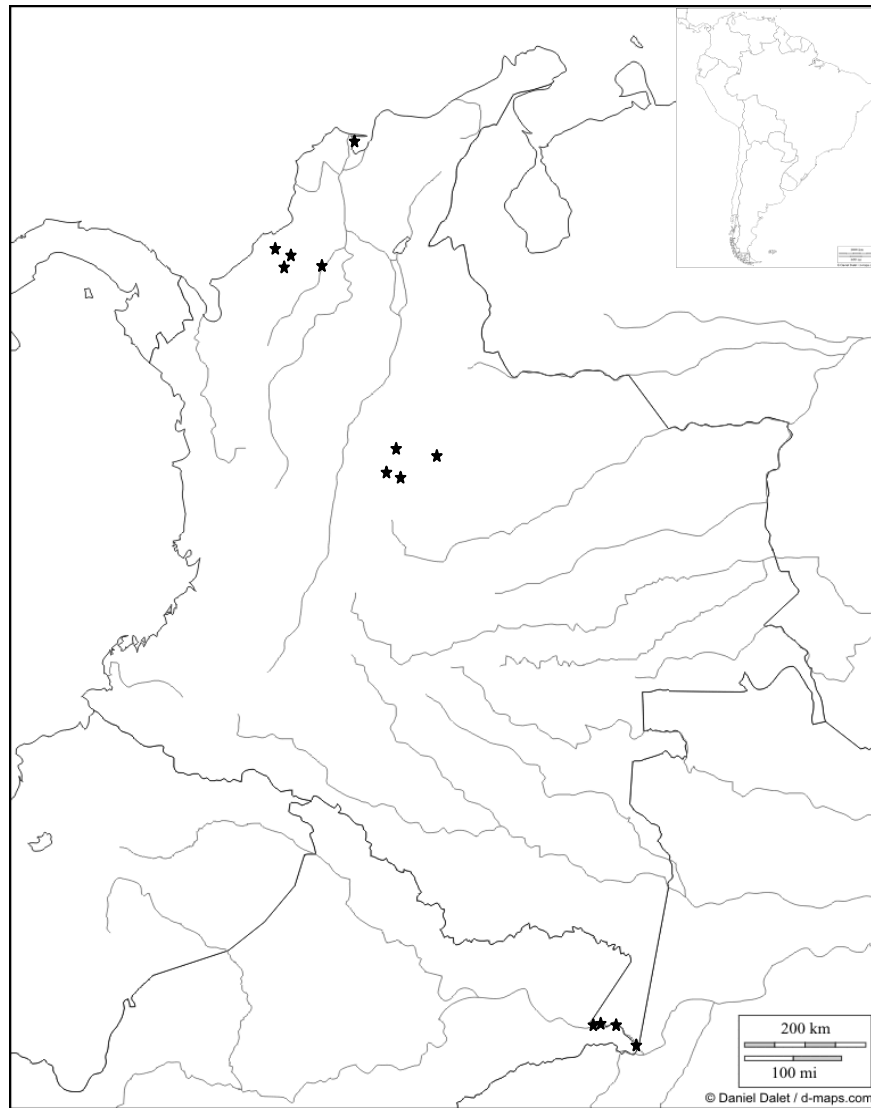
- La riqueza de crustáceos planctónicos en los lagos seleccionados se relacionó con factores externos a la comunidad como el tamaño del lago, la variedad de fitopigmentos y resalta como factor no convencional, el grado de fluctuación temporal en algunas condiciones del hábitat.
- Se hallaron diferencias en la composición taxonómica en escala regional que se acentuaron en los lagos de la región Norandina que además posee la mayor proporción de especies con distribución espacial restringida, así como de endemismos.
- La proporción de especies por grupo no varió entre las regiones, de esta forma se puede pensar en la aplicabilidad del concepto de umbral en la cantidad de especies por grupo taxonómico para los lagos seleccionados.
- Con base en el análisis de aminoácidos se propone que el ambiente, mas que, las afinidades filogenéticas, tiene una incidencia significativa sobre los roles que cumplen las

especies de crustáceos en el plancton de los lagos seleccionados. La observación se evidencio en escalas local y regional.

- La productividad de los lagos medido a partir de la biomasa de clorofila a explicó de forma significativa el grado de diferenciación en la composición de los aminoácidos de las especies por lago. Esto podría indicar el nivel de especialización de las especies frente a la oferta de alimento, además permite identificar posibles casos de redundancia de especies.
- Las características morfométricas de las especies se ajustan a un criterio más de tipo filogenético. No se encontraron diferencias significativas de efecto de las condiciones ambientales consideradas en este estudio.
- Teniendo en cuenta los resultados obtenidos, se infiere que hay un grado importante de plasticidad funcional en algunas de las especies de crustáceos planctónicos o se confirma, como sugiere la literatura, que la omnivoría y detritivoría son dos vías energéticas fundamentales para algunas de las especies.
- En síntesis, la diversidad ecológica considerada como el rol de las especies en una comunidad, se expresó de forma diferencial a la diversidad taxonómica. La mayoría de las especies de cladóceros anomópodos y copépodos ciclopoideos presentaron algún grado de solapamiento - roles similares en el uso de recursos, por tanto habría mayor probabilidad de redundancia de especies. En contraste los copépodos calanoideos y cladóceros de la familia Sididae evidencian un mayor grado de especificidad en el usos de los recursos. Estos patrones se aplican en escalas local y regional. Por

esta razón el análisis de aminoácidos se considera una alternativa para indagar sobre la diversidad ecológica de los crustáceos planctónicos y la importancia de las especies en el funcionamiento del ecosistema acuático.

Anexo 1. Ubicación de lagos seleccionados



Anexo 2. Listado de especies de crustáceos planctónicos con morfometría

Cladocera	<i>Bosmina freyi</i>
	<i>Bosmina hagmanni</i>
	<i>Bosmina longirostris</i>
	<i>Bosmina</i> sp.
	<i>Bosminopsis deitersi</i>
	<i>Ceriodaphnia cornuta</i>
	<i>Ceriodaphnia cornuta paradoxa</i>
	<i>Ceriodaphnia cornuta rigaudi</i>
	<i>Ceriodaphnia</i> cf. <i>lacustris</i>
	<i>Ceriodaphnia pulchella</i>
	<i>Daphnia ambigua</i>
	<i>Daphnia pulex</i>
	<i>Diaphanosoma birgei</i>
	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> group
	<i>Diaphanosoma brevireme</i>
	<i>Diaphanosoma dentatum</i>
	<i>Diaphanosoma polyspina</i>
	<i>Diaphanosoma spinulosum</i>
	<i>Moina micrura</i>
	<i>Moina minuta</i>
	<i>Moina</i> cf. <i>reticulata</i>
	<i>Moinodaphnia macleayi</i>

Copepoda Cyclopoida	<i>Macrocyclops albidus</i> <i>Mesocyclops longisetus</i> <i>Mesocyclops venezolanus</i> <i>Metacyclops mendocinus</i> <i>Microcyclops anceps</i> <i>Thermocyclops crasuss</i> <i>Thermocyclops decipiens</i> <i>Thermocyclops tenuis</i> <i>Tropocyclops prasinus</i>
Copepoda Calanoida	<i>Boeckella gracilis</i> <i>Colombodiaptomus brandorffi</i> <i>Dactylodiaptomus pearsei</i> <i>Notodiaptomus coniferoides</i> <i>Notodiaptomus linus</i> <i>Notodiaptomus maracaibensis</i>

