



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

## **ECOLOGÍA TRÓFICA Y DINÁMICA DEL ZOOPLANCTON EN DOS LAGOS DE INUNDACIÓN DE LA AMAZONIA COLOMBIANA**



**ANGÉLICA MARÍA TORRES-BEJARANO**

**Universidad Nacional De Colombia - Sede Amazonia  
Maestría en Estudios Amazónicos  
Leticia (Amazonas, Colombia)  
2013**

**ECOLOGÍA TRÓFICA Y DINÁMICA DEL ZOOPLANCTON EN DOS LAGOS DE  
INUNDACIÓN DE LA AMAZONIA COLOMBIANA**

Presentado por

Angélica María Torres-Bejarano

Tesis presentada para optar por el título de:

**MAGÍSTER EN ESTUDIOS AMAZÓNICOS**

Línea de investigación Ecosistemas, Biodiversidad y Conservación  
Maestría en Estudios Amazónicos  
Universidad Nacional de Colombia  
Sede Amazonia

Director  
Pedro Ramón Caraballo Gracia PhD.  
Profesor Asociado  
Universidad de Sucre

Codirector  
Santiago R. Duque MSc.  
Profesor Asociado  
Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia

Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia  
Leticia (Amazonas, Colombia)  
2013

*A mis padres, hermanos y sobrinas  
por ser la banda sonora de mi vida*

## AGRADECIMIENTOS

Hace ocho años, justamente, inició lo que sería una travesía por el Amazonas y por la construcción de mi vida. Tuve la fortuna de llegar a una Universidad y en especial a un *laboratorio* que durante todos estos años me han hecho sentir como en casa. Y es allí donde nace ese gusto por algo que prescindí por años, por ser invisible a nuestros sentidos, el mundo del plancton. Gracias a Santiago Duque, maestro y amigo, tuve la oportunidad de conocer y aprender sobre los ecosistemas acuáticos de la Amazonía y de estos particulares y maravillosos organismos, las microalgas y el zooplancton. A él y a mi director Pedro Caraballo, de quienes espero nunca dejar de aprender, gracias por su amistad, consejos, ejemplo de dedicación, disciplina y por compartir, además de la academia, el gusto por la música y el cine.

A *Enric Cassú*, por su cariño, apoyo y maravillosa compañía en este rincón verde, por ser mi amortiguador, mi ventana a otros mundos posibles, mi amigo, mi amor. A todas y todos mis compañeros del laboratorio de limnología, Lili, Jenny, Dorita, Abel, Analu, Edgar, Anita, Lida, Don Gabriel, porque constituyen un gran equipo de trabajo, compañía en las largas jornadas de campo y laboratorio y muy buenos amigos. A mis grandes amigos “de acá” y “de allá”: Daniel, Rosa, María Gabriela, Cielo, Moni, Aleja, Antonio, Paulo, Jose C, Juan S, Alejandra, Enith, Rene, Lili, Edu, Jair, Yorli, Javier, Jorge, porque la vida es mejor y más bonita cuando se cuenta con personas como ellos.

También agradezco a Nelson Aranguren, Camilo Andrade, Osvar Cupitra y Nelson do Santos por su amistad y por compartir sus conocimientos acerca del universo

zooplanctónico. Espero podamos trabajar juntos y aportar a este campo tan poco estudiado en nuestro país.

A todos los profesores de la maestría a quienes les agradezco por contarme la historia de este extremo sur del país y desdibujar las fronteras entre las ciencias sociales y las ciencias naturales.

A este maravilloso lugar, a su río, sus lagos, su gente, al *jilibie*, porque durante todos estos años me han brindado un sinnúmero de regalos y aprendizajes.

A Colciencias, la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonía y la Universidad de Sucre por permitirte participar en este proyecto y por brindarme un espacio de formación y aprendizaje.

A todo el personal administrativo de la Universidad, en especial Sandra Karina quien siempre está dispuesta a brindar una sonrisa y un *auxilio* a los estudiantes de maestría.

A mi abuelita María quien se fue de este mundo hace un año, pero dejó en mi recuerdos y enseñanzas que me hacen sentir la siempre cerca; a mi abuelito Arsenio quien, hace poco supe, también navegó por las aguas del Amazonas. Y a mi abuelita Leo de quien aún disfruto su compañía y cariño. A todas mis tías, tíos y primos porque hemos permanecido juntos en las buenas y en las malas y me han brindado su apoyo y cariño día a día.

Así, este trabajo es la suma de varias fortunas y esfuerzos, por que no es fácil estar lejos del hogar, por eso *al de arriba* gracias, a mi mamá ejemplo de fortaleza, sabiduría, amor, y comprensión; a mi papá quien lejos de su gran amor lucha por esta familia día a día; a

mis hermanos Camilo, Alejo y Laura por todo lo que hemos vivido, aprendido y compartido juntos; a mi cuñada por abrir su corazón a nuestra familia y a mis pequeñas Valentina y Juliana por darle color a mi vida, a todos ellos va dedicado este trabajo.

## TABLA DE CONTENIDO

<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	<b>1</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>4</b>
<b>CAPÍTULO I. HETEROGENEIDAD ESPACIAL Y TEMPORAL DE LAS CONDICIONES FÍSICAS Y QUÍMICAS DE DOS LAGOS DE INUNDACIÓN EN LA AMAZONIA COLOMBIANA</b>	<b>6</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>6</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>7</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>9</b>
Descripción del área de estudio.	9
Variables físicas y químicas	13
<b>RESULTADOS</b>	<b>17</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>25</b>
<b>CONCLUSIÓN</b>	<b>30</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>31</b>
<b>REFERENCIAS</b>	<b>31</b>
<b>ANEXOS</b>	<b>36</b>
<b>CAPÍTULO II DINÁMICA DEL ZOOPLANCTON EN DOS LAGOS DE INUNDACIÓN EN LA AMAZONIA COLOMBIANA</b>	<b>37</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>37</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>39</b>
Descripción del área de estudio	39
Variables físicas y químicas	41
Zooplankton	41
Análisis estadístico	42
Comunidad zooplanctónica	44
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>53</b>
Riqueza	54
Abundancia	56
La comunidad zooplanctónica y las variables ambientales	59
<b>CONCLUSIONES</b>	<b>61</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>61</b>

<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>62</b>
<b>ANEXOS</b>	<b>73</b>
<b>CAPÍTULO III PAPEL TRÓFICO DEL ZOOPLANCTON A TRAVÉS DEL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES EN UN LAGO INUNDABLE (LAGO DE VÁRZEA) EN LA AMAZONIA COLOMBIANA</b>	<b>81</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>81</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>82</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b>	<b>83</b>
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>86</b>
Descripción del área de estudio	86
Análisis de isótopos estables	87
Detritos	87
Bacterioplancton	88
Fitoplancton	88
Perífiton	89
Zooplancton	89
Análisis de datos	90
<b>RESULTADOS</b>	<b>91</b>
<b>DISCUSIÓN</b>	<b>98</b>
<b>CONCLUSIÓN</b>	<b>102</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>102</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>103</b>
<b>ANEXOS</b>	<b>109</b>



## LISTA DE TABLAS

### CAPÍTULO I

- Tabla 1.** Valores medios, mínimos, máximos y coeficiente de variación de las variables físicas y químicas evaluadas (n= 333) durante un año hidrológico (mayo 2010-2011) en tres regiones del lago Yahuaraca (Amazonas), Colombia. 15
- Tabla 2.** Valores medios, mínimos, máximos y coeficiente de variación de las variables físicas y químicas evaluadas (n = 126) durante un año hidrológico (mayo 2010-2011) en el lago Zapatero (Amazonas), Colombia 16
- Tabla 3.** Test de distribución normal de Shapiro-Wilk para las variables estudiadas en los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia. 17
- Tabla 4.** Contraste de homogeneidad ANOVA de Kruskal-Wallis entre los períodos hidrológicos y las profundidades estudiadas en los lagos Yahuaraca y Zapatero 18
- Tabla 5.** Matriz de estructura del análisis discriminante entre períodos hidrológicos de los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia 23
- Tabla 6.** Matriz de estructura del análisis discriminante entre las tres regiones de los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia 24

### CAPÍTULO II

- Tabla 1.** Especies de copepodos adultos con mayor abundancia relativa en Yahuaraca y Zapatero. 48
- Tabla 2.** Especies de rotíferos con mayor abundancia relativa en Yahuaraca y Zapatero. 50
- Tabla 3.** Especies de cladóceros con mayor abundancia relativa en Yahuaraca y Zapatero 51
- Tabla 4.** Índice de Jaccard para los grupos de zooplancton encontrados en Yahuaraca y Zapatero durante los cuatro períodos hidrológicos. 52
- Tabla 5.** Correlaciones entre los dos grupos de variables (físicas y químicas y componentes del zooplancton) 53

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO I

<b>Figura 1.</b> Ubicación lagos Yahuaraca y Zapatero	11
<b>Figura 2.</b> Medias mensuales multianuales del nivel del río Amazonas y precipitación en Leticia (Amazonas), Colombia (1988-2006)	13
<b>Figura 3.</b> Comportamiento de los valores medios de conductividad vs. profundidad en Yahuaraca y Zapatero (Amazonas)	19
<b>Figura 4.</b> Análisis discriminante para las variables físicas y químicas en los cuatro períodos contrastantes para los lagos Yahuaraca y Zapatero	22
<b>Figura 5.</b> Análisis discriminante para las variables físicas y químicas entre tres regiones de Yahuaraca	24

### CAPÍTULO II

<b>Figura 1.</b> Ubicación de los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas, Colombia).	40
<b>Figura 2.</b> Porcentaje de riqueza de especies de cada grupo de zooplancton para el año de muestreo.	44
<b>Figura 3.</b> Número de especies de rotíferos, cladóceros y copépodos durante cada período hidrológico.	46
<b>Figura 4.</b> Abundancia relativa de los grupos de zooplancton de Yahuaraca y Zapatero en los cuatro períodos estudiados	47
<b>Figura 5.</b> Abundancia relativa de las especies y estadios (nauplio y copepoditos) de cyclopoides en Yahuaraca y Zapatero	48
<b>Figura 6.</b> Abundancia relativa de las especies de rotíferos de Yahuaraca y Zapatero.	49
<b>Figura 7.</b> Abundancia relativa de las especies de rotíferos de Yahuaraca y Zapatero.	51

### CAPÍTULO III

<b>Figura 1.</b> Sistema Yahuaraca (Amazonas, Colombia)	86
<b>Figura 2.</b> Valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ y desviación estándar para detritos en cuatro períodos hidrológicos	93
<b>Figura 3.</b> Valores de $\delta^{13}\text{C}$ para bacterias en los períodos hidrológicos <i>aguas altas</i> 2010 y	

<i>aguas bajas.</i>	94
<b>Figura 4.</b> Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para fitoplancton en los períodos hidrológicos <i>aguas altas 2010, aguas bajas, aguas ascenso y aguas altas 2011.</i>	95
<b>Figura 5.</b> Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para perifiton en los dos períodos hidrológicos muestreados <i>aguas altas 2010, aguas bajas.</i>	96
<b>Figura 6.</b> Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para zooplancton en los cuatro períodos hidrológicos	97
<b>Figura 7.</b> Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los gremios tróficos trabajados durante tres períodos hidrológicos en el sistema yahuarcaca. Zaa (zooplancton <i>en aguas altas</i> ); Zab (en <i>aguas bajas</i> ); Zas (en <i>aguas en ascenso</i> ); det (detritos); fito (fitoplancton); perif (perifiton) y bact (bacterias heterotróficas).	98

## LISTA DE ANEXOS

### CAPÍTULO I

- Anexo 1.** Prueba de homogeneidad de U de Mann-Withney entre regiones de los lagos Yahuarcaca y Zapatero (Amazonas), Colombia 36

### CAPÍTULO II

- Anexo 1.** Valores medios, mínimos, máximos y coeficiente de variación de las variables físicas y químicas evaluadas durante un año hidrológico (mayo 2010-2011) en tres regiones del lago Yahuarcaca y Zapatero. 73
- Anexo 2.** Test de distribución normal de Shapiro-Wilk para las variables estudiadas en los lagos Yahuarcaca y Zapatero (Amazonas), Colombia. 75
- Anexo 3.** Contraste de homogeneidad ANOVA de Kruskal-Wallis entre los períodos hidrológicos y las profundidades estudiadas en los lagos Yahuarcaca y Zapatero 75
- Anexo 4.** Frecuencia y listado de especies encontradas en los lagos de Yahuarcaca y Zapatero durante los cuatro periodos hidrológicos (aa: *aguas altas*; ads: *aguas en descenso*; ab: *aguas bajas*; aas: *aguas en ascenso*). 76

### CAPÍTULO III

- Anexo 1.** Valores promedio y de desviación estándar para cada uno de los períodos hidrológicos y gremios trabajados 109

## INTRODUCCIÓN GENERAL

A su paso por Colombia, el río Amazonas recorre la porción más meridional del país a lo largo de 116 Km que comparte con Perú. La descarga del Amazonas y sus tributarios producen extensas áreas de inundación compuestas por el bosque inundable y lagos de Várzea (Rueda-Delgado 2012). El comportamiento de estos lagos está determinado por la fluctuación anual del nivel del agua, que pasa de una época de máxima inundación a otra de estiaje (Junk 1997). Entre estos dos extremos se presentan épocas de transición, que corresponden al *ascenso* y *descenso* de las aguas (Pinilla 2006). Las fuertes variaciones estacionales en profundidad y extensión de la inundación, así como las complejas conexiones hidrológicas y las interfaces características de los lagos de inundación, tienen importantes influencias sobre el balance de nutrientes (Melack y Forsberg 2001), la dinámica de los organismos, las cadenas tróficas y los flujos de energía (Winemiller 2004).

Dentro de la amplia gama de organismos que habitan estos ecosistemas, el zooplancton, conformado principalmente por rotíferos y microcrustáceos es ecológicamente diverso y temporal y espacialmente dinámico (Caraballo 1992, Robertson et al. 1984). Adicionalmente este grupo presenta una alta tasa de renovación y una dieta variada, siendo por ello importante en el ciclaje de energía. Estos organismos se alimentan de detritos, algas microscópicas, bacterias, microzooplancton, huevos propios y nauplios, en el caso de los copépodos (Lampert y Sommer 1997, Melão 1999, Wetzel 2001). Así mismo, rotíferos y microcrustáceos son a su vez consumidos por organismos de niveles tróficos superiores tales como peces planctófagos, especialmente cuando son alevinos y

por peces de tallas pequeñas (Oliver 1965, Yamamoto et al. 2004). En este sentido, el zooplancton ocupa un lugar central en el flujo de carbono hacia los niveles tróficos superiores en los lagos (Wetzel 2001), pero es poca la información existente acerca del origen del carbono que está siendo transferido en estos ecosistemas por parte del zooplancton, en especial, en lagos de inundación de la Amazonia colombiana.

Por tanto, se planteó el presente trabajo de investigación en el cual, a través de un muestreo mensual durante un año hidrológico (mayo 2010-2011), se estudió: **1)** la dinámica espacial y temporal de dos lagos de inundación en la Amazonia colombiana; **2)** la estructura de la comunidad de zooplancton y la influencia la dinámica hidrológica sobre ese grupo **3)** aspectos relacionados con la ecología trófica de estos organismos a través del análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. En general el trabajo está organizado así:

**Capítulo 1.** Heterogeneidad espacial y temporal de las condiciones físicas y químicas de dos lagos de inundación en la Amazonia colombiana (Anexo 1)

**Capítulo 2.** Dinámica del zooplancton en dos lagos de inundación en la Amazonia colombiana.

**Capítulo 3.** Papel trófico del zooplancton a través del análisis de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en un lago de inundación en la Amazonia colombiana.

Esta investigación se realizó en el marco del proyecto “*Ecología trófica del sistema lagunar de Yahuaraca, Amazonas (Colombia)*” desarrollado con recursos de la Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia (Programa Bicentenario “*valoración*

*integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuaraca (Amazonia colombiana): su importancia en el cambio climático global”*), Colciencias y la Universidad de Sucre.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Caraballo P. 1992. História de vida e dinâmica populacional de *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustácea-Cladóceras) no Lago Calado. AM. Brasil. Dissertação de Mestrado, Pós-graduação INPA/FUA, Manaus, AM. Brasil.
- Hardy ER, Robertson B, Koste W. 1984. About the relationship between the zooplankton and fluctuating water levels of Lago Camaleão, a Central Amazonian Várzea lake. *Amazoniana* 9 (1): 43-52.
- Lampert W, Sommer U. 1997. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press.
- Melack J, Forsberg B. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes, pp. 235-276. En: McClain ME, Victoria R, Richey J. (eds.). *The Biogeochemistry of the Amazon Basin and its Role in a Changing World*, New York, Oxford University Press.
- Melão G. 1999. A produtividade secundária do zooplâncton: métodos, implicações e um estudo na Lagoa Dourada. 151-183. En: Henry R (ed). *Ecologia de reservatórios: estrutura, função, aspectos sociais*. Botucatu, SP: FUNDIBIO: FAPESP.
- Oliver S R. 1965. Rotíferos planctônicos de Argentina. *Rev. Mus. La Plata VIII*. 63: 177-260.
- Pinilla G. 2006. Modelización del pulso de inundación en el lago Boa (Amazonía colombiana). *Sociedad Venezolana de Ecología. Ecotrop* 19(1): 30-47
- Rueda-Delgado G. 2012. Estudio del procesado de hojarasca en arroyos neotropicales amazónicos y de alta montaña. Tesis Doctoral. Universidad de Vigo, España. p 168.
- Wetzel RG. 2001. *Limnology, lake and rivers ecosystems*. Third edition. Academic Press.
- Winemiller KO. 2004. *Floodplain River Food Webs: Generalizations and Implications for Fisheries Management*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Regional Office for Asia and the Pacific; Mekong River Commission (MRC),



Fisheries Programme (FP) Editor: Robin L. Welcomme, T. Petr. 285-310.

Yamamoto K, Soares M, Freitas C. 2004. Alimentação de *Triportheus angulatus* (Spix y Agassiz, 1829) no lago Camaleão, Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazonica*, 34 (4): 653-659.

**CAPÍTULO I. HETEROGENEIDAD ESPACIAL Y TEMPORAL DE LAS  
CONDICIONES FÍSICAS Y QUÍMICAS DE DOS LAGOS DE INUNDACIÓN EN  
LA AMAZONIA COLOMBIANA<sup>1</sup>**

SPATIAL AND TEMPORAL HETEROGENEITY OF THE PHYSICAL AND CHEMICAL  
CONDITIONS OF TWO FLOODPLAIN LAKES IN THE COLOMBIAN AMAZON

Angélica M. Torres-Bejarano, Santiago R. Duque, Pedro R. Caraballo-Gracia

**RESUMEN**

En la región limnética de los lagos Yahuaraca y Zapatero, en la Amazonía colombiana, se realizaron mediciones mensuales durante un año, monitoreando así las fases limnológicas denominadas *aguas altas*, *descenso*, *bajas* y *ascenso* para las variables: profundidad máxima, transparencia, temperatura, oxígeno disuelto, conductividad, sólidos totales disueltos (STD) y pH. Se encontraron diferencias significativas en las variables estudiadas durante las cuatro fases limnológicas, caracterizadas así: durante el período de inundación bajos valores de oxígeno disuelto, temperatura y alta transparencia; para *aguas en ascenso*, en el lago Yahuaraca, bajos valores de pH y conductividad, y se evidenció un cambio en la dinámica hidrológica de Yahuaraca en contraste con los resultados obtenidos en estudios previos. También fue posible inferir que el lago Zapatero

---

<sup>1</sup> Torres-Bejarano A. Duque S; Caraballo P. 2013. Heterogeneidad espacial y temporal de las condiciones físicas y químicas de dos lagos de inundación en la Amazonia colombiana. Revista Actualidades Biológicas 35 (98), enero-junio 2013. Disponible en: [http://www.sci.unal.edu.co/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0304-35842013000100006&lng=en&nrm=iso](http://www.sci.unal.edu.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0304-35842013000100006&lng=en&nrm=iso)

tiene características limnológicas diferentes a Yahuaraca, debido a que este último tiene una mayor conexión con el río Amazonas.

*Palabras clave: Amazonia colombiana, fases limnológicas, heterogeneidad espacial y temporal, pulso de inundación, plano de inundación.*

## **ABSTRACT**

A limnological study was conducted at the Yahuaraca and Zapatero floodplains lakes, at the Colombian Amazonian region. During a year monthly measurements of maximum depth, temperature, dissolved oxygen, conductivity, total dissolved solids (TDS) and pH were conducted during the four hydrological phases of the lakes: high, receding, low, and rising waters. Significant differences were found among parameters during the four phases. During the high waters period dissolved oxygen and temperature were lower while transparency was higher. During the rising period at the lake Yahuaraca, pH and conductivity were lower and a different hydrological dynamics was found in contrast to previous studies. Results also indicated that the two lakes had different limnological characteristics, due to the stronger connectivity of the lake Yahuaraca with the Amazonian river.

*Key words: Colombian Amazon, physical and chemical conditions, connections, spatial and temporal heterogeneity, flood pulse, Floodplain.*

## **INTRODUCCIÓN**

En las inmediaciones de la ciudad de Leticia, en la Amazonia colombiana, se encuentran los lagos Yahuaraca y Zapatero, sistemas que al tener una fuerte influencia de las aguas blancas del río Amazonas presentan alto potencial pesquero al igual que gran riqueza íctica, la cual supera las 150 especies (Gálvis et al. 2006). La dinámica espacial y

temporal de las variables limnológicas de estos lagos está afectada por la fluctuación anual del nivel del agua del río Amazonas, que pasa de una época de máxima inundación a otra de estiaje, con dos etapas intermedias llamadas de *ascenso* y *descenso* de las aguas. Estas fases y la compleja conectividad hidrológica de los lagos con el río, son los procesos que modelan el intercambio lateral de sedimentos, materia orgánica y organismos vivos (Drago 2007). Estas inundaciones periódicas tienen dos consecuencias principales: **1)** el transporte de nutrientes del río hacia los lagos de inundación con los efectos consecuentes en las comunidades que allí habitan (Tundisi y Matsumura-Tundisi 2008); y **2)** las inundaciones del bosque y la interacción del agua con el bosque (Thomaz et al. 2007), lo que permite una expansión en la cantidad de nichos disponibles para los organismos que allí se desarrollan. De igual forma, la supervivencia de los organismos que habitan en la “zona de transición acuático terrestre” (**ATTZ**; Junk et al. 1989) está supeditada a la posibilidad de utilizar los recursos transportados por la inundación o a hacer frente a las condiciones adversas causadas por esta (Wantzen et al. 2008a).

Las fuertes variaciones estacionales en profundidad y extensión de la inundación, así como las complejas conexiones hidrológicas y las interfaces características de los lagos de inundación (Melack y Forsberg 2001), tienen importantes influencias sobre procesos como la producción primaria, la descomposición de la materia orgánica, los ciclos de nutrientes y las migraciones de los peces (Tundisi y Matsumura-Tundisi 2008, Winemiller 2004). También afectan la abundancia y riqueza de los taxa de la biota acuática presente (Bunn y Arthington 2007, Neiff 1990) e inciden en la disponibilidad y accesibilidad de recursos tróficos para la ictiofauna, siendo más abundantes en el período de *aguas altas* (Winemiller 2004, Manjarrés-Hernández et al. *en prensa*).

Con el propósito de comparar, en función del tipo de conexión con el río, el efecto del río Amazonas sobre estos dos cuerpos de agua durante un año hidrológico (mayo 2010 a mayo 2011) se realizaron mediciones de algunas variables limnológicas para conocer la heterogeneidad temporal y espacial de los lagos Yahuaraca y Zapatero en función de los cambios hidroclimáticos que experimentan. Adicionalmente se compararon los resultados de esta investigación con otros estudios anteriores para la misma zona de estudio (Castillo 2006, Manjarrés-Hernández et al. 2006, Palma 2011, Salcedo-Hernández et al. 2012). Con base en esta información y en el documento de Thomaz et al. (2007) se planteó la siguiente hipótesis: las inundaciones generan un efecto homogeneizador de las condiciones físicas y químicas en la llanura inundable, reduciendo la variabilidad espacial al vincular los cuerpos de agua con características hidrológicas diferentes y en consecuencia, los procesos ecológicos y las comunidades biológicas tienden a ser más homogéneas. Por tanto se espera en el período contrastante (*aguas bajas*) la mayor variabilidad ecológica en estos lagos.

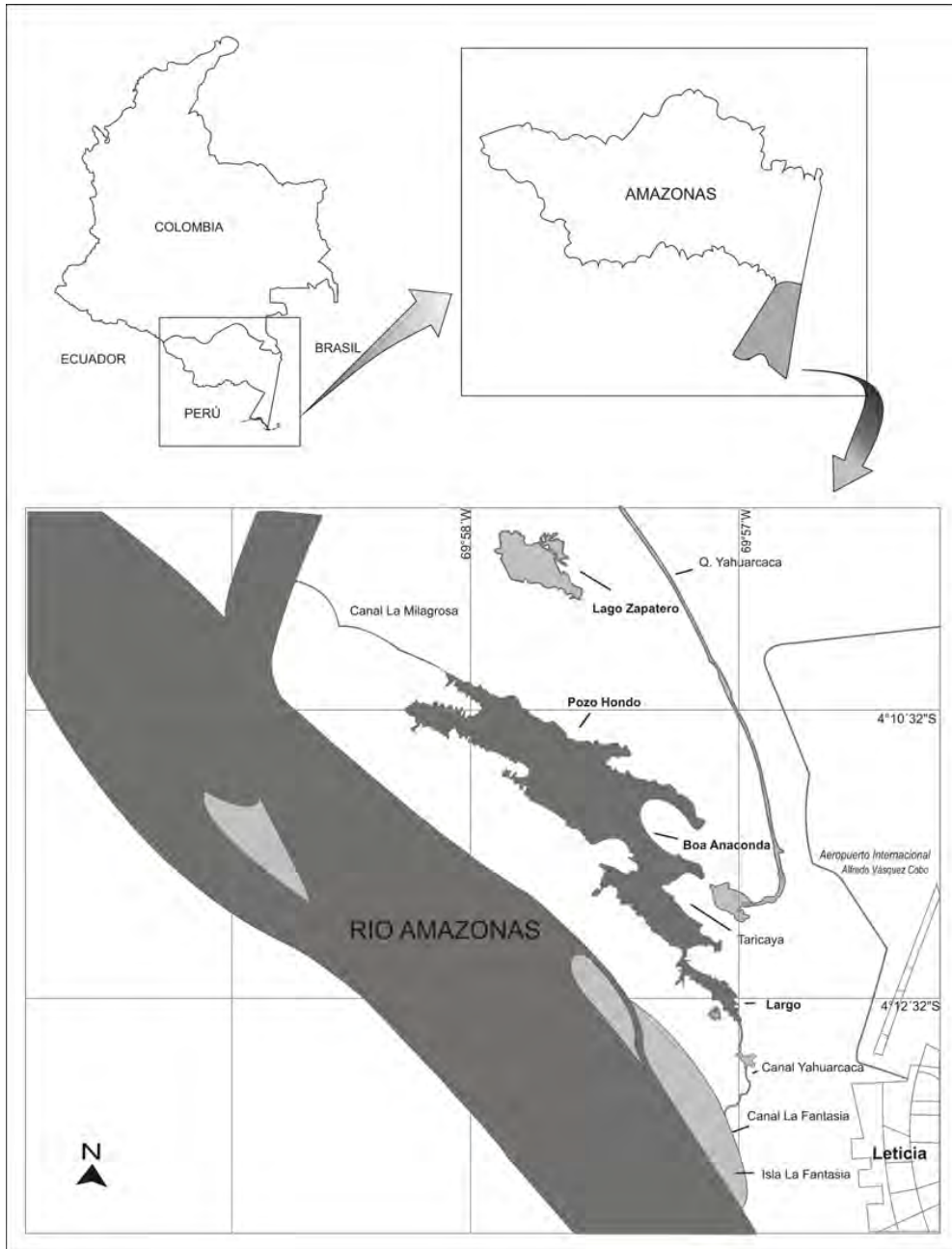
## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### *Descripción del área de estudio.*

Los dos sistemas de lagos trabajados pertenecen a la llanura aluvial del río Amazonas cerca de la ciudad de Leticia (figura 1). Los tres subsistemas que hacen parte de Yahuaraca, como son Largo, Boa Anaconda y Pozo Hondo (4° 11' y 04° 17' S, 69° 58' y 69° 96' O), tienen conexión entre sí y con el río Amazonas por medio del canal Yahuaraca. Por este tipo de conexión directa pueden considerarse de tipo I como lo indica Arias (1985) para las ciénagas del río Magdalena. También Boa Anaconda recibe aguas de la quebrada Yahuaraca que es un pequeño arroyo amazónico (Salcedo-Hernández et al. 2012). El otro sistema corresponde a Zapatero (4° 11' y 04°17' S, 69° 58' y 69° 96' O) que es un lago ubicado en un sector más alejado del río Amazonas y por

tanto solo recibe sus aguas en los períodos de *ascenso* y *aguas altas*, manteniéndose aislado el resto de tiempo del río y de los demás lagos.

El río Amazonas presenta condiciones de aguas blancas tipo I (Núñez-Avellaneda y Duque 2001) con pH cercano a la neutralidad (7,6), valores altos de conductividad (135-220  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) y baja transparencia (17 cm). Por su parte, la quebrada Yahuaraca presenta aguas negras tipo I con valores de pH (6,0-6,8) y conductividad (20-62  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) más bajos que el río y mayor transparencia con valores de 30-70 cm.



**Figura 1.** Ubicación sistema Yahuarcaca (Largo, Boa Anaconda y Pozo Hondo) y Zapatero (Amazonas), Colombia

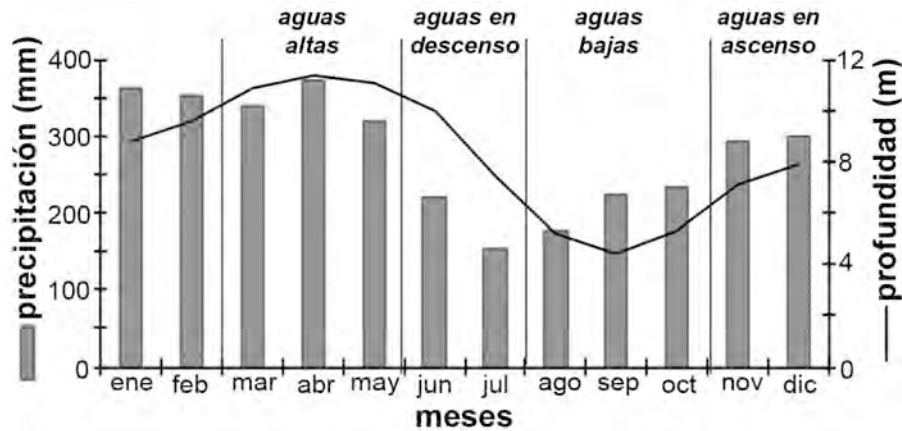
La llanura aluvial donde se ubican estos dos sistemas de lagos ha cambiado en los últimos años (Salcedo-Hernández et al. 2012). En la década de los noventa, Bahamón (1994) propuso dividir el sistema principal de Yahuarcaca en cuatro subsistemas

enumerándolos del **I** al **IV** con respecto a su cercanía al río Amazonas. Así, durante la temporada de *aguas bajas*, estos cuatro subsistemas presentaban condiciones de aguas negras y eran perfectamente diferenciables, mientras que en *aguas altas* la región más cercana al río (**I** o Largo) presentaba aguas blancas y las regiones internas o alejadas (**II** o Taricaya, **III** o Boa Anaconda y **IV** o Pozo Hondo) tenían características de aguas negras (Duque et al. 1997). En la actualidad, durante las *aguas altas* todos los subsistemas de Yahuaraca presentan aguas blancas tipo **I** como resultado del mayor aporte del río Amazonas al sistema. La dinámica hídrica del sistema río-lagos es así: **a)** conexión directa cuando el canal Yahuaraca es alimentado por el río Amazonas a través del canal La Fantasía en los períodos de *aguas en ascenso* (octubre a marzo); luego ocurre el desborde, por tanto el río Amazonas penetra toda la llanura aluvial en abril-junio, sobrepasando la barrera de sedimentos que separa el río de su llanura. Sobre esta barra se ubican dos áreas pobladas: la comunidad indígena de La Playa y de La Milagrosa. Al disminuir los niveles del río Amazonas, el canal Yahuaraca fluye hacia el Amazonas drenando así todos los lagos que bajan sus niveles; esto ocurre entre julio y septiembre y **b)** otra conexión directa con el río conocida como el canal La Milagrosa con dirección única hacia el lago y que aporta al sistema en *aguas en ascenso* (Salcedo-Hernández et al. 2012; figura 1).

El río Amazonas en la zona de Leticia, presenta fluctuaciones en el nivel de sus aguas en respuesta al régimen de lluvias en la parte alta de la cordillera de los Andes (Ecuador y Perú), la cual difiere del régimen de precipitaciones locales (Rangel y Luengas 1997). Estos cambios son de 8 hasta aproximadamente 12 m en la vertical modificando a su vez los niveles (0,5-8,5 m de profundidad) y expansión de los lagos (Bohórquez *datos no publ.*). Este ciclo comprende las cuatro fases durante el año: niveles de *aguas altas* entre marzo-junio, fase a partir de la cual inicia un *descenso* pronunciado que va hasta agosto;



el nivel de *aguas bajas* ocurre hasta octubre para luego *ascender* lentamente desde noviembre hasta febrero cuando nuevamente alcanza los niveles altos (figura 2).



**Figura 2.** Medias mensuales multianuales del nivel del río Amazonas y precipitación en Leticia (Amazonas), Colombia (1988-2006. Fuente: IDEAM)

#### *Variables físicas y químicas*

Se establecieron tres puntos de muestreo en la región limnética del sistema Yahuaraca (Largo, Boa Anaconda y Pozo Hondo) y un cuarto punto en la zona limnética del lago Zapatero, el cual no se había incluido en estudios previos por ser un área conservada por las poblaciones indígenas aledañas. En estos cuatro puntos de estudio, se midieron mensualmente y durante el período de mayo 2010 a mayo 2011, las variables profundidad máxima (ecosonda) y transparencia (disco Secchi), además de otras seis variables físicas y químicas: conductividad y sólidos totales disueltos (**STD**) (con conductímetro WTW cond 3210), pH (con potenciómetro WTW cond 3210), oxígeno disuelto, porcentaje (%) de saturación de oxígeno y temperatura (con oxímetro WTW KS Oxi 3xxi), en zonas superficial, media y de fondo de la columna de agua (tablas 1 y 2).

A los datos obtenidos se les realizó un análisis exploratorio que comprende la media, el coeficiente de variación (**c. v.**) y los valores mínimos y máximos de cada variable. Se verificó la distribución normal de los datos con el test de Shapiro-Wilk (tabla 3). Se llevó a

cabo la prueba de Kruskal-Wallis con los factores: lago, período, profundidad de las zonas de la columna de agua. Una prueba a *posteriori*, U de Mann-Withney fue realizada para identificar específicamente dónde se encontraban las diferencias. Adicionalmente se realizó el análisis discriminante (**AD**), para cotejar si había diferencias significativas espaciales y temporales en los cuerpos de agua estudiados, después de verificar la similitud de las matrices de covarianza y la no colinealidad de las variables independientes (Guisande et al. 2011).

**Tabla 1.** Valores medios, mínimos, máximos y coeficiente de variación de las variables físicas y químicas evaluadas (n= 333) durante un año hidrológico (mayo 2010-2011) en tres regiones del lago Yahuaraca.

	<i>Aguas altas</i>		<i>Aguas en descenso</i>		<i>Aguas bajas</i>		<i>Aguas en ascenso</i>	
	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.
Profundidad (m)	7,74 (5,5 - 10)	16,26	3,75 (1,2-6,7)	59,74	1,12 (0,5-1,8)	24,72	2,57 (1,4-5)	44,14
Transparencia (m)	1,01 (0,34 - 1,7)	40,12	0,72 (0,3-0,97)	39,76	0,28 (0,13-0,22)	19,20	0,49 (0,24-1,1)	65,40
Temperatura (°C)	28,52 (26,9 - 29,8)	3,30	28,72 (27,3-30,8)	5,46	30,63 (27,3-34,8)	9,29	28,43 (26,5-31)	3,95
pH	6,80 (6,4 - 7,1)	3,9	6,79 (6,64-7,3)	3,78	7,21 (6,9-7,6)	3,91	6,69 (6,33-7,33)	4,24
Conductividad ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	99,90 (64,2 - 146,2)	30,88	85,05 (74,5-133,1)	11,15	75,32 (65,1-82,6)	8,34	55,02 (28,8-73,1)	24,35
Oxígeno disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ )	2,08 (0,37 - 5,3)	56,48	3,66 (1,16-6,27)	65,38	5,13 (2,83-9,62)	48,02	4,5 (1,77-8,52)	49,80
% Saturación de oxígeno	20,90 (3,2 - 68)	78,44	48,15 (14,5-83,9)	67,83	69,32 (32,3-137,6)	54,0	53,76 (23,8-115,1)	50,98
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg l}^{-1}$ )	105,07 (64 - 146)	29,83	85,0 (74-96)	11,14	75,33 (65-83)	8,47	54,83 (26-73)	25,67

**Tabla 2.** Valores medios, mínimos, máximos y coeficiente de variación de las variables físicas y químicas evaluadas (n = 126) durante un año hidrológico (mayo 2010-2011) en el lago Zapatero (Amazonas), Colombia

Variables	Aguas altas		Aguas en descenso		Aguas bajas		Aguas en ascenso	
	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.
Profundidad (m)	5,75 (4,30-7,20)	22,39	2,60 (1,70-3,50)	48,95	1,67 (1,60-1,80)	6,93	2,08 (2,00-2,20)	4,61
Transparencia (m)	0,50 (0,26-0,76)	40,17	0,67 (0,61-0,72)	11,70	0,56 (0,50-0,60)	9,22	0,57 (0,54-0,60)	4,53
Temperatura (°C)	27,37 (27,00-28,00)	1,75	28,90 (26,70-31,10)	10,77	31,23 (30,20-32,40)	3,54	28,53 (27,80-29,60)	2,77
pH	6,71 (6,60-6,80)	1,25	7,25 (6,57-7,92)	13,18	7,28 (7,14-7,40)	1,80	6,77 (6,40-6,90)	3,84
Conductividad ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	97,5 (67,9-145,8)	35,06	106,4 (79,8-133,1)	35,41	133,97 (115,60-161,30)	18,01	90,58 (86,80-99,30)	6,48
Oxígeno disuelto ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )	3,20 (0,08-3,20)	98,76	2,47 (0,48-4,46)	113,94	4,83 (3,59-7,26)	43,48	2,44 (0,43-3,42)	57,61
% saturación de oxígeno	8,57 (1,10-17,90)	81,82	34,05 (7,30-60,80)	111,10	60,60 (48,90-82,60)	31,46	30,10 (6,00-44,10)	56,27
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )	96,75 (68,00-146,00)	35,32	106,5 (80,0-133,0)	35,19	134 (116-161)	17,77	90,75 (99,00-87,00)	6,13

**Tabla 3.** Test de distribución normal de Shapiro-Wilk para las variables estudiadas en los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia.

<i>Variables</i>	<i>Distribución normal</i>
	<i>Shapiro-Wilk</i>
Temperatura (°C)	W = 0,95730; p = 0,06052
pH	W = 0,97413; p = 0,37687
Conductividad ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	W = 0,96462; p = 0,16391
Oxígeno disuelto ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )	W = 0,95534; p = 0,07026
% saturación de oxígeno	W = 0,95952; p = 0,10294
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )	W = 0,96881; p = 0,23863

## RESULTADOS

Se encontraron diferencias significativas en las concentraciones de oxígeno disueltos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{2,47} = 6,97$ ;  $p = 0,0017$ ) y en la temperatura (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{2,47} = 12,76$ ;  $p = 0,0017$ ) entre las tres profundidades estudiadas al comparar el perfil en todas las fases. También se encontraron diferencias entre períodos hidrológicos entre lagos (tabla 4). La prueba posterior U de Mann-Whitney mostró que las diferencias estaban entre la conductividad y los sólidos totales disueltos de los lagos Yahuaraca y Zapatero (Anexo 1).

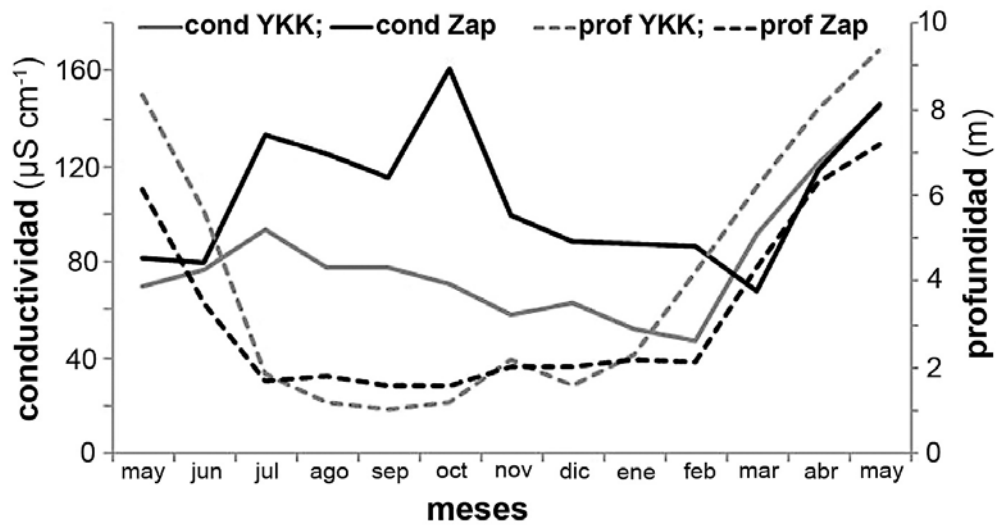
**Tabla 4.** Contraste de homogeneidad ANOVA de Kruskal-Wallis entre los períodos hidrológicos y las profundidades estudiadas en los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia (\* = diferencias significativas)

<b>Variables</b>	<b>ANOVA de Kruskal-Wallis</b>	<b>ANOVA de Kruskal-Wallis</b>
	<b>por período hidrológico</b>	<b>por profundidad</b>
Temperatura (°C)	H (3, N = 47) = 27,66445; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 12,76566; p = 0,0017*
pH	H (3, N = 47) = 23,82609; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 1,883491; p = 0,3899
Conductividad ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	H (3, N = 47) = 9,629667; p = 0,0220*	H (2, N = 47) = 3,556145; p = 0,1690
Oxígeno disuelto ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )	H (3, N = 47) = 30,30307; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 6,972201; p = 0,0306*
% saturación de oxígeno	H (3, N = 47) = 35,04489; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 5,262722; p = 0,0720
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )	H (3, N = 47) = 10,34545; p = 0,0158*	H (2, N = 47) = 3,700006; p = 0,1572

Los lagos de Yahuaraca y Zapatero cambian sus niveles y expansión de acuerdo con sus conexiones con el río Amazonas. El volumen de agua para los tres subsistemas de Yahuaraca presentan una variación de 0,40 a 7,33 millones de  $\text{m}^3$  en *aguas descendentes* y *aguas altas*, respectivamente y modificaciones del espejo de agua entre 0,53 y 1,19  $\text{km}^2$  para esos mismos períodos (Bohórquez *datos no publ.*). Durante el año de estudio la profundidad presentó las siguientes variaciones en las cuatro fases contrastantes para Yahuaraca: *en aguas altas* (marzo a mayo) la media fue de 7,46 m; *en descenso* (junio y julio) 3,75 m; *en bajas* (agosto a octubre) de 1,12 m; y *en ascenso* (noviembre a febrero) de 2,24 m. Para Zapatero se encontró que en *aguas altas* la media fue 5,70 m; *en descenso* 2,70 m; *en bajas* 1,67 m; y *en ascenso* 2,07 m (figura 2).

La conductividad (figura 3) presentó fuerte variación durante el año de muestreo (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,47} = 9,62$ ; p = 0,002) con valor máximo para Yahuaraca de  $146,2 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  en *aguas altas*, cuando el río Amazonas ( $156,5 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) lo inunda por completo y aporta aguas con elevada concentración de sólidos disueltos ( $157 \text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ). En el contexto

amazónico estos valores son altos si los comparamos con las aguas negras que nacen en la propia llanura amazónica con valores entre 5 y 62  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  (Duque et al. 1997) Durante el ascenso de las aguas, fue posible observar el efecto de dilución dado el aporte de aguas negras de la quebrada Yahuaraca (40-55  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) así, se registraron menores valores en Boa Anaconda ( $\bar{X} = 78 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) que tiene conexión directa con este afluente. Los valores de mineralización más elevados para este estudio se presentaron en el lago Zapatero, el cual no tiene conexión directa con la quebrada Yahuaraca, con media de 101  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  (n = 13) y un máximo de 161  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  para el mes de octubre (*aguas bajas*). Los resultados indicaron la existencia de diferencias significativas en la conductividad entre lagos para el período de *aguas en ascenso* (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{2,16} = 9,15$ ;  $p = 0,002$ ). La prueba U de Mann-Withney reveló que las diferencias estaban entre los tres subsistemas de Yahuaraca y Zapatero (Anexo 1).



**Figura 3.** Comportamiento de los valores medios de conductividad vs. profundidad en los sistemas Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia, durante un año hidrológico (mayo 2010-mayo 2011)

La transparencia presentó valor medio de 0,66 m (n = 55). En *aguas bajas* se registraron menores valores ( $\bar{X} = 0,28$  m) y en *aguas altas* más elevados ( $\bar{X} = 0,91$  m). Cabe resaltar que en Zapatero no se observan variaciones significativas entre una y otra época (min = 0,56 m y max = 0,72 m; tabla 2).

Con relación a la temperatura, se observaron diferencias significativas entre temporadas (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,47} = 27,6$ ; p = 0,000) y a lo largo de la columna de agua. En *aguas altas* el valor medio fue de 28,5 °C (n = 18) y en *aguas bajas* de 30,6 °C (n = 12). De acuerdo con esto y datos de Salcedo-Hernández et al. (2012), el comportamiento térmico de los lagos se aproxima al modelo de los lagos polimícticos cálidos continuos (Lewis 1983, Wetzel 2001), como lo anotaron Tundisi et al. (1984) para sistemas amazónicos.

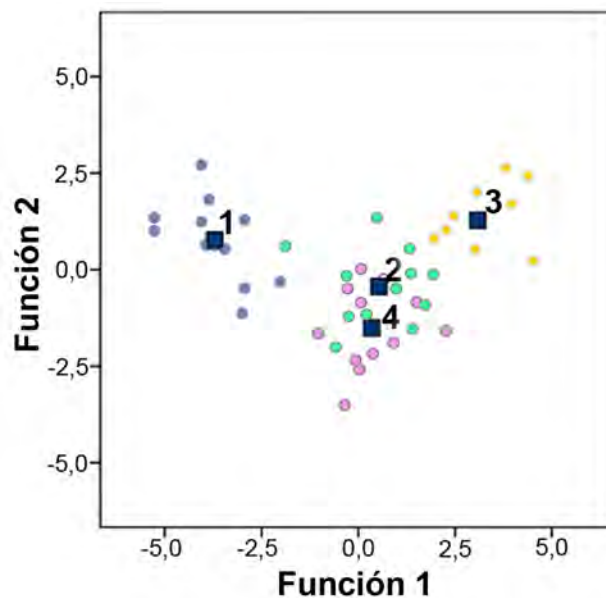
El pH mostró variaciones en los cuatro períodos hidrológicos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,47} = 23,8$ ; p = 0,000). El registro más elevado se observó en Zapatero durante el *descenso de las aguas* (7,9) y el mínimo en Boa Anaconda durante *aguas en ascenso* (6,3), que recibe directamente las aguas negras tipo I de la quebrada Yahuaraca (con pH de 6,3). Para Yahuaraca se observaron medias de 6,78 para *aguas altas*, 6,9 para *aguas en descenso*, 7,23 para *aguas bajas* y 6,71 para *aguas en ascenso* (n = 44). Rangos similares fueron obtenidos por Castillo (2006) 6,83 para *aguas altas*, 7,06 para *aguas bajas* y 6,6 para *aguas en ascenso*.

En la Várzea, llanura de inundación de los sistemas de aguas blancas, el oxígeno disuelto presenta grandes variaciones estacionales, así como cambios diarios (Anjos et al. 2008, Furch y Junk 1997, Junk 1980, Melack y Fisher 1983). En el presente estudio se encontraron diferencias significativas en los valores de oxígeno y el porcentaje de



saturación entre los cuatro momentos hidrológicos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,47} = 30,3$ ;  $p = 0,000$ ). En *aguas altas* la media de oxígeno disuelto y el porcentaje de saturación fue menor ( $1,93 \text{ mg.l}^{-1}$  y  $18,31\%$ ) que en *aguas bajas* ( $5,06 \text{ mg.l}^{-1}$  y  $67,14\%$ ); Manjarrés-Hernández et al. (2006) registraron también valores bajos para el período de *aguas altas*. En las fases de transición se obtuvieron valores semejantes:  $3,36 \text{ mg.l}^{-1}$  y  $44,63\%$  durante el *descenso* y  $3,72 \text{ mg.l}^{-1}$  y  $47,84\%$  en el *ascenso*. También se encontraron diferencias en las tres profundidades de la columna de agua para el período de *aguas altas* ( $H_{2,12} = 6,5$ ;  $p = 0,03$ ), al observar disminución del oxígeno disuelto al aumentar la profundidad. Las concentraciones en la superficie variaron de  $5,3$  a  $1,5 \text{ mg.l}^{-1}$  que corresponden al  $68$  y  $19,4\%$  de saturación, mientras que cerca al fondo los valores oscilaron entre  $1,8$  y  $0,004 \text{ mg.l}^{-1}$ , que corresponden al  $3,6$  y  $1\%$  de saturación. Diversos estudios han registrado esta deficiencia de oxígeno en los lagos de Várzea (Caraballo 2010, Furch y Junk 1997).

**Análisis discriminante.** A través del análisis discriminante (**AD**) realizado se pudo establecer que existen diferencias significativas entre los sitios de muestreo a nivel temporal. Las dos primeras funciones del **AD** explican el  $95,9\%$  de la varianza y logran mostrar la separación de los sistemas estudiados en los cuatro períodos contrastantes (figura 4). El estadístico lambda ( **$\lambda$** ) de Wilks indicó niveles de probabilidad altamente significativos tanto para la primera función discriminante ( $X^2_{18} = 127,4$ ;  $\alpha > 0,000$ ) como para la segunda ( $X^2_{10} = 45,3$ ;  $\alpha > 0,001$ ).



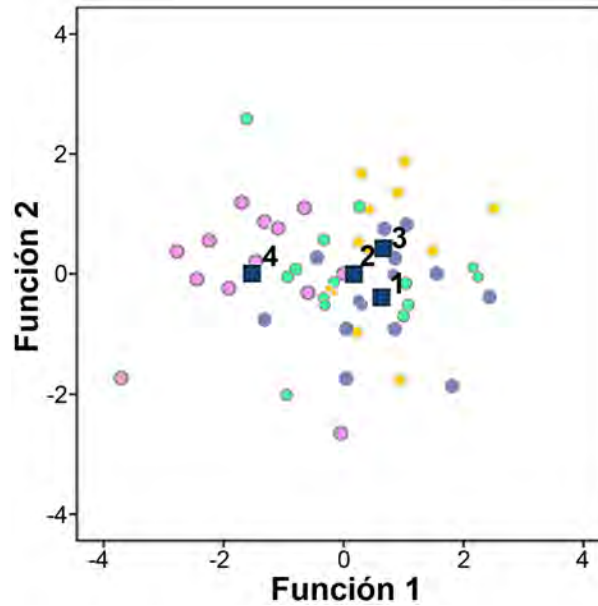
**Figura 4.** Análisis discriminante para las variables físicas y químicas en los cuatros períodos contrastantes para los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia (1 = *aguas altas*; 2 = *aguas en descenso*; 3 = *aguas bajas*; 4 = *aguas en ascenso*; ■ = *Group Centroid*)

El discriminante explicó el 80% de la varianza total y las variables con mayores valores de correlación fueron: el oxígeno disuelto ( $r = 0,694$ ) y el porcentaje de saturación del oxígeno ( $r = 0,541$ ). La segunda función discriminante explicó el 15,9% de la varianza total y las variables con mayor valor de correlación fueron temperatura ( $r = 0,730$ ) y pH ( $r = 0,699$ ). El resto de variables presentaron valores menores de correlación, pero aportaron positivamente a la formación de los grupos (tabla 5).

**Tabla 5.** Matriz de estructura del análisis discriminante entre períodos hidrológicos de los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia; (\* = mayor correlación absoluta entre cada variable y cada función discriminante)

<b>Variables</b>	<b>Funciones</b>		
	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
% saturación de oxígeno	0,694*	0,347	-0,495
Temperatura (°C)	0,519	0,730*	-0,259
pH	0,262	0,699*	0,363
Oxígeno disuelto (mg.l <sup>-1</sup> )	0,541*	0,306	-0,331
Conductividad (μS.cm <sup>-1</sup> )	0,150	0,301	0,694*
Sólidos totales disueltos (mg.l <sup>-1</sup> )	-0,550	0,348	0,582*
Transparencia	0,382	-0,235	0,559*

Adicionalmente, se realizó un análisis discriminante empleando como variable de agrupación a los lagos, encontrándose diferencias entre los sistemas Yahuaraca y Zapatero. Las dos primeras funciones del discriminante explicaron el 96,13% de la varianza y lograron mostrar la separación de los tres subsistemas de Yahuaraca con respecto a Zapatero (figura 5). El estadístico lambda ( $\lambda$ ) de Wilks reveló niveles de probabilidad altamente significativos para la primera función discriminante ( $X^2_{21} = 37,43$ ,  $\alpha > 0,01$ ) en donde la variable con mayor valor de correlación fue la conductividad ( $r = -0,45$ ; tabla 6).



**Figura 5.** Análisis discriminante para las variables físicas y químicas entre tres regiones de Yahuaraca correspondientes a Largo (1), Boa Anaconda (2) y Pozo Hondo (3) y el lago Zapatero (4) Amazonas, Colombia; ■ = Group Centroid.

**Tabla 6.** Matriz de estructura del análisis discriminante entre las tres regiones de los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia (\* = mayor correlación absoluta entre cada variable y cada función discriminante; <sup>a</sup> = esta variable no fue usada en el análisis)

<i>Variables</i>	<i>Funciones</i>		
	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
% saturación de oxígeno	0,178	0,29	-0,271
Temperatura (°C)	-0,21	-0,163	0,247
pH	-0,142	0,517*	0,197
Oxígeno disuelto (mg l <sup>-1</sup> )	0,178	0,29	0,664*
Conductividad (μS cm <sup>-1</sup> )	-0,410*	0,111	0,217
Sólidos totales disueltos (mg l <sup>-1</sup> ) <sup>a</sup>	-0,411*	0,108	0,271
Transparencia	0,57	-0,153	0,437*

**DISCUSIÓN**

La dinámica hidrológica de los lagos de Yahuaraca y Zapatero está influenciada por su conexión con el río Amazonas y la quebrada Yahuaraca, afluentes física y químicamente diferentes, lo cual genera una heterogeneidad temporal y espacial en las características de estos sistemas leníticos. De tal manera, que se pueden reconocer diversos tipos de interfaces acuáticas en los lagos de llanuras de inundación, con gradientes horizontales y verticales en sus características hidroquímicas y físicas (Melack y Forsberg 2001), y que además, puede observarse a través de la diferencia significativa de algunas de las variables estudiadas (conductividad, oxígeno disuelto, temperatura y transparencia) durante las cuatro fases limnológicas.

Durante la potamofase, es decir cuando hay mayor influencia reoflica se producen flujos laterales (agua, sedimentos, minerales, organismos y propágulos) desde el curso del río hacia la planicie de inundación (Neiff 1997, Thomaz et al. 2007) y se manifiestan valores más elevados de profundidad, transparencia, conductividad y sólidos totales disueltos en Yahuaraca. Si bien hay alta descarga de sólidos totales disueltos provenientes del Amazonas, la transparencia no disminuyó debido a su rápida sedimentación en el cuerpo de agua.

Cabe resaltar que la inundación anual no es simultánea en todos los lagos; cada uno de ellos tiene momentos diferentes de acuerdo con su morfología, distancia del río y cantidad de agua que le llega (Tundisi 1994) la cual puede representar del 70 al 90% de las entradas totales anuales, aspecto ya comentado para otros sistemas amazónicos (Bonnet et al. 2008). Así, el lago Zapatero durante la potamofase muestra un comportamiento distinto a Yahuaraca, debido a que solo durante la inundación, recibe aguas del Amazonas y de la quebrada Yahuaraca, permaneciendo el resto del año desconectado,

constituyéndose en un lago tipo **IV** según la propuesta de Arias (1985) para sistemas en el río Magdalena. Además, al estar más lejos del río Amazonas, el aporte de aguas del río ocurre gradualmente en Zapatero y más tarde que en Yahuaraca. En este sentido, el volumen y profundidad de Zapatero aumenta pero la conductividad no se incrementa debido al efecto de dilución generado por la mezcla de aguas blancas del río y las aguas negras provenientes de la quebrada. Para la fase de *aguas bajas* se observaron los registros más altos de conductividad en Zapatero, hecho que puede ser atribuido a la concentración de partículas y nutrientes provenientes del plano de inundación en la potamofase y al reducido volumen del agua, lo que permite que las partículas puedan resuspenderse y mantenerse en la columna de agua.

Por tanto, la conductividad eléctrica se presentó como un buen trazador del grado de incidencia del río Amazonas y la quebrada Yahuaraca sobre estos lagos, como fue observado por Caraballo (2010) en la Amazonia central Brasileira en contraposición con el uso de la alcalinidad sugerido por Melack y Forsberg (2001). Esta variable también puede emplearse como un indicador de la disponibilidad de nutrientes minerales. Autores como Duque et al. (1997) señalaron para el río Amazonas y sus lagos una correlación significativa entre la conductividad y la disponibilidad de iones como  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  y  $\text{PO}_4^{3-}$ , lo cual puede afectar la dinámica trófica del sistema. Sin embargo, Guisande et al. (2000) sugirieron tomar con precaución estas relaciones cuando los nutrientes no han sido evaluados en el estudio.

Entre marzo y mayo (*aguas altas*), la concentración de oxígeno disuelto fue baja, debido a que en estos ecosistemas, por lo general, la respiración en la columna de agua excede el crecimiento del fitoplancton y el oxígeno disuelto está usualmente insaturado (Melack y Fischer 1983, Melack y Forsberg 2001). La predominancia de la respiración en estos

ambientes, así como la fuerte reducción de oxígeno puede explicarse, en parte, por la entrada de gran cantidad de materia orgánica producida por plantas herbáceas y los aportes del bosque inundable que rodea los lagos amazónicos (Furch y Junk 1997). Adicionalmente, los macrófitos emergentes y los árboles del bosque inundado fotosintetizan con sus partes aéreas pero respiran principalmente a través de las partes sumergidas. De este modo, estas plantas aportan carbono orgánico al ambiente acuático y consumen el oxígeno disuelto, pero sin retornarlo a la columna de agua, lo cual genera déficit de  $O_2$  y sobresaturación de  $CO_2$  (Melack y Forsberg 2001). En Yahuaraca y Zapatero, fue evidente el importante desarrollo de macrófitos. Es interesante, incluso con esta condición de hipoxia, como los lagos de Várzea pueden funcionar como sitios de refugio para muchos peces al reducirse la presión de depredación debido a la presencia de menor número de peces piscívoros (Anjos et al. 2008).

Durante la época de *aguas altas* también se encontraron diferencias significativas en la concentración de oxígeno a lo largo de la columna de agua, al ser mayor en la superficie y disminuir hasta la anoxia en las zonas más profundas. Por el contrario, durante la fase de *aguas bajas*, cuando los lagos presentan profundidades menores a 4,0 m, toda la columna de agua tiende a mezclarse (Furch y Junk 1993, Melack y Forsberg 2001, Tundisi et al. 1984).

En *aguas altas*, los valores bajos de pH encontrados pueden estar relacionados con la baja tasa de fotosíntesis y la alta descomposición que se da cuando el bosque se encuentra inundado, generando condiciones de aguas casi anaeróbicas y reductoras que se caracterizan por su alta acidez (Duque et al. 1997). El bosque inundado también puede aportar ácidos húmicos y fúlvicos que generan aumento en la concentración (actividad) de iones  $H^+$  y provocan el consecuente descenso del pH (Duque et al. 1997, Leenher 1980).

La limnofase (Neiff 1997) o momento de aislamiento de los lagos respecto del río (de agosto a octubre), corresponde al período de menor profundidad en los lagos debido a la disminución de los aportes del Amazonas y de la quebrada, sistemas que para esta época también presentan los niveles más bajos. De igual forma estos meses coinciden con los de menor precipitación a nivel local, reduciéndose las fuentes de agua que sustentan a estos lagos. Se evidenció la disminución de la transparencia hecho posiblemente relacionado con el descenso del volumen (a 0,40 millones de m<sup>3</sup> en agosto) y del área del espejo de agua (0,53 km<sup>2</sup> en el caso de Yahuaraca; Bohórquez *datos no publ.*) y con esto, la consecuente concentración de partículas transportadas del río durante la fase anterior. Asimismo, la resuspensión de sedimentos generada por el efecto del viento incide en la reducción de la transparencia. Las temperaturas más elevadas se presentan durante este período ( $\bar{X} = 30,63$  °C) y coinciden con la temporada de mayor insolación de la región (datos IDEAM, 1979-2009). Los valores de conductividad en Yahuaraca se redujeron debido al menor aporte del Amazonas durante esta etapa; Manjarrés-Hernández et al. (2006) encontraron valores similares a los de este estudio para *aguas altas*. Por su parte, Castillo (2006) mencionó que para el período de *aguas altas* la conductividad es menor y en *aguas bajas* es mayor.

A través de los años, la conexión del río Amazonas con Yahuaraca ha variado y por tanto ha generado cambios en el comportamiento hidrológico de este sistema (Salcedo-Hernández et al. 2012). Así, una década atrás, la región más cercana al río (Largo) presentaba aguas blancas tipo I en *aguas altas*, mientras que las regiones más internas o lejanas al río Amazonas (Boa Anaconda, Pozo Hondo y Taricaya; figura 1) presentaban características relacionadas con las aguas negras tipo I, debido a la influencia de la quebrada Yahuaraca. Incluso, en períodos extremos de *aguas bajas*, estas regiones podían quedar desconectadas entre sí (Duque et al. 1997) formando pequeños lagos. Sin



embargo, a través del análisis de los datos obtenidos durante el año hidrológico 2010-2011, fue posible evidenciar que en *aguas altas* e incluso en *bajas*, Largo y Pozo Hondo presentan características de aguas blancas, debido probablemente a que el canal de La Milagrosa (unión directa del río Amazonas con las regiones interiores como Pozo Hondo; figura 1) ha ampliado su profundidad convirtiéndolo en el mayor aportador de aguas del Amazonas a este sistema, principalmente en temporada de *aguas altas* (Salcedo-Hernández et al. 2012). También se hallaron diferencias entre el lago Zapatero y los subsistemas de Yahuaraca, especialmente durante el *ascenso de las aguas* cuando la quebrada Yahuaraca, según los registros, tuvo mayor influencia en la región Boa Anaconda, reflejándolo en el descenso de los valores de pH y conductividad, resultados que coinciden con los encontrados por otros autores para años anteriores al presente estudio (Palma 2011; Salcedo-Hernández et al. 2012).

Cabe resaltar que el lago Zapatero no había sido estudiado antes, por ser un área especial para las comunidades indígenas que allí viven, pero que ahora dieron su permiso para investigarlo. Sin embargo, este lago es un sitio de interés para posteriores estudios por tener una dinámica diferente a Yahuaraca y por albergar especies de peces de gran tamaño como el pirarucú (*Arapaima gigas*), observado durante los muestreos, mientras que esta especie no parece estar en Yahuaraca, según lo comentan sus pobladores.

Varios autores (Amoros y Bornette 2002, Wainwright et al. 2011 y Wantzen et al. 2002, 2008b) señalaron que las fluctuaciones del nivel de agua así como las diferencias en la naturaleza e intensidad de la conectividad hidrológica, son patrones naturales necesarios para la supervivencia de muchas especies, y garantizan, por ejemplo en los lagos, la productividad y una alta diversidad. También Andrade-Sossa et al. (2011) mencionaron que estas fluctuaciones en Yahuaraca en especial en Largo determinaron una mayor

riqueza de rotíferos en los períodos de *ascenso* y *descenso*, hechos relacionados con el aumento en la conectividad y con el desarrollo de un cinturón de vegetación acuática, ausente en la época de *aguas bajas* y que introdujo mayor heterogeneidad ambiental en este lago. Por consiguiente, es muy probable que en *aguas bajas* la heterogeneidad de todo el sistema pueda aumentar debido a que los lagos se encuentran sujetos principalmente a fuerzas locales que inducen a la heterogeneidad espacial. Mientras que las fases de inundación tienden a conectar las masas de agua con características hidrológicas diferentes, teniendo como resultado, procesos ecológicos y comunidades biológicas que tienden a ser más similares entre los distintos hábitats que componen el sistema río-llanura de inundación (Thomaz et al. 2007).

## CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio corroboran que en los ecosistemas de Várzea la principal fuerza motriz es el pulso del río que determina el grado de conexión entre el río principal y su llanura de inundación (Junk y Wantzen 2004, Junk et al. 1989, Tockner et al. 2000). En este sentido, todos los procesos que acontecen tienen relación con la frecuencia, duración y magnitud de la secuencia de potamofase y limnofase (Neiff 1997), que como hemos evidenciado, es altamente heterogénea en el tiempo y en el espacio. Es de esperar entonces que estos cambios en la naturaleza e intensidad de la conexión hidrológica de Yahuaraca y Zapatero generen a su vez transformaciones en la dinámica de los procesos (descomposición, mineralización, productividad, sedimentación) y de los organismos (ciclos de vida y sucesiones) que afectan actividades como la pesca, practicadas por comunidades indígenas y no indígenas que allí habitan desde hace muchos años.

## AGRADECIMIENTOS

A Colciencias por financiar el proyecto “*Estructura trófica del sistema lagunar Yahuaracaca en la Amazonia colombiana*” y al Programa Bicentenario-Amazonia por apoyar el desarrollo de “*Valoración integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuaracaca (Amazonia colombiana): su importancia en el cambio climático global*”. A Gabriel Aricari, Claudio Fernández, Ana Milena Manjarrés-Hernández, Edgar Prieto y Claudia Andramunio por su apoyo en campo, a Danny Rejas PhD. (Bolivia) por haber realizado la lectura crítica del manuscrito, a Manjarrés-Hernández et al. y a Bohórquez por la información suministrada y a Diana Marciales por la elaboración del mapa.

## REFERENCIAS

- Amoros C, Bornette G. 2002. Connectivity and biocomplexity in water bodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, 47: 761-776.
- Andrade-Sossa CE, García-Folleco M, Rodríguez-Munar CA, Duque SR, Realpe E. 2011. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura del ensamblaje de rotíferos en el lago Largo (Sistema Yahuaracaca-Ilanura de inundación del río Amazonas-Colombia). *Caldasia*, 33 (2): 499-517.
- Anjos M, De Oliveira R, Zuanon J. 2008. Hypoxic environments as refuge against predatory fish in the Amazonian floodplains. *Brazilian Journal of Biology*, 68 (1): 45-50.
- Arias P. 1985. Las ciénagas en Colombia. *Revista Divulgación Pesquera. INDERENA*, 22: 3970.

- Bahamón N. 1994. Estudio limnológico con énfasis en la comunidad de fitoplancton en algunos lagos de inundación del río Amazonas (Colombia) [Tesis de pregrado]. [Bogotá (Colombia)]: Universidad Nacional de Colombia. p 120.
- Bonnet MP, Barroux G, Martínez JM, Seyler F, Moreira-Turcq P, Cochonneau G, Melack JM, Boaventura G, Maurice-Bourgoin L, León JG, Roux E, Calmant, S, Guyot JL, Seyler P. 2008. Flooding hydrology in an Amazonian floodplain lake (Lago Grande de Curuaí). *Journal of Hydrology*, 349: 18-30.
- Bunn S, Arthington A. 2007. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, 30: 492-507.
- Caraballo P. 2010. O papel da alça microbiana na dinâmica trófica de um lago de Várzea na amazônia central. [Tesis de doctorado]. [Manaus (Brasil)]: Programa de pós-graduação em ecologia PGECO, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia. p. 219.
- Castillo T. 2006. Productividad y biomasa fitoperifítica en los lagos Yahuaraca y Tarapoto (Amazonas, Colombia). *Revista ambiental agua, aire y suelo*, 1: 59-68.
- Drago E. 2007. The physical dynamics of the river-lake floodplain system. En: Iriondo MH, Paggi JC, Parma MJ, editores. *The middle Paraná river: limnology of a subtropical wetland* (Berlin): Springer-Verlag. p. 83-122
- Duque SR, Ruiz J, Gómez J, Roessler E. 1997. Limnología. En: IGAC, editor. *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (Apaporis-Tabatinga)*: PAT. Bogotá (Colombia): Editorial Linotipia. p. 69-134.
- Furch K, Junk W. 1993. Seasonal nutrients dynamics in an Amazonian floodplain lake. *Archives of Hydrobiology*, 128 (3): 277-285.
- Furch K, Junk W. 1997. Physicochemical conditions in floodplains. En: Junk W, editor. *The central Amazon floodplain ecology of a pulsing system*. New York (U. S. A): Springer-Verlag. p. 69-107.

- Galvis G, Mojica JI, Duque SR, Castellanos C, Sánchez D, Arce M, Gutiérrez LF, Jiménez L, Santos M, Vejarano S, Arbeláez F, Prieto E, Leiva M. 2006. Peces del medio Amazonas. Región de Leticia. Serie guías tropicales de campo # 5. Conservación Internacional. Bogotá (Colombia): Editorial Panamericana, Formas e Impresos. p. 548.
- Guisande C, Andrade C, Granado-Lorencio C, Duque SR, Núñez-Avellaneda M. 2000. Effects of zooplankton and conductivity on tropical *Utricularia foliosa* investment in carnivory. *Aquatic Ecology*, 34 (2): 137-142.
- Guisande C, Vaamonde A, Barreiro A. 2011. Tratamiento de datos con R, Statística y SPSS. (España): Ediciones Díaz de Santos. p. 978.
- Junk W. 1980. Areas inundáveis, um desafio para limnologia. *Acta Amazonica*, 10: 775-795.
- Junk W, Bayley P, Sparks R. 1989. The flood pulse concept in river - floodplains systems. En: Dodge DP, editor. Proceedings of the international large river symposium. Canadian Special Publication Fisheries and Aquatic Sciences, 106: 110-127.
- Junk WJ, Wantzen KM. 2004. The flood pulse concept: New aspects, approaches, and applications-an update. En: Welcomme R, Petr T, editors. Proceedings of the 2nd Large River Symposium (LARS). Cambodia (Bangkok): RAP Publication. p. 117-149.
- Leenher JA. 1980. Origin and nature of humic substances in the waters of the Amazon river basin. *Acta Amazónica*, 10 (3): 513-526.
- Lewis W. 1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40: 1779- 1787.
- Manjarrés-Hernández A, Guisande C, Torres N, Valoyes-Valois V, González-Bermúdez A, Díaz-Olarte J, Sanabria-Aranda L, Duque SR. 2006. Temporal and spatial change of the investment in carnivory of the tropical *Utricularia foliosa*. *Aquatic Botany*, 85: 212-218.

- Melack J. 1983. Diel oxygen variations and their ecological implications in Amazon floodplain lakes. *Archives of Hydrobiology*, 98: 422-442
- Melack J, Forsberg B. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes. En: McClain E, Victoria R, Richey J, editores. *The biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world*. New York: Oxford University Press. p. 235-276.
- Neiff J. 1997. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. En: Malvárez AL, Kandus P, editores. *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos*. Montevideo (Uruguay): ORCYT-MAB (UNESCO). p. 99-149.
- Neiff J. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15 (6): 424-441.
- Núñez-Avellaneda M, Duque SR. 2001. Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia Colombiana. En: Franky C, Zárate C, editores. *Imani Mundo: Estudios en la Amazonia colombiana*. Bogotá (Colombia): Unibiblos. p. 305-335.
- Palma L. 2011. Efecto de la conectividad del río Amazonas en la ecología del fitoplancton en lagos amazónicos [Tesis de maestría]. [Leticia (Colombia)]: Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia. p. 81
- Rangel E, Luengas B. 1997. Clima-Aguas. En: IGAC editor. *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasileño (Apaporis-Tabatinga)*: PAT. Santafé de Bogotá (Colombia): Editorial Linotipia. p. 47-68.
- Salcedo-Hernández MJ, Duque SR, Palma L, Torres-Bejarano AM, Montenegro D, Bahamón N, Lagos L, Alvarado LF, Gómez M, Alba AP. 2012. Ecología del fitoplancton y dinámica hidrológica del sistema de lagos de Yahuaraca, Amazonas, Colombia: análisis integrado de 16 años de estudio. *Mundo Amazónico* (3): 9-41.
- Thomaz S, Bini L, Bozelli R. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579: 1-13.

- Tockner K, Malard F, Ward J. 2000. An extension of the flood pulse concept. *Hydrobiology Process*, 14: 2861-2883.
- Tundisi JG, Forsberg B, Devol A, Zaret T, Tundisi T, Dos-Santos A. 1984. Mixing patterns in Amazon Lakes. *Hydrobiologia*, 108: 3-15.
- Tundisi JG. 1994. Tropical South America: Present and Perspectives. En: Margalef R, editor. *Limnology Now: A paradigm of planetary problem*. Amsterdam: Elsevier Science. p. 353-424
- Tundisi J, Matsumura-Tundisi T. 2008. *Limnología*. 2<sup>da</sup>. ed. São Paulo (Brasil): Oficina de textos. p. 631.
- Wainwright J, Turnbull L, Ibrahim TG, Lexartza-Artza I, Thorton SF, Brazier RE. 2011. Linking environmental régimes, space and time: interpretations of structural and functional connectivity. *Geomorphology*, 126: 387-404.
- Wantzen KM, Machado F, Voss M, Boriss H, Junk W. 2002. Flood pulse-induced isotopic changes in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences*, 64: 239-251.
- Wantzen KM, Junk W, Rothhaupt O. 2008a. An extension of the flood pulse concept (FPC) for lakes. *Hydrobiologia*, 613: 151-170.
- Wantzen K, Rothhaupt O, Mörtl M, Cantonat M, G-Tóth L, Fisher P. 2008b. Ecological effects of water-level fluctuations in lakes: an urgent issue. *Hydrobiologia*, 613: 1-4.
- Wetzel R. 2001. *Limnology, lake and rivers ecosystems*. 3<sup>rd</sup> ed. Chicago: Academic Press. p. 1006
- Winemiller K. 2004. Floodplain river food webs: generalization and implications for fisheries management. En: Welcomme RL, Petr T, editors. *Proceeding of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries*. Vol. 2. Camboya: Phnom Penh. p. 285-31

## ANEXOS

**Anexo 1.** Prueba de homogeneidad de U de Mann-Withney entre regiones de los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia (**L-BA** = Largo y Boa Anaconda; **L-PH** = Largo y Pozo Hondo; **L-Z** = Largo y Zapatero; **BA-PH** = Boa Anaconda y Pozo Hondo; **BA-Z** = Boa Anaconda y Zapatero; **PH-Z** = Pozo Hondo y Zapatero; \* = diferencias significativas)

Variables	L-BA		L-PH		L-Z		BA-PH		BA-Z		PH-Z	
	Z	p-level	Z	p-level	Z	p-level	Z	p-level	Z	p-level	Z	p-level
Transparencia	0,161	0,872	0,023	0,982	-0,339	0,733	-0,184	0,854	-0,582	0,560	-0,316	0,752
Temperatura (°C)	0,046	0,963	0,825	0,409	0,437	0,662	0,510	0,610	0,073	0,942	0,103	0,918
pH	-0,574	0,566	-1,172	0,241	-0,948	0,344	-0,827	0,408	-0,462	0,645	0,316	0,752
Conductividad ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	0,414	0,679	0,000	1,000	-2,32*	0,019*	-0,184	0,854	-2,76*	0,0056*	-	0,013
Oxígeno disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ )	-0,092	0,927	0,092	0,927	0,922	0,356	0,299	0,765	1,019	0,308	0,631	0,528
% saturación de oxígeno	-0,092	0,927	0,069	0,945	1,043	0,296	0,253	0,800	0,898	0,369	0,971	0,332
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg l}^{-1}$ )	0,414	0,679	-0,023	0,982	-2,33*	0,019*	-0,230	0,818	-2,74*	0,006*	-	0,012
											2,525*	*



## **CAPÍTULO II DINÁMICA DEL ZOOPLANCTON EN DOS LAGOS DE INUNDACIÓN EN LA AMAZONIA COLOMBIANA**

### **INTRODUCCIÓN**

Los trabajos realizados en la Amazonia colombiana están principalmente enfocados hacia los rotíferos siendo los cladóceros y copépodos los grupos menos estudiados a pesar de constituir una fracción significativa de la biomasa planctónica (Elmoor-Loureiro 1997, Gaviria 1999). Además de esto, por ejemplo, los copépodos tienen un papel ecológico relevante al ser consumidores secundarios y primarios en sus diferentes fases de desarrollo (Wetzel 2001) haciéndose significativos en la transferencia de energía entre los productores primarios y los niveles tróficos superiores (Esteves 1988).

Otra característica relevante de las comunidades zooplanctónicas asociadas a planos inundables es que presentan variaciones temporales en la composición y abundancia generadas por el grado de conexión entre ríos y los lagos (Allan 1976, Andrade-Sossa et al. 2011), de una forma directa a través del transporte por flujos de agua y/o indirecta, por los cambios en las propiedades físicas y químicas de estos ambientes (Aoyagui y Bonecker 2004). Así estos cambios en las poblaciones generan variaciones en la biomasa y en las interacciones predador - presa afectando el flujo de energía en los lagos durante los diferentes momentos hidrológicos.

En la cuenca amazónica se han desarrollado investigaciones en torno a la taxonomía y ecología del zooplancton principalmente en la región Central Brasileira (Brandorff y Andrade 1978, Rodríguez 1980, Carvalho 1983, Koste y Robertson 1983, Hardy et al.

1984, Robertson y Hardy 1984, Santos-Silva et al. 1989, Bozelli 1992, 1994, Caraballo 1992, Waichman et al. 2002, Caraballo 2010). En Colombia (Alta Amazonia), los estudios sobre el zooplancton hacen principalmente referencia a la composición y estructura de esta comunidad (Vargas 1996, Duque et al. 1997, Guisande et al. 2000, Rodríguez 2003, Sanabria-Aranda et al. 2006, Gonzales 2007, Solarte 2008, Rodríguez 2008, Sanabria-Aranda 2008, Vélez 2008, Cohen 2010, Henao 2010, Andrade-Sossa et al. 2011, Aranguren et al. 2011, Cupitra 2011, Acosta-Sambony 2013, Gómez 2013). El sector con más estudios de zooplancton es el complejo lagunar de Yahuaraca, próximo a la ciudad de Leticia, que inicia con el trabajo de Duque et al. (1997).

Para estos lagos, autores como Andrade-Sossa (2001), Rodríguez (2003), Vélez (2008), Cupitra (2010) y Andrade-Sossa et al. (2011) estudiaron principalmente la estructura del ensamble de rotíferos, las variaciones temporales y espaciales de este grupo con respecto a los cambios en los niveles hidrométricos y aspectos como la diversidad alfa y beta. También Rodríguez (2008), Solarte (2008) y Cupitra (2011) estudiaron los microcrustáceos de este sistema lagunar evaluando principalmente aspectos como la riqueza, abundancia y equitatividad de este grupo así como las variaciones espaciales (entre estaciones de muestreo) y temporales (entre periodos hidrológicos).

Así, los estudios en la Amazonia colombiana han sido desarrollados principalmente en el sistema lagunar Yahuaraca (Amazonas, Colombia) con muestreos puntuales que no cubren todo el año hidrológico. Por esta razón y atendiendo a las sugerencias de Gaviria y Aranguren (2007) y Andrade-Sossa et al. (2011), quienes resaltan la importancia de hacer prospección en la Amazonia colombiana y de estudiar los patrones de cambio en composición y abundancia del zooplancton, se propuso como objetivo de esta investigación el estimar la abundancia relativa del zooplancton en dos lagos de inundación

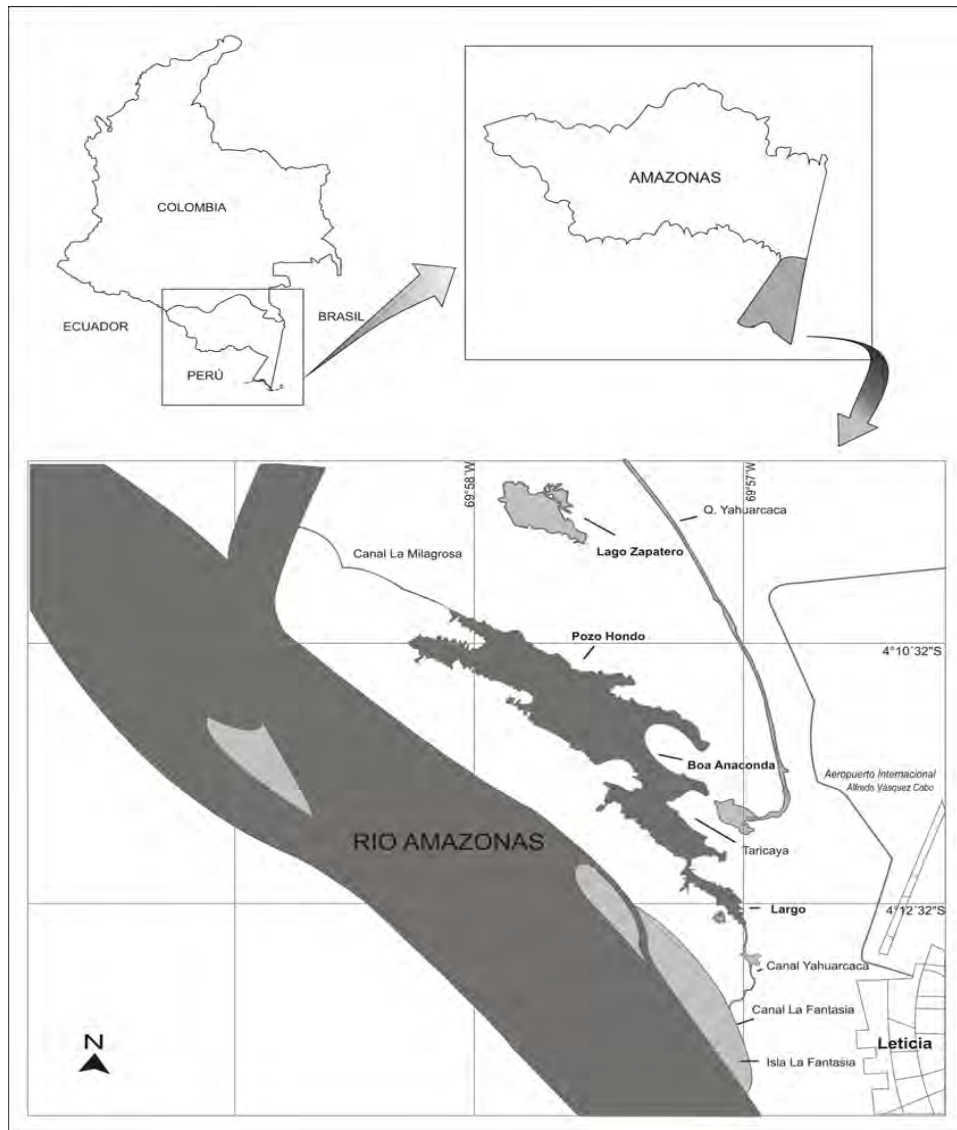
---

de la Amazonia colombiana (Yahuaraca y Zapatero) y su relación con la variación de las características físicas y químicas durante un año hidrológico haciendo un seguimiento mes a mes.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### *Descripción del área de estudio*

Los dos sistemas de lagos trabajados pertenecen a la llanura aluvial del río Amazonas cerca de la ciudad de Leticia (figura 1). Yahuaraca ( $4^{\circ} 11'$  y  $04^{\circ} 17'$  S,  $69^{\circ} 58'$  y  $69^{\circ} 96'$  O), que tienen conexión con el río Amazonas por medio del canal Yahuaraca y Zapatero ( $4^{\circ} 11'$  y  $04^{\circ} 17'$  S,  $69^{\circ} 58'$  y  $69^{\circ} 96'$  O) que es un lago ubicado en un sector más alejado del río Amazonas y por tanto recibe sus aguas solo en los períodos de *ascenso* y *aguas altas*, manteniéndose aislado el resto de tiempo del río y del lago Yahuaraca.



**Figura 1.** Ubicación de los lagos Yahuarcaca y Zapatero (Amazonas), Colombia.

El río Amazonas presenta en la zona cercana a Leticia, condiciones de aguas blancas tipo I con pH cercano a la neutralidad (7,6), valores altos de conductividad ( $135\text{-}220 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) y baja transparencia (17 cm). Por su parte, la quebrada Yahuarcaca presenta aguas negras tipo I con valores de pH (6,0-6,8) y conductividad ( $20\text{-}62 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) más bajos que el río y mayor transparencia con valores de 30-70 cm (Núñez-Avellaneda y Duque 2001).

*Variables físicas y químicas*

Se establecieron tres puntos de muestreo en la región limnética del sistema Yahuaraca y un cuarto punto en la zona limnética del lago Zapatero, que no se había incluido en estudios previos por ser un área preservada por las poblaciones indígenas aledañas. En estos puntos, se midieron en horas de la mañana, mensualmente y entre mayo 2010 a mayo 2011, las variables profundidad máxima (ecosonda), transparencia (disco Secchi), conductividad y sólidos totales disueltos (STD; con conductímetro WTW cond 3210), pH (con potenciómetro WTW cond 3210), oxígeno disuelto, porcentaje (%) de saturación de oxígeno y temperatura (con oxímetro WTW KS Oxi 3xxi), en las zonas superficial, media y de fondo de la columna de agua.

*Zooplancton*

Para la colecta de las muestras de zooplancton se realizaron arrastres horizontales durante 15 minutos en la región limnética de los cuatro puntos de muestreo con una red de 45  $\mu\text{m}$ . La fijación se realizó con formalina hasta obtener una concentración final del 4%. La determinación taxonómica, hasta el máximo nivel posible, se realizó en un Microscopio Binocular CX 31 Olympus basándose principalmente en los trabajos de Koste (1978), Reid (1985), Segers (1995), Boxshall y Halsey (2004), Sila y Matsumura-Tundisi (2005), Gaviria y Aranguren (2007) y Elmoor-Loureiro (2010). Los conteos se realizaron en cajas de Petri (Paggi y Paggi 1995) en un microscopio invertido Olympus CKX 41 discriminando entre: rotíferos, cladóceros y copépodos. Para este último grupo se diferenciaron entre nauplios, copepoditos y adultos (Cyclopoida). Adicionalmente se realizó el registro fotográfico de los organismos encontrados y de algunas partes de importancia taxonómica con una cámara Olympus Evolt E-330.

### Análisis estadístico

A los datos físicos y químicos obtenidos se les realizó un análisis exploratorio que comprende la media, el coeficiente de variación (**c. v.**) y los valores mínimos y máximos de cada variable (Anexo 1). Se verificó la distribución normal de los datos físicos, químicos y biológicos con el test de Shapiro-Wilk (Anexo 2). Se realizó la prueba ANOVA de Kruskal-Wallis entre períodos y lagos para saber si había diferencias significativas con respecto a la riqueza y abundancia relativa. Adicionalmente, se realizó un análisis de correlación canónica entre las variables físicas y químicas y la abundancia y riqueza del zooplancton. Estos análisis se realizaron con los programas SPSS y Statistica v7.

## RESULTADOS

### Variables físicas y químicas

Se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en las variables estudiadas durante las cuatro fases limnológicas (Anexo 3). Las fases estuvieron caracterizadas así: durante el período de inundación bajos valores de oxígeno disuelto y de porcentaje de saturación ( $\bar{X} = 1,93 \text{ mg.l}^{-1}$  y  $\bar{X} = 18,31\%$ ), menor temperatura ( $\bar{X} = 28,5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) y la más alta transparencia y profundidad del año de estudio ( $\bar{X} = 0,91 \text{ m}$ ;  $\bar{X} = 7,32 \text{ m}$ ). El pH presentó un valor medio de 6,9 y la conductividad presentó fuerte variación durante el año de muestreo (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,47} = 9,62$ ;  $p = 0,002$ ) con valor máximo para Yahuaraca de  $146,2 \text{ } \mu\text{S.cm}^{-1}$  cuando el río Amazonas ( $156,5 \text{ } \mu\text{S.cm}^{-1}$ ) lo inunda por completo y aporta aguas con elevada concentración de sólidos disueltos. Zapatero presentó un valor menor de conductividad de  $97,5 \text{ } \mu\text{S.cm}^{-1}$  para este período.

Durante el *descenso de las aguas* en Yahuaraca los valores de la transparencia ( $\bar{X} = 40,10 \text{ m}$ ), conductividad y sólidos totales disueltos disminuyeron ( $\bar{X} = 85,05 \text{ } \mu\text{S.cm}^{-1}$ ;  $\bar{X} =$

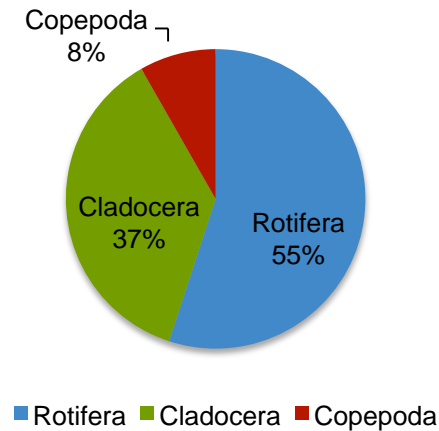
85,0 mg.l<sup>-1</sup>) en comparación con el periodo de inundación, mientras que en Zapatero aumentaron con un valor medio para la transparencia de 0,67 m, 106,4  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  para la conductividad y 106,5 mg.l<sup>-1</sup> para los sólidos totales disueltos. Los valores de profundidad decrecieron en ambos lagos con un promedio de 3,75 m en Yahuaraca y 2,60 m para Zapatero. El pH no varió en Yahuaraca pero aumentó en Zapatero evidenciándose los valores más altos del estudio ( $\bar{X} = 7,25$ ). Los valores promedio del oxígeno se incrementaron en ambos lagos ( $\bar{X} = 3,36 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ) con respecto a los meses anteriores.

En el período de *aguas bajas* se registraron los más altos valores de temperatura ( $\bar{X} = 30,63 \text{ }^\circ\text{C}$ ), pH ( $\bar{X} = 7,23$ ), oxígeno disuelto y porcentaje de saturación ( $\bar{X} = 5,6 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ;  $\bar{X} = 67,14\%$ ) en los dos lagos durante el año hidrológico trabajado. Zapatero presentó los valores de mineralización más elevados con un máximo de 161,30  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  y de 161 mg.l<sup>-1</sup> para sólidos totales disueltos. Correspondió al período de menor profundidad de los lagos ( $\bar{X} = 1,26 \text{ m}$ ) debido al poco aporte del río y de la quebrada Yahuaraca. Para Yahuaraca se evidencia la transparencia más baja del estudio ( $\bar{X} = 0,28 \text{ m}$ ).

Para *aguas en ascenso* el aporte de la Quebrada Yahuaraca que es de aguas negras (conductividad: 40-55  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ; pH= 6,7) hacia el lago Yahuaraca aumenta, generando un fenómeno de dilución reflejado en los más bajos valores de pH y conductividad registrados en este estudio ( $\bar{X} = 6,69$ ;  $\bar{X} = 55,02 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) y aumentando la transparencia ( $\bar{X} = 0,49 \text{ m}$ ) con respecto a la fase anterior. Se encontraron diferencias significativas entre la conductividad de las regiones de Yahuaraca y Zapatero a través de la prueba U de Mann-Withney. Las demás variables disminuyeron sus valores en comparación con el periodo de *aguas bajas*: oxígeno  $\bar{X} = 4,29 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ;  $\bar{X} = 56,11\%$ ; temperatura  $\bar{X} = 29,39 \text{ }^\circ\text{C}$ .

## Comunidad zooplanctónica

En la región limnética de los lagos Yahuarcaca y Zapatero se identificaron 60 especies de rotíferos (pertenecientes a 21 géneros), 39 de cladóceros (21 géneros) y 10 de copépodos, 9 del orden Cyclopoida (5 géneros) y 1 del orden Poecilostomatoidea (*Ergasilus* sp.; Anexo 4). Los rotíferos contribuyeron con un mayor porcentaje a la riqueza de especies del zooplancton (55% figura 2), hecho observado en estudios previos para el lago Yahuarcaca (Rodríguez 2008, Solarte 2008, Cupitra 2011).



**Figura 2.** Porcentaje de riqueza de especies de cada grupo de zooplancton para el año de muestreo.

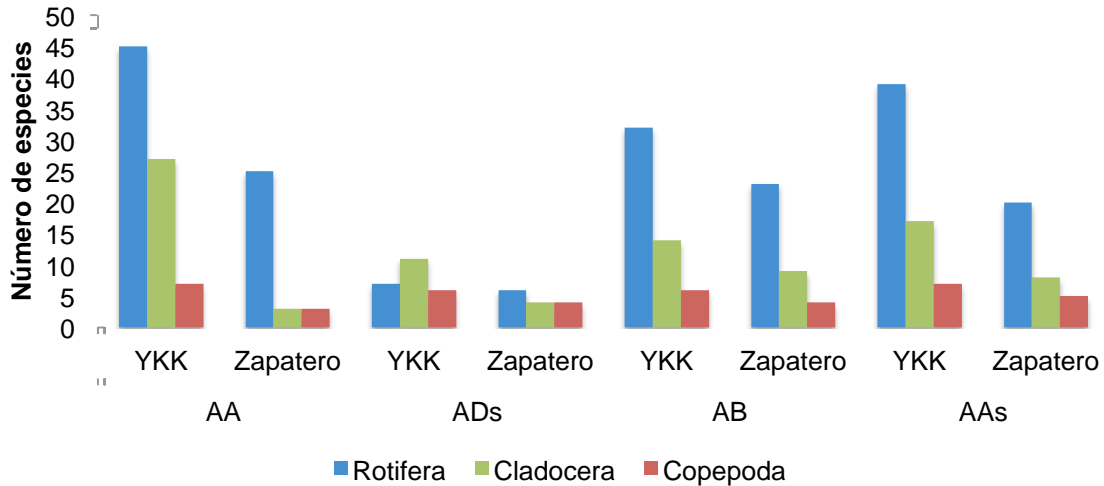
En el caso de los rotíferos, los géneros *Lecane* y *Brachionus* presentaron el mayor número de especies, con 15 y 13 especies respectivamente, coincidiendo con lo encontrado por Andrade-Sossa et al. (2011). La mayoría de especies son de amplia distribución y algunas (*Epiphanes clavulata*, *Brachionus ahlstromi*, *Scardium longicaudum*, *Testudinella haueriensis*) fueron reportadas para Colombia recientemente por Andrade-Sossa et al. (2011) para el sistema Yahuarcaca.



El mayor número de especies se observó en el período de *aguas altas* (51 especies) con el 80% de la riqueza encontrada en este estudio y la menor durante el *descenso de las aguas* (14 especies). La especie más frecuente durante el período de *aguas altas* fue *Filinia saltator*; en aguas en *descenso* y *bajas* *Brachionus falcatus falcatus* y en *ascenso* *Polyarthra vulgaris* junto con *Hexarthra intermedia braziliensis*.

Entre los cladóceros *Chydorus* y *Macrothrix* (4 especies) y los copépodos del género *Mesocyclops* (4 especies) fueron los de mayor número de especies. Tanto cladóceros como copépodos presentaron la mayor riqueza durante *aguas altas* con 29 y 8 especies respectivamente (figura 3). La especie más frecuente durante el estudio fue *Moina minuta* y en los copépodos para *aguas altas* y en *ascenso* *Mesocyclops venezolanus*, *Thermocyclops tenuis* durante el *descenso* de las aguas y *T. decipiens* en *aguas bajas*. También se registró la presencia de larvas de *Chaoborus* en los dos lagos durante el período de *aguas bajas* y en Yahuarcaca en *aguas altas*.

Pese a observarse diferencias entre el número de especies de rotíferos y cladóceros en los cuatro períodos estas no fueron significativas (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,46} = 2,52$ ;  $p = 0,4706$ ; ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,46} = 6,30$ ;  $p = 0,0976$ ), sin embargo entre lagos si se encontraron diferencias para cladóceros y copépodos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{1,8} = 5,33$ ;  $p = 0,0209$ ; ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{1,8} = 5,53$ ;  $p = 0,0187$ ).

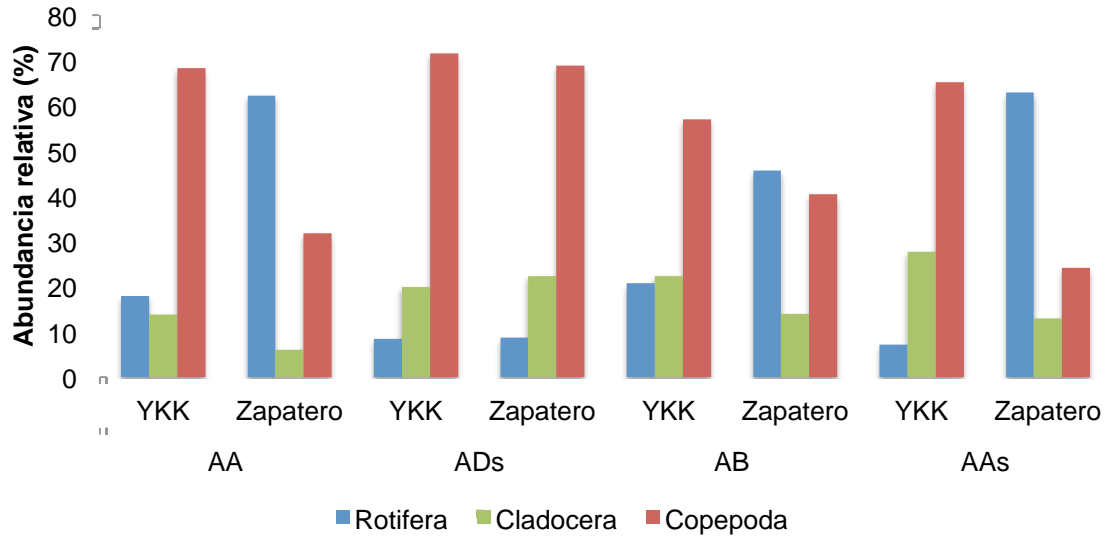


**Figura 3.** Número de especies de rotíferos, cladóceros y copépodos durante cada periodo hidrológico (AA aguas altas; ADs aguas en descenso; AB aguas bajas; AAs aguas en ascenso).

### Abundancia relativa

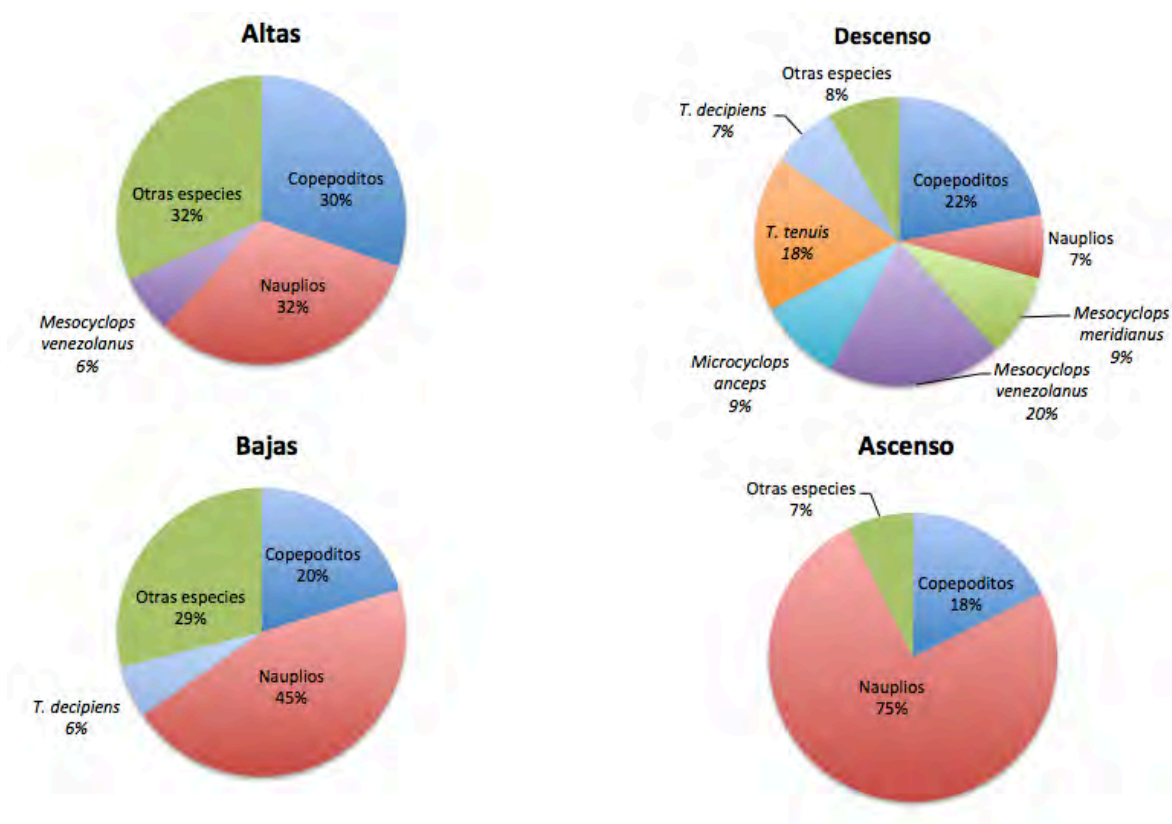
La abundancia de los componentes del zooplancton siguió la tendencia estacional que se presenta en los lagos de inundación: incremento durante el período de *aguas bajas* y declive en *aguas altas* (figura 4). Se encontraron diferencias significativas de las abundancias de rotíferos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,46} = 10,46$ ;  $p = 0,015$ ), cladóceros (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,46} = 10,74$ ;  $p = 0,013$ ) y copépodos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,46} = 11,61$ ;  $p = 0,008$ ) entre periodos hidrológicos.

En términos de grupos los copépodos fueron los más abundantes en todas las épocas de muestreo (56,19%), seguido de los rotíferos (22,66%) y cladóceros (21,13%). Así la abundancia relativa de los principales grupos no varió pero si las especies o estadios (nauplios y copepoditos) que los conforman.



**Figura 4.** Abundancia relativa de los grupos de zooplancton de Yahuarcaca y Zapatero en los cuatro períodos estudiados (AA aguas altas; ADs aguas en descenso; AB aguas bajas; AAs aguas en ascenso).

Con respecto a los ciclopoideos, cabe resaltar que los estadios nauplio y copepodito hicieron parte importante de la abundancia, contribuyendo con el 75% en *aguas en ascenso* para el caso de los nauplios, 22,2% en *descenso* con copepoditos y más del 60% en *aguas altas* y *bajas* entre nauplios y copepoditos. Dentro de los adultos especies como *Termocyclops decipiens* con el 6% (*aguas bajas*), *Mesocyclops venezolanus* y *T. tenuis* en *descenso* (18,2% y 17,5%) también fueron relevantes dentro de los copépodos (figura 5; tabla 1).

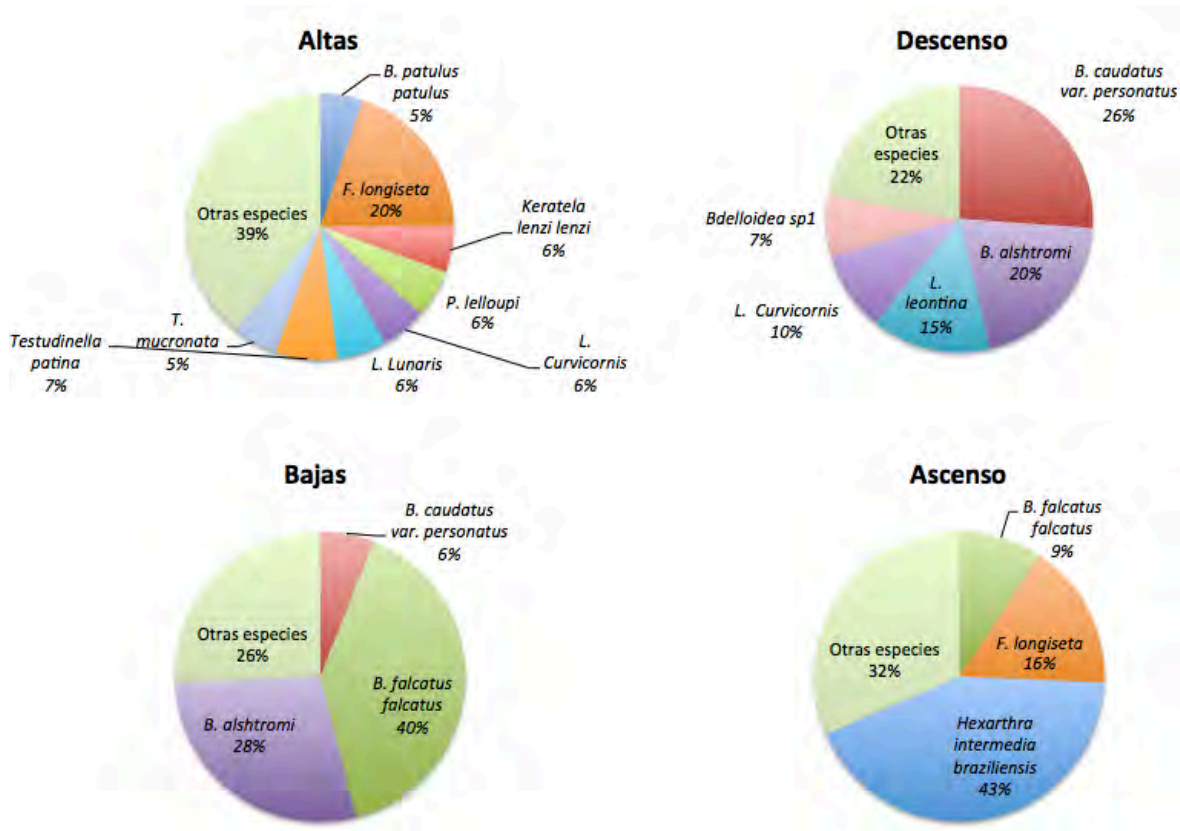


**Figura 5.** Abundancia relativa de las especies y estadios (nauplio y copepoditos) de ciclopoideos durante los cuatro períodos hidrológicos en Yahuaraca y Zapatero.

**Tabla 1.** Especies de copepodos adultos con mayor abundancia relativa en Yahuaraca y Zapatero.

Periodo	Yahuaraca	Zapatero
Aguas altas	<i>Mesocyclops venezolanus</i>	
Aguas en descenso	<i>T. tenuis</i>	<i>M. venezolanus</i>
Aguas bajas	<i>T. decipiens</i>	<i>Ergasilus</i> y <i>T. decipiens</i>
Aguas en ascenso	<i>T. tenuis</i>	<i>Ergasilus</i> y <i>T. tenuis</i>

El grupo de rotíferos estuvo representado por las especies *Filina longiseta* en aguas altas y en ascenso (20% y 16%), *Brachionus caudatus var. personatus* y *Brachionus alshtromi* (26,1% y 20,2%) durante el descenso; en aguas bajas fue *B. falcatus falcatus* (40%) y *Hexarthra intermedia braziliensis* en ascenso (43%) las especies que más aportaron a la abundancia relativa (figura 6; tabla 2).



**Figura 6.** Abundancia relativa de las especies de rotíferos de Yahuaraca y Zapatero.

**Tabla 2.** Especies de rotíferos con mayor abundancia relativa en Yahuaraca y Zapatero.

Periodo	Yahuaraca	Zapatero
Aguas altas	<i>Filina longiseta</i>	<i>Filina longiseta</i> y <i>Testudinella patina</i>
Aguas en descenso	<i>Brachionus caudatus</i> var. <i>personatus</i> y <i>B. falcatus</i>	<i>Hexarthra intermedia braziliensis</i>
Aguas bajas	<i>Brachionus falcatus</i> y <i>B. caudatus</i> var. <i>ahlstromi</i>	<i>B. falcatus</i> y <i>Filina longiseta</i>
Aguas en ascenso	<i>Hexarthra intermedia</i> y <i>Polyarthra vulgartis</i>	<i>Hexarthra intermedia</i> y <i>Filina longiseta</i>

Entre los cladóceros, *Moina minuta* estuvo presente durante todo el estudio constituyendo el 20% de la abundancia relativa de este grupo. Otras especies como *Bosminopsis deitersi* contribuyeron con el 24,2% y el 60,1% en *aguas altas* y *ascenso* respectivamente. *Diaphanosoma spinolosum* tuvo un valor del 30,4% durante *aguas bajas* y para el período de *aguas en descenso* y *Moina micrura* aportó el 25% de la abundancia (figura 7; tabla 3). Otras especies de la familia Chydoridae mostraron representantes ocasionales en el zooplancton limnético.

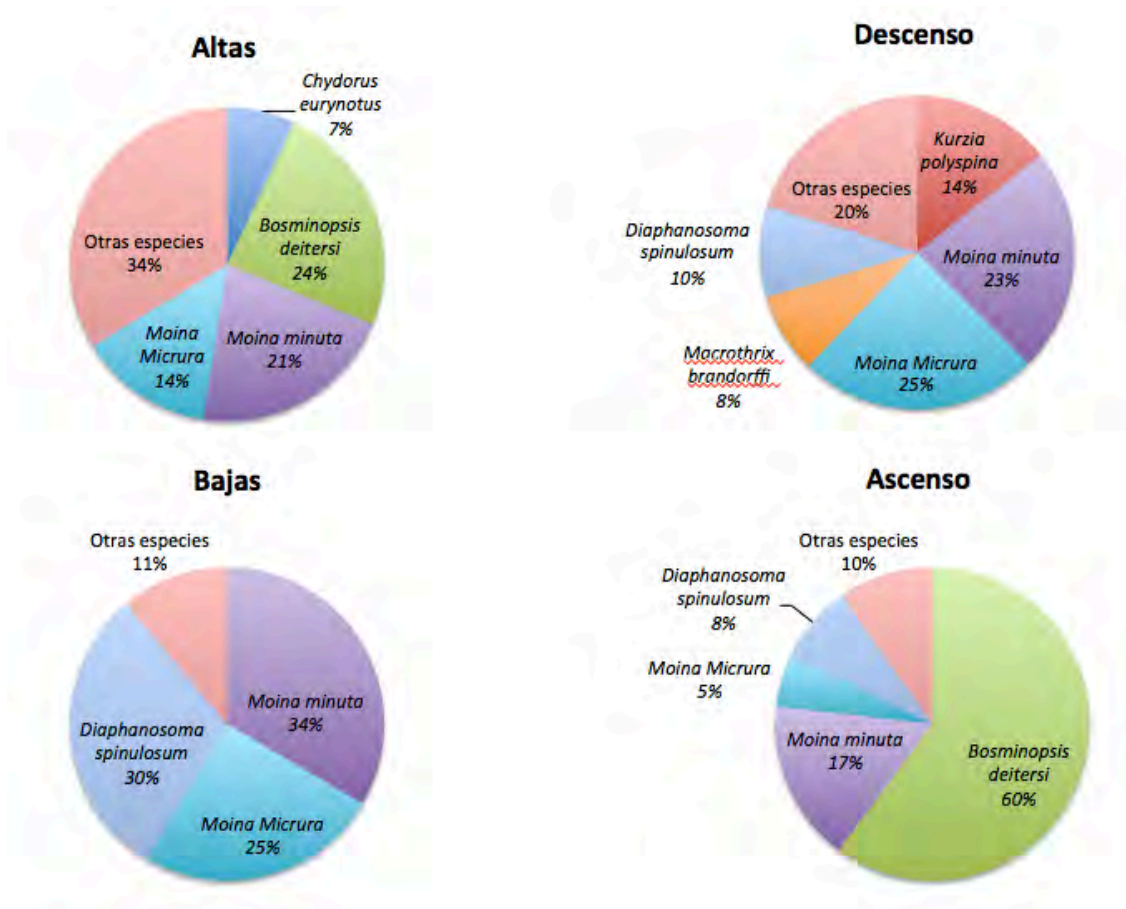


Figura 7. Abundancia relativa de las especies de cladóceros de Yahuaraca y Zapatero.

Tabla 3. Especies de cladóceros con mayor abundancia relativa en Yahuaraca y Zapatero

Periodo	Yahuaraca	Zapatero
Aguas altas	<i>B. deitersi</i> y <i>M. minuta</i>	
Aguas en descenso	<i>M. Micrura</i> y <i>M. minuta</i>	<i>M. minuta</i>
Aguas bajas	<i>D. spinolosum</i> y <i>M. minuta</i>	
Aguas en ascenso	<i>B. deitersi</i> y <i>M. minuta</i>	

### Índice de Jaccard

También se evaluó el nivel de similitud, a través del índice de Jaccard, entre el lago Yahuaraca y Zapatero en los cuatro momentos hidrológicos. Los valores muestran que durante el período de *aguas en descenso* el grupo de rotíferos y cladóceros presentaron valores de 0,083 y 0,154, respectivamente; también en *aguas altas* los cladóceros tuvieron 0,056 indicando, en los tres casos, una baja similitud entre las poblaciones de Yahuaraca y Zapatero (tabla 4).

**Tabla 4.** Índice de Jaccard para los grupos de zooplancton encontrados en Yahuaraca y Zapatero durante los cuatro períodos hidrológicos.

	<i>Índice de Jaccard</i>		
	<i>Rotífera</i>	<i>Cladóceras</i>	<i>Cyclopoida</i>
Aguas altas	0,429	0,056	0,429
Descenso	0,083	0,154	0,667
Aguas bajas	0,410	0,278	0,250
Ascenso	0,372	0,389	0,500

La correlación canónica entre los grupos de variables estudiadas (físicas, químicas con biológicas) mostró un R canónico de 0,6335 que es significativo según el test de Chi<sup>2</sup> ( $p = 0,0023$ ) y que las correlaciones canónicas más altas se dieron entre los cladóceros, los copépodos cyclopoidos y el pH y la conductividad (tabla 5).



**Tabla 5.** Correlaciones entre los dos grupos de variables (físicas y químicas y componentes del zooplancton) \* variables que presentan mayor correlación)

	Root 1	Root 2	Root 3
<b>Rotífera</b>	0.197191	-150.302	-0.242617
<b>Cladóceras</b>	-0.502914*	0.85894	1.200.743
<b>Cyclopoida</b>	-0.797539*	0.16587	-0.767990

	Root 1	Root 2	Root 3
<b>Prof</b>	-0,394385	0,687608	-0,126043
<b>DS</b>	0,398841	0,202878	0,338141
<b>Temp</b>	-0,255420	-0,185462	-0,577167
<b>pH</b>	-0,719554*	-0,212344	0,907397
<b>Cond</b>	0,701270*	-0,573452	-0,693206
<b>Oxig</b>	-0,226070	0,732903	-0,422262

## DISCUSIÓN

Uno de los hechos sobresalientes de este estudio fue la ausencia de copépodos calanoides en los dos lagos amazónicos. Las especies de este orden son más abundantes en aguas oligotróficas (Gannon y Stemberger 1978) que en ambientes eutróficos que tienen generalmente baja concentración de oxígeno disuelto, alta concentración de clorofila y nutrientes (Sendacz 2001), condiciones usuales de encontrar en lagos de inundación de la Amazonia. Así mismo, la ausencia de estos organismos en las muestras puede estar relacionada con la depredación selectiva por tamaño efectuada por peces zooplanctófagos (Brooks y Dodson 1965; Trevisan y Forsberg 2007) e invertebrados como *Chaoborus* (Caraballo y Hardy 1995) que al consumir las presas de

mayor tamaño controlan la población, generando predominio del zooplancton pequeño (<500µm). Este planteamiento cobra peso debido a la presencia de especies de peces zooplanctófagas como los alevinos de *Colossoma macropomum*, *Pygocentrus nattereri* (Manjarrés-Hernández et al. *en prensa*), *Triportheus angulatus* (Yamamoto et al. 2004) y larvas de *Chaoborus* en los dos lagos, como se comprobó en el estudio.

Otra posible explicación ante la ausencia de estos organismos, es haber realizado arrastres superficiales como método de colecta. Trabajo en la Amazonia boliviana afirman que los calanoides realizan migración vertical durante el día permaneciendo por debajo de los tres metros, mientras que en la noche se distribuyen por toda la columna de agua (Rejas et al. 2007). Sin embargo la poca profundidad de los dos lagos en *aguas bajas* ( $\bar{X} = 1,3$  m) hubiese incrementado la probabilidad de colecta de calanoideos.

### *Riqueza*

También fueron registradas variaciones en la composición de especies del zooplancton observando mayor riqueza de rotíferos, cladóceros y ciclopoideos durante el período de aguas altas. Otros estudios en llanuras de inundación también han relacionado el aumento del número de especies de zooplancton con el incremento en los niveles hidrográficos (Bonecker y Lansac-Tôha 1996, Cassiano y Hardy 2004, Corrales de Jacobo y Frutos 1985, Hardy 1980, Hardy et al. 1984, Koste y Robertson 1983).

Los rotíferos presentaron la mayor riqueza en los dos lagos, lo cual es un patrón común en ecosistemas tropicales (Neves et al. 2003, Paggi y José de Paggi 1990, Reverol et al. 2008, Vásquez y Sánchez 1984) y en llanuras inundables de la Amazonia (Andrade-Sossa et al. 2011, Robertson y Hardy 1984, Sousa 2003). Así, las 60 especies

encontradas representan el 20% de las registradas para la Amazonia central brasilera (300 especies; Koste *datos no publ.* en Aoyagui y Bonecker 2004), siendo un porcentaje representativo considerando los pocos estudios realizados en la Amazonia colombiana.

Los géneros *Lecane* y *Brachionus* presentaron el mayor número de taxa y son comunes en la composición del ensamblaje de rotíferos de llanuras inundables como lo anotan varios autores (Koste 1989, Reid y Turner 1988, Robertson y Hardy 1984; Sendacz 1997). Estos géneros con frecuencia aumentan su diversidad en lagos con presencia de macrófitos (Segers et al. 1993) debido a la mayor disponibilidad de nichos y una menor competencia interespecífica (José de Paggi 1993). En el caso de Zapatero, la presencia de macrófitos ocurre todo el año mientras que en Yahuaraca, durante los períodos de *aguas en descenso* y *bajas*, este cinturón de vegetación no se expresa, hecho que posiblemente incida en la menor riqueza encontrada en estas fases.

Durante la inundación dos especies típicamente limnéticas presentaron la mayor frecuencia para el caso de *Filinia saltator* y mayor abundancia relativa en el caso de *F. Longisetia*. Durante esta fase ingresa gran cantidad de materia orgánica, producida por las plantas herbáceas y por los aportes del bosque inundable que rodea a los lagos (Furch y Junk 1997), favoreciendo la disponibilidad de alimento para estas especies que pertenecen al orden Flosculariacea, caracterizado por poseer un trophi maleorramado, utilizado para moler y triturar detritus y organismos asociados (Andrade-Sossa et al. 2011, Nogrady et al. 1993).

Después de los rotíferos, los cladóceros, con 39 especies, fueron relevantes en la composición del zooplancton. Las especies encontradas representan el 46,4% de las especies reportadas para toda la Amazonia brasilera (84 especies; Elmoor-Loureiro

2010), cifra importante y que sugiere una alta diversidad en estos lagos. Por otro lado, para las fases de aguas *altas* y *descenso* se encontró baja similitud entre las poblaciones de cladóceros de Yahuaraca y Zapatero debido a la presencia de organismos bentónicos de los géneros *Chydorus* y *Alona* que probablemente fueron arrastradas hacia la zona pelágica de Yahuaraca.

La mayor riqueza de rotíferos y cladóceros ocurrió durante el período de *aguas altas*, debido a que la riqueza aumenta como consecuencia de la incorporación de taxa benthicos y perifíticos, así como de la mayor disponibilidad de alimento como resultado de la descomposición de la vegetación inundada (Bonecker et al. 1994, Koste y Robertson 1983,). Aoyagui y Bonecker (2004) mencionan que el aumento en la riqueza, específicamente de rotíferos, también está relacionado con el grado de conectividad existente entre los diferentes tipos de ambientes de las llanuras de inundación (ríos, quebradas, lagos conectados y aislados) durante los distintos períodos hidrológicos, de manera que la inundación en las várzeas constituye un elemento importante para la riqueza pues incrementa espacialmente el número de hábitats.

### *Abundancia*

En el conteo de organismos, los estadios larvales de los copépodos fueron tenidos en cuenta, determinando una mayor abundancia de este grupo con relación a los rotíferos y cladóceros. El predominio numérico especialmente de nauplios, es un patrón común según lo observado por Paggi y José de Paggi (1990), Vásquez y Rey (1992) en Argentina, en Brasil por Lima et al. (1996), Neves et al. (2003), Nunes et al. (1996) y Sampaio y López (2000) y específicamente en la Amazonia brasilera por Hardy (1980) y Waichman et al. (2002), así como en el presente estudio. Entre los factores que pueden

determinar la proporción de los juveniles con respecto a las formas adultas están la intensidad de la depredación y el equilibrio entre la depredación de invertebrados y vertebrados (Dumont 1994). Según Neves et al. (2003), la existencia de formas juveniles es de gran importancia para la estructura de la comunidad de zooplancton, con respecto a la dinámica de la población y a los aspectos tróficos, porque en las primeras fases los organismos pueden ocupar nichos tróficos diferentes a las de los adultos (Reverol et al. 2008). También haber realizado arrastres superficiales como método de colecta pudo incidir en el elevado número de estadios larvales observados, debido a que es frecuente encontrar entre los copépodos diferencias en la distribución vertical en función de la etapa de desarrollo en la cual los nauplios y los copepoditos en su primera etapa, ocupan las regiones superficiales de la columna de agua, los copepoditos de las etapas intermedias presentan una distribución irregular y los adultos se distribuyen preferiblemente en las parte inferiores de la columna de agua (Rocha 1978).

Entre los adultos, los que presentaron mayor abundancia fueron *Mesocyclops venezolanus*, *Thermocyclops decipiens* y *T. tenuis* coincidiendo con estudios previos realizados en Yahuaraca (Cupitra 2011, Solarte 2008). Espíndola et al. (1996, 2000) también señalan la alta abundancia de *T. decipiens* en las llanuras de inundación en Brasil (Matogrosso) y *Mesocyclops* como un género representativo en los trópicos (Fernando et al. 1990). Estas especies consideradas carnívoras facultativas (Fernando et al. 1990) pueden consumir presas de mayor tamaño que ellas, como larvas de mosquitos (Marten et al. 1989, Kay et al. 1992.) y alevinos de peces en su primera fase de alimentación como *Colossoma macropomum* y *Piaractus mesopotamicus* (Fregadolli 2003), ambas especies de peces presentes en los sistemas estudiados y ampliamente consumidas por los habitantes de las zonas aledañas de los lagos (ICCA,USAID y UNAL 2009 – 2011).

Luego de los nauplios y copepoditos, los rotíferos fueron los organismos con mayor abundancia relativa. El predominio numérico de este grupo en la comunidad de zooplancton en la mayoría de los cuerpos de agua se ha atribuido a que son estrategias *r* u oportunistas, de pequeño tamaño, con ciclos de vida cortos y amplia tolerancia a la variabilidad de factores ambientales (Robertson y Hardy 1984, Neves et al. 2003). La dominancia de ciertas especies cambió con relación a los períodos hidrológicos mostrando, por ejemplo, el predominio del género *Brachionus* en el período de *aguas bajas*, patrón observado por Hardy (1980) y Espíndola (1996) en lagos de Brasil y por Andrade-Sossa et al. (2011) para Yahuaraca. Estos organismos de hábitos detritívoros (Andrade-Sossa et al. 2011) pueden favorecerse gracias a la oferta de material en constante re suspensión generada por la poca profundidad de los lagos en esta fase.

Ahora bien, con relación a los cladóceros *Moina minuta*, endémica del neotrópico, fue representativa por ser frecuente en todos los períodos y abundante durante *aguas altas* y en *descenso* junto con *Bosminopsis deitersi* en *ascenso* y *altas*. Conclusiones semejantes fueron presentadas por otros autores para las llanuras de inundación amazónicas (Brandorff et al. 1982, Bozelli 1992, Robertson y Hardy 1984). Y cuando los lagos presentan los niveles más bajos es *Diaphanosoma spinolusum*, especie principalmente fitófaga la que predomina, como lo observó Caraballo (2010) en un lago cerca de Manaos.

Las fluctuación en la abundancia y composición del zooplancton, con una mayor densidad de organismos en la época de aguas bajas y menor en la inundación, corrobora datos obtenidos por Andrade-Sosa et al. (2011), Bozelli y Esteves (1991), Caraballo (2010), Carvalho (1983), Hardy et al. (1984). Esto no significa que en esos períodos haya necesariamente mayor abundancia (Caraballo 2010), pues las altas densidades en estiaje podrían estar relacionadas con dos eventos: **1)** la reducción del volumen de agua, que en

Yahuaracaca pasa de 0,40 millones de m<sup>3</sup> en *aguas descendentes* a 7,33 millones de m<sup>3</sup> en *aguas altas* (Bohórquez *datos no publ.*), que generaría mayor concentración de organismos por m<sup>3</sup> (Andrade-Sosa et al. 2011) así como mayor eficiencia en su colecta; y

**2)** Aumento en la disponibilidad de alimento como resultado del aporte de material alóctono proveniente de las áreas inundadas en el período previo, el cual es incorporado y enriquece el sistema favoreciendo el aumento en la biomasa fitoplanctónica (Carvalho 1983, Hardy 1980, Espíndola et al. 1996), como se ha registrado en Yahuaracaca (Salcedo-Hernández et al. 2011). Así, especies principalmente fitófagas, como *D. Spinolosum* (Caraballo 2010) dominante durante la potamofase, puede beneficiarse.

Por otra parte, las bajas densidades durante la inundación pueden ser atribuidas al efecto de dilución generado por la entrada del río Amazonas a los lagos, porque además de la disminución en la disponibilidad alimenticia (cualitativa y cuantitativa) existe una gran pérdida de material planctónico debido al transporte de los organismos a través de la corriente (efecto *wash-out*; Espíndola et al. 1996, Hardy 1980).

#### *La comunidad zooplanctónica y las variables ambientales*

En lagos de inundación, como Yahuaracaca y Zapatero, se evidencian cambios en la dominancia y abundancia de especies con respecto a los períodos hidrológicos, hecho que puede interpretarse como una respuesta a los cambios de factores ambientales como depredación, competencia y recursos alimenticios además de variables abióticas como la temperatura, concentración de oxígeno disuelto, conductividad, pH, fluctuación del nivel de agua, fenómeno observado en otros sistemas amazónicos (Brandorff y Andrade 1978, Carvalho 1983, Espíndola y Niselli 1996, Hardy 1978, Rodríguez 1980).

El análisis de correlación canónica mostró que las variables conductividad y pH

---

presentaron correlación negativa con los grupos de cladóceros y copépodos. La mayor abundancia relativa de cladóceros se presentó durante el *ascenso* de las aguas, período en el que se observaron menores valores de pH y conductividad. Así, altos valores de conductividad, que sugieren mayor cantidad de partículas en suspensión y sólidos disueltos, pueden generar condiciones desfavorables afectando directamente el zooplancton obstruyendo los aparatos respiratorios, natatorios (Moghraby 1977) y disminuyendo las tasas de filtración (Hardy 1989) pero no de todas las poblaciones (Carvalho 1983). La especie *Diaphanosoma spinolosum* puede tolerar el aumento en la cantidad de sólidos suspendidos (Bozelli 1998), como el registrado en *aguas bajas*, pasando a dominar dentro del grupo de cladóceros, siendo un aspecto relevante en la dinámica de estas poblaciones. Incluso se ha anotado que los cladóceros pueden aumentar sus abundancias cuando hay disminución del pH (Malley y Chang 1986).

Los copépodos ciclopoideos presentaron bajas abundancias cuando el río Amazonas inunda los lagos generando mayor circulación del agua (Arcifa et al. 1992, Vásquez y Sánchez 1984) y dilución como se había mencionado (Espíndola et al. 1996, Hardy 1980). Esto ya había sido observado por Solarte (2008) para los mismos períodos hidrológicos (*aguas en ascenso* y *altas*). También es relevante tener en cuentas las relaciones intra zooplanctónicas debido a la proporción de copépodos ciclopoideos encontrados los cuales tienen un amplio espectro alimenticio. De acuerdo a Vijyerberg (1989) los adultos son esencialmente carnívoros, los copepoditos omnívoros o herbívoros y los nauplios herbívoros. Así, estos organismos, como las larvas de *Chaoborus*, influyen en los estilos de vida, dinámica de la población y la estructura de la comunidad de sus presas del zooplancton y de otros animales como alevinos de peces y larvas de mosquitos.



## CONCLUSIONES

La dinámica hidrológica de los lagos de inundación estudiados, así como la estructura de la comunidad zooplanctónica son altamente heterogéneas en el tiempo y en el espacio. Un indicio de que los cambios observados en la naturaleza e intensidad de la conexión hidrológica de Yahuaraca con el río Amazonas pueden generar transformaciones en las comunidades que allí habitan es la ausencia de copépodos calanoides en este estudio, grupo que se encontraba hace 3 años en Yahuaraca según lo indican estudios previos (Aranguren et al. 2011, Cupitra 2010). Se requiere, sin embargo, realizar estudios adicionales que corroboren la ausencia de estos organismos empleando diferentes métodos de colecta y ampliando los muestreos a otras regiones de la columna de agua.

Thomaz et al (2007) y Carvalho et al. (2001) proponen el efecto homogeneizador de las inundaciones al conectar sistemas con características diferentes. Estas características se evidenciaron al realizar mediciones de seis variables físicas y químicas en cuatro estaciones durante la inundación concordando con estos autores. No obstante la riqueza de especies de zooplancton, en especial de rotíferos y de cladóceros, aumentó durante *aguas altas*, lo que sugiere que para estos organismos de porte pequeño la inundación provee el incremento de hábitats disponibles y recursos alimenticios permitiendo la coexistencia de un mayor número de especies, siendo así un factor clave para la dinámica de la comunidad de zooplancton de los lagos Yahuaraca y Zapatero.

## AGRADECIMIENTOS

A Colciencias, la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia y la Universidad de Sucre por financiar el proyecto “*Estructura trófica del sistema lagunar Yahuaraca en la Amazonia colombiana*” y al Programa Bicentenario-Amazonia por apoyar el desarrollo de

“Valoración integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuaraca (Amazonia colombiana): su importancia en el cambio climático global”. Al grupo de Limnología por su apoyo en campo, a Nelson dos Santos Silva, Nelson Aranguren, Camilo Andrade-Sossa y Osvar Cupitra por su asesoría en la taxonomía y biología del zooplancton.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta-Sambony M. 2013. Diversidad alfa y beta de rotíferos limnéticos en las dimensiones longitudinal y temporal en los lagos amazónicos El Correo, Tarapoto y Zacambú. Tesis de grado. Departamento de Biología, Universidad del Cauca. Popayán. p. 53
- Allan JD. 1976. Life history patterns in zooplankton. *American Naturalist* 110: 165-180.
- Andrade-Sossa C. 2001. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura de la comunidad de rotíferos planctónicos en el lago Yahuaraca (Río Amazonas – Colombia). Tesis de maestría. Universidad de los Andes. Bogotá. p. 45
- Andrade-Sossa CE, García-Folleco M, Rodríguez-Munar CA, Duque SR, Realpe E. 2011. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura del ensamblaje de rotíferos en el lago Largo (Sistema Yahuaraca-llanura de inundación del río Amazonas-Colombia). *Caldasia*, 33 (2): 499-517.
- Aoyagui AS, Bonecker C. 2004. Rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with connectivity *Hydrobiologia* 522: 281-290.
- Aranguren N, Guisande C, Ospina R. 2011. Factors controlling crustacean zooplankton species richness in Neotropical lakes. *Journal of plankton research*. 33 (8): 1295-1303.

- Arcifa M, Gomez E, Meschisti A. 1992. Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical Brazilian reservoir. Arch. Hydrobiol. Stuttgart. 123 (4): 479-495
- Bonecker CC, Lansac-Tôha FA. 1996. Community structure of rotifers in two environments of the high river Paraná floodplain (MS), Brazil. Hydrobiologia, Dordrecht. 325: 137-150.
- Bozelli R L. 1992. Composition of the zooplankton community of Batata and Mussurá Lakes and of the Trombetas River, state of Pará, Brazil. Amazoniana, Kiel, 12 (2): 239-261.
- Bozelli R L. 1994. Zooplankton community density in relation to water level fluctuations and inorganic turbidity in an amazonian lake, "Lago Batata", state of Pará, Brazil. Amazoniana, Kiel. 13, (1-2): 17-32.
- Bozelli RL, Esteves FA. 1991. Influência da flutuação do nível da água sobre a densidade da comunidade zooplanctônica do Lago Mussurá e rio Trombetas –Oriximiná (PA). En: Anais do VI Seminário Regional de Ecologia, São Carlos. p. 47-66.
- Brandorf GO, Andrade ER. 1978. The relationship between the water level of the Amazon River and the fate of the zooplankton population in lago Jacaretinga, a várzea lake in the Central Amazon. Studies on neotropical Fauna and Environment, 13: 63-70
- Brandorff G, Koste W, Smirnov N. 1982. The composition and structure of Rotiferan and Crustacean communities of the lower Ríó Nhamundá, Amazonas, Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 17: 69 – 121.
- Brooks JL, SI Dodson. 1965. Predation, body size and composition of plankton. Science, 150. p. 28-35.
- Caraballo P. 1992. História de vida e dinâmica populacional de *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustácea-Cladóccera) no Lago Calado. AM. Brasil. Dissertação de Mestrado, Pós-graduação INPA/FUA, Manaus, AM. Brasil.
- Caraballo P, Hardy E. 1995. Fluctuación diaria de las poblaciones de *Daphnia gessneri*

- HERBST y *Ceriodaphnia cornuta* SARS (Crustacea – Cladocera) en el lago Calado (Amazonas, Brasil). Boletín Científico INPA, Bogotá, Colombia. 1 (3): 79-96.
- Caraballo P. 2010. O papel da alça microbiana na dinâmica trófica de um lago de Várzea na amazônia central. Tesis de doctorado. Manaus (Brasil): Programa de pós-graduação em ecologia PGECO, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia. p. 219.
- Carvalho M. 1983. Efeitos da fluctuacao do nível da agua sobre la densidad e composição do zooplancton em um lago Várzea da Amazonia, Brasil. Acta Amazónica. 13 (5-6), 715-724.
- Carvalho P, Bini LM, Thomaz SM, Oliveir LG, Robertson B, Tavechio WL, Darwich AJ. 2001. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. Acta Scientiarum, 23: 265-273.
- Keppeler E, Hardy E. 2004. Abundance and composition of Rotifera in an abandoned meander lake (Lago Amapá) in Rio Branco, Acre, Brazil. Rev. Bras. Zool. 21 (2): 233-241.
- Cohen I. 2010. Influencia del pulso de inundación y la conectividad con el río Amazonas sobre el ensamblaje de rotíferos planctónicos, en cuatro lagos amazónicos colombianos. Tesis de grado, Departamento de Biología, Universidad del Cauca, Popayán. p. 87.
- Corrales de Jacobo M, Frutos SM. 1985. Estudio preliminar del zooplancton de la laguna Sirena (Corrientes, Argentina). Physis, Buenos Aires. 43 (104): 43-48.
- Cupitra O. 2011. Influencia del pulso de inundación y la conectividad sobre el ensamblaje del zooplancton en el sistema de lagos Yahuaraca (Amazonia colombiana). Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Educación, Departamento de Biología. Universidad Del Cauca. Popayán. p. 58.

- Duque S, Ruiz JE, Gómez J, Roessler E. 1997. Limnología. En: IGAC (Ed.). Zonificación para el plan modelo Colombo-Brasileño (Eje Apaporis- Tabatinga: PAT). Bogotá. p. 69-134.
- Dumont HJ. 1994. On the diversity of Cladocera in the tropics. En Dumont HJ, Green J, Masudire H (eds.), Studies on the ecology of tropical zooplankton. Hydrobiologia 272: 27–38.
- Elmoor-Loureiro L. 1997, Manual de identificação de Cladoceros límnicos do Brasil. Editora Universa, Brasília, p. 156.
- Elmoor-Loureiro L. 2010. Curso Biología e taxonomía de Cladóceros Neotrópicais. Universidade de Cauca, Popayán.
- Espíndola EG, Matsumura-Tundisi T, Moreno IH. 1996. Efeitos da dinâmica hidrológica do sistema Pantanal matogrossense sobre a estrutura da comunidade de zooplâncton da lagoa Albuquerque. Acta Limnológica Brasiliensisiliensis, Botucatu. 8: 37-57.
- Espíndola E, Niselli R. 1996. Análise da dinâmica populacional de *Notodiaptomus conifer*, Sars, 1901 (Copepoda Calanoida): uma abordagem experimental. Acta Limnológica Brasiliensia, 8: 1-12.
- Espíndola E, Matsumura-Tundisi T, Rietzler CA, Tundisi G. 2000. Spatial heterogeneity of the Tucurí reservoir (State of Paraná, Amazonia, Brazil) and the distribution zooplanktonic species. Rev. Bras. Biol. 60 (2): 179-194.
- Esteves F. 1988. Fundamentos de Limnología. Editora Interciencia Ltda. Río de Janeiro.
- Fernando CH, Tudorancea C, Seyoum Mengestou, Semeneh Belay. 1990. invertebrate zooplankton predator composition and diversity in tropic lentic waters. Hydrobiology 198: 13-31.
- Fregadolli C. 2003. Laboratory analysis of predation by cyclopoid copepods on first-feeding larvae of cultured Brazilian fishes. Aquaculture. 228: 123-140.
- Furch K, Junk WJ. 1993. Nutrient dynamics of submersed decomposing Amazonian

- herbaceous plant species *Echinochloa polystachya*. Revue d'Hydrobiologie Tropicale 25: 75-85.
- Gannon J, Stemberger R. 1978. Zooplankton (Especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality. Trans. Amer. Micros. 97 (1): 16- 35.
- Gaviria S, Aranguren N. 2007. Especies de vida libre de la subclase Copepoda (Arthropoda, Crustacea) en aguas continentales de Colombia. Biota Colombiana 8: 53-68.
- Gómez C. 2013. Efecto del enriquecimiento de nitratos y fosfatos sobre la diversidad y densidad de rotíferos en un diseño experimental *in situ* (lago de Yahuaraca, Amazonas) Departamento de Biología, Universidad del Cauca, Popayán, p.69
- González A. 2007. Influencia de *Utricularia foliosa* sobre la diversidad zooplanctónica en las dimensiones longitudinal y temporal de la quebrada Yahuaraca (Amazonia colombiana). Tesis de grado. Facultad de Ciencias y Educación, Licenciatura en Biología. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá. p. 80.
- Guisande C, Andrade C, Granado-Lorencio C, Duque SR, Núñez-Avellaneda M. 2000. Effects of zooplankton and conductivity on tropical *Utricularia foliosa* investment in carnivory. Aquatic Ecology, 34 (2): 137-142.
- Hardy ER. 1980. Composição do zooplâncton em cinco lagos da Amazônia Central. Acta Amazonica 10: 577-608.
- Hardy ER. 1989. Effect of temperature, food concentration and turbidity on life cycle characteristics of planktonic cladocerans in a tropical lake, Central Amazon: Field and experimental work, London. Royal and Bedford New College. Ph.D. Thesis. p. 337.
- Hardy ER, Robertson B, Koste W. 1984. About relationship between the zooplankton and fluctuating water levels of Lago Camaleão, a Central Amazonian várzea lake, Amazoniana, 9: 43-52.

- Henao E. 2010. Influencia del pulso de inundación y la conectividad sobre el ensamblaje de microcrustáceos planctónicos, en cuatro lagos amazónicos colombianos (El Correo, Tarapoto, Chépeten y Cocha Larga). Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Educación, Departamento de Biología. Universidad DI Cauca. Popayán. p. 67.
- ICAA, USAID, UNAL sede Amazonia. 2009-2011. Proyecto capacitación para el manejo comunitario de los recursos pesqueros en el sistema lagunar de Yahuaraca (Amazonia colombiana).
- José de Paggi S. 1993. Composition and seasonality of planctonic rotifers in limnetic and litoral regions of a floodplain lake (Paraná River system). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 26: 53-63.
- Kay BH, Cabral CP, Sleigh AC, Brown MD, Ribeiro ZM, Vasconcelos AW. 1992. Laboratory evaluation of Brazilian *Mesocyclops* (Copepoda: Cyclopidae) for mosquito control. *Journal Medical Entomology* 29: 599–602
- Koste W, Robertson B. 1983. Taxonomic studies of the rotifera from Central Amazonian varzea lake, Lago Camaleão (Ilha de Marchantaria, Rio Solimões, Brazil). *Amazoniana, Kiel*, 8 (2): 225-254.
- Koste W. 1989 Über Rädertiere (Rotatoria) aus dem Lago do Macaco, einem ufersee des mittlren Rio Trombetas, Amazonien. *Osnab. Nat. Mitt., Berlin*. 15: 199-214.
- Lima AF, Lansac-Tôha FA, Bonecker C. 1996. Zooplankton in the Floodplains of a Tributary to the Paraná River in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 31(2): 112-116.
- Malley D, Chang P. 1986. Increase in the abundance of cladocera at pH 5.1 in experimentally-acidified lake 223, Experimental Lakes Area, Ontario. *Water, Air, and Soil Pollution*. 30: 629-637

- Manjarrés-Hernández A, Prieto-Piraquive E, Caraballo P, Duque S. 2013. Plasticidad trófica de la ictiofauna en un lago de inundación de la amazonia colombiana. Sometido a *Caldasia*.
- Marten GG, Astaiza R, Suárez M, Monje C, Reid JW. 1989. Natural control of larval *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae) by the predator *Mesocyclops* (Copepoda: Cyclopoida). *Journal Medical Entomology*. 26: 624–627.
- Moghraby AJ. 1977. A study of diapause of zooplankton in a tropical river, The blue Nile. *Freshwater biology* 7: 207-212.
- Neves IF, Rocha O, Roche K, Pinto A. 2003. Zooplankton community structure of the two marginal lakes of the River Cuiabá (Mato Grosso, Brazil) with analysis of Rotifera and Cladocera diversity. *Braz. J. Biol.* 63: 329–343.
- Nogrady T, Wallace RL, Snell TW. 1993. Rotifera, Volumen 1: Biology, Ecology and Systematics. En: Dumont, H.J. Ed. 1993. Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the World. SPB Academic Publishing bv The Hague. p. 142.
- Nunes MA, Lansac-Tôha FA, Bonecker C, Roberto MC, Rodríguez L. 1996. Composition and abundance of the zooplankton in two lakes of the Horto Florestal Dr. Luiz Teixeira Mendes, Maringá, Paraná. *Acta Limnol. Brasil.* 8: 207–219.
- Núñez-Avellaneda M, Duque SR. 2001. Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia Colombiana. En: Franky C, Zárate C, editores. *Imani Mundo: Estudios en la Amazonia colombiana*. Bogotá (Colombia): Unibiblos. p. 305-335.
- Paggi J, José de Paggi S. 1990. Zooplankton de ambientes lóticos e lénticos do río Paraná. *Acta Limnol. Brasil.* 3: 685–719.
- Paggi S, Jodé de Paggi J. 1995. Determinación de la abundancia y biomasa zooplanctónica. En : Lopreto E, Tell G (Editores). *Ecosistemas de aguas continentales, metodologías para su estudio*. Tomo I. Ediciones Sur. Argentina.



- Reid JW, Turner PN. 1988. Planktonic Rotifera, Copepoda and Cladocera from Lagos Açú and Viana, state of Maranhão, Brazil. *Rev. Bras. Biol.*, Rio de Janeiro, 48 (3): 485-495.
- Rejas D, De Meester L, Ferrufino L, Maldonado M, Ollevier F. 2007. Diel vertical migration of zooplankton in an Amazonian várzea lake (Laguna Bufeos, Bolivia). *Studies on neotropical fauna and environment* 42 (1): 71-81
- Reverol Y, Delgado J, López C, Sánchez L. 2008. Zooplankton community composition in floodplain lakes of Caura river Venezuela. *Boletín del centro de investigaciones biológicas* 2 (1): 53–72
- Robertson BA, Hardy ER. 1984. Zooplankton of amazonian lakes and rivers. En: Sioli H. (Ed.). *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a might tropical river and its basin*. Dordrecht: Junk publishers. p. 337-352.
- Rocha O. 1978. Fluctuação sazonal e distribuição da população de *Diaptomus furcatus*, Sars (Copepoda, calanoida) na Represa do Lobo (Broa), São Carlos, São Paulo. Dissertação de mestrado. Inst. Bioc. Univ. São Paulo.
- Rodríguez EH. 1980. Composicao do zooplancton em cinco lagos da Amazonia Central. *Acta Amazónica* 10(3): 577-609.
- Rodríguez C. 2003. Cambios en la estructura de la comunidad de rotíferos en el lago Yahuaraca. Planicie de inundación del Río Amazonas Trabajo de grado. Departamento de Biología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogota. p. 122.
- Rodríguez C. 2008. Spatial vs temporal zooplankton variation in an amazonian floodplain lake (Yahuaraca-Amazonas, Colombia). IBED-UvA. Biological Sciences/Ecology and Evolution/Tropical Ecology. Tesis de maestría. p. 17.
- Salcedo-Hernández MJ, Duque S, Palma L, Torres-Bejarano AM, Montenegro D, Bahamón N, Lagos L, Alvarado L, Gómez M, Alba A. 2011. Evaluación histórica de

- la dinámica hidrológica y ecología del fitoplancton del Sistema Lagunar de Yahuaraca, Amazonas, Colombia. *Mundo Amazónico* (3): 9.41.
- Sampaio EV, López CE. 2000. Zooplankton community composition and some limnological aspects of an oxbow lake of the Paraopeba River, São Francisco River Basin, Minas Gerais, Brazil. *Arch. Biol. Technol.* 43: 285–293
- Sanabria-Aranda L. 2008. Influencia de las variables físicas y químicas en la abundancia y composición de copépodos, cladóceros y rotíferos presas de *Utricularia foliosa*. Tesis de grado. Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander. p. 34.
- Sanabria-Aranda L, González-Bermúdez A, Torres NN, Guisande C, Manjarrés-Hernández A, Valoyes-Valois V, Díaz-Olarte J, Andrade-Sossa C, Duque SR. 2006. Predation by the tropical plant *Utricularia foliosa*. *Freshwater Biology* 51: 1999-2008
- Santos-Silva EN Dos, Robertson BA, Reid JL, Hardy ER. 1989. Atlas de copépodos planctônicos, Calanoida e Cyclopoida (Crustacea), da Amazônia Brasileira. I. Represa de Curuá-Una, Pará. *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, 6 (4): 725-758.
- Segers H, Wadiaro N, Dumont H. 1993. Rotifera of some lakes in the floodplain of the River Niger (Imo State Nigeria). II Faunal composition and diversity. *Hydrobiologia* 250: 63-71.
- Sendacz S. 1997. Zooplankton studies of floodplain lakes of the Upper Paraná River, São Paulo State, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 621-627.
- Sendacz S. 2001. Planktonic Copepoda of the upper Paraná river floodplain lakes (São Paulo and Mato Grosso do sul, Brazil). *Hydrobiologia*. Volume 453-454: 367-374
- Solarte E. 2008. Diversidad alfa y beta de microcrustáceos planctónicos (copépodos y cladóceros) en las dimensiones longitudinal, lateral y temporal del sistema de lagos

- Yahuaraca, Amazonia Colombiana. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Educación, Departamento de Biología. Universidad Del Cauca. Popayán. p. 119.
- Sousa LC. 2003. Diversidade da comunidade zooplanctônica em diferentes lagos de várzea na bacia Amazônica, Amazonas-Brasil. Dissertação (Mestrado) - INPA/UFAM, Manaus.
- Thomaz S, Bini L, Bozelli R. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river floodplain systems. *Hydrobiologia*. 579: 1-13.
- Trevisan G, Forsberg BR. 2007. Relationships among nitrogen and total phosphorus, algal biomass and zooplankton density in the central Amazonia lakes. *Hydrobiologia* 586:357–365
- Vargas PA. 1996. Estructura y dinámica de la comunidad planctónica de algunos lagos de meandros del río Igará - Paraná. Investigaciones limnológicas recientes en ecosistemas acuáticos tropicales. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá: 225-239
- Vasquez E, Rey J. 1992. Composition, abundance and of zooplankton in Orinoco floodplain lakes, Venezuela. *Annales de Limnologie* 28(1): 3-18
- Vásquez E, Sánchez, L. Dinámica estacional del plancton en dos sectores del río Orinoco y una laguna de inundación adyacente. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle, Caracas*, v. 44, n.121, 1984.
- Vélez A. 2008. Diversidad alfa y beta de rotíferos limnéticos en las dimensiones longitudinal y temporal de los lagos amazónicos Yahuaraca y Yavari. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Educación, Departamento de Biología. Universidad del Cauca. Popayán. p. 101.
- Viiverberg J. 1989. Culture techniques for studies on the growth, development and reproduction of copepods and cladocerans under laboratory and in situ conditions. *Freshwater Biology*, 21: 317-373.

Wichman A, Garcia-Davila C, Hardy E, Robertson B. 2002. Composição do Zooplâncton em diferentes ambientes do Lago Camaleão, na Ilha da Marchantaria, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 32(2): 339-347.

Wetzel RG. 2001. *Limnology, lake and rivers ecosystems*. Third edition. Academic Press. p. 1006.

Yamamoto K, Soares M, Freitas C. 2004. Alimentação de *Triportheus angulatus* (Spix y Agassiz, 1829) no lago Camaleão, Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazonica*, 34 (4): 653-659.

## ANEXOS

**Anexo 1.** Valores medios, mínimos, máximos y coeficiente de variación de las variables físicas y químicas evaluadas (n= 333) durante un año hidrológico (mayo 2010-2011) en tres regiones del lago Yahuaraca.

	<i>Aguas altas</i>		<i>Aguas en descenso</i>		<i>Aguas bajas</i>		<i>Aguas en ascenso</i>	
	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.
Profundidad (m)	7,74 (5,5 - 10)	16,26	3,75 (1,2-6,7)	59,74	1,12 (0,5-1,8)	24,72	2,57 (1,4-5)	44,14
Transparencia (m)	1,01 (0,34 - 1,7)	40,12	0,72 (0,3-0,97)	39,76	0,28 (0,13-0,22)	19,20	0,49 (0,24-1,1)	65,40
Temperatura (°C)	28,52 (26,9 - 29,8)	3,30	28,72 (27,3-30,8)	5,46	30,63 (27,3-34,8)	9,29	28,43 (26,5-31)	3,95
pH	6,80 (6,4 - 7,1)	3,9	6,79 (6,64-7,3)	3,78	7,21 (6,9-7,6)	3,91	6,69 (6,33-7,33)	4,24
Conductividad ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	99,90 (64,2 - 146,2)	30,88	85,05 (74,5-133,1)	11,15	75,32 (65,1-82,6)	8,34	55,02 (28,8-73,1)	24,35
Oxígeno disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ )	2,08 (0,37 - 5,3)	56,48	3,66 (1,16-6,27)	65,38	5,13 (2,83-9,62)	48,02	4,5 (1,77-8,52)	49,80
% Saturación de oxígeno	20,90 (3,2 - 68)	78,44	48,15 (14,5-83,9)	67,83	69,32 (32,3-137,6)	54,0	53,76 (23,8-115,1)	50,98

Sólidos totales disueltos (mg l <sup>-1</sup> )	105,07 (64 - 146)	29,83	85,0 (74-96)	11,14	75,33 (65-83)	8,47	54,83 (26-73)	25,67
--	-------------------	-------	--------------	-------	---------------	------	---------------	-------

Variables	Aguas altas		Aguas en descenso		Aguas bajas		Aguas en ascenso	
	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.
Profundidad (m)	5,75 (4,30-7,20)	22,39	2,60 (1,70-3,50)	48,95	1,67 (1,60-1,80)	6,93	2,08 (2,00-2,20)	4,61
Transparencia (m)	0,50 (0,26-0,76)	40,17	0,67 (0,61-0,72)	11,70	0,56 (0,50-0,60)	9,22	0,57 (0,54-0,60)	4,53
Temperatura (°C)	27,37 (27,00-28,00)	1,75	28,90 (26,70-31,10)	10,77	31,23 (30,20-32,40)	3,54	28,53 (27,80-29,60)	2,77
pH	6,71 (6,60-6,80)	1,25	7,25 (6,57-7,92)	13,18	7,28 (7,14-7,40)	1,80	6,77 (6,40-6,90)	3,84
Conductividad (μS.cm <sup>-1</sup> )	97,5 (67,9-145,8)	35,06	106,4 (79,8-133,1)	35,41	133,97 (115,60-161,30)	18,01	90,58 (86,80-99,30)	6,48
Oxígeno disuelto (mg.l <sup>-1</sup> )	3,20 (0,08-3,20)	98,76	2,47 (0,48-4,46)	113,94	4,83 (3,59-7,26)	43,48	2,44 (0,43-3,42)	57,61
% saturación de oxígeno	8,57 (1,10-17,90)	81,82	34,05 (7,30-60,80)	111,10	60,60 (48,90-82,60)	31,46	30,10 (6,00-44,10)	56,27
Sólidos totales disueltos (mg.l <sup>-1</sup> )	96,75 (68,00-146,00)	35,32	106,5 (80,0-133,0)	35,19	134 (116-161)	17,77	90,75 (99,00-87,00)	6,13

**Anexo 2.** Test de distribución normal de Shapiro-Wilk para las variables estudiadas en los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia.

<i>Variables</i>	<i>Distribución normal</i>
	<i>Shapiro-Wilk</i>
Temperatura (°C)	W = 0,95730; p = 0,06052
pH	W = 0,97413; p = 0,37687
Conductividad ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	W = 0,96462; p = 0,16391
Oxígeno disuelto ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )	W = 0,95534; p = 0,07026
% saturación de oxígeno	W = 0,95952; p = 0,10294
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )	W = 0,96881; p = 0,23863

**Anexo 3.** Contraste de homogeneidad ANOVA de Kruskal-Wallis entre los períodos hidrológicos y las profundidades estudiadas en los lagos Yahuaraca y Zapatero (Amazonas), Colombia (\* = diferencias significativas)

<i>Variables</i>	<i>ANOVA de Kruskal-Wallis</i>	<i>ANOVA de Kruskal-Wallis</i>
	<i>por período hidrológico</i>	<i>por profundidad</i>
Temperatura (°C)	H (3, N = 47) = 27,66445; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 12,76566; p = 0,0017*
pH	H (3, N = 47) = 23,82609; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 1,883491; p = 0,3899
Conductividad ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	H (3, N = 47) = 9,629667; p = 0,0220*	H (2, N = 47) = 3,556145; p = 0,1690
Oxígeno disuelto ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )	H (3, N = 47) = 30,30307; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 6,972201; p = 0,0306*
% saturación de oxígeno	H (3, N = 47) = 35,04489; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 5,262722; p = 0,0720
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ )	H (3, N = 47) = 10,34545; p = 0,0158*	H (2, N = 47) = 3,700006; p = 0,1572

**Anexo 4.** Frecuencia y listado de especies encontradas en los lagos de Yahuaraca y Zapatero durante los cuatro periodos hidrológicos (AA: *aguas altas*; AdS: *aguas en descenso*; AB: *aguas bajas*; Aas: *aguas en ascenso*).

TAXÓN	AA P	ADs P	AB P	AAs P
<b>ROTIFERA</b>				
<b>Orden Ploima</b>				
<b>Familia Epiphanidae</b>				
<i>Epiphanes clavulata</i> (Ehremberg 1832)	X		X	X
<b>Familia Brachionidae</b>				
<i>B. angularis</i> (Gosse 1981)				X
<i>B. bidentata bidentata</i> (Anderson 1889)	X		X	X
<i>B. caudatus f. alshtromi</i> (Lindeman 1939)	X	X	X	X
<i>B. caudatus f. vulgatus</i> (Ahlstrom 1940)		X	X	
<i>B. caudatus var. personatus</i> (Ahlstrom 1940)	X	X	X	X
<i>B. falcatus falcatus</i> (Zacharias 1898)	X	X	X	X
<i>B. forficula forficula</i> (Wierzejski 1891)			X	X
<i>B. mirus n. f.</i> (Daday 1905)	X		X	
<i>B. quadridentatus mirabilis</i> (Daday 1897)	X	X	X	X
<i>Brachionus caudatus austrogenitus</i> (Barroise & Daday 1894)			X	
<i>Brachionus patulus patulus</i> (O.F. Müller 1789)	X		X	X
<i>Brachionus sp</i>	X			X
<i>Keratela lenzi lenzi</i> (Hauer 1953)	X		X	X
<i>P. lelloupi f. latiscapularis</i> (Koste 1974)	X		X	X
<i>Platyias quadricornis quadricornis</i> (Ehrenberg 1832)	X			X
<b>Familia Lecanidae</b>				
<i>Lecane bulla bulla</i> (Gosse 1886)	X		X	X
<i>L. curvicornis</i> (Murray 1913)	X	X	X	X
<i>L. closterocerca</i> (Schmarda 1859)	X			
<i>L. cornuta cornuta</i> (O.F.M. 1786)	X		X	X
<i>L. elegans</i> (Harring 1914)	X			
<i>L. elsa</i> (Hauer 1931)	X			X
<i>L. hamata</i> (Stockes 1896)	X		X	
<i>L. hastata</i> (Murray 1913)	X		X	
<i>L. leontina</i> (Turner 1892)	X	X	X	X
<i>L. lunaris</i> (Harring 1913)	X			X



TAXÓN	AA	ADs	AB	AAs
	P	P	P	P
<i>L. monostyla</i> (Daday 1897)				X
<i>L. papuana</i> (Murray 1913)	X	X	X	X
<i>L. quadridentata</i> (Ehrb. 1892)	X			X
<i>L. rhytida</i> (H. & M. 1926)	X		X	X
<i>L. pusilla</i> (Harring 1914)	X	X		
<b>Familia Colurellidae</b>				
<i>Colurella colurus colurus</i> (Ehrb. 1834)	X	X	X	
<i>Colurella obtusa obtusa</i> (Grosse 1886)	X			
<i>Lepadella patela oblonga</i> (Ehrb. 1834)	X		X	X
<i>L. patela f. Biloba</i> (Ehrb., 1834)			X	
<i>L. rhodesiana</i> (Wulfter 1965)				X
<i>L. triptera triptera</i> (Ehrb. 1834)	X			X
<i>Paracorurella</i> (Myers 1936)	X			
<b>Familia Euchlanidae</b>				
<i>Dipleuchlanis propatula f. macrodactyla</i> (Hauer 1965)	X		X	X
<b>Familia Mytilinidae</b>				
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrb. 1932)	X	X	X	
<b>Familia Trichotriidae</b>				
<i>Macrochaetus collinsi collinsi</i> (Gosse 1867)	X			X
<b>Familia Notommatidae</b>				
<i>Notonmata sp 1</i> (Hernenberg 1830)	X			
<i>Scaridium longicaudum</i> (O.F.M. 1786)	X			X
<b>Familia Synchaetidae</b>				
<i>Polyarthra platyptera</i> (Ehrb. 1938)	X		X	X
<i>Polyarthra vulgaris</i> (Carlin 1943)	X		X	X
<i>Polyarthra sp</i> (Ehrb. 1938)			X	
<b>Familia Trichocercidae</b>				
<i>Trichocerca cf pusilla</i> (Jennings 1903)	X	X	X	X
<i>Trichocerca sp.</i> (Lamarck 1801)				X
<b>Familia Asplanchnidae</b>				
<i>Asplanchna sieboldi</i> (Leydig 1954)	X			X
<b>Orden Flosculariaceae</b>				
<b>Familia Testudinellidae</b>				
<i>T. mucronata haueriensis</i> (Guillard 1967)	X		X	X
<i>Testudinella patina patina</i> (Herman 1783)	X		X	X
<i>Testudinella sp</i>	X			
<b>Familia Filiniidae</b>				
<i>Fillinia longiseta longiseta</i> (Ehrb. 1834)	X	X	X	X

TAXÓN	AA	ADs	AB	AAs
	P	P	P	P
<i>F. saltator</i> (Gosse, 1886)	X		X	
<i>Fillinia</i> sp.	X		X	X
<b>Familia Hexartridae</b>				
<i>Hexarthra intermedia braziliensis</i> (Hauer 1953)	X		X	X
<i>Hexarthra mira</i> (Hutson, 1871)				X
<b>Orden Bdelloidea</b>				
<i>Bdelloidea</i> sp. 1 (Pleuretra sp.)	X	X	X	X
<i>Bdelloidea</i> sp. 2	X		X	
<i>Bdelloidea</i> sp. 3	X			
<i>Encentrum</i> sp.	X		X	X
<b>CLADÓCERA</b>				
<b>Orden Anomopoda</b>				
<b>Familia Chydoridae</b>				
<i>Allonela clathratula</i> (Sars, 1896)				X
<i>Allonela dadayi</i> (Birge 1910)			X	
<i>Allonela dentífera</i> (Sars 1901)				X
<i>Alona brandorffi</i> (Sars, 1862)			X	
<i>Alona glabra</i> (Sars 1901)			X	
<i>Alona intermedia</i> (Sars, 1862)		X	X	
<i>Chydorus dentifer</i> (Daday 1905)	X			
<i>Chydorus eurynotus</i> (Sars 1901)	X			X
<i>Chydorus nitidulus</i> (Sars 1901)	X			X
<i>Chydorus pubescens</i> (Sars 1901)				X
<i>Chydorus</i> sp.	X			
<i>Ephemeropurus barroisi</i> (Richard 1984)	X			
<i>Ephemeropurus hibridus</i> (Daday 1905)	X			
<i>Ephemeropurus tridentatus</i> (Bergamin 1939)			X	
<i>Euryalona orientalis</i> (Daday 1898)			X	
<i>Eurycercus</i> sp.	X			
<i>Karualona muelleri</i> (Richard 1897)	X			
<i>Kurzia longirostris</i> (Daday 1898)	X			
<i>Kurzia polyspina</i> (Hudec 2000)	X	X		
<b>Familia Bosminidae</b>				
<i>Bosmina Hagmanni</i> (Stingelin 1904)	X	X		X
<i>Bosminopsis deitersi</i> (Richard 1895)	X	X	X	X

TAXÓN	AA	ADs	AB	AAs
	P	P	P	P
<b>Familia Daphnidae</b>		X		
<i>Ceriodaphnia cornuta cornuta</i> (Sars 1885)	X	X		
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> (Sars 1885)	X		X	X
<i>Scapholeberis armata</i> (Herrick 1882)	X			X
<b>Familia Moinidae</b>				
<i>Moinodaphnia macleayi</i> (King 1853)	X	X	X	X
<i>Moina minuta</i> (Hansen 1899)	X	X	X	X
<i>Moina minuta con ciclomorfosis</i>	X		X	X
<i>Moina micrura</i> (Kurtz 1985)	X	X	X	X
<b>Familia Macrothricidae</b>				
<i>Anchobunops tuberculatus</i> (Fryer & Paggi 1972)	X			
<i>Guernella raphaellis</i> (Richard 1892)	X			
<i>Macrothrix brandorfii</i> (Kotov & Hollwedel 2004)	X	X	X	
<i>Macrothrix cf. laticornis o sioli</i> (Jurine 1820)			X	
<i>Macrothrix elegans</i> (Sars 1901)	X			
<i>Macrothrix superaculeata</i> (Smirnov 1992)	X			X
<b>Familia Iliocryptidae</b>				
<i>Ilyocryptus spinifer</i> (Herrick 1882)	X		X	X
<b>Orden Ctenopoda</b>				
<b>Familia Sididae</b>	X			
<i>Diaphanosoma brevireme</i> (Sars 1901)	X	X	X	X
<i>Diaphanosoma polyspina</i> (Korovchinsky 1982)	X	X	X	X
<i>Diaphanosoma spinulosum</i> (Herbst 1967)	X	X	X	X
<i>Latonopsis australis</i> (Sars 1888)	X			
<b>COPEPODA</b>				
<b>Orden Cyclopoida</b>				
<b>Familia Cyclopidae</b>				
<i>Macrocyclops albidus albidus</i> (Jurin 1820)	X		X	X
<i>Macrocyclops sp</i>				
<i>Mesocyclops longisetus longietus</i> (Thiébaud 1914)	X			
<i>Mesocyclops meridianus</i> (foto 9243)	X	X	X	X
<i>Mesocyclops venezolanus</i> (Dussart 1987)	X	X	X	X
<i>Microcyclops anceps</i> (Richard 1897)	X	X	X	X
<i>Myrocyclops sp2</i>		X		
<b>TAXÓN</b>	<b>AA</b>	<b>ADs</b>	<b>AB</b>	<b>AAs</b>

---

	P	P	P	P
<i>Thermocyclops decipiens</i> (Kiefer 1929)	X	X	X	X
<i>Thermocyclops tenuis</i> (Marsh 1910)	X	X	X	X
<b>Orden Poecilostomatoidea</b>				
<i>Ergasilus</i> sp.	X	X	X	X

---

**CAPÍTULO III PAPEL TRÓFICO DEL ZOOPLANCTON A TRAVÉS DEL  
ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES EN UN LAGO INUNDABLE (LAGO DE  
VÁRZEA) EN LA AMAZONIA COLOMBIANA**

The trophic role of zooplankton in a floodplain lake (varzea lake) of Colombian amazon,  
through stable isotopes analysis.

Angélica M. Torres-Bejarano, Santiago R. Duque, Pedro R. Caraballo-Gracia

**RESUMEN**

Para caracterizar las fuentes primarias de carbono del zooplancton y su flujo en la red trófica en un lago de inundación próximo a la ciudad de Leticia (Amazonas, Colombia), colectas de bacterias, detritos, fitoplancton, perifiton y zooplancton fueron desarrolladas entre mayo de 2010 y mayo de 2011. El zooplancton se usó como integrador por su posición central en la red trófica y para tal fin fueron analizados en términos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  los organismos concentrados en malla de  $45\mu\text{m}$ , representados por cladocera, copepoda cyclopoida y rotifera. Las muestras fueron concentradas con filtros GF/F quemados, para su análisis en el laboratorio de isotopos estables de la UNESP en Botucatu (SP). Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  muestran una relación trófica pobre entre el zooplancton ( $-37,99\text{‰} \pm 2,14$ ) y sus fuentes potenciales como fitoplancton ( $-32,53\text{‰} \pm 1,97$ ) perifiton ( $-32,56\text{‰} \pm 1,55$ ) y detritos ( $-32,27\text{‰} \pm 0,81$ ). Por otra parte, si bien los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  del zooplancton ( $6,12\text{‰} \pm 0,59$ ) complementan la apreciación sobre el fitoplancton ( $7,38\text{‰} \pm 1,1$ ), sugieren el consumo de perifiton empobrecido ( $1,15\text{‰} \pm 0,07$ ) y de detrito ( $5,23\text{‰} \pm 4,76$ ). Valores empobrecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  son asociados con el consumo de una fracción de carbono metanogénico, que ha sido demostrado en el hipolimnio de

lagos de inundación, de la misma forma que su aporte a las capas superiores de la columna de agua durante eventos de mezcla. Esta especialización del zooplancton en consumir una fracción de varios gremios tróficos puede ser el resultado de la variabilidad intrínseca de los recursos, como resultado de las variaciones biogeoquímicas asociadas con la hidrología del lago.

*Palabras clave: Zooplancton, Amazonia, isótopos estables, carbono metanogénico*

## **ABSTRACT**

In order to characterize the primary sources of carbon for zooplankton and its flow in the food web in a lake of flooding near the town of Leticia (Amazonas, Colombia), collections of bacteria, detritus, phytoplankton, periphyton and zooplankton were developed between May 2010 and February 2011. Zooplankton was used as an integrator for its central position in the food web and to this end was analyzed in terms of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  concentrates agencies 60 $\mu\text{m}$  mesh, represented by Cladocera, Copepoda Cyclopoida and Rotifera. The samples were concentrated with GF/F pre burned filters for laboratory analysis of stable isotopes in the UNESP in Botucatu (SP).  $\delta^{13}\text{C}$  values show a poor trophic relationship between zooplankton ( $-37.99\text{‰} \pm 2.14$ ) and their potential sources such as phytoplankton ( $-32.53\text{‰} \pm 1.97$ ) periphyton ( $-32.56\text{‰} \pm 1.55$ ) and detritus ( $-32.27\text{‰} \pm 0.81$ ). Moreover, although zooplankton  $\delta^{15}\text{N}$  values ( $6.12\text{‰} \pm 0.59$ ) complement the assessment of phytoplankton ( $7.38\text{‰} \pm 1.1$ ), suggesting depleted periphyton consumption ( $1.15\text{‰} \pm 0.07$ ) and detritus ( $5.23\text{‰} \pm 4.76$ ).  $\delta^{13}\text{C}$  impoverished values are associated with the consumption of a methanogenic carbon fraction, which has been demonstrated in the hypolimnion of floodplain lakes in the same way as their contribution to the upper layers of the water column during mixing events. This specialization of zooplankton in consuming a

fraction of several trophic guilds can be the result of the intrinsic variability of resources as a result of biogeochemical changes associated with the hydrology of the lake.

*Key words: Zooplankton, Amazon, stable isotopes, methanogenic carbon.*

## INTRODUCCIÓN

El constante interés en el área de la ecología trófica ha generado cambios importantes en algunos de los referentes que se tenían acerca del funcionamiento de los ecosistemas. Este proceso se inicia con el trabajo de Lindeman (1942), quien propone el concepto de cadenas tróficas en ecosistemas acuáticos y ubica al detrito (al que llamó “ooze”) como parte central del flujo de energía y se consolida con el trabajo de Azam et al. (1983), sobre el papel del *microbial loop* en el flujo de energía en los ecosistemas acuáticos. Posteriormente se resalta la importancia del estudio del acoplamiento ecológico entre los hábitats pelágico, bentónicos y ribereños en los lagos (Schindler y Scheuerell 2002) así como el acoplamiento entre hábitats acuáticos y terrestres (Knight et al. 2005) y el impacto del detritus en la dinámica de las redes tróficas y en la riqueza de especies dentro de la misma (Moore et al. 2004). Todos estos cambios traen como consecuencia un abordaje diferente de los estudios de ecología trófica, que en principio modificaron el esquema tradicional de flujo, fitoplancton, zooplancton y peces (Rejas et al. 2002).

De esta forma, durante los últimos 25 años, varias investigaciones han apuntado a trazar las fuentes primarias de materiales y energía en ecosistemas acuáticos del Amazonas empleando la técnica de isótopos estables, iniciando con el célebre trabajo de Araujo-Lima et al. (1986). Esta técnica se fundamenta en la diferencia isotópica existente entre los distintos compartimentos de un ecosistema. Así, a partir de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  se

pueden conocer las fuentes originales de carbono en los ecosistemas acuáticos (Martinelli et al. 1988), tanto de fuentes C<sub>3</sub> como C<sub>4</sub> y el  $\delta^{15}\text{N}$  provee información complementaria que permite definir la posición de un organismo en una red trófica (Michener y Schell, 2007). Esto último es consecuencia de un proceso de enriquecimiento con <sup>15</sup>N a lo largo de una cadena alimenticia (Martinelli et al. 2009).

Las transformaciones isotópicas que producen variaciones en la abundancia relativa de los isótopos pesados y livianos, entre el sustrato (dieta) de la fuente y sus productos (consumidores), son llamadas fraccionamientos isotópicos. Estudios realizados por Minagawa y Wada (1984) mostraron una variación de  $\delta^{15}\text{N}$  a lo largo de la cadena alimenticia, donde los consumidores presentaron valores isotópicos mayores a los de su respectiva dieta, con un valor medio para cada transferencia de  $3,4\text{‰} \pm 1,1\text{‰}$  siendo este valor equivalente al fraccionamiento trófico más frecuente en la ecología trófica, como fue demostrado posteriormente por Vander Zanden y Rasmussen (2001). Desde esta perspectiva, el uso simultáneo de isótopos estables de C y N, aporta información clave para estudios de cuantificación de flujos de energía en los ecosistemas, pues dan cuenta tanto del origen del alimento, de los procesos (fraccionamiento trófico) y del papel trófico de las distintas especies que allí habitan (Peterson y Fry 1987, Santana et al. 2011, Smyntek et al. 2007).

Con respecto a los trabajos desarrollados en la Amazonia, se ha encontrado que el fitoplancton (C<sub>3</sub>) constituye la principal fuente de carbono para los peces de la Amazonia (Araujo-Lima et al. 1986, Forsberg et al. 1993, Martinelli et al. 1994, Mozeto et al. 1996, Oliveira et al. 2006, Wantzen et al. 2002). Este conocimiento representó en su momento un cambio de paradigma sobre los flujos de energía en la región, pues hasta entonces (Junk 1980; 1985) se asumía que las plantas C<sub>4</sub> (representadas principalmente por pastos



flotantes como *Paspalum* spp y *Echinochloa* spp), por ser las más abundantes en los sistemas de inundación amazónicos, eran la principal fuente de energía. Otro elemento importante que se ha evidenciado a través de los estudios con isótopos estables de carbono y nitrógeno es la participación del carbono metanogénico en el flujo de energía (Caraballo et al. 2011; 2012), que es una característica regular en lagos húmicos, como consecuencia de la resuspensión del metano que está en el hipolimnio con frecuencia anóxico (Engle y Melack 2000, Melack y Forsberg 2001), lo que genera un empobrecimiento en el  $\delta^{13}\text{C}$  del fitoplancton (por la fijación de  $\text{CO}_2$  producido por la oxidación del metano menos pesado) como fue propuesto por Kankaala et al. (2006).

Por otro lado, también se han desarrollado trabajos para establecer las principales fuentes de carbono empleadas por el zooplancton. Así, Carpenter et al. (2005), encontraron como fuente de energía al fitoplancton y carbono de origen terrestre; Porter (1996) y Work et al. (2005) establecieron que estos organismos consumían el carbono de los detritos de forma directa (carbono orgánico particulado) o indirecta a través de bacterias. Caraballo et al. (2011), consideran que el fitoplancton de la fracción menor de 10  $\mu\text{m}$  y el que está presente entre los tapetes de macrófitos (por cierto, muy poco estudiado) constituyen la principal fuente de carbono para el zooplancton y las larvas de peces. En general, la causa de toda esta variabilidad trófica es precisamente la enorme diversidad biológica de los organismos que integran el zooplancton lacustre.

Así, con base en este planteamiento, se desarrolló el siguiente trabajo, cuyo objetivo fue establecer las principales fuentes de carbono y la posición trófica de la comunidad zooplanctónica en un lago de inundación de la Amazonia colombiana a través del uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno, partiendo de la siguiente hipótesis: si estudios realizados en la Amazonia muestran que el fitoplancton constituye una de las principales



El río Amazonas presenta condiciones de aguas blancas tipo I con pH cercano a la neutralidad (7,6), valores altos de conductividad ( $135\text{-}220 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) y baja transparencia (17 cm). Por su parte, la quebrada Yahuaraca presenta aguas negras tipo I según los mismos autores, con valores de pH (6,0-6,8) y conductividad ( $20\text{-}62 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) más bajos que el río y mayor transparencia con valores de 30-70 cm (Núñez-Avellaneda y Duque 2001).

### **Análisis de isótopos estables**

Se realizaron cuatro muestreos durante períodos contrastantes (*aguas en ascenso*: febrero 2010; *altas*: mayo 2010 y 2011 y *descenso*: noviembre 2010) en tres puntos de muestreo en la región limnética del sistema Yahuaraca, realizando la colecta de cinco gremios tróficos incluyendo detritos, bacterias, fitoplancton, perifiton y zooplancton.

#### *Detritos*

Para la obtención de las muestras se tuvo en cuenta la metodología propuesta por Calheiros (2003), ajustada posteriormente por Caraballo (2010). En campo se empleó una draga Eckman para la extracción de sedimento en cada punto de muestreo, colectando la fracción líquida correspondiente a la zona de interacción agua-sedimento. En el laboratorio estas muestras fueron filtradas con una malla de  $100 \mu\text{m}$  para retirar restos de materia orgánica. Posteriormente el sobrenadante fue tamizado con filtros GF/F de  $0,6 \mu\text{m}$  de poro previamente quemados a  $450^\circ\text{C}$  por una hora para eliminar cualquier material que generara “ruido” en los resultados. Una vez saturado el filtro fue retirado y dispuesto en una caja de Petri para ser secado en estufa durante 12 horas a  $60^\circ\text{C}$ . Posteriormente se extrajo y almacenó en un Eppendorf para su envío al Centro de Isótopos Estáveis do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista (UNESP - campus de Botucatu, Brasil).

### *Bacterioplancton*

En recipientes plásticos se colectó 1 litro de agua en la región limnética de cada punto de muestreo. En el laboratorio este volumen fue pasado a través de varios filtros GF/C de 1,2  $\mu\text{m}$  para retirar sedimentos y organismos presentes. Finalmente se filtró con nucleoporo de 0,2  $\mu\text{m}$  hasta obtener 990 ml, que representa básicamente COD, volumen que luego fue inoculado con 10ml de agua previamente filtrada con filtro GF/F para retirar algas y protozoarios, permitiendo sólo la presencia de bacterias (Caraballo et al. 2012).

La muestra fue almacenada en un frasco oscuro y sellado, que se guardó en la oscuridad durante 48 horas a 30°C. Cumplido el tiempo de incubación, la muestra se pasó a través de un filtro GF/C previamente calcinado durante una hora a una temperatura de 450°C. El filtro fue retirado y mantenido en una estufa durante 12 horas a 60°C. Cumplido este período se guardó en un Eppendorf para enviarlo al laboratorio de isótopos.

### *Fitoplancton*

En campo se realizaron arrastres horizontales con una red de 45  $\mu\text{m}$  de poro, recogiendo para fitoplancton lo que pasaba a través de ella en la zona limnética de cada uno de los puntos de muestreo. En cada caso se recogía un balde de agua, del cual se tomaban dos litros, que fueron guardados en frascos transparentes de vidrio y refrigerados hasta llegar al laboratorio. En el laboratorio este volumen pasó a través de filtros GF/C de 1,2  $\mu\text{m}$  hasta que quedaron saturados, posteriormente se llevaron al horno a una temperatura de 60°C por 12 horas. Cumplido este período se guardaron los filtros en un Eppendorf para su envío al laboratorio de isótopos.

El análisis isotópico del fitoplancton por su parte, fue realizado sobre la fracción sestónica menor de 45  $\mu\text{m}$ , lo que incluye otras partículas que no son algas, pero que representa

con 95% de confianza, la proporción isotópica del fitoplancton (Forsberg et al. 1993), sin desconocer la propuesta de Hamilton et al. (2005) para obtener muestras puras de algas.

#### *Perifiton*

En la región limnética de Yahuaracaca se dispusieron soportes de ganchos o colgadores, instalados a nivel sub-superficial en donde se ubicaron sustratos artificiales (láminas de acetato para impresión de 11,5 x 14,5 cm) para la obtención de las muestras del perifiton. Cada veinticuatro horas y durante un período de tres días se tomaron tres sustratos en cada uno de los puntos de muestreo para la obtención de muestras para el análisis. Los sustratos fueron conservados en frío hasta su traslado al laboratorio.

En el laboratorio los sustratos fueron lavados con agua destilada hasta obtener un volumen de 100 a 150 ml. Este volumen fue filtrado usando filtros de fibra de vidrio GF/F pre-quemados a 450°C durante una hora. Al finalizar la filtración fueron llevados al horno a 60°C durante 72 horas en cajas de Petri. Los filtros fueron guardados en tubos Eppendorf para el análisis de isótopos.

#### *Zooplancton*

Para este grupo se hicieron arrastres horizontales con una red de 45 µm de poro en la región limnética de los dos lagos, la muestra obtenida se vertió en un frasco de vidrio de 1 litro y se le adicionó agua destilada dejando transcurrir de 2 a 4 horas, de manera que los organismos limpiaron el sistema digestivo, evitando interferencias entre el material consumido y el realmente asimilado (Caraballo 2010). La muestra contenida en el frasco de vidrio se filtró con filtros GF/C previamente quemados durante una hora a una temperatura de 450°C. Al saturarse el filtro se colocó en una caja de Petri sin tapa durante 12 horas en un horno a 60°C. Transcurrido el tiempo los filtros se guardaron en tubos Eppendorff y fueron enviados al laboratorio de isótopos.

Para el procesamiento de todas las muestras en el laboratorio de isótopos se utilizó aproximadamente 0,35-0,5 mg de estas para análisis de las proporciones isotópicas  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ . Las muestras fueron pesadas en cápsulas de estaño e introducidas por medio de un cargador automático en el analizador elemental (EA 1108 - CHN - Fisons Instruments, Rodano, Italia) donde, en presencia de oxígeno ( $\text{O}_2$ ) y óxido de cobre ( $\text{CuO}$ ), se quemaron cuantitativamente para la obtención de  $\text{CO}_2$  y  $\text{NO}_2$ . Este último se redujo a  $\text{N}_2$  en la presencia de cobre. Los gases formados se separaron en columna cromatográfica gaseosa y se analizaron en espectrómetro de masas de proporciones isotópicas (Delta S - Finnigan MAT, Bremen, Alemania).

Los valores de las proporciones isotópicas son expresados en partes por mil (‰) relativos a los estándares internacionales PeeDee Belemnite (PDB) para el  $^{13}\text{C}$  y nitrógeno atmosférico para el  $^{15}\text{N}$ , de acuerdo con la siguiente ecuación general:

$$\delta\text{‰} (\text{muestra, estándar}) = [(R_{\text{muestra}} - R_{\text{estándar}}) / R_{\text{estándar}}] \times 1000$$

Donde R representa la proporción entre el isótopo menos abundante y el más abundante, en particular  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ . Cada muestra se analizó dos veces para la obtención de los valores medios. Las mediciones se repitieron cuando la desviación estándar fue mayor de 0,2‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  y 0,4‰ para  $\delta^{15}\text{N}$ .

### **Análisis de datos**

Para hallar el valor de fraccionamiento isotópico del  $^{13}\text{C}$  se tuvo en cuenta la relación determinada por Michener y Schell (2007):

$$\Delta = \delta^{13}\text{C}_{\text{zooplancton}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{fitoplancton}}$$

Y para determinar la posible posición trófica del zooplancton se utilizó el fraccionamiento  $^{15}\text{N}$  propuesto por y Rasmussen (2001) de 3,4 ‰ por nivel trófico. Por lo tanto:

$$TL = (\delta^{15}\text{N}_{\text{zooplancton}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{fitoplancton}}) / \Delta + 1$$

donde:  $\delta^{15}\text{N}_{\text{zooplancton}}$  = valor isotópico del nitrógeno del zooplancton,  $\delta^{15}\text{N}_{\text{fitoplancton}}$  = valor isotópico del nitrógeno del productor primario,  $\Delta$  = fraccionamiento de 3,4 ‰ y (Vander Zanden y Rasmussen 2001) y 1= un nivel trófico superior al productor primario.

Adicionalmente se empleó un análisis no paramétrico, usando el programa *Statistica 7*, debido a que los datos no cumplen con la normalidad. En ese sentido, se usó el test de Kruskal-Wallis para probar la significancia de las diferencias en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre períodos hidrológicos. También se empleó la prueba posterior de Kolmogorv-Smirnov. El nivel de significancia empleado para los test fue de  $p < 0,05$ .

La variabilidad de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  se presenta como la media por período, más o menos la desviación estándar, los valores máximos y mínimos y la amplitud, definida como la diferencia entre los valores máximos y mínimos. También se realizó la representación de los datos del estudio isotópico de carbono y nitrógeno a través de un diagrama de cajas y de un plano cartesiano en el cual cada uno de los ejes representa la abundancia de un isótopo.

## RESULTADOS

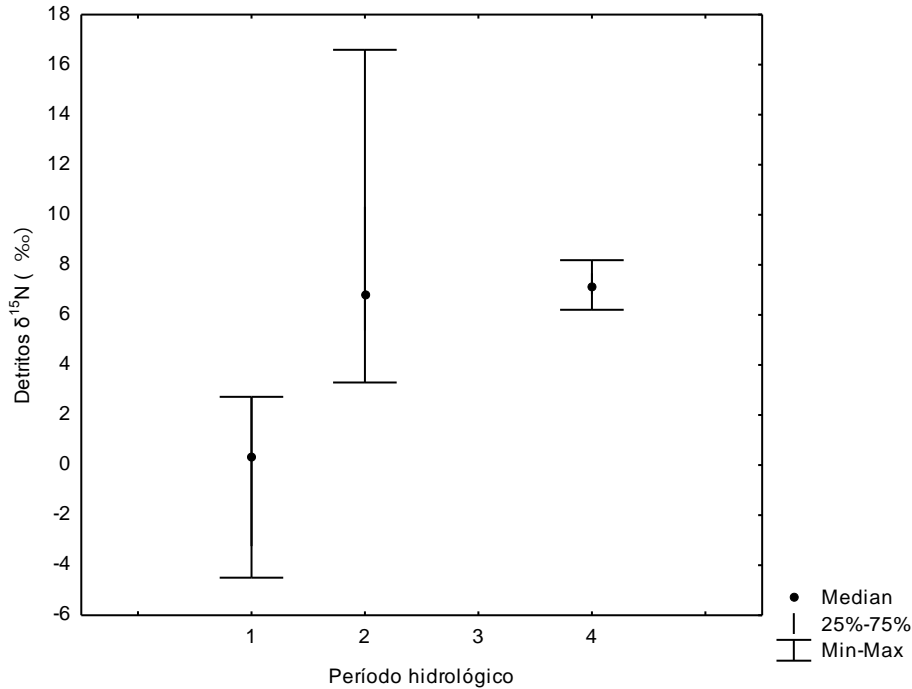
Entre los meses de mayo de 2010 y mayo de 2011 se recolectaron 119 muestras para los gremios estudiados: 19 muestras de detritos, 17 de bacterioplancton, 32 de perifiton, 30 de fitoplancton y 21 de zooplancton. Se encontraron diferencias significativas entre

períodos hidrológicos para todos los gremios según el test ANOVA de Kruskal-Wallis ( $p < 0,05$ ).

Para este estudio, los valores medios y la desviación estándar de  $\delta^{13}\text{C}$  para los detritos fueron  $-31,81\text{‰} \pm 1,19$  y de  $5,62\text{‰} \pm 4,95$  para el  $\delta^{15}\text{N}$ . El bacterioplancton presentó valores de  $-28,65\text{‰} \pm 2,25$  para  $\delta^{13}\text{C}$  y de  $2,83\text{‰} \pm 4,64$  para  $\delta^{15}\text{N}$ . En el fitoplancton se observaron valores de  $-31,86\text{‰} \pm 2,13$  para  $\delta^{13}\text{C}$  y  $9,75\text{‰} \pm 3,49$  para  $\delta^{15}\text{N}$ . El perifiton mostró un valor de  $-32,50\text{‰} \pm 1,82$  para  $\delta^{13}\text{C}$  y para el  $\delta^{15}\text{N}$  una media de  $1,89\text{‰} \pm 1,68$ . Por último, el zooplancton, eje central de esta investigación, presentó para el  $\delta^{13}\text{C}$  un valor de  $-35,66\text{‰} \pm 3,66$  y de  $7,0\text{‰} \pm 1,79$  para el  $\delta^{15}\text{N}$  (Anexo 1).

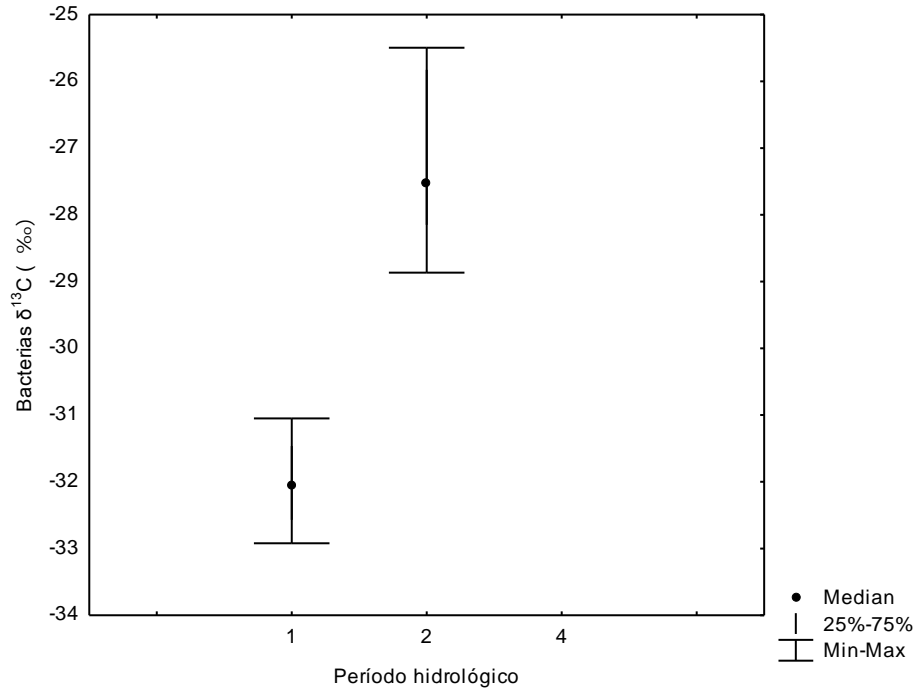
Para detritos los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  mostraron diferencias significativas entre períodos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,19} = 8,04$ ;  $p = 0,045$ ), así como una fuerte variación en el  $\delta^{15}\text{N}$  (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{2,15} = 8,26$ ;  $p = 0,016$ ) entre los períodos de aguas altas 2010 y ascenso y altas 2010 con altas 2011 (figura 2).





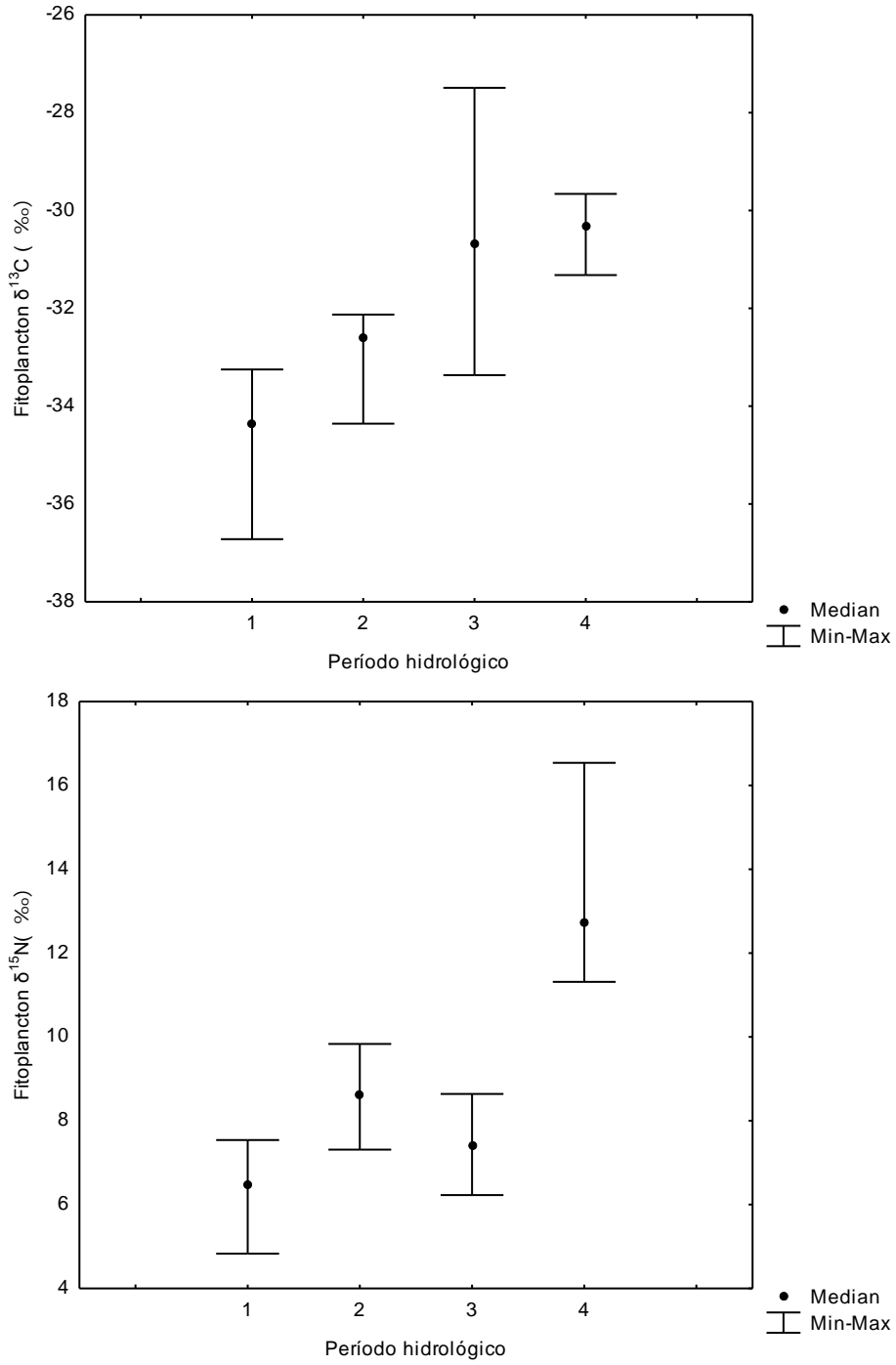
**Figura 2.** Valores medios de  $\delta^{15}\text{N}$  y desviación estándar para detritos en los períodos hidrológicos (1) *aguas altas 2010*, (2) *aguas bajas*, (3) *aguas ascenso* y (4) *aguas altas 2011*.

El bacterioplancton presentó una fuerte relación con los productores primarios tipo  $C_3$ , con un  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-28,65\text{‰}$  y un bajo valor de  $\delta^{15}\text{N}$  que en promedio fue 2,83. Se establecieron diferencias entre el período de *aguas altas 2010* y *bajas* para los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (figura 3) a través del test Kolmogorov-Smirnov ( $p < 0,01$ ). Con relación al  $\delta^{13}\text{C}$  de las bacterias, se calculó que hay una participación aproximada de 54,30% (*aguas altas 2010*), 72,53% (*aguas bajas*) y 74,15% (*aguas en ascenso*) para plantas  $C_3$  y de 45,70% (*aguas altas 2010*), 27,47% (*aguas bajas*) y 25,85% (*aguas en ascenso*) para  $C_4$ , tomando como referencia los datos de fitoplancton según la propuesta de Martinelli et al. (1988).



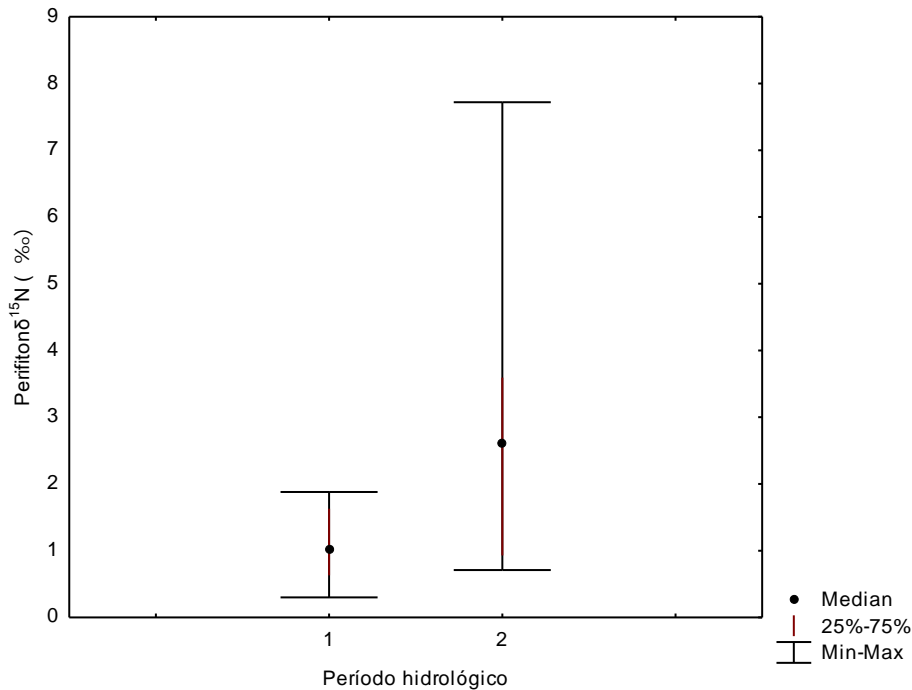
**Figura 3.** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  para bacterias en los períodos hidrológicos (1) *aguas altas* 2010 y (2) *aguas bajas*.

El fitoplancton presentó valores típicos de plantas  $\text{C}_3$ , con media de  $-31,86\text{‰}$  para el  $\delta^{13}\text{C}$  y diferencias significativas entre todos los períodos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,26} = 15,87$ ;  $p = 0,0012$ ). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  fueron altos (media de  $9,75\text{‰}$ ) advirtiéndose también diferencias entre los momentos de muestreo (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,21} = 156,51$ ;  $p = 0,0009$ ) de *aguas altas* 2011 con *altas* 2010 y *ascenso* (Kolmogorov-Smirnov  $p < 0,005$ ; figura 4). Estos elevados valores de  $\delta^{15}\text{N}$  podrían estar asociados a la interferencia del carbono orgánico particulado ( $\text{COP} < 1,2$ ) cuyo valor medio para el estudio fue  $10,78\text{‰}$ .



**Figura 4.** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para fitoplancton en los períodos hidrológicos (1) *aguas altas 2010*, (2) *aguas bajas*, (3) *aguas ascenso* y (4) *aguas altas 2011*.

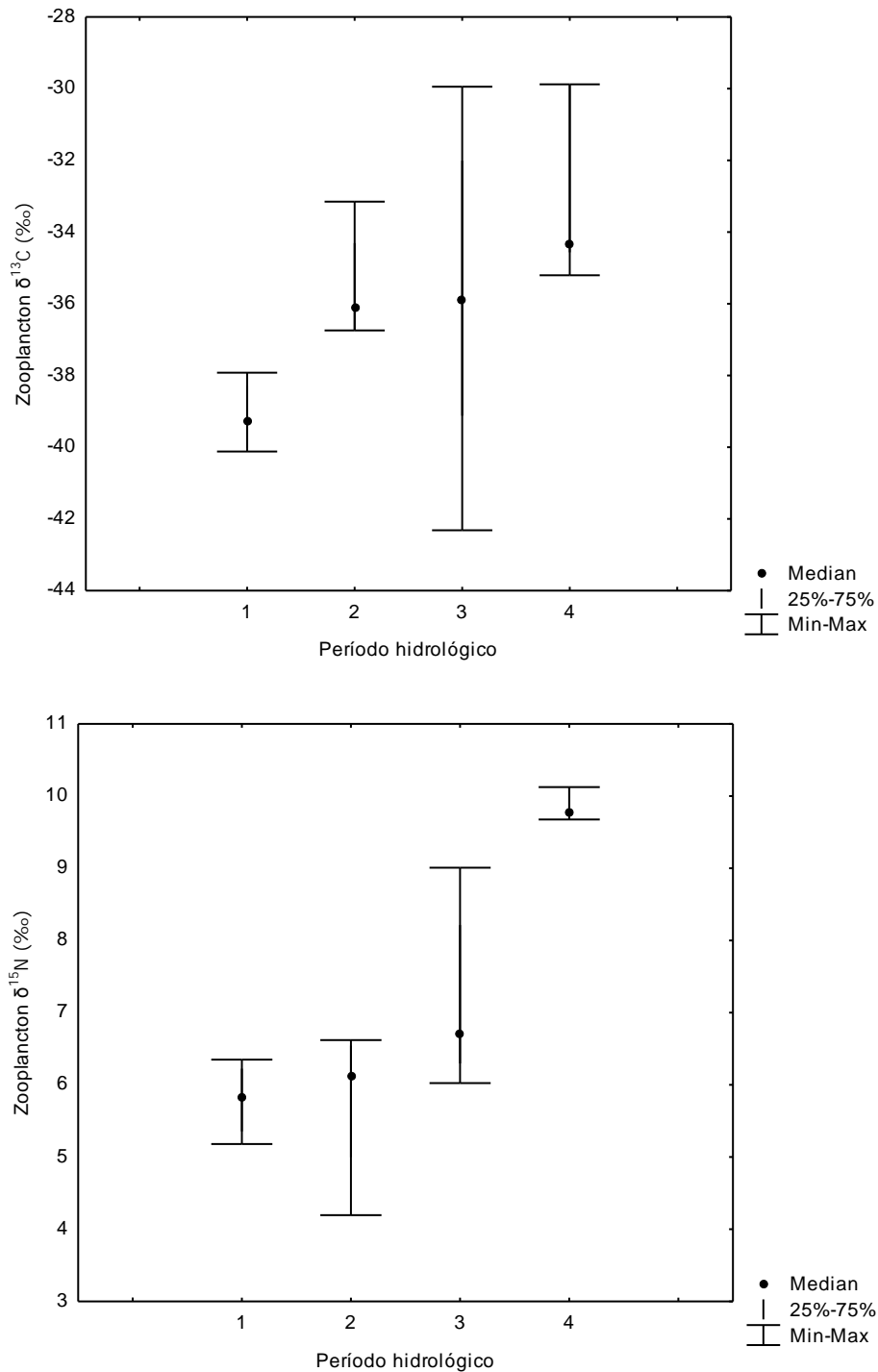
Otra de las fuentes de carbono relevantes en las redes tróficas es el perifiton el cual observó una media de  $32,50\text{‰} \pm 1,82$  para  $\delta^{13}\text{C}$  y para el  $\delta^{15}\text{N}$  una media de  $1,89\text{‰} \pm 1,68$ . Así, tanto en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  como de  $\delta^{15}\text{N}$  se probaron diferencias significativas entre el período de *aguas altas* 2010 y *aguas bajas* (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{1,24} = 12,40$ ;  $p = 0,0004$ ; ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{1,24} = 5,60$ ;  $p = 0,0179$ ; figura 5). Estas diferencias están relacionadas con el proceso de sucesión bacterias - algas - protozoos que se evaluó en un estudio paralelo a este (Andramunio-Acero 2013).



**Figura 5.** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para perifiton en los dos períodos hidrológicos muestreados (1) *aguas altas* 2010, (2) *aguas bajas*.

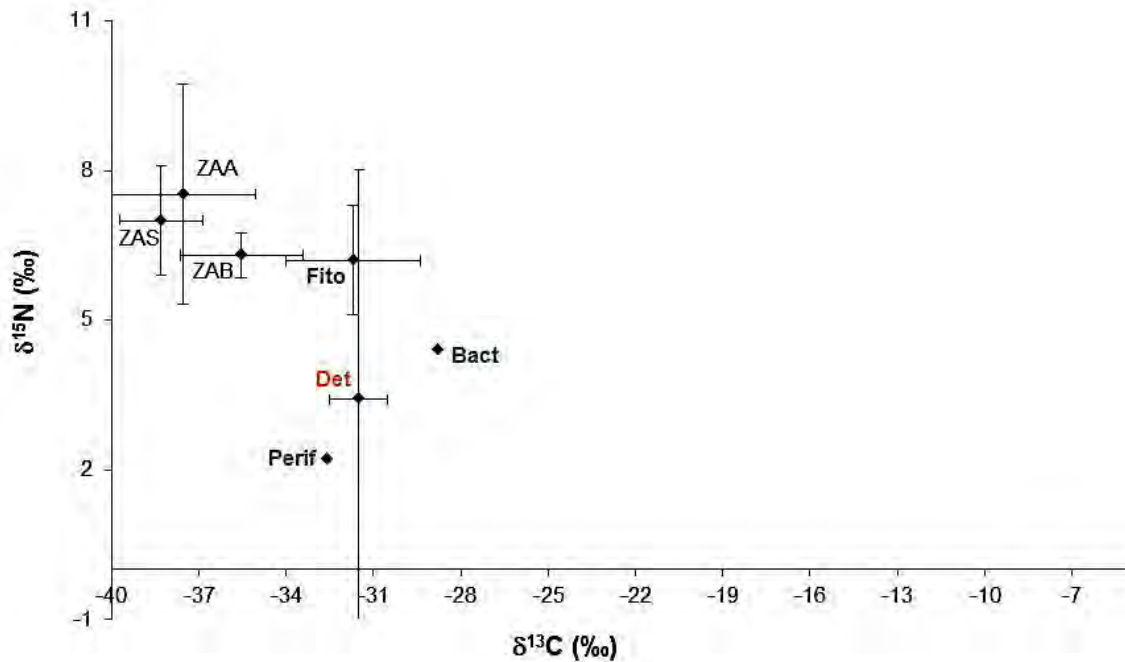
Ahora, con respecto al zooplancton, el  $\delta^{13}\text{C}$  presentó un valor medio de  $-35,66 \pm 3,66$  y diferencias entre los períodos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,21} = 8,19$ ;  $p = 0,0421$ ) *aguas altas* 2010 y *bajas* y *altas* 2010 con *altas* 2011. Así mismo, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , con media de

$7,0 \pm 1,79$ , presentaron diferencias entre los muestreos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,16} = 9,44$ ;  $p = 0,0239$ ) de *aguas en ascenso* y *altas* 2011 (figura 6).



**Figura 6.** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para zooplancton en los periodos hidrológicos (1) *aguas altas* 2010, (2) *aguas bajas*, (3) *aguas ascenso* y (4) *aguas altas* 2011.

Se observó una relación trófica pobre entre el zooplancton ( $-35,66\text{‰} \pm 3,66$ ) y sus fuentes potenciales como fitoplancton ( $-31,86\text{‰} \pm 2,13$ ), perifiton ( $-32,50\text{‰} \pm 1,82$ ) y detritos ( $-31,81\text{‰} \pm 1,19$ ). Por otra parte, si bien los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  del zooplancton ( $7,0\text{‰} \pm 1,79$ ) complementan la apreciación sobre el fitoplancton ( $9,75\text{‰} \pm 3,49$ ), sí sugieren el consumo de una fracción altamente negativa del perifiton ( $1,89\text{‰} \pm 1,68$ ) y el detrito (figura 7).



**Figura 7.** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los gremios tróficos trabajados durante tres períodos hidrológicos en el sistema Yahuaraca. ZAA (zooplancton en aguas altas); ZAB (en aguas bajas); ZAS (en aguas en ascenso); Det (detritos); Fito (fitoplancton); Perif (Perifiton) y Bact (bacterias heterotróficas).

## DISCUSIÓN

El zooplancton es consumidor de fitoplancton, pero también de diferentes grupos de protistas heterotróficos, por lo que conecta la cadena trófica microbiana con la clásica cadena trófica de las algas-zooplancton-peces (Porter 1996). En general, se considera

que los copépodos son eficientes depredadores de ciliados (Calbet y Saiz 2005) y que los cladóceros lo son de bacterias (Perga et al. 2006), pero esto varía como resultado de la variabilidad intrínseca de los recursos (p.ej. variaciones biogeoquímicas asociadas con la dinámica hidrológica del lago), lo que es considerado como fragmentación de nicho por Wetzel (2001). Adicionalmente, al analizar la dinámica trófica del zooplancton es necesario tener presente la variabilidad ambiental de los ecosistemas de Várzea descrita por Junk et al. (1989), por lo que es de esperarse que la interrelación entre la estructura de la comunidad ecológica, su estabilidad y los procesos que ocurren dentro del ecosistema, que constituyen la red trófica (De Ruiter et al. 2005), cambien también en los períodos limnológicos de *aguas bajas*, inundación, *ascenso* y *descenso* de aguas.

La materia orgánica en descomposición o detrito, ocupa un lugar importante en los flujos de energía de los ecosistemas acuáticos, como lo han evidenciado Moore et al. (2004). Su dinámica y heterogeneidad, así como su omnipresencia en estos sistemas también le confiere un carácter de amplia variabilidad, en la medida en que su composición varía en términos proporcionales (de origen vegetal o animal) y bioquímicos. Adicionalmente, al estudiar los detritos como una fuente de energía en ecosistemas acuáticos, es necesario definir cuál es su posición en los modelos topológicos actuales de las cadenas tróficas. De acuerdo con Pimm et al. (1991), el detrito es una trofoespecie basal, en el mismo nivel de los productores primarios y en ese sentido es asumida como una trofoespecie funcional por Andramunio-Acero & Caraballo (2012) en la medida en que no tiene presa sino depredadores.

Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  obtenidos para el detrito durante este estudio reflejan esa amplia variabilidad en su composición, principalmente en términos del  $\delta^{15}\text{N}$ , que presenta valores de 8‰ (correspondiente a consumidores secundarios) hasta -4,5‰ que es una marca isotópica asociada con plantas terrestres, que utilizan nitrógeno atmosférico

(Martinelli et al. 2009). Sin embargo, a pesar de su amplia variación isotópica, no se evidencia una relación trófica significativa con el zooplancton en ninguno de los períodos estudiados, si bien rutas alternas, a través de los protozoos no fueron evaluadas en este estudio.

De acuerdo con Azam et al. (1983), el *microbial loop* es el consumo, por parte de las bacterias, del COD producido por las algas, seguido de un consumo de esas bacterias por parte de los protozoos, lo que permite la transferencia de energía para los niveles tróficos superiores y, por lo tanto, el control (junto con la producción primaria) de la productividad de los ecosistemas acuáticos (Caraballo 2009). Estas bacterias heterotróficas son consumidas directamente por protozoos y zooplancton, cambiando la idea de una cadena trófica lineal, en la medida en que el *microbial loop* podía transferir una gran cantidad de energía (10-50% del carbono de la fotosíntesis) a través de la vía alternativa: COD - bacteria – protozoos.

Las bacterias presentaron una fuerte relación con los productores primarios tipo C<sub>3</sub>, con un  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-27,04\text{‰} \pm 1,57$  (n = 17), lo que representa una participación mínima del carbono de origen C<sub>4</sub> (28,64%). Esta situación es diferente a la encontrada en la Amazonia Central brasileña por Waichman (1996) y Caraballo (2012), donde fueron detectados para las bacterias heterotróficas valores entre -14 y -16‰ y un aporte mínimo de 75% del carbono C<sub>4</sub> a la biomasa bacteriana. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para las bacterias heterotróficas se muestran levemente asociados con los valores del zooplancton y peces, lo que permite señalar una participación relevante del *microbial loop* en el flujo de carbono de este sistema acuático.



Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  muestran una relación trófica pobre entre fitoplancton ( $-32,53\text{‰} \pm 1,97$ ) y sus consumidores directos del zooplancton ( $-37,99\text{‰} \pm 2,14$ ), siendo esta observación complementada por los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  del zooplancton ( $6,12\text{‰} \pm 0,59$ ) y del fitoplancton ( $7,38\text{‰} \pm 1,1$ ) que no evidencian una relación de fraccionamiento trófico. El  $\delta^{15}\text{N}$  del fitoplancton no presentó variación significativa en los períodos limnológicos, pero si el  $\delta^{13}\text{C}$ , que fue más negativo en *aguas altas* ( $-34,69\text{‰} \pm 1,37$ ) que en las *aguas bajas* ( $-30,83\text{‰} \pm 2,01$ ). A pesar de tener en cuenta la interferencia del carbono orgánico particulado en el análisis isotópico de la muestra (Hamilton et al. 2005), que genera enriquecimiento de  $\delta^{15}\text{N}$  y el cual es un procedimiento (fitoplancton+COP) regular en estudios de este tipo realizados en la Amazonia Central (Araujo-Lima et al. 1986, Forsberg et al. 1993), siempre hubo relación trófica evidente entre estos dos grupos (Caraballo et al. 2011).

Los resultados encontrados indican una relación trófica débil entre el zooplancton y los productores primarios fitoplanctónicos. El empobrecimiento de  $\delta^{13}\text{C}$  en el zooplancton ( $-42,32\text{‰}$ ) puede estar asociado al consumo de una fracción de carbono metanogénico, que es bastante negativo, evento registrado también por Calheiros (2003) y que ha sido ampliamente demostrado en el hipolimnio de lagos de inundación, de la misma forma que su aporte a las capas superiores de la columna de agua durante eventos de mezcla (Caraballo 2010). Esta especialización del zooplancton en consumir una fracción de varios gremios tróficos puede ser el resultado de la variabilidad intrínseca de los recursos, como resultado de las variaciones biogeoquímicas asociadas con la hidrología de los lagos.

## CONCLUSIÓN

En general se encontró que el zooplancton del sistema Yahuaraca presenta un nicho isotópico (el espacio definido por los ejes de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$ ) reducido, en la medida en que las amplitudes isotópicas para los dos isótopos estudiados son bajas: -35,54 y -38,3‰ para el  $^{13}\text{C}$  y entre los 6,0 y 7,53‰ para el  $^{15}\text{N}$ . Así, considerando que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  para el zooplancton en todos los períodos son más empobrecidos que el fitoplancton, concluimos que la principal (no exclusiva) fuente de alimentación del zooplancton en el sistema Yahuaraca se basa en el consumo de una fracción altamente negativa del componente microbiano del perifiton y del detrito, lo que representa una opción diferente a las encontradas por otros investigadores en el Amazonas.

## AGRADECIMIENTOS

A COLCIENCIAS, la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia y la Universidad de Sucre por financiar el proyecto “*Estructura trófica del sistema lagunar Yahuaraca en la Amazonia colombiana*” y al Programa Bicentenario-Amazonia por apoyar el desarrollo de “*Valoración integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuaraca (Amazonia colombiana): su importancia en el cambio climático global*”. A Gabriel Aricari, Claudio Fernández, Dora Martín, Ana Milena Manjarrés-Hernández, Edgar Prieto y Claudia Andramunio por su apoyo en campo y a Diana Marciales por la elaboración del mapa.

**REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- Andramunio-Acero C. 2013. Dinámica sucesional y ecología trófica de la comunidad perifítica en dos ambientes del sistema lagunar de Yahuaraca (Amazonas, Colombia). Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia – sede Amazonía. Leticia, Amazonas. 87 p.
- Andramunio-Acero C, Caraballo P. 2012. Análisis de las relaciones tróficas en un lago de inundación de la Amazonia colombiana. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 4(1):102-120.
- Araujo-Lima CA, Forsberg BR, Victoria R, Martinelli LA. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science* 234: 1256-1258.
- Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine ecology progress series*. Oldendorf. Vol. 10, No. 3, pp. 257-263.
- Calbet A, Saiz E. 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.* 38: 157–167.
- Calheiros DF. 2003. Influência do pulso de inundação na composição isotópica ( $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$ ) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal – MS). Tese de Doutorado. USP - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 164p
- Caraballo P. 2009. Uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno para estudios de ecología acuática. *Boletín científico CIOH*. 27: 176-187.
- Caraballo, P. 2010. O papel do microbial loop na dinâmica trófica de um lago de varzea na Amazônia Central. Tese de Doutorado, Curso de Ecologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA. 232p.

- Caraballo P, Sánchez-Caraballo A, Forsberg B, Leite R. 2011. Crescimento populacional e análise isotópica de *Diaphanosoma spinolosum* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea: Cladocera), alimentadas com diferentes frações de seston natural. Acta Scientiarum. Biological Sciences. Maringá, 33(1): 11-19
- Caraballo P, Forsberg B, Rosseval D, Leite G. 2012. Papel trófico del *microbial loop* en un lago de inundación de la Amazonia Central. Acta Biológica Colombiana. 17: 103-116
- Carpenter SR, Pace M, Cole JJ, Van de Bogert M, Bade D, Bastviken D, Gille RM, Hodgson JR, Kitchell JF, Kritzberg ES. 2005. Ecosystems subsidies: terrestrial support of aquatic food webs from  $\delta^{13}\text{C}$  addition to contrasting lakes. Ecology 86: 2737-2750
- De Ruiter P, Wolters V, Moore J, Winemiller K. 2005. Food Web Ecology: Playing Jenga and Beyond. Science, Vol 309: 68-70.
- Engle D, Melack JM. 2000. Methane emissions from an Amazon floodplain lake: Enhanced release during episodic mixing and during falling water, Biogeochemistry, 51:71–90.
- Forsberg BR, Araujo-Lima CR, Martinelli LA, Victoria RL, Bonassi J. 1993. Autotrophic Carbon Sources for Fish of the Central Amazon Ecology. 74(3): 643-652
- Hamilton SK, Sippel SJ, Bunn SE. 2005. Separation of algae from detritus for stable isotope or ecological stoichiometry studies using density fractionation in colloidal silica. Limnol. Oceanogr.: Methods 3: 149-157.
- Junk WJ. 1980. Áreas inundáveis - um desafio para limnologia. Acta Amazonica, 104: 775-795.
- Junk WJ. 1985. The Amazon floodplain - a sink or source for organic carbon? Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg.

- Junk W, Bayley P, Sparks R. 1989. The flood pulse concept in river - floodplains systems. En: Dodge DP, editor. Proceedings of the international large river symposium. Canadian Special Publication Fisheries and Aquatic Sciences, 106: 110-127.
- Knight T., McCoy. M, Chase. J, McCoy. K, Holt. R. 2005. Trophic cascades across ecosystems. Nature. Vol. 437: 880-883
- Kankaala P, Taipale S, Grey J, Sonninen E, Arvola L, Jones RI 2006. Experimental<sup>13</sup>C evidence for a contribution of methane to pelagic food webs in lakes. Limnology and Oceanography. 51(6): 2281-2827.
- Leite RG, Araujo-Lima CA, Victoria RL, Martinelli LA. 2002. Stable isotope analysis of energy sources for larvae of eight fish species from the Amazon floodplain. Ecology of Freshwater Fish: 11: 56-63.
- Lindeman, R. J. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23: 399-418
- Martinelli LA, Victoria RL, Matsui E, Forsberg BR, Mozeto AA. 1988. Utilização das variações naturais de  $\delta^{13}\text{C}$  no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquáticos: princípios e perspectivas. 1988. Acta Limnol. Brasil, 11: 859-882
- Martinelli LA, Victoria RL, Forsberg BR, Richey JE. 1994. Isotopic composition of majors carbon reservoirs in the Amazon floodplain. International Journal of Ecology and Environmental Sciences, New Delhi, 20: 31-46.
- Martinelli L, Ometto J, Ferraz E, Victoria R, Camargo P, Moreira M. 2009. Desvendando questões ambientais com isotopos estáveis. Oficina de Textos. São Paulo. 144 p.
- Melack J, Forsberg B. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes, pp. 235-276. En: McClain ME, Victoria R, Richey J. (eds.). The Biogeochemistry of the Amazon Basin and its Role in a Changing World, New York, Oxford University Press.
- Michener RH, Schell DM. 2007. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. En Lajtha H, Michener RH. (eds.). Stable isotopes in ecology and

- environmental science. Second edition, Oxford: Blackwell Scientific. cap.7, p. 138-157.
- Minagawa M, Wada E. 1984. Stepwise enrichments of  $\delta^{15}\text{N}$  along food chains; further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochem Cosmochim Acta*, 48: 135-140.
- 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, Wall D. 2004. Review: Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 584-600.
- Mozeto AA, Umbuzeiro GA, Jardim WF. 2006. Métodos de Coleta, Análises Físico-Químicas e Ensaio Biológicos e Ecotoxicológicos de Sedimentos de Água Doce. 1st ed., Cubo: São Carlos.
- Núñez-Avellaneda M, Duque SR. 2001. Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia Colombiana. En: Franky C, Zárate C, (eds.). Imani Mundo: Estudios en la Amazonia colombiana. Bogotá (Colombia): Unibiblos. p. 305-335.
- Oliveira AC, Soares MG, Martinelli LA, Moreira MZ. 2006. Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lake. *Aquat. Sci.* 68: 229-238.
- Perga ME, Kainz M, Matthews B, Mazumder A. 2006. Carbon pathways to zooplankton: insights from the combined use of stable isotope and fatty acid biomarker. *Freshwater Biology* 51: 2041–2051
- Peterson BJ, Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 18: 293-320.
- Pimm SL, Lawton JH, Cohen JE. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669-674.

- Porter K. 1996. Integrating the microbial loop and the classic grazer food chain into a realistic planktonic food web. In: Polis G, Winemiller KO (eds.). Food webs: integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall.
- Rejas D, Muylaert K, De Mester L. 2002. Primeros datos sobre la comunidad microbiana en una laguna de Várzea en la Amazonia boliviana (Laguna Bufeos, Cochabamba). *Ecología en Bolivia*, 37(2): 51-53.
- Santana A, Benedito E, Ducatti C, Lansac- Tôha F. 2011. Isotopic fractionation and trophic position of zooplankton species in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*. 71: 71-76
- Schindler D, Scheuerell MD. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos* 98: 177–189.
- Stabell T. 1996. Ciliates bacterivory in epilimnetic waters. *Aquat. Microb. Ecol.* 10: 265-272
- Smyntek P, Teece M, Schulz K, Thackeray S. 2007. A standard protocol for stable isotope analysis of zooplankton in aquatic food web research using mass balance correction models. *Limnology and oceanography methods*. 52(5): 2135-2146
- Vander Zanden MJ, Rasmussen JB. 2001. Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: Implications for aquatic food webs studies. *Limnol. Oceanogr.*, 46(8): 2061–2066
- Waichman AV. 1996. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake. *Hydrobiologia* 341: 27–36.
- Wantzen KM, Machado FA, Voss M, Boriss H, Junk WJ. 2002. Flood pulse-induced isotopic changes in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences* 64: 239-251.
- Wetzel RG. 2001. *Limnology, lake and rivers ecosystems*. Third edition. Academic Press.

Work K, Havens K, Sharfstein B, East T. 2005. How important is a bacterial carbon to planktonic grazers in a turbid subtropical lake? *Journal of Plankton Research* 27 (4): 357-372



## ANEXOS

**Anexos 1.** Valores promedio y de desviación estándar para cada uno de los períodos hidrológicos y gremios trabajados (\* No se pudo obtener una señal isotópica debido a que la cantidad de muestra no fue suficiente; \*\* Único valor obtenido para este ítem; - el estudio solo abarcó el período de aguas altas y bajas).

<i>Gremio</i>		<i>Aguas altas</i> <i>2010</i>	<i>Aguas altas</i> <i>2011</i>	<i>Aguas bajas</i>	<i>Aguas</i> <i>ascenso</i>
<i>Detritus</i>	$\delta^{13}\text{C}$	-32,92 ± 0,78	-31,1 ± 0,46	-31,68 ± 1,50	-33,17 ± 0,95
	$\delta^{15}\text{N}$	0,27 ± 3,59	7,34 ± 0,72	10,15 ± 4,61	*
<i>Bacterias</i>	$\delta^{13}\text{C}$	-25,17 ± 0,65	*	-27,51 ± 1,24	-28,43 ± 0,85
	$\delta^{15}\text{N}$	2,83 ± 0,88	*	*	6,96 ± 0,70
<i>Perifiton</i>	$\delta^{13}\text{C}$	-	-31,36 ± 0,56	-31,96 ± 0,42	-
	$\delta^{15}\text{N}$	-	0,56 ± 2,68	0,42 ± 1,20	-
<i>Fitoplancton</i>	$\delta^{13}\text{C}$	-34,78 ± 1,56	-30,43 ± 0,40	-33,08 ± 1,81	-30,83 ± 1,18
	$\delta^{15}\text{N}$	6,60 ± 0,87	13,56 ± 2,01	9,831**	7,42 ± 1,21
<i>Zooplancton</i>	$\delta^{13}\text{C}$	-39,16 ± 1,05	-33,50 ± 2,43	-35,52 ± 1,69	-39,30 ± 2,32
	$\delta^{15}\text{N}$	5,79 ± 0,53	9,86 ± 0,23	5,77 ± 1,11	6,81 ± 0,98