

RESPUESTAS DEL ZOOPLANCTON EN UN SISTEMA TROPICAL (EMBALSE LA CHAPA, COLOMBIA) CON ALTA TENSIÓN AMBIENTAL

Zooplankton Responses in a Tropical System (La Chapa Reservoir, Colombia) with Environmental Stress

NELSON JAVIER ARANGUREN-RIAÑO¹, Ph. D.; JOSÉ DANIEL MONROY-GONZÁLEZ¹, M.Sc.

¹ Unidad de Ecología en Sistemas Acuáticos UDESA, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Escuela de Ciencias Biológicas, UPTC, Avenida Central del Norte. Tunja, Colombia.

Autor de correspondencia: Nelson Javier Aranguren-Riaño, nelson.aranguren@uptc.edu.co

Presentado el 3 de mayo de 2013, aceptado el 25 de octubre de 2013, fecha de reenvío el 11 de marzo de 2014.

Citation / Citar este artículo como: ARANGUREN-RIAÑO NJ, MONROY-GONZÁLEZ JD. Respuestas del zooplancton en un sistema tropical (embalse La Chapa, Colombia) con alta tensión ambiental. Acta biol. Colomb. 2014;19(2):281-290.

RESUMEN

Los procesos de transformación ambiental que se dan en la actualidad en un marco de cambio climático, generan modificaciones en los ecosistemas y comunidades biológicas, ¿cómo responden las poblaciones a estos factores de tensión?, ¿qué efectos se darían sobre la diversidad taxonómica y ecológica? Se analizó la variación de la composición taxonómica y estructura del zooplancton en función de los cambios ambientales en un reservorio tropical ubicado a 6° 02' 18" N y 73° 29' 16" O. Semanalmente se realizaron muestreos en la zona limnética del sistema durante cuatro meses que abarcaron los periodos seco, de transición y de alta precipitación. Se estableció un alto grado de variabilidad temporal asociada al poco tiempo de retención hidráulica estimado en ocho días. Se registraron nueve especies en el zooplancton, entre ellas *Keratella tropica tropica* y *Thermocyclops decipiens* que fueron las más abundantes y constantes. Los valores de diversidad H' y riqueza S hallados se consideran bajos, lo que corresponde a una comunidad poco madura vinculada a un ambiente físico fluctuante, evidenciado en los elevados coeficientes de variación de la conductividad eléctrica y la transparencia Secchi. La fluctuación del volumen del sistema en lapsos cortos de tiempo, genera cambios significativos en la expresión física del sistema con efecto directo sobre la composición y estructura del zooplancton. En general el modelo de respuesta del zooplancton en este reservorio, se ajusta a los supuestos de la hipótesis de disturbio intermedio.

Palabras clave: embalse La Chapa, hipótesis del disturbio intermedio, tensión ambiental, zooplancton.

ABSTRACT

Processes of environmental transformation that currently occur in the climatic change context generate changes in ecosystems and biological communities. ¿how populations respond to these stressors? ¿what effects could occur on taxonomic and ecological diversity? The taxonomic composition and structure of the zooplankton was analyzed with relationship to environmental changes in a tropical water reservoir located at 6° 02' 18" N and 73° 29' 16" W. During four months, samples were taken weekly covering stations of low, medium, and high precipitation. A high degree of temporal variability was established, it associated with a short hydraulic retention time estimated at eight days. Nine species of zooplankton were

collected, of which *Keratella tropica tropica* and *Thermocyclops decipiens* were the two most abundant and constant species. Found values of H' diversity and S richness were considered low, corresponding to a little mature community associated with a fluctuating physical environment and supported by high variation coefficients of electrical conductivity and Sechhi disk transparency. Drastic variations on the system volume in short time lapses generate important changes in the physical expression of system with a direct effect on composition and structure of the zooplankton. In general, the response model of the zooplankton in the reservoir according to the statement by the intermediate disturbance hypothesis.

Keywords: environmental stress, intermediate disturbance hypothesis, La Chapa reservoir, zooplankton.

INTRODUCCIÓN

Hutchinson (1961) estableció que el reemplazo de las especies en un ambiente está determinado por la exclusión generada en la competencia por recursos, proceso que a la vez está regulado por los cambios estacionales en las condiciones del ambiente. El interés de estos principios ecológicos radica en la posibilidad de comprender procesos naturales como la sucesión ecológica que, como lo define Odum (1969) corresponde al proceso de ordenamiento de la comunidad frente a la expresión del hábitat, “estrategia” que garantiza su permanencia en una determinada escala de tiempo. Así, modificaciones causadas sobre el ambiente por perturbaciones antrópicas o de otra naturaleza, podrán ser evaluadas a través de las respuestas de las entidades biológicas, en el contexto de la comunidad a la que pertenecen.

Un factor regulador de la diversidad es el grado de estabilidad del ambiente físico, Connell y Orias (1964) plantearon que el costo derivado en los procesos de regulación fisiológica sería más bajo en un ambiente estable, lo cual posibilita una mayor inversión en crecimiento y reproducción por parte de las poblaciones y se proveen mayores oportunidades de formación de asociaciones interespecíficas entre las poblaciones existentes y entre nuevas especies. Sobre la diversidad en el plancton, Margalef (1957), Flöder y Sommer (1999), Beisner (2001) manifestaron que la heterogeneidad temporal

en la disponibilidad de recursos y el nivel de fluctuación del ambiente físico tienen un fuerte impacto y están estrechamente relacionados, sin embargo no habría claridad en la forma como opera estos procesos. Aunque la comprensión de este tipo de mecanismos sigue siendo un desafío para los investigadores (Gaston, 2000), se reconoce a la variabilidad temporal de las condiciones del ambiente como factor determinante de la estructura de las comunidades (Rutherford *et al.*, 1999; Ruokolainen *et al.*, 2009). Aranguren *et al.* (2011), identificaron el grado de variación temporal de las condiciones del hábitat como el factor que mejor explica los cambios en la riqueza de crustáceos planctónicos en sistemas lénticos del Neotrópico, especialmente por la variación de la profundidad máxima, temperatura y concentración de oxígeno.

El embalse La Chapa por su pequeño tamaño y bajo tiempo de retención hidráulico, expresa una importante variación temporal en las condiciones del hábitat, esto facilita el seguimiento al proceso de ajuste u ordenamiento por parte del plancton consumidor como respuesta a este factor de tensión ambiental. Además permite evaluar el efecto de diferentes grados de perturbación ambiental sobre la diversidad taxonómica y ecológica del zooplankton, considerado de interés para establecer el nivel de complejidad en comunidades acuáticas (Connell, 1978).

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio

El embalse La Chapa está localizado en el municipio de Santana, noroccidente del departamento de Boyacá (Colombia) a 6° 02' 18" N y 73° 29' 16" W, a una altitud aproximada de 1650 m s. n. m., en una región con temperatura atmosférica media anual de 23 °C y régimen de precipitación bimodal. El embalse está destinado desde el año 1999, como reservorio de agua para el abastecimiento permanente de una parte de la población rural y en periodos secos como fuente alternativa de abastecimiento del sector urbano del municipio de Santana. En la tabla 1 se presentan algunas características morfométricas del sistema.

Contexto espacial y temporal del muestreo

Las muestras se obtuvieron en un punto central del cuerpo de agua, integradas a partir de tres niveles de profundidad de

Tabla 1. Características morfométricas del embalse La Chapa.

Descriptor	Magnitud
Profundidad máxima - PM (m)	4,8
Profundidad media - Pm (m)	3,9
Aproximación a la forma de la cubeta. $R = Pm / PM$	0,81
Área (m ²)	4670
Retención hidráulica (días)	5 a 9
Capacidad (m ³)	18200

terminados por la transparencia: Superficie, 1 DS y 3 DS. Se realizaron 16 muestreos semanales entre las 10:00 y las 12:00 horas, abarcando periodos climáticos contrastantes. Lewis (1979), Saunders y Lewis (1988), sostienen que la frecuencia temporal ideal para evaluar patrones de cambio en la comunidad zooplanctónica en ambientes tropicales debe ser semanal, mediante colecta de series verticales de las muestras.

Colección de muestras biológicas

Se usó una red de diámetro de poro de 45 μm para coleccionar las muestras mediante arrastres intensivos en la columna de agua de la zona limnética del embalse. Para las muestras cuantitativas se usó una botella tipo van Dorn de 2,3 litros de capacidad (Wetzel y Likens, 1991), con la que se extrajeron 11,5 litros de agua por cada una de tres profundidades. Una vez colectadas, las muestras se preservaron en solución de formalina al 4 % (Aranguren, 2002).

Para el análisis de clorofila *a*, se integró una muestra de 2 litros de la superficie y de una profundidad Secchi. La muestra fue aislada de la luz y refrigerada a 4 °C y luego se transportó al laboratorio.

Colección de información física y química

Se midió *in situ*: el oxígeno disuelto (OD) mediante el método Winkler, la conductividad eléctrica y la temperatura mediante conductímetro digital YSI 30, pH con un pH-metro Schott PH 11, la dureza total por colorimetría, la transparencia con disco Secchi, siguiendo las recomendaciones de APHA-AWWA-WEF (1999), Ruíz (2002). Estas mediciones se realizaron a nivel superficial y simultáneamente con el muestreo biológico. Además se consideró la variación del nivel de llenado del sistema, mediante evaluación del comportamiento de la profundidad máxima.

Para análisis en laboratorio de sólidos suspendidos totales, alcalinidad, formas de nitrógeno, fósforo reactivo soluble y fósforo total, quincenalmente se tomó una muestra de 1000 ml a 1 DS de profundidad, la cual se mantuvo refrigerada a 4 °C y en ausencia de luz. Se adicionó H_2SO_4 hasta alcanzar $\text{pH} < 2$ para la estimación de nutrientes en laboratorio (APHA-AWWA-WEF, 1999).

Procesos de laboratorio para muestras biológicas

La identificación taxonómica se hizo siguiendo el protocolo de microdissección planteado por Gaviria y Aranguren (1998). Se usaron claves taxonómicas especializadas y reportes específicos acerca de la composición de zooplancton como: Koste (1978), Reid (1985), Gaviria (1994), Flöbner (2000), Gaviria y Aranguren (2007).

La cuantificación se realizó en cámaras tipo Sedgwick-Rafter. Se implementaron submuestreos al azar hasta obtener un número cercano a 100 individuos de la especie más abundante (Wetzel y Likens, 1991; De Paggi y Paggi, 1995).

La concentración de clorofila *a* se obtuvo mediante filtración en GF/F de 0,45 μm de diámetro de poro y extracción en so-

lución de acetona. La lectura en espectrofotómetro se realizó por método monocromático con corrección a 665 nm antes y después de acidificación para establecer efecto de turbidez.

Tratamiento de datos

Se elaboró una matriz primaria de presencia-ausencia y densidad absoluta de individuos por litro. Para estimar atributos de la comunidad asociados con la expresión de diversidad, se estimó la dominancia Simpson (I), heterogeneidad de Shannon-Wiener (H') y uniformidad (H'/H' máx.) (Washington, 1984; Magurran, 1989).

Para evaluar el comportamiento temporal de las poblaciones e identificar probables asociaciones taxonómicas, se realizó un análisis de agrupamiento usando como criterio la similitud en la expresión de la abundancia de las poblaciones, mediante el índice de Bray-Curtis (Krebs, 1989; Weithoff *et al.*, 2001). El análisis de la expresión de diversidad en la escala temporal y espacial se fundamenta en la estimación de los coeficientes de correlación (Zar, 1999), calculados para la asociación entre la diversidad (H'), la uniformidad y la Dominancia Simpson (I), de acuerdo con la propuesta de Ramírez y Díaz (1997).

La información ambiental (física, química y clorofila *a*) se interpretó mediante estadística descriptiva: promedio y grado de dispersión (desviación estándar y coeficiente de variación) para cada variable (Guisande *et al.*, 2006). La relación del efecto del cambio de nivel del embalse sobre los parámetros físicos y químicos se realizó mediante estimación del coeficiente de correlación de Pearson (Zar, 1999).

Para identificar posibles efectos de los cambios físicos del ambiente sobre la estructura de la comunidad se realizó un análisis gráfico de la relación entre el grado de variación (desviación estándar) estimado para el cambio semanal de cada variable física y la expresión de la diversidad (H') del zooplancton.

RESULTADOS

En el embalse La Chapa, la transparencia Secchi, la dureza total y la conductividad eléctrica, presentaron la mayor variación temporal durante el estudio con coeficientes de variación (CV) de 42 %, 22 % y 16 %, respectivamente. En la tabla 2, se presenta información de las variables físicas y químicas obtenidas *in situ* para el embalse.

Teniendo en cuenta que el cambio de nivel del embalse es determinante de la condición física del ambiente, se establecieron cuatro periodos hidrológicos, usando como criterio el comportamiento de la profundidad máxima: nivel bajo, nivel de ascenso, nivel máximo y variación del máximo. Se destaca que la transición entre los periodos hidrológicos se da de forma rápida, dado el corto tiempo de retención hidráulica del sistema (Tabla 1).

En cuanto a la composición específica del zooplancton, se identificaron nueve taxones. La lista de especies se presenta en la tabla 3.

Tabla 2. Información de las variables físicas y químicas medidas in situ en la superficie del embalse La Chapa durante el periodo de estudio.

Fecha	Prof. Máx. metros	T. Secchi metros	Cond. $\mu\text{S}/\text{cm}$	Temp. $^{\circ}\text{C}$	pH	O.D. mg/l	Dureza T. mg/l CaCO_3
29/01/2004	2,5	0,9	208	25	8,33	6,8	137
02/04/2004	2,8	0,65	221	25	7,5	6,1	123
08/04/2004	3,5	0,6	198	25	6,2	5,1	118
15/04/2004	4,5	0,8	183	23	5,8	5,7	92
23/04/2004	4,9	0,9	143	22,5	7,6	4,9	73
29/04/2004	4,9	1,5	152	22,7	6,03	5,4	83
06/05/2004	5	0,9	146	23,5	4,99	5,9	79
13/05/2004	5	1,75	157,2	23,5	5,61	6,6	87
20/05/2004	5	0,9	145,2	21,8	7,03	5,9	71
27/05/2004	5	1	134	22,9	7,2	7,1	69
03/06/2004	5	1,5	134,6	22,6	7,7	6,4	71
12/06/2004	5	0,9	133,1	22,5	8,1	7,1	71
17/06/2004	5	1,4	140	22,4	7,9	7,7	81
24/06/2004	5	1,4	153	23,2	7,7	7,7	85
01/07/2004	4,8	2,4	162,7	23,6	8,1	7,4	85
08/07/2004	5	2	161,5	24,3	8,6	8,2	92
15/07/2004	4,6	2,1	168,8	24,1	8,3	7,4	96
29/07/2004	5	1	152	23	8,1	7,1	85

Tabla 3. Relación del grado de constancia en el tiempo para cada especie del zooplancton en el embalse La Chapa.

Taxón	Constancia (%)	Categoría
Rotífera		
<i>Keratella tropica tropica</i>	100	constante
<i>Polyarthra bicerca</i>	66	ocasional
<i>Lepadella patella</i>	5	efímera
<i>Lecane luna</i>	5	efímera
<i>Lecane bulla</i>	20	efímera
Cladocera		
<i>Moina micrura</i>	66	ocasional
<i>Bosmina longirostris</i>	33	efímera
Copepoda		
<i>Thermocyclops decipiens</i>	100	constante
Diptera		
<i>Chaoborus</i> sp.	33	efímera

Respecto a la estructura cuantitativa de la comunidad, se destaca el dominio en densidad del rotífero *Keratella tropica tropica* (51 %), junto a *Thermocyclops decipiens* (26 %) y *Polyarthra bicerca* (21 %) como especies codominantes.

De acuerdo con el análisis de similitud (Fig. 1), se reconocen tres grupos de especies: El grupo I con especies poco abundantes y ocasionales hacia finales del periodo de estudio, el grupo II con especies abundantes y mayor constancia en el tiempo, y el grupo III con especies raras sin regularidad temporal.

La estructura de la comunidad no mantuvo una condición de estabilidad en la escala semanal, presentando cambios importantes en la distribución y proporcionalidad de las po-

blaciones. Así, solo dos especies mantuvieron constancia en el tiempo (Tabla 3), mientras que las demás especies fueron ocasionales o efímeras. Respecto a los cambios temporales de la densidad de las especies más abundantes y constantes, *Keratella tropica tropica* expresó un coeficiente de variación de 71 %, mientras que en *Thermocyclops decipiens* fue de 120 %.

DISCUSIÓN

Se destaca la mayor riqueza de especies de rotíferos respecto a los cladóceros y copépodos, lo cual es usual en las aguas continentales (Armengol, 1982), especialmente en los ecosistemas tropicales (Lewis 1996). Los taxa *Keratella tropica*,

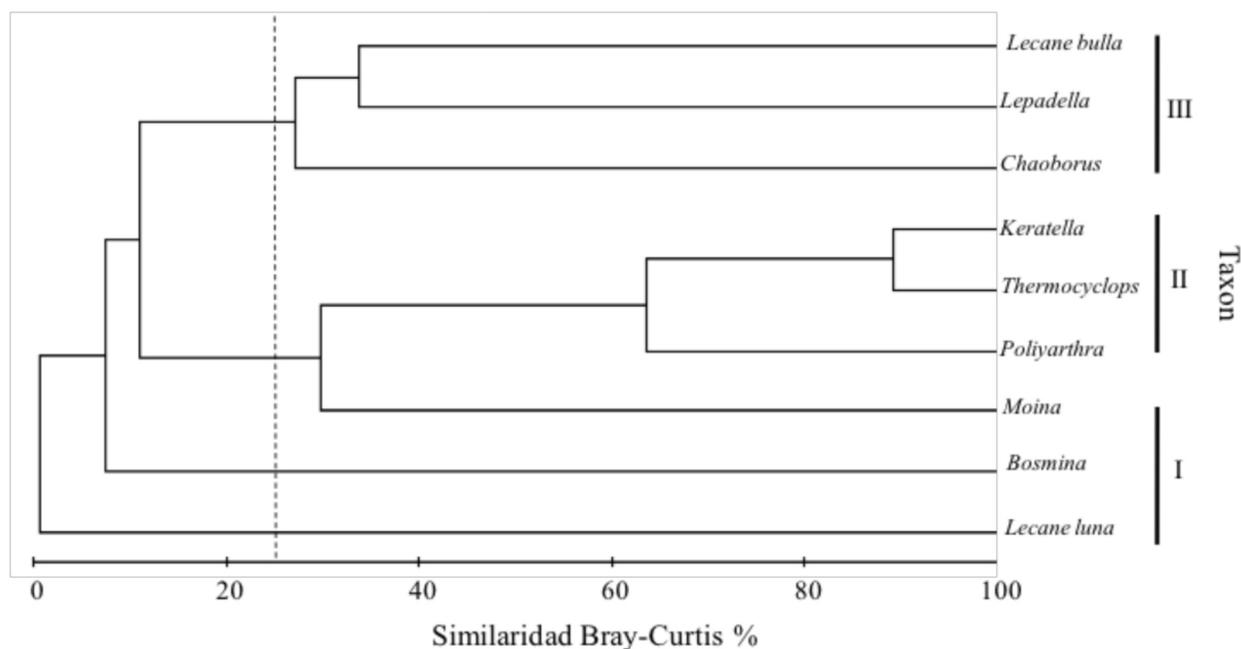


Figura 1. Análisis de agrupamiento para los taxones hallados, con base en el índice de similaridad de Bray y Curtis.

Lecane, *Moina* y *Thermocyclops*, junto a las larvas de *Chaoborus* se consideran de amplia distribución en lagos y embalses tropicales cálidos.

La mayor abundancia de los rotíferos en embalses se considera una observación frecuente (Sendacz *et al.*, 1985). Coincide con los hallazgos realizados en pequeños lagos y embalses colombianos por Ramírez y Díaz (1996; 1997), Pinilla *et al.* (1998), Jaramillo y Gaviria (2003). Esta tendencia estaría asociada a un hábitat fluctuante, con cambios temporales importantes en la condición física y química, lo que favorecería a aquellos organismos con ciclos de vida más cortos, con tasas reproductivas elevadas y poco selectivos en sus requerimientos, características que generalmente comparten los rotíferos (Esteves *et al.*, 2011). La codominancia del copépodo *Thermocyclops decipiens*, está dada por su condición de especie tolerante en sistemas con elevada cantidad de material en suspensión (Aranguren, 1998) y por su amplia distribución en aguas tropicales (Reid, 1985).

Con base en el comportamiento temporal de la densidad y constancia, *K. tropica tropica* y *T. decipiens*, son las especies más tolerantes a los cambios temporales expresados en el ambiente físico del embalse La Chapa. La conductividad eléctrica ($r = -0,91$; $p < 0,001$), dureza total ($r = -0,93$; $p < 0,001$) y temperatura ($r = -0,77$; $p < 0,001$), se relacionaron de forma significativa con el cambio temporal en el nivel de agua del embalse, cambio que sería el principal factor desencadenante de la tensión ambiental en el embalse La Chapa. Sin embargo no se establece un patrón claro de asociación entre los cambios físicos y los cambios de la densidad de las poblaciones dominantes en el sistema.

Otro factor determinante de los cambios en la densidad de las poblaciones zooplanctónicas está referido a la oferta de recursos aportados por el fitoplancton al sistema (Infante, 1988; Beisner, 2001). Para el caso del embalse La Chapa, no se presentó correlación significativa entre la cantidad de clorofila-a y la densidad total de la comunidad durante los muestreos ($r = -0,53$; $p = 0,21$). El comportamiento de estas variables se muestra en la figura 2.

Los momentos en los que se presentaron incrementos importantes de la densidad total del zooplancton (15 de abril y 17 de junio), especialmente por el aporte de los rotíferos *Keratella tropica tropica* y *Polyarthra bicerca*, indica un predominio del hábito suspensívoro y de organismos con ciclos cortos propios de un ambiente inestable (Armengol, 1982; Margalef, 1983). Según Sendacz (1984), Cisneros y Manga (1991), los incrementos de sólidos suspendidos en la columna de agua provocados por la precipitación o fenómenos de mezcla, coinciden con incrementos poblacionales de los rotíferos. Para el caso del embalse La Chapa, esto se confirma por los bajos valores de transparencia que se detectaron en los periodos de mayor dominio de *K. tropica tropica* y *P. bicerca*.

La expresión temporal de la estructura cuantitativa del zooplancton, en función de los periodos hidrológicos, se presenta en la figura 3. En general, los valores de diversidad oscilan entre 0,45 y 1,05 Bel nat./ind., considerados bajos respecto a los valores obtenidos en otros pequeños lagos artificiales por Pinilla *et al.* (1998), lo cual confirma la presencia de una comunidad poco madura en el embalse La Chapa. De acuerdo con Armengol (1982), en un embalse, posterior a la etapa de colonización se estructura una comunidad

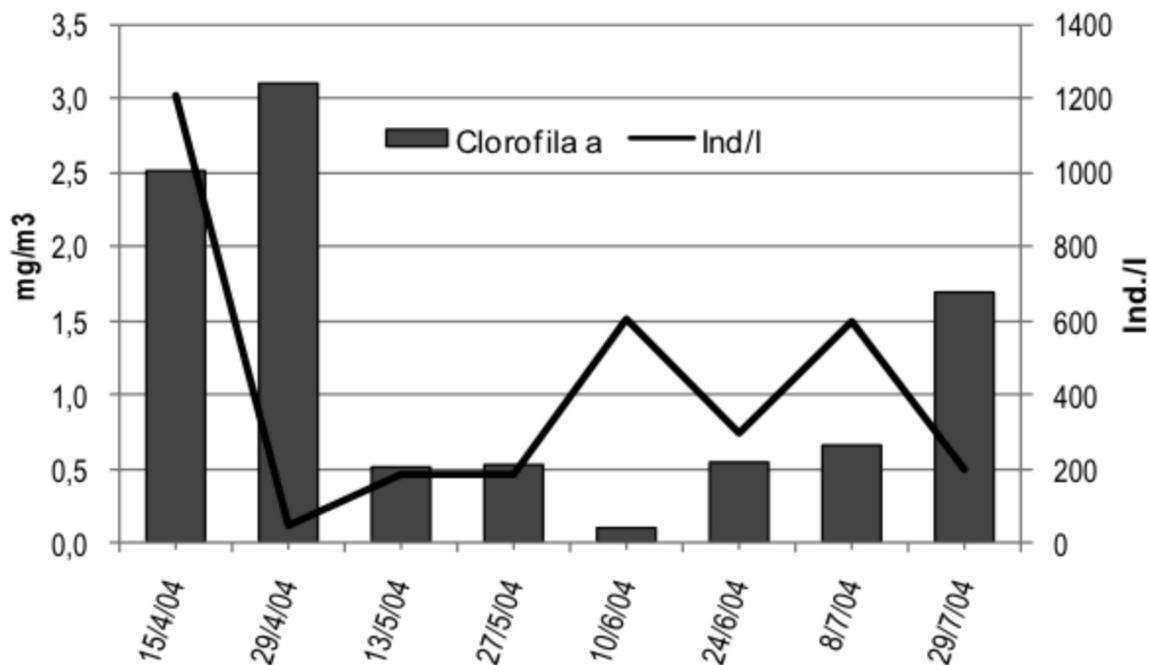


Figura 2. Comportamiento de la clorofila-a y la densidad total de individuos del zooplancton durante el estudio.

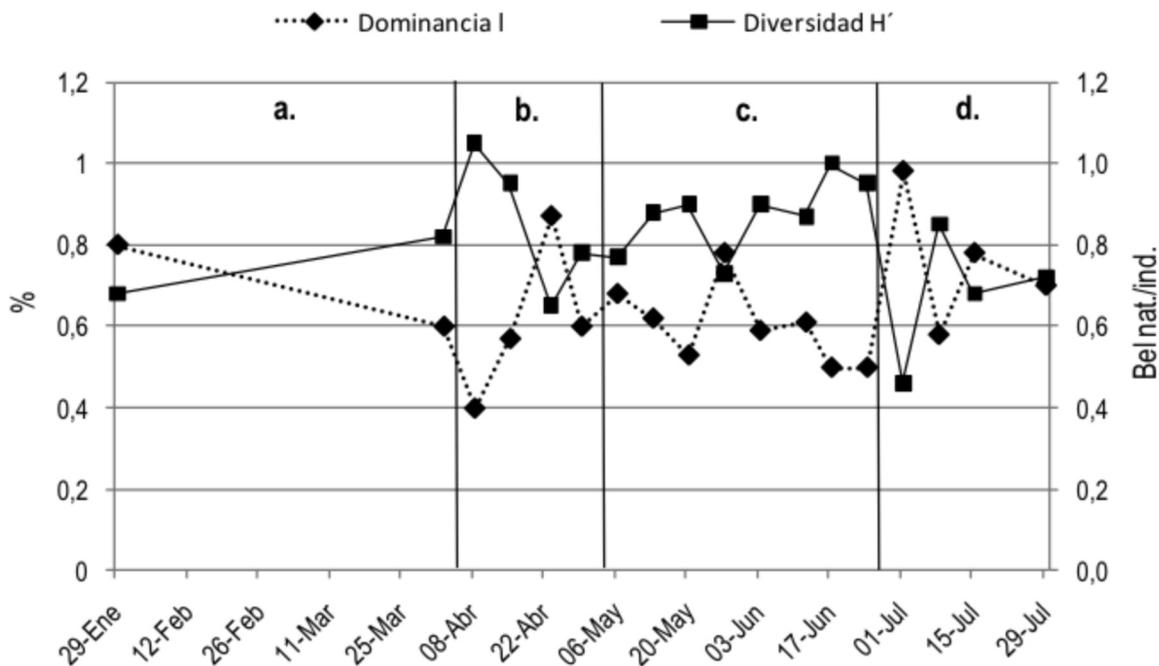


Figura 3. Cambio temporal de la diversidad (H') y dominancia (I), considerando los periodos hidrológicos: a. nivel bajo, b. ascenso, c. máximo, d. variación máximo.

más estabilizada pero con menor grado de organización (diversidad) respecto a los lagos, por lo que la baja diversidad estimada se considera típica de estos ambientes. Se establece, además, que los periodos con cambios marcados

en el nivel, se corresponden con la mayor variación de la diversidad del zooplancton. Así durante los periodos de ascenso y de fluctuación del nivel máximo, se estimaron coeficientes de variación de 23 % y 24 % respectivamente, en contraste con

los periodos de mayor estabilidad en el nivel del embalse, niveles bajo y máximo, en los que se expresa una menor variación de la diversidad, 13 % y 11 % respectivamente.

El comportamiento de la diversidad está estrechamente asociado al grado de dominancia (Fig. 4b), más que a los cambios en la uniformidad (Fig. 4a). Así la dinámica de las

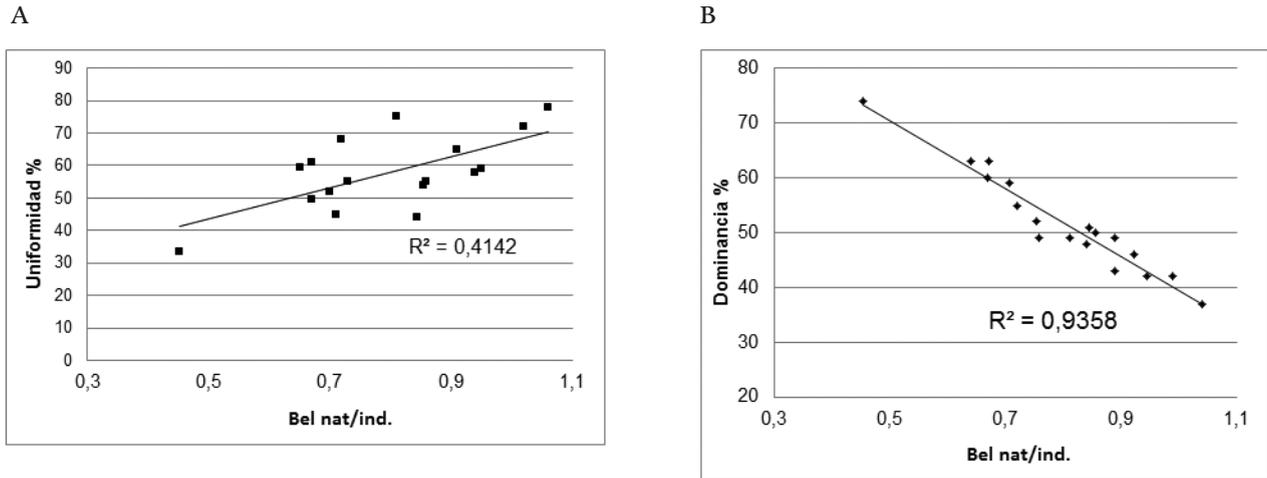


Figura 4. Correlación lineal simple para A diversidad - grado de uniformidad y B diversidad - grado de dominancia, del zooplancton en el embalse La Chapa.

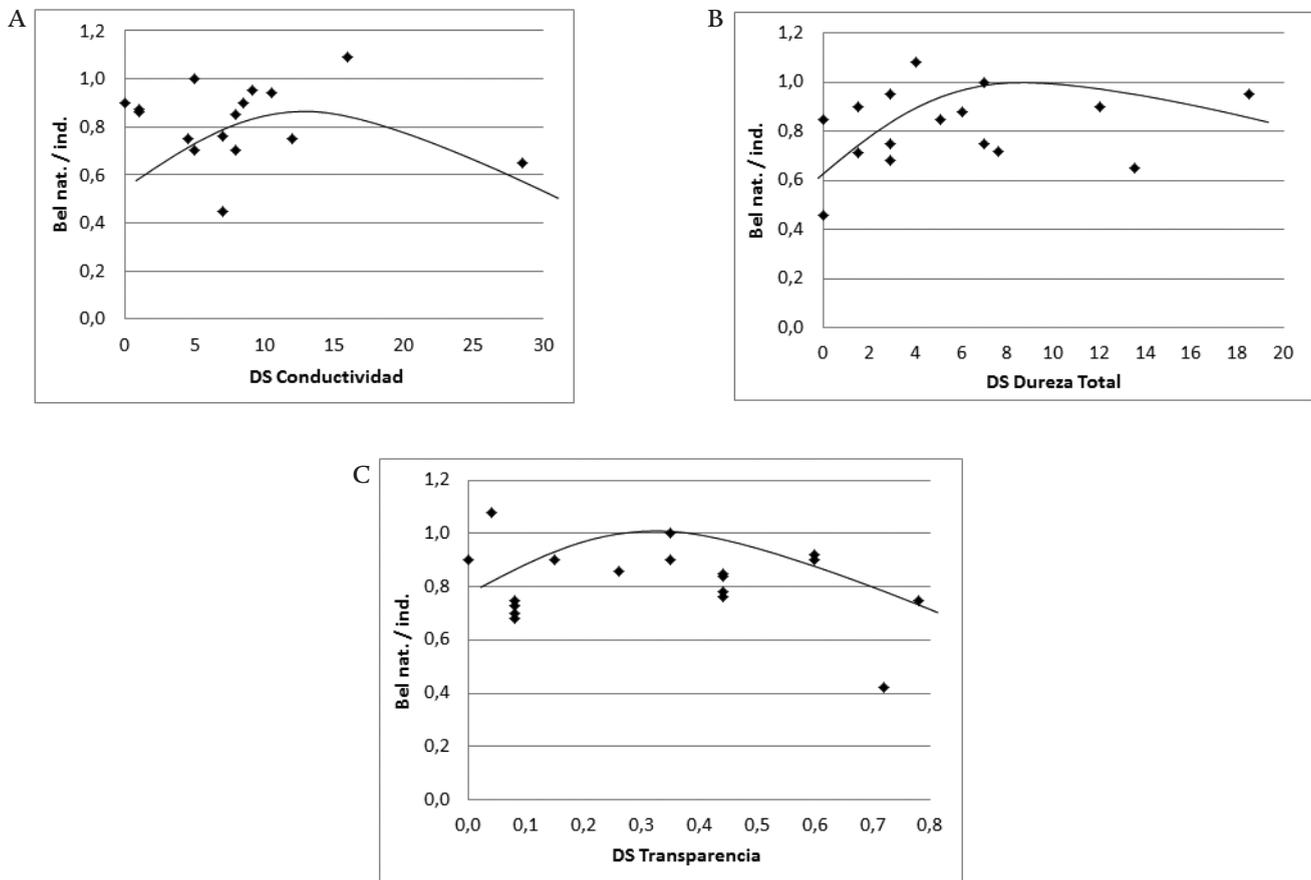


Figura 5. Relación entre la diversidad del zooplancton y el grado de variación (desviación estándar) de: A conductividad eléctrica, B dureza total, C transparencia, en el embalse La Chapa.

poblaciones más abundantes determina la estructura de la comunidad dada la ocupación efectiva de un amplio espectro del nicho y la respectiva monopolización de los recursos disponibles (Jaramillo y Gaviria, 2003).

Respecto al efecto de la intensidad de los cambios en la conductividad eléctrica, dureza total y transparencia, sobre la estructura de la comunidad considerando una periodicidad semanal, se destaca la tendencia similar en el comportamiento de estas variables (Figs. 5A y 5C). Según Armengol (1982) cambios en el grado de mineralización del cuerpo de agua son determinantes sobre la estructura de la comunidad. De la misma forma Jaramillo y Gaviria (2003) destacan el efecto de los materiales en suspensión. En contraste variables ambientales como la temperatura, el pH y el oxígeno disuelto no mostraron un patrón definido de relación con la diversidad.

La tendencia acampanada en la distribución de los datos (Figs. 5A y 5C), indica que la diversidad de la comunidad tiende a ser mayor cuando el grado de perturbación causado por cambios en la intensidad de la conductividad eléctrica, dureza total y transparencia, es intermedio. En tanto, la diversidad del zooplancton tiende a ser menor cuando hay perturbaciones extremas producidas por los cambios en la intensidad de estas variables. Esta observación se ajusta al planteamiento de Connell (1978), acerca del efecto del grado de perturbación física sobre los mecanismos de regulación de la diversidad.

La diversidad del zooplancton tiende a ser mayor cuando la conductividad eléctrica alcanza valores de variación (desviación estándar) entre 7 y 17 unidades. Respecto a la dureza total y la transparencia, estos valores máximos se expresan con grados de variación entre 4 y 8 unidades, y entre 0,2 y 0,6 unidades respectivamente.

En términos generales y como lo establece Flöder y Sommer (1999), las variaciones temporales en las condiciones ambientales, parecen más importantes en el mantenimiento de la diversidad, sobre todo en ambientes de pequeño tamaño, como el embalse La Chapa.

CONCLUSIONES

El embalse La Chapa se considera un sistema con alta variabilidad temporal. Algunas especies del zooplancton se pueden ajustar a esta temporalidad y son consideradas en este estudio como tolerantes. En este ambiente el grado de madurez del zooplancton fue bajo. La variación temporal de la diversidad (riqueza + proporcionalidad de las abundancias) se puede explicar, en parte, bajo los principios de la hipótesis del disturbio intermedio. La investigación en este tipo de ecosistemas puede proveer información relevante para comprender el efecto de tensores ambientales asociados a reducción de la predictibilidad del hábitat sobre la diversidad biológica.

AGRADECIMIENTOS

A la dirección de investigaciones DIN – UPTC, por el apoyo económico brindado a la propuesta mediante el Cod. 9002.

129. A los profesores Pablo Rodríguez Africano y Jairo Camacho Reyes de la Escuela de Ciencias Biológicas de la UPTC, por sus aportes en la fase de estructuración del proyecto. A la bióloga Patricia Pelayo Villamil por su colaboración en la fase de campo. Al biólogo Luís Antonio González Montaña por su acompañamiento en el trabajo de campo y la construcción del abstract. Al Dr. Jhon Donato por los valiosos comentarios hechos al manuscrito y a los revisores anónimos por sus importantes recomendaciones.

BIBLIOGRAFÍA

- APHA-AWWA-WEF. Standard methods for the examination of water and wastewater. 20th. Washington D.C. American Public Health Association; 1999. p. 1325.
- Aranguren-Riaño N. Estudio de los copépodos planctónicos (Crustacea) de la Ciénaga de Guarinocito, Magdalena Medio [tesis de maestría]. Bogotá: Departamento de Biología, Universidad de Los Andes. Bogotá; 1998. p. 69.
- Aranguren-Riaño N. Métodos para el Estudio del Zooplancton de Sistemas Epicontinentales. En: Rueda G, editor. Manual de Métodos en Limnología: Bogotá: Asociación Colombiana de Limnología ACL-Limnos. 2002. p. 29-36.
- Aranguren-Riaño N, Guisande C, Ospina R. Factors Controlling Crustacean Zooplankton Species Richness in Neotropical Lakes. *J Plankton Res.* 2011;33(8):1295-1303.
- Armengol J. Ecología del Zooplancton de los Embalses. *Mundo Científico.* 1982;2(11):168-178.
- Beisner B. Plankton Community Structure in Fluctuating Environments and the Role of Productivity. *Oikos.* 2001;95(3):496-510. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2001.950315.x
- Connell J. Diversity of Tropical Rainforest and Coral Reefs. *Science.* 1978;199:1304-1310.
- Connell J, Orias E. The ecological regulation of species diversity. *Am Nat.* 1964;98(903):399-414.
- Cisneros R, Mangas E. Zooplankton Studies in a Tropical Lake (Lake Xolotlán, Nicaragua). *Verh Internat Verein Limnol.* 1991;24:1167-1170.
- De Paggi SJ, Paggi JC. Determinación de la Abundancia y Biomasa Zooplanctónica. En: Lopreto E, Tell G, editors. Ecosistemas de Aguas Continentales, metodologías para su estudio. Tomo 1. Argentina: Ediciones Sur; 1995. p. 315-324.
- Esteves F, Bozelli R, Castelo Ch. Comunidade zooplanctônica. En: Esteves F. (coordinador). Fundamentos de Limnologia. 3ª Edição. Editora Interciência: Brasil; 2011. p. 523-577.
- Flößner D. Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) mitteleuropas. Netherlands: Backhuys Publishers; 2000. p. 428.
- Flöder S, Sommer U. Diversity in Planktonic Communities: An Experimental Test of the Intermediate Disturbance Hypothesis. *Limnology and Oceanography.* 1999;44(4): 1114-1119.

- Gaston K. Global Patterns in Biodiversity. *Nature*. 2000;405 (6783):220-227. DOI:10.1038/35012228.
- Gaviria S. Los copépodos (Arthropoda, Crustacea) de vida libre de las aguas continentales de Colombia. *Rev Acad Colomb Cienc Exact Fis Nat*. 1994;19(73):361-385.
- Gaviria S, Aranguren N. Guía general de laboratorio de Copepoda. Curso sistemática de zooplancton de aguas continentales. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia-IMANI; 1998.
- Gaviria S, Aranguren N. Especies de vida libre de la subclase Copepoda (Arthropoda, Crustacea) en aguas continentales de Colombia. *Biota Colomb*. 2007;8(1):53-68.
- Guisande C, A. Barreiro A, Maneiro I, Riveiro I, Vergara A, Vaamonde A. Tratamiento de datos. España: Editorial Díaz de Santos; 2006. p. 356.
- Hutchinson E. The Paradox of the Plankton. *Am Nat*. 1961;95(882):137-145.
- Infante A. El plancton de las aguas continentales. Washington D.C.: Secretaría General de los Estados Americanos; 1988. p. 125.
- Jaramillo J, Gaviria S. Caracterización física, química y estructura de la comunidad zooplanctónica de un pequeño lago tropical, lago Santander (Rionegro, Antioquia, Colombia). *Caldasia*. 2003;25(2):355-380.
- Koste W. Rotatoria - Die Rädertiere Mitteleuropas. I-II Textband. Berlin: Gebrüder Borntraeger; 1978. p. 673.
- Krebs Ch. Ecological methodology. USA: Harper Collins Publishers; 1989. p. 654.
- Lewis W Jr. Zooplankton community analysis - studies on a tropical system. New York: Springer Verlag, Inc.; 1979. p. 163.
- Lewis W Jr. Tropical Lakes: How Latitude Makes a Difference. En: Schiemer F, Boland K, editors. *Perspectivas in Tropical Limnology*. Netherlands: SPB Academics Publishing; 1996. p. 43-64.
- Magurran A. Diversidad ecológica y su medición. España: Ediciones Vedral; 1989. p. 199.
- Margalef R. La teoría de la información en ecología. *Mem Real Acad Ci Barcelona*. 1957;32:373-449.
- Margalef R. *Limnología*. Barcelona: Editorial Omega; 1983. p. 1010.
- Odum E. The Strategy of Ecosystem Development. *Science*. 1969;164(3877):262-270. DOI: 10.1126/science.164.3877.262
- Pinilla G, Anzola R, Fernández N, Paramo R. Ecología de pequeños lagos artificiales en la microcuenca de la quebrada La Playa (Caldas, Boyacá). *Geotropica*. 1998;3:5-20.
- Ramírez J, Díaz A. Fluctuación Estacional del Zooplancton en la Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. *Rev Biol Trop*. 1996-1997;44(3): 549-563.
- Reid J. Chave de Identificação e Lista de Referências Bibliográficas para as Especies Continentais Sulamericanas de Vida livre da Ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bolm Zool Uni Sao Paulo*. 1985;9:17-143.
- Ruíz E. Métodos para el Estudio de las Características Físico-Químicas del Agua. En: Rueda G, editor. *Manual de Métodos en Limnología*. Bogotá: ACL- Limnos; 2002. p. 9-14.
- Ruokolainen L, Ranta E, Kaitala V, Fowler M. Community Stability Under Different Correlation Structures of Species Environmental Responses. *J Theor Biol*. 2009;261(3): 379-387. DOI: 10.1016/j.jtbi.2009.08.010
- Rutherford S, D'hondt S, Prell W. Environmental Controls on the Geographic Distribution of Zooplankton Diversity. *Nature*. 1999;400:749-753. DOI:10.1038/23449
- Saunders J, Lewis W Jr. Dynamics and Control Mechanisms in a Tropical Zooplankton Community (Lake Valencia, Venezuela). *Ecol Monogr*. 1988;58(4):337-353.
- Sendacz S. A Study of the Zooplankton Community of Billings Reservoir - São Paulo. *Hydrobiologia*. 1984;113: 121-127. DOI: 10.1007/978-94-017-3612-1_9
- Sendacz S, Kubo E, Cestarolli M. *Limnologia de Reservatórios do Estado de São Paulo, Brasil*. VIII. Zoopláncton. *B Inst Pesca*. 1985;12(1):187-207.
- Washington H. Diversity, Biotic and Similarity Indices - a Review with Special Relevance to Aquatic Ecosystems. *Water Res*. 1984;18(6):653-694.
- Weithoff G, Norbert W, Gaedke U. The Intermediate Disturbance Hypothesis - Species Diversity or Functional Diversity?. *J Plankton Res*. 2001;23(10):1147-1155. DOI: 10.1093/plankt/23.10.1147
- Wetzel R, Likens G. *Limnological analyses*. 2 Ed. USA: Springer Verlag; 1991. p. 391.
- Zar J. *Biostatistical analysis*. 4 Ed. USA: Prentice Hall; 1999. p. 868.

