

Artículo original

Incidencia del tiempo de retención hidráulica en el plancton del reservorio La Chapa (Santana, Boyacá), Colombia

Incidence of hydraulic retention time in the plankton of the La Chapa reservoir (Santana, Boyacá), Colombia

July Andrea Barrera-Herrera^{1,*}, Nelson Aranguren-Riaño¹,
Yuli Marcela Páez-Ruíz¹, Leana Baneza Molina-Pacheco¹, Adriana Pedroza-Ramos¹,
Carlos Alejandro Díaz-Ballesteros²

¹ Grupo de Investigación Unidad de Ecología en Sistemas Acuáticos (UDES), Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia.

² Grupo de Investigación en Ingeniería Civil y Ambiental (GICA), Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia Tunja, Boyacá, Colombia.

Resumen

El tiempo de retención hidráulica (TRH) constituye un factor determinante en la expresión de la estructura biológica y el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos por su asociación con la dinámica de entrada y salida de agua del sistema, sin embargo, poco se conoce sobre el efecto de su variabilidad en la estructuración y la función de las comunidades acuáticas. En este estudio se determinó el TRH durante seis meses en un pequeño reservorio de la región andina y se analizó cómo su variación incide sobre el comportamiento de las variables físicas, químicas y biológicas. Se midieron las variables físicas y químicas del agua, y se obtuvo la batimetría del sistema y la información de diversidad taxonómica (riqueza y densidad) y funcional (riqueza y divergencia) del plancton. El TRH se estimó como la relación entre el volumen retenido y el balance del caudal. Los resultados sugirieron que: 1) un TRH menor a 30 días promovía el aumento de nutrientes y ello elevaba la productividad primaria, la concentración de oxígeno disuelto y el pH, los cuales se asocian con un aumento en la riqueza taxonómica y funcional del plancton, especialmente del fitoplancton; 2) un TRH de más de 30 días se relacionó con una menor concentración de nutrientes, el aumento de la temperatura y la conductividad eléctrica, lo que se corresponde con una simplificación de la estructura de la comunidad planctónica. Por último, se resalta el uso de la hipótesis de disturbio intermedio para comprender las observaciones y el TRH como factor determinante en la comprensión del funcionamiento de este tipo de ecosistemas.

Palabras clave: Tiempo de retención hidráulico; Reservorio; Fitoplancton; Zooplancton.

Abstract

The hydraulic retention time (HRT) is a determining factor in the expression of the biological structure and the functioning of aquatic ecosystems; it is associated with the dynamics of the water entering and leaving the system, but little is known about the effect of its variability in the structuring and functioning of aquatic communities. The HRT was determined for six months in a small reservoir in the Andean region of Colombia analyzing how its variation affects the behavior of physical, chemical, and biological variables. We measured the physical and chemical variables of the water and we determined the bathymetry of the system and the taxonomic (richness and density) and functional (richness and divergence) diversity of the plankton. The TRH was estimated as the relationship between the retained volume and the flow balance. The results suggested that: 1) an HRT of less than 30 days promotes an increase in nutrients which, in turn, increases the primary productivity, the concentration of dissolved oxygen, and the pH associated all of them with an increase in plankton taxonomic and functional richness, especially accentuated in phytoplankton; 2) an HRT of more than 30 days corresponds to a lower concentration of nutrients and an increase in temperature and electrical conductivity corresponding to the simplification of plankton community structure. We highlight the use of the intermediate disturbance hypothesis to understand the observations and of HRT as a determining factor in the functioning of this type of ecosystem.

Keywords: Hydraulic retention time; Reservoir; Phytoplankton; Zooplankton.

Citación: Barrera-Herrera JA; Aranguren-Riaño N, Páez-Ruíz YM, *et al.* Incidencia del tiempo de retención hidráulica en el plancton del reservorio La Chapa (Santana, Boyacá), Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 44(171):407-422, abril-junio de 2020. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1022>

Editor: Silvia Lucía Villabona González

***Correspondencia:**
July Andrea Barrera-Herrera;
andreba93@hotmail.com

Recibido: 1 de octubre de 2019

Aceptado: 20 de mayo de 2020

Publicado: 30 de junio de 2020



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

Introducción

La variabilidad climática induce cambios sobre las características físicas y los ciclos biogeoquímicos de los sistemas acuáticos (**De Senerpont Domis, et al.**, 2013), lo que afecta las tasas de crecimiento y abundancia, así como la composición de las comunidades biológicas (**Kosten**, 2010). Un efecto del clima y sus diferentes expresiones de variación es la modificación del tiempo de retención hidráulica (TRH). El TRH es un factor determinante en el desarrollo de los procesos energéticos y flujos de materia de los ecosistemas acuáticos, responsable de la regulación de los recursos asociados con el equilibrio dinámico entre la entrada y la salida del agua (**Van der Kamp, et al.**, 2008). Dichos procesos se vinculan a diversos requerimientos biológicos y dan lugar a importantes interacciones ecológicas que, integradas con el medio externo, pueden determinar el comportamiento general de los ecosistemas acuáticos (**Donato, et al.**, 1996; **Heino, et al.**, 2015).

A diferencia de los lagos, la gran variabilidad en el nivel y el volumen de almacenamiento del agua en la mayoría de los embalses y reservorios de agua dulce influye de manera importante sobre el TRH y provoca cambios en la alternancia entre períodos de mezcla y estratificación debido a los movimientos verticales y horizontales del agua (**Roldán-Pérez y Ramírez-Restrepo**, 2008). Esta variabilidad ambiental ejerce una presión selectiva sobre las comunidades planctónicas que se refleja en cambios en la diversidad taxonómica y funcional para adaptarse espacial y temporalmente al entorno (**Shimoda, et al.**, 2011; **Naselli**, 2014). El plancton está conformado por una fracción de especies reactivas, con poblaciones que expresan ciclos de vida cortos y altas tasas reproductivas, lo que permite considerarlo un buen modelo de evaluación de la respuesta de las entidades biológicas a los cambios en las condiciones del sistema en cortos períodos de tiempo (**Adrian, et al.**, 2009).

La elección de un ambiente espacialmente pequeño y con mayor dinámica hidrológica como el reservorio La Chapa, sensible a la alta variación del TRH, permite evidenciar con mayor facilidad el efecto de procesos ecológicos de relevancia como la incorporación del calor, la estabilidad de la estratificación, la intensidad de la mezcla vertical, la zonación horizontal y el flujo de nutrientes en el metabolismo del sistema y la estructura de las comunidades biológicas (**Aranguren-Riaño & Monroy-González**, 2014).

Este tipo de investigación cobra relevancia por la grave amenaza que enfrentan los ecosistemas del mundo debido al cambio climático (**Rosenzweig**, 2007). En sistemas acuáticos se vislumbran alteraciones en la disponibilidad y la calidad de agua dulce y la pérdida progresiva de poblaciones (**Jiménez-Cisneros, et al.**, 2014; **Magrin, et al.**, 2014) debido a los cambios en el comportamiento de la temperatura y la precipitación, las alteraciones en los regímenes de flujo (escorrentía), el nivel del agua y el régimen de disturbio natural, las cuales modifican la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos (**Jiménez-Cisneros, et al.**, 2014). Además, se espera que la frecuencia e intensidad de estos fenómenos aumente en regiones tropicales de Latinoamérica (**Magrin, et al.**, 2014), con la consecuente incertidumbre en sus efectos.

El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de distintas expresiones del TRH (menor y mayor a 30 días) relacionadas con las condiciones hidroclimáticas locales en las variables de estructura y función en un pequeño reservorio de la zona andina para comprender los procesos de ajuste de los organismos planctónicos frente a las diversas dinámicas de tensión en el hábitat. El análisis de la relación del TRH con el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos empleando modelos e indicadores biológicos como el plancton es un aporte importante, dada la gran incertidumbre en torno a la capacidad de ajuste y adaptabilidad de los organismos en situaciones de cambio climático (**Wilby, et al.**, 2010; **Winder & Sommer**, 2012).

Materiales y métodos

Área de estudio

La Chapa se considera un reservorio artificial sin presa y de alta variabilidad temporal, el cual es estratégico para el municipio de Santana por ser una de las principales fuentes de abastecimiento de agua en el sector rural y reserva para la zona urbana en

períodos de escasez. Está localizado al noroccidente del departamento de Boyacá, en la subcuenca del río Suárez, sobre las coordenadas 6° 02' Norte - 73° 29' Oeste, a una altura de 1.650 m s.n.m. (**Figura 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2742>) (**Aranguren-Riaño & Monroy-González**, 2014). El reservorio presenta un comportamiento polimíctico cálido asociado con los procesos de productividad. El área de estudio tiene una precipitación media mensual de 198,96 mm y un régimen con tendencia bimodal; la temperatura media anual es de 23 °C (**Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial**, 2006).

Fase de campo

Se hicieron seis muestreos entre febrero y agosto del 2018 (12 de febrero, 1 de marzo, 10 de abril, 1 mayo, 19 de junio y 20 de agosto), que abarcaron momentos hidrológicos intensos (período de lluvias) y bajos (período seco), así como los períodos de transición entre unos y otros (**Tabla 1**). Las muestras biológicas y los datos fisicoquímicos se tomaron en tres zonas a lo largo del reservorio: cerca a la entrada de la quebrada La Chapa, en la zona limnética (mayor profundidad) y cerca de las salidas para el acueducto comunitario.

Para determinar el TRH, definido como la relación entre el volumen del agua retenido y el flujo o caudal de un sistema acuático (**Rueda, et al.**, 2006), se obtuvo inicialmente el volumen a partir de la batimetría del reservorio, para lo cual se generó una nube de puntos distribuida de forma geométrica, intentando conformar trazados rectos y paralelos entre sí en forma de “malla” a partir de mediciones de profundidad y de coordenadas (**Chaparría, et al.**, 1995). La información se procesó usando sistemas de información geográfica (SIG) para definir la forma y el volumen del reservorio correspondientes a cada altura de lámina de agua y, posteriormente, hacer la modelación del cambio de agua retenida (**Figura 1**).

Para analizar el comportamiento del caudal fue necesario considerar la entrada y las salidas, lo que hace parte del balance hídrico del reservorio. La entrada corresponde a la quebrada La Chapa, fuente abastecedora del reservorio, regulada por una rejilla encausada hacia el reservorio por una tubería de 6 pulgadas. Las salidas corresponden al rebosadero del reservorio, conformado por dos tubos de 6 y 12 pulgadas, y las salidas controladas del reservorio, la primera empleada para el abastecimiento del acueducto municipal en época de baja precipitación mediante bombeo en una tubería de 4 pulgadas, y la segunda para la extracción hacia el acueducto comunitario rural a través de dos tuberías de 1 pulgada.

En cada período evaluado se midieron los parámetros fisicoquímicos *in situ*: oxígeno disuelto (mg/L), conductividad eléctrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), pH (unidades), temperatura (°C), dureza (mg CaCO_3) y transparencia medida con disco de Secchi (m) (**APHA-AWWA-WEF**, 1999). Se tomaron muestras compuestas de agua para la cuantificación de fosfatos y nitratos en laboratorio utilizando los métodos SM 4500 P - E y ASTM D 3867-04, respectivamente. Además, se seleccionaron dos momentos de relevancia metabólica (franja de las 14:00 h a las 16:00 h y franja de las 6:00 h a las 8:00 h) para construir los perfiles de temperatura

Tabla 1. Tiempo de retención hidráulica (TRH) en diferentes momentos hidrológicos en el reservorio La Chapa, Santana-Boyacá

| Muestreo | Momento hidrológico | Volumen (m ³) | Caudal neto de salida (m ³ /día) | TRH (días) |
|----------|---------------------|---------------------------|---|------------|
| Febrero | T* Alto-bajo | 11100,0 | 221,82 | 50,04 |
| Marzo | Bajo | 7576,1 | 221,82 | 34,15 |
| Abril | T Bajo-alto | 9047,5 | 221,82 | 40,79 |
| Mayo | Alto | 15300,5 | 2.141,42 | 7,15 |
| Junio | T Alto-bajo | 17295,9 | 1.181,81 | 14,64 |
| Agosto | T Bajo-alto | 15037,6 | 2.622,66 | 5,73 |

*Transición

y oxígeno en la zona central y profunda del sistema. Se registraron los datos cada 50 cm a lo largo de la columna de agua, con el propósito de conocer el comportamiento de los procesos de estratificación y mezcla del sistema.

En cuanto al plancton, se recolectaron muestras cualitativas mediante arrastres superficiales de fitoplancton (red con poro de 20 μm) y zooplancton (red con poro de 60 μm). Las muestras cuantitativas se tomaron con botella Shindler (capacidad: 10 L) dentro de los límites de la profundidad medida con disco de Secchi en cada período. Las muestras de fitoplancton se tomaron directamente del agua retenida en la botella y las de zooplancton se obtuvieron filtrando 30 L de agua a través de la red. Las muestras se preservaron con soluciones de Lugol y Transeau, respectivamente. Los procedimientos se ajustaron a los protocolos establecidos por **Wetzel & Likens** (1991).

Para determinar el nivel de productividad primaria en el reservorio La Chapa, se utilizaron botellas claras y oscuras en la zona limnética, con el fin de medir la relación entre producción y consumo de oxígeno durante un intervalo de tiempo. Para cada período evaluado se incubaron las botellas con sus respectivas réplicas en dos diferentes zonas de la columna de agua (profundidad medida con disco de Secchi y zona de compensación) durante 5 horas, tiempo que se determinó teniendo en cuenta que el rango óptimo de incubación es de 3 a 6 horas. Una vez retiradas las botellas, se determinó la concentración de oxígeno disuelto con el método Winkler. Para la determinación de la productividad primaria fitoplanctónica, se siguieron los protocolos presentados por **Strickland & Parsons** (1968), **Wetzel & Likens** (1991) y **Ramírez** (2000).

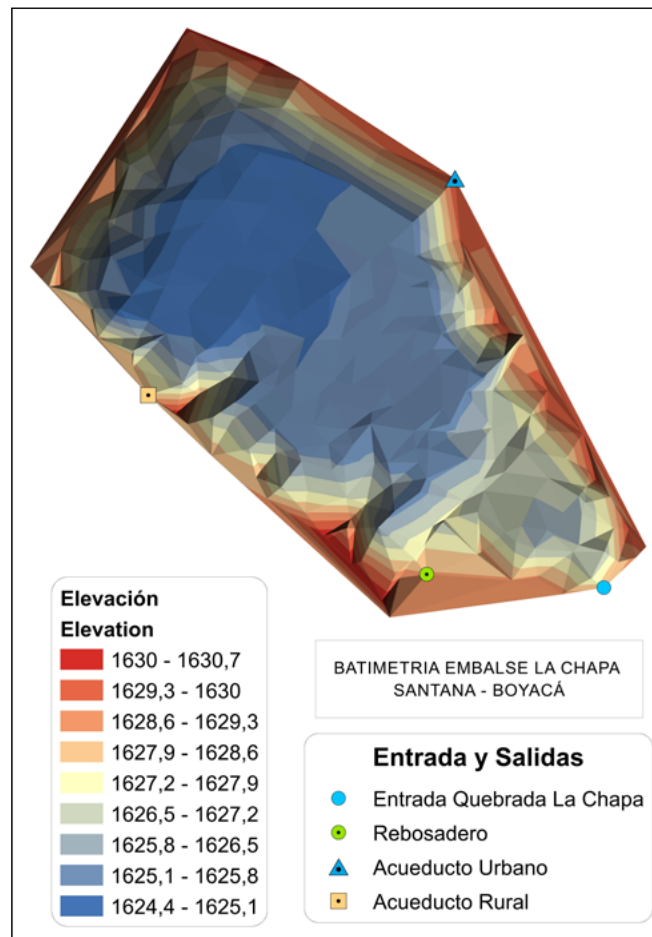


Figura 1. Salida gráfica de la batimetría del reservorio La Chapa, Boyacá, Colombia

Fase de laboratorio

Para cada período evaluado se determinó el TRH teórico mediante la relación de volumen y caudal (**Rueda, et al., 2006**) según la ecuación 1:

$$R = V/Q \quad (1),$$

donde R es el TRH, V corresponde al volumen del reservorio (m^3) y Q es la diferencia de caudal en el reservorio (m^3/s).

Los métodos de medición del caudal para la entrada y cada una de las salidas fueron los siguientes.

En la entrada principal, toma de la quebrada La Chapa, se midieron las dimensiones de la rejilla y la velocidad de entrada mediante las ecuaciones 2, 3 y 4 (**López-Cualla, 2003**):

$$E = \left[\frac{b}{b+s} \right] * 100 \quad (2)$$

$$AT = \frac{Au}{E} \quad (3)$$

$$Q = V * Au \quad (4),$$

donde E (%): eficiencia, b (m): espaciamiento entre barras, s (m): diámetro de barra, AT (m^2): área total, Au (m^2): área útil, Q (m^3/s): caudal, y V (m/s): velocidad.

En las salidas del rebosadero y el acueducto comunitario se midió el caudal directamente mediante el método volumétrico para cada muestreo.

En la salida por bombeo se determinó el volumen bombeado diariamente con base en los datos suministrados por el operador.

La identificación taxonómica de las poblaciones planctónicas se hizo hasta el nivel de género o especie con la ayuda de diferentes claves especializadas: para el fitoplancton, las de **Tell** (1980), **Bourelly** (1981), **Parra, et al.** (1982; 1983), **Starmach** (1983), **Sant'Anna** (1984), **Cox** (1996), **Castro & Bicudo** (2007), y **Bicudo & Menezes** (2017), y para el zooplancton, las de **Koste** (1978), **Gaviria & Aranguren-Riaño** (2003), y **Wallace, et al.** (2006). Para los análisis cuantitativos se tuvieron en cuenta los protocolos referenciados en **Wetzel & Likens** (1991), **De Paggi & Paggi** (1995) y **Ramírez** (2000). El análisis de los rasgos morfológicos del fitoplancton se enfocó en la clasificación de los grupos funcionales basados en la morfología (GFBM) y la relación entre superficie y volumen de los taxones, según lo referenciado en **Hillebrand, et al.** (1999), **Reynolds, et al.** (2002), **Sun & Liu** (2003), y **Kruk, et al.** (2010), en tanto que los del zooplancton se analizaron teniendo en cuenta la variabilidad de las dimensiones corporales (largo y ancho) (**Bottrell, et al.**, 1976; **McCauley**, 1984; **Einsle**, 1993) y algunas características biológicas como la duración del ciclo de vida, el tipo de alimentación y el hábitat (**Pomerleau, et al.**, 2015).

Tratamiento de los datos

Los datos físicos y químicos se expresaron mediante los estadísticos de resumen de promedio aritmético, desviación estándar y coeficiente de variación (**Zar**, 1999) (**Tabla 1S**, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1022/2746>). Para las tendencias y relaciones de las variables fisicoquímicas en cada uno de los períodos hidroclimáticos evaluados, se empleó un análisis de componentes principales (ACP) (**Ramírez**, 1999). Mediante la prueba de Mann-Whitney se establecieron las diferencias en las medianas del biovolumen y la relación entre superficie y volumen del fitoplancton con respecto al TRH. Los análisis estadísticos se hicieron con en el programa PAST de acceso libre.

La diversidad funcional se estimó como una medida del espacio funcional ocupado por las especies según la expresión de los rasgos, considerando la riqueza funcional (FRic) y la divergencia funcional (FDiv) como descriptores (**Villéger, et al.**, 2008). Los rasgos usados en el fitoplancton fueron el biovolumen celular, la relación entre superficie y volumen, la forma, la categoría de Kruk, y la categoría de Reynolds, y en el zooplancton fueron la longitud corporal, la alimentación, el ciclo de vida y el hábitat. Los descriptores de diversidad funcional se estimaron con el paquete FD en el programa RStudio (**Laliberte, et al.**, 2014).

Para establecer la ordenación de los muestreos en función de variables de relevancia ecológica como el TRH, la productividad primaria, la variación térmica superficie-fondo, y la riqueza taxonómica y funcional, se hizo un análisis de coordenadas principales (ACoP) basado en la distancia de Gower, la cual permite conservar la relación de distancia entre objetos en un sistema de coordenadas cartesianas (**Legendre & Legendre, 2012**).

Resultados

Tiempo de retención hidráulica (THR)

El TRH se clasificó según lo referenciado por **Straškraba, et al.** (1993): TRH<30 días, con mayores tasas de flujo y aumento de nutrientes en el sistema, y TRH>30 días, con disminución de nutrientes debido a la reducción de los flujos. Los períodos de febrero, marzo y abril presentaron un TRH>30 días, y mayo, junio y agosto un TRH<30 días. El TRH en el reservorio La Chapa presentó valores que oscilaron entre 5,73 y 50,04 días, siendo agosto y febrero los períodos de menor y mayor tiempo, respectivamente (**Tabla 1**).

Parámetros físicos y químicos

El análisis de componentes principales (ACP) (**Figura 2**) explicó el 72,5 % de la varianza de los datos: en el componente 1, el 49,4 % y en el componente 2, el 23,1%. Los parámetros con mayor correlación en el componente 1 fueron la transparencia (0,94) y la temperatura del agua (0,93), y en el componente 2, la dureza (-0,83) y los fosfatos (0,81). La ordenación permitió evidenciar que los períodos con un TRH<30 días se relacionaron con altos valores de oxígeno disuelto, nitratos y pH, pero con valores bajos de temperatura del agua y conductividad eléctrica, especialmente durante agosto. En contraste, los períodos con un TRH>30 días se relacionaron con una mayor temperatura y conductividad, pero con bajos valores de oxígeno disuelto en febrero y marzo. Las variables ambientales de mayor variación temporal fueron los fosfatos, los nitratos y la transparencia medida con disco de Secchi, con coeficientes de variación (CV) de 83, 60 y 33 %, respectivamente.

Estabilidad térmica y química

En general, los perfiles de temperatura evidenciaron un sistema polimíctico con mezcla en la noche. En cuanto al comportamiento del oxígeno disuelto, se evidenció una aparente estratificación química sostenida en los diferentes períodos, con reducción del contenido de oxígeno a partir de los 3 metros de profundidad (**Figura 2S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2743>).

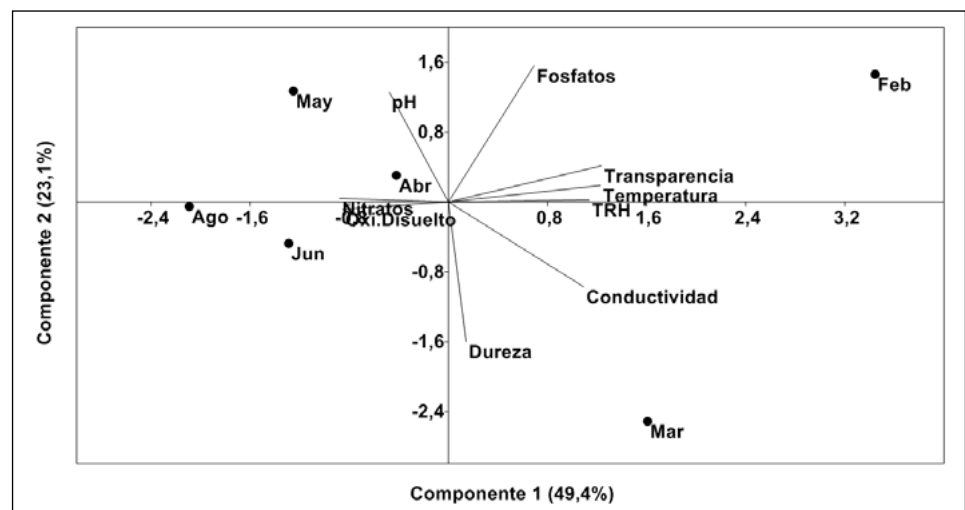


Figura 2. Análisis de componentes principales (ACP) para las variables físicas y químicas en el reservorio La Chapa, Santana, Boyacá, Colombia

El cambio relativo de temperatura (**Figura 3A**) fue mayor durante los períodos con un TRH>30 días, siendo marzo el más importante, con 1,1 unidades de cambio de las 15:00 h a las 6:30 h. En contraste, junio presentó el menor cambio relativo de temperatura, con 0,4 unidades en el TRH<30 días. El cambio relativo de oxígeno (**Figura 3B**) tuvo un comportamiento similar a la temperatura, pero febrero y abril presentaron el mayor cambio relativo de oxígeno durante el TRH>30 días, con 0,4 unidades de cambio de las 15:00 h a las 6:30 h. Durante el TRH<30 días se destacó agosto por no presentar cambio.

Comunidades planctónicas

Se identificaron 123 géneros de fitoplancton distribuidos en 56 familias, 33 órdenes, 15 clases y ocho divisiones. La clase Chlorophyceae fue dominante en todos los períodos evaluados, seguida de las clases Cyanophyceae, Trebouxiophyceae, Bacillariophyceae y Euglenophyceae. Se destacó la presencia de la clase Ulvophyceae en junio. Se observó que durante el TRH<30 días hubo una mayor riqueza de géneros comparada con el TRH>30 días, cuando fue menor (**Figura 3S-A**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2744>). De zooplancton se identificaron 15 taxones distribuidos en 11 familias y tres clases, sin embargo, solo tres especies se mantuvieron a lo largo del estudio. Al igual que el fitoplancton, la riqueza de géneros zooplanctónicos fue mayor en el TRH<30 días y menor durante el TRH>30 días (**Figura 3S-B**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2744>).

Las densidades más bajas en la comunidad fitoplanctónica se presentaron en los períodos con un TRH>30 días (**Figura 4A**), siendo el género *Limnothrix* sp. el de mayor densidad. Con TRH<30 días, el género *Monoraphidium* sp. dominó durante mayo y junio, y *Cylindrospermopsis* sp. en agosto. Se destacó la constancia de los géneros *Limnothrix* sp. y *Monoraphidium* sp. a lo largo de la investigación. El zooplancton (**Figura 4B**) también registró las densidades más bajas con los TRH>30 días; durante febrero y marzo dominaron los nauplios de *Thermocyclops decipiens* y en abril, *Polyarthra* sp. En todos los períodos con TRH<30 días, *Polyarthra* sp. aportó los valores más altos de densidad.

En cuanto a la clasificación de grupos funcionales (**Figura 4S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2745>), entre las especies fitoplanctónicas más abundantes se identificaron nueve de los grupos propuestos por Reynolds (2002). El codón X1 (entornos poco profundos y grupos algales de la clase Chlorophyceae) se registró en todos los períodos con géneros como *Chlorella* sp., *Monoraphidium* sp. y *Didymocystis* sp., y el codón S1 (ambientes turbios y especies Cyanoprocariontes) con representantes del género *Limnothrix* sp. El codón funcional J (ambientes profundos y enriquecidos), fue el único registrado en febrero, con representantes del género *Tetraedron* sp. Por su

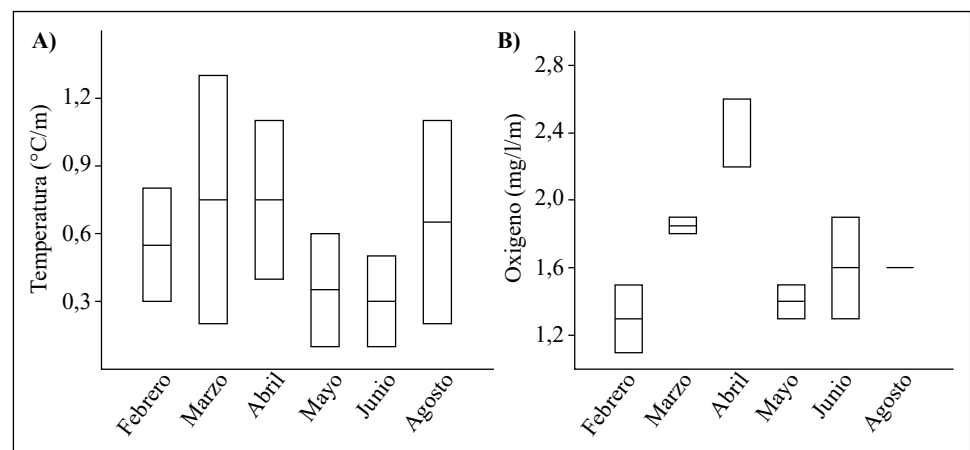


Figura 3. Diagrama de caja del cambio relativo de temperatura (A) y oxígeno disuelto (B) en la columna de agua del reservorio La Chapa, Boyacá, Colombia

parte, el codón F (ambientes con aguas claras) se presentó en los períodos de marzo y abril, con un TRH>30, representado por el género *Botryococcus* sp. Durante los TRH<30 días, en mayo y junio se registró el codón R (ambientes no estratificados y profundos), con representantes del género *Achnanthes* sp. En junio se presentan estrategias de vida diferentes, ya que se encontró el grupo funcional de TRH cortos (codón R), reapareció el codón Lo, característico de ambientes profundos, con representantes del género *Peridinium* sp., y se registró nuevamente el grupo P, con representantes del género *Fragilaria* sp.

En la **tabla 2S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2747>, se presentan los detalles de los atributos morfométricos los géneros más abundantes de fitoplancton con los valores promedio de los rasgos y la asignación a los grupos funcionales basados en la morfología (GFBM).

No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el biovolumen y la relación entre superficie y volumen del fitoplancton con respecto al TRH (Mann-Whitney: $p=0,68$; $p>0,05$). Sin embargo, se evidenciaron tendencias que relacionaban los TRH<30 días con el establecimiento de algas con elevada relación entre superficie y volumen y los TRH>30 días, algas con valores de relación entre superficie y volumen menores. El biovolumen tendió a aumentar con el TRH>30 días.

Con respecto a la morfometría del zooplancton, la longitud de *Polyarthra* sp. osciló entre 74 y 89 μm y el ancho entre 55 y 61 μm ; en *Anuraeopsis*. cf. *fissa* la variación fue de 71 a 73 μm en la longitud y 41 a 45 μm en el ancho; por último, la longitud de *T. decipiens* osciló entre 1.009 y 1.091 μm y el ancho entre 231 y 242 μm . Al relacionar las medidas con el TRH, se evidenció que durante el TRH>30 días, *T. decipiens* y *A. cf. fissa* presentaron un menor tamaño comparado con el TRH<30 días. En cuanto a *Polyarthra* sp., la variación de las medidas no permitió establecer una tendencia frente a los TRH.

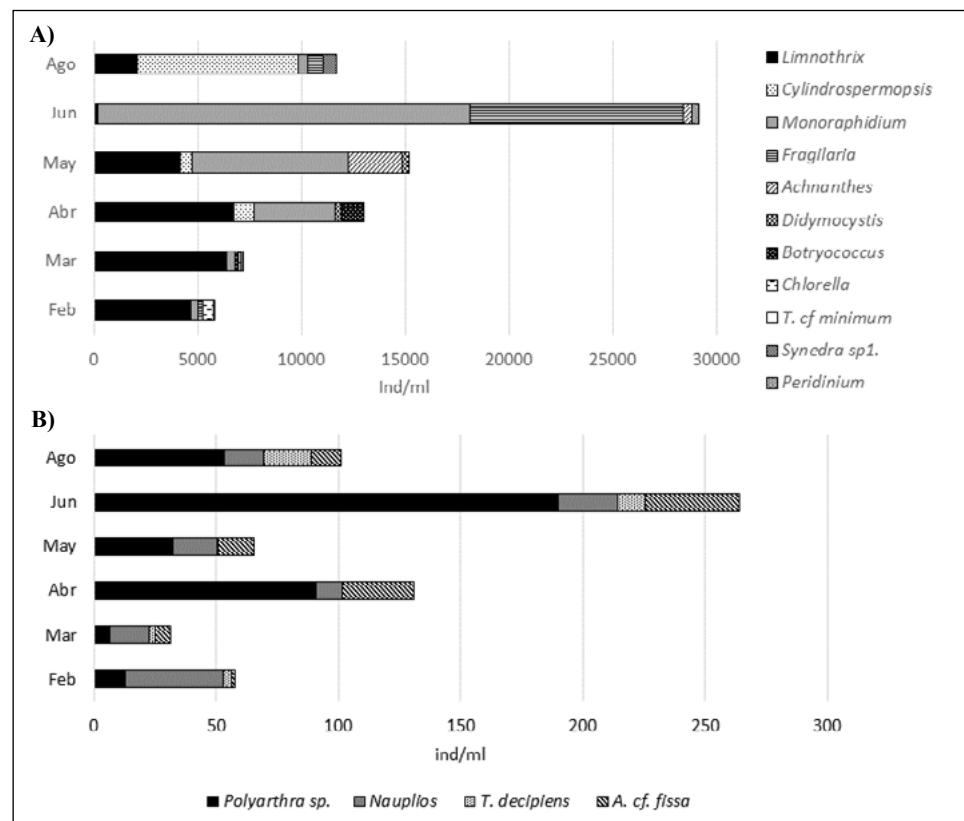


Figura 4. Densidad de los géneros dominantes del plancton en el reservorio La Chapa, Boyacá-Colombia. **A.** Fitoplancton. **B.** Zooplancton

La diversidad funcional del fitoplancton y el zooplancton en relación con la expresión del TRH se presenta en la **figura 5**. En general, la riqueza funcional fue alta en los períodos con $TRH < 30$ días, en contraste con lo observado en la divergencia funcional. Esta tendencia fue más relevante en el fitoplancton.

Metabolismo

En la **tabla 3S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2748>, se evidencia cómo la productividad primaria bruta (PPB) durante el estudio fue menor en los períodos con $TRH > 30$ días, lo que coincidió con la baja densidad fitoplanctónica en estos períodos. En los $TRH < 30$ días, agosto registró la mayor PPB (182 mg C/m³/h) y se asoció con el TRH más bajo (5,73 días).

En el diagrama biplot de la **figura 6** se observan las dos primeras coordenadas principales que explican el 85 % de la varianza (C1: 54 %, C2: 31 %). El TRH se confirmó como una variable importante en la ordenación y la expresión de las demás variables consideradas en el análisis, lo que es evidencia de su relevancia en el funcionamiento del reservorio.

Discusión

Los efectos ecosistémicos asociados con el cambio en el TRH fueron evidentes en el reservorio La Chapa durante el estudio, lo que se reflejó en las expresiones física, química y

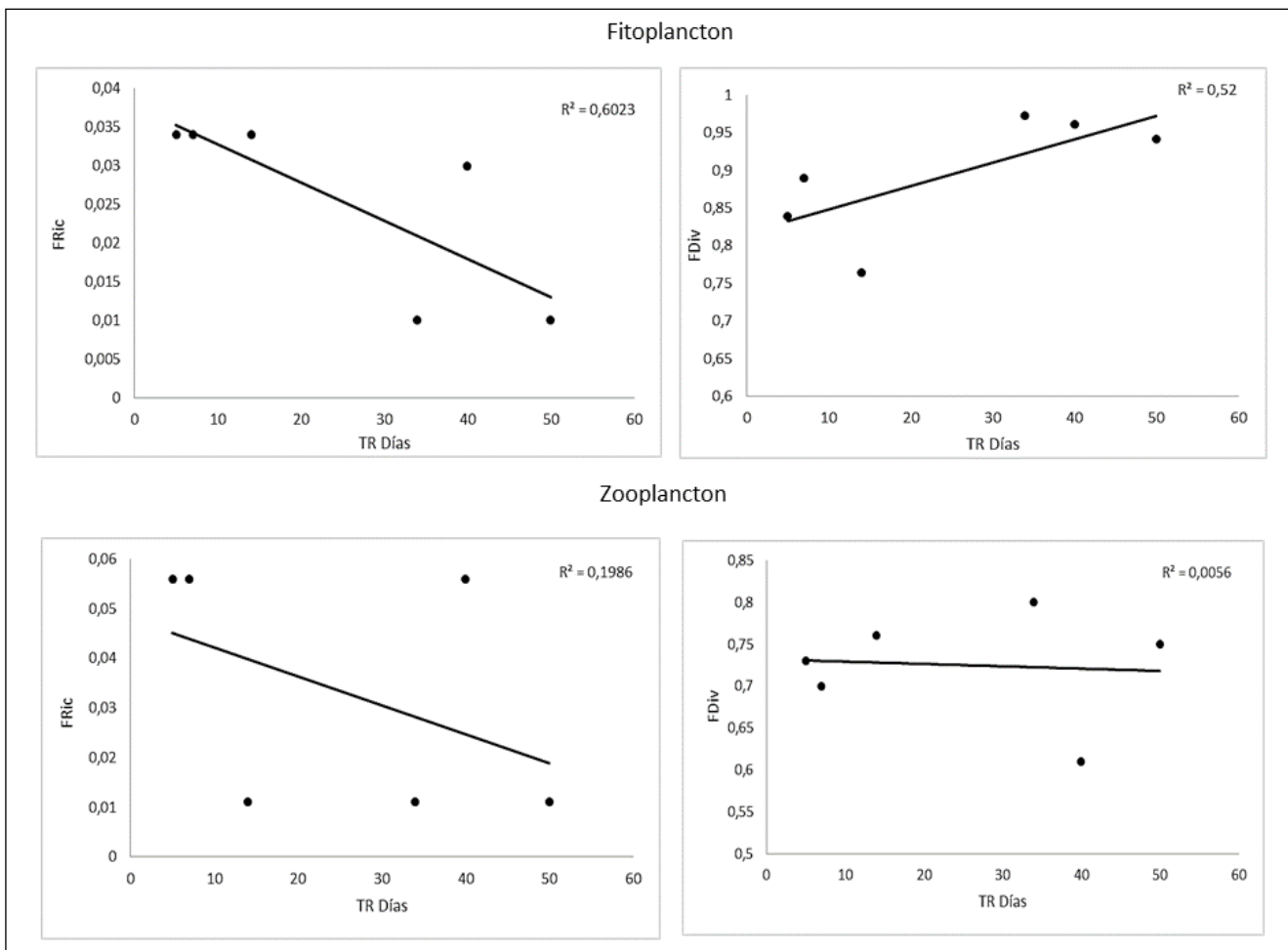


Figura 5. Diversidad funcional (FRic y FDiv) de fitoplancton y zooplancton en diferentes expresiones del TRH en el reservorio La Chapa, Boyacá, Colombia

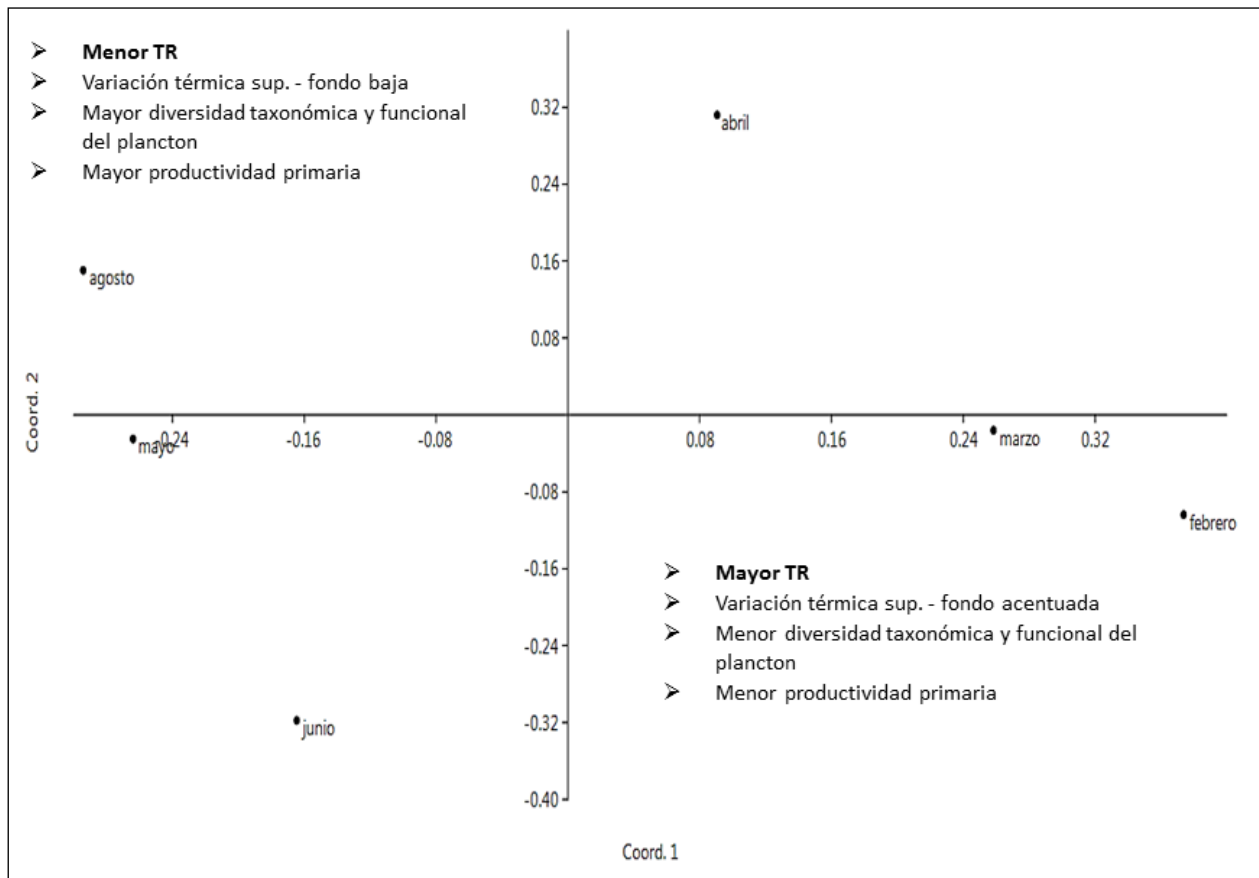


Figura 6. Análisis de coordenadas principales (ACoP) de las condiciones ecológicas en diferentes momentos hidrológicos del reservorio La Chapa, Boyacá, Colombia (similitud de Gower)

biológica, así como en la productividad primaria. En general, se identificaron dos momentos contrastantes asociados con el TRH: en aquellos con mayor TRH predominaron procesos de regulación interna asociados con un mayor contenido de luz y energía térmica, una baja concentración de nitratos y una acentuada reducción del oxígeno en profundidad. En este tiempo se evidenció una simplificación de las comunidades, con tendencia a una menor diversidad taxonómica y funcional. En los períodos con menor TRH, el ambiente fue más variable y, por lo tanto, más dependiente de condiciones alóctonas menos predecibles (Wetzel, 2001), con una expresión biológica más diversa en lo taxonómico y funcional, lo que se podría entender como el efecto positivo del disturbio en grado medio sobre la riqueza de taxones (Connell, 1978; Padisak, 1993).

Las condiciones físicas y químicas de las aguas en el reservorio durante los períodos con TRH > 30 días favorecieron el establecimiento y la dominancia de la clase Cyanophyceae, representada por el género *Limnothrix* sp. Se ha reportado la tolerancia de *Limnothrix* sp. a un amplio rango de condiciones, por ejemplo, ambientes estables y con limitación de nutrientes (Rücker, *et al.*, 1997; Rose, *et al.*, 2018), sin embargo, en agosto, con el TRH más corto del estudio, se presentó una mayor dominancia del género *Cylindrospermopsis* sp., seguido de *Limnothrix* sp. Es importante resaltar que el GFBM VII (*Botryococcus* sp.) alcanzó en este estudio un gran biovolumen, especialmente durante los TRH > 30 días. La presencia y dominancia de estas especies potencian la probabilidad de eventos de floraciones nocivas en el reservorio (Kruk, *et al.*, 2010). Teniendo en cuenta las predicciones hechas en situaciones de cambio climático, se puede inferir que los períodos prolongados de sequía y los cambios en las condiciones abióticas del ecosistema acuático,

como el aumento de la temperatura, pueden favorecer el establecimiento de algas nocivas como las cianobacterias, lo que representa una importante amenaza para el suministro del agua (Wagner & Adrian, 2009; Kosten, *et al.*, 2012).

En cuanto a la comunidad zooplanctónica, los rotíferos presentaron la mayor densidad y riqueza, lo cual concuerda con los resultados de Aranguren-Riaño & Monroy-González (2014) en el mismo sistema, sin embargo, los taxones dominantes en el estudio de estos autores difiere con lo hallado en este, pues *Polyarthra* sp., los nauplios de *T. decipiens* y *A. cf. fissa* presentaron las densidades más altas, y se registró, además, la ausencia de los cladóceros *Moina micrura* y *Bosmina longirostris* reportados anteriormente. Esta inestabilidad de las comunidades planctónicas puede atribuirse a la gran variabilidad temporal del ecosistema que permite la presencia de especies constantes, ocasionales y efímeras (Aranguren-Riaño & Monroy-González, 2014). Un hábitat altamente fluctuante con un TRH < 30 días favorece el establecimiento de organismos con ciclos de vida cortos que se adaptan a un amplio rango de condiciones ambientales, como los rotíferos (Esteves, *et al.*, 2011; De Senerpont Domis, *et al.*, 2013). Por otra parte, la disminución del tamaño corporal de *T. decipiens* y *A. cf. fissa* coincidió con el aumento en la temperatura del agua durante los TRH > 30 días, así como con los resultados obtenidos para los copépodos por Havens, *et al.* (2015) y Rice, *et al.* (2015).

Es importante resaltar que las especies de zooplancton identificadas en este estudio no preferirían especies fitoplanctónicas de gran porte, lo que favorecería la preponderancia de las algas filamentosas (Reynolds, *et al.*, 2014; Colina, *et al.*, 2016). La eficiencia en la transferencia de energía del fitoplancton al zooplancton declina con el aumento del TRH y, por lo tanto, se espera que las tasas de reproducción del zooplancton disminuyan (Straškraba, *et al.*, 1993). En contraste, con un TRH < 30 días el aumento en la diversidad y densidad de especies fitoplanctónicas de menor porte coincide con un aumento considerable de la densidad de las poblaciones zooplanctónicas, como se evidenció en el muestreo de junio.

La relación negativa de la riqueza funcional con el TRH, especialmente evidenciada en el fitoplancton, resalta la marcada y variada capacidad de respuesta que pueden expresar las algas ante disturbios de mayor frecuencia (Reynolds, *et al.*, 2014). La mayor riqueza funcional en los momentos de bajo TRH se interpreta como un mayor espectro de rasgos en el espacio funcional cuando las condiciones son más variables (Villéger, *et al.*, 2008). En el zooplancton esto no es tan evidente debido a que los ciclos de vida son más largos y complejos (Urban, 2004).

La PPB en este estudio puede considerarse moderada comparada con los valores obtenidos en diferentes ecosistemas acuáticos colombianos, lo que coincide con la PPB de otros embalses (Ramírez & Alcaráz, 2002; Montoya & Aguirre, 2010) y se relaciona con la circulación permanente de los sistemas polimícticos, pues en ambientes poco profundos, como el del reservorio La Chapa, predominan estratificaciones débiles durante el día y procesos de mezcla en la noche. Sin embargo, considerando que en sistemas acuáticos con temperaturas medias mayores a 20°C no es necesaria una amplia diferencia de temperatura en la columna de agua para generar estratos, se logró evidenciar cambios de temperatura entre superficie y fondo oscilaron entre 2 y 4 °C (Roldán-Pérez & Ramírez-Restrepo, 2008). El aumento de la PPB reportada con TRH < 30 días podría estar vinculado con el aumento de flujos durante los momentos hidrológicos intensos, que permiten a los macronutrientes como el fósforo moverse dentro del sistema y estar biodisponibles para las algas planctónicas (Straškraba, *et al.*, 1993; Carpenter, *et al.*, 1998), lo que se comprobó en este estudio con el aumento de su riqueza y densidad durante estos períodos. En contraste, la alta retención de nutrientes en los sedimentos en lagos y embalses durante la época seca (Donald, *et al.*, 2015) podría asociarse con la reducción de la PPB durante los TRH > 30 días. Se puede inferir que las fluctuaciones temporales en la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades planctónicas y la productividad primaria se ven fuertemente influenciados por factores abióticos como la hidrología, tal como lo señalan Feresin, *et al.* (2010), Rangel, *et al.* (2012) y Rangel, *et al.* (2016).

Conclusiones

Las respuestas de la comunidad planctónica a la variación del TRH durante el estudio se evidenciaron en el comportamiento de la diversidad taxonómica y funcional. La menor estabilidad del sistema durante los TRH bajos promovió la riqueza de especies y de rasgos funcionales, lo que sería respuesta a la incidencia positiva del disturbio en la diversidad en contraste con los resultados observados en los períodos con mayor TRH. Sobresalen las cianobacterias y los rotíferos como los grupos con mayor capacidad de ajuste a los cambios ambientales del sistema. Se concluye que el estudio del TRH y sus efectos es relevante para comprender el funcionamiento de los sistemas acuáticos, particularmente la complejidad de la organización de las comunidades planctónicas en ambientes como el reservorio La Chapa y constituye una herramienta útil en la gestión de los recursos hídricos.

Información Suplementaria

Tabla 1S. Parámetros físicos y químicos medidos *in situ* en el reservorio La Chapa, Boyacá, Colombia. Ver la tabla 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2746>

Tabla 2S. Valores medios de superficie (S), volumen (V), relación superficie-volumen (S/V), dimensión linear máxima (DLM), biovolumen de los géneros fitoplanctónicos dominantes según Hillebrand, *et al.* (1999) y clasificación en grupos funcionales basados en la morfología (GFBM) según Kruk, *et al.* (2010). Ver la tabla 2S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2747>

Tabla 3S. Productividad primaria bruta (PPB) en el reservorio La Chapa, Boyacá-Colombia. Ver la tabla 3S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2748>

Figura 1S. Ubicación geográfica del reservorio La Chapa, Boyacá-Colombia. Ver la figura 1S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2742>

Figura 2S. Comparación de los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto. A: período con TRH>30 días. B: período con TRH<30 días. Ver la figura 2S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2743>

Figura 3S. Riqueza de géneros planctónicos por período en el reservorio La Chapa, Boyacá-Colombia. A. Fitoplancton. B. Zooplancton. Ver la figura 3S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2744>

Figura 4S. Proporción de géneros fitoplanctónicos por codones según la clasificación de grupos funcionales de Reynolds (2002). Ver la figura 4S en <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1022/2745>

Agradecimientos

A la Dirección de Investigaciones de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia por el apoyo financiero en el marco de la convocatoria interna DIN 18-2017. A la alcaldía del municipio de Santana, y a don Israel Fontecha Patiño, fontanero encargado del suministro de agua en el reservorio La Chapa, por el acompañamiento durante la fase de campo de la investigación.

Contribución de los autores

July Andrea Barrera Herrera: diseño, redacción y análisis de los datos. Nelson Aranguren Riaño: diseño, redacción y análisis de los datos. Yuli Marcela Páez Ruíz: redacción y análisis de los datos. Leana Baneza Molina Pacheco, Adriana Pedroza Ramos y Carlos Alejandro Díaz Ballesteros: redacción del manuscrito y análisis de los datos.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no existe ningún tipo de conflicto de intereses que afecte la publicación de este estudio.

Referencias

- Adrian, R., O'Reilly, C. M., Zagarese, H., Baines, S. B., Hessen, D. O., Keller, W., Livingstone, D. M., Sommaruga, R., Straile, D., Van Donk, E., Weyhenmeyer, G. A., Winder, M.** (2009). Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and oceanography*. **54** (6part2): 2283-2297.
- Aranguren-Riaño, N. J. & Monroy-González, J. D.** (2014). Respuestas del zooplancton en un sistema tropical (embalse La Chapa, Colombia) con alta tensión ambiental. *Acta Biológica Colombiana*. **19** (2): 281-290.
- APHA-AWWA-WEF.** (1999). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. 20th. Washington D.C: American Public Health Association. p. 1325.
- Bicudo, C. E. & Menezes, M.** (2017). *Gêneros de algas de águas continentais do Brasil: chave para identificação e descrições*. Terceira Edição. São Carlos: Rima. p. 552.
- Bottrell, H. H., Duncan, A., Gliwicz, Z. M., Grygierek, E., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurasawa, H., Larsson, P., Weglenska, T.** (1976). A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian journal of zoology*. **24**: 419-456.
- Carpenter, S. R., Caraco, N. F., Correll, D. L., Howarth, R. W., Sharpley, A. N., Smith, V. H.** (1998). Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological applications*. **8** (3): 559-568.
- Castro, A. D. & Bicudo, C. D. M.** (2007). *Flora Ficológica do Estado de São Paulo-Cryptophyceae*. São Carlos: Rima. p. 144.
- Colina, M., Calliari, D., Carballo, C., Kruk, C.** (2016). A trait-based approach to summarize zooplankton-phytoplankton interactions in freshwaters. *Hydrobiologia*. **767** (1): 221-233.
- Connell, J. H.** (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*. **199** (4335): 1302-1310.
- Cox, E. J.** (1996). *Identification of freshwater diatoms from live material*. London: Chapman & Hall. p. 158.
- Chapapria, V. E., Herrando, J. A., Peris, J. S., Folgado, J. R. M.** (1995). Levantamientos y seguimientos topo-batimétricos en ingeniería de costas. *Ingeniería del agua*. **2** (1): 181-200.
- De Paggi, S. J. & Paggi, J. C.** (1995). Determinación de la abundancia y biomasa zooplanctónica. En: E. Lopreto y G. Tell. (Eds.), *Ecosistemas de aguas continentales, metodologías para su estudio*. Tomo 1 (315-324). Argentina: Ediciones Sur.
- De Senerpont Domis, L. N., Elser, J. J., Gsell, A. S., Huszar, V. L., Ibelings, B. W., Jeppesen, E., Kosten, S., Mooij, W. M., Roland, F., Sommer, U., Van Donk, E., Winder, M., Lurling, M.** (2013). Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. *Freshwater Biology*. **58** (3): 463-482.
- Donald, D. B., Parker, B. R., Davies, J. M., Leavitt, P. R.** (2015). Nutrient sequestration in the Lake Winnipeg watershed. *Journal of Great Lakes Research*. **41** (2): 630-642.
- Donato, J., González, L., Rodríguez, C.** (1996). *Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá, DC, Colombia: Colección Jorge Álvarez Lleras. **9**: 164.
- Einsle, U.** (1993). *Crustacea: Copepoda, Calanoida und Cyclopoida* (vol. 4). Gustav Fischer Verlag. p. 208.
- Esteves, F., Bozelli, R., Castelo, C.** (2011). Comunidade zooplanctónica. En: F. Esteves. (Ed.). *Fundamentos de Limnologia*. Terceira Edição (523-577). Brasil: Editora Interciência.
- Feresin, E. G., Arcifa, M. S., Silva, L. H. S. D., Esguícero, A. L. H.** (2010). Primary productivity of the phytoplankton in a tropical Brazilian shallow lake: experiments in the lake and in mesocosms. *Acta Limnologica Brasiliensia*. **22** (4): 384-396.
- Gaviria, S., Aranguren-Riaño N. J.** (2003). *Guía de laboratorio para la identificación de Cladóceros (Anomopoda y Ctenopoda) y Copépodos (Calanoida y Cyclopoida)*. Tunja: Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. p. 22.
- Havens, K. E., Pinto-Coelho, R. M., Beklioglu, M., Christoffersen, K. S., Jeppesen, E., Lauridsen, T. L., Mazumder, A., Méthot, G., Alloul, B. P., Tavsanoğlu, U. N., Erdoğan, Ş., Vijverberg, J.** (2015). Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics. *Hydrobiologia*. **743** (1): 27-35.
- Heino, J., Melo, A. S., Siqueira, T., Soininen, J., Valanko, S., Bini, L. M.** (2015). Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology*. **60** (5): 845-869.
- Hillebrand, H., Dürselen, C. D., Kirschtel, D., Pollinger, U., Zohary, T.** (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of phycology*. **35** (2): 403-424.

- Jiménez-Cisneros, B., Oki, T., Arnell, N., Benito, G., Cogley, J., Döll, P., Jiang, T., Mwakalila, S.** (2014). Freshwater resources. En C. B. Field, V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea, L. L. White. (Eds.). *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (229-269). United Kingdom and New York, USA: Cambridge University Press.
- Bourelly, P.** (1981). *Les Algues D'eau Douce*. Tomo II. Société Nouvelle des Editions Boubeé. p. 517.
- Koste, W.** (1978). Rotatoria, Die Radertiere Mitteleuropas, vol. 2. Gebruder Borntraeger. Berlin: Stuttgart. p. 234-673.
- Kosten, S.** (2010). Aquatic ecosystems in hot water: effects of climate on the functioning of shallow lakes. PhD thesis. Wageningen: Wageningen University. p. 160.
- Kosten, S., Huszar, V. L., Bécares, E., Costa, L. S., van Donk, E., Hansson, L. A., Jeppesen, E., Kruk, C., Lacerot, G., Mazzeo, N., De Meester, L., Moss, B., Lürling, M., Noges, T., Romokk, S., Scheffer, M.** (2012). Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology*. **18** (1): 118-126.
- Kruk, C., Huszar, V. L., Peeters, E. T., Bonilla, S., Costa, L., Lürling, M., Reynolds, C. S., Scheffer, M.** (2010). A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater biology*. **55** (3): 614-627.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., Laliberté, M. E.** (2014). Package 'FD'. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.2.
- Legendre, P. & Legendre, L.** (2012). *Numerical Ecology* (Third Engl). Elsevier. p. 1006.
- López-Cualla, R.** (2003). *Elementos de diseño para acueductos y alcantarillados* (2 ed). Bogotá. Escuela Colombiana de Ingeniería. p. 98-99.
- McCauley, E.** (1984). The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. **17**: 228-265.
- Magrin, G.O., Marengo, J. A., Boulanger, J. P., Buckeridge, M. S., Castellanos, E., Poveda, G., Scarano, F. R., Vicuña, S.** (2014). Central and South America. En V. R. Barros, C. B. Field, D. J. Dokken, M. D. Mastrandrea, K. J. Mach, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea, L. L. White. (Eds.). *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (1499-1566). United Kingdom, New York, USA: Cambridge University Press.
- Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.** (2006). *Esquema de Ordenamiento Territorial del Municipio de Santana, Boyacá*.
- Montoya, Y., Aguirre, N.** (2010). Dinámica de la producción primaria fitoplanctónica en un lago tropical (ciénaga Escobillitas) a lo largo del pulso de inundación. *Revista Facultad de Ingeniería Universidad de Antioquia*. **55**: 76-89.
- Naselli, L.** (2014). Morphological analysis of phytoplankton as a tool to assess ecological state of aquatic ecosystems: the case of Lake Arancio, Sicily, Italy. *Inland Waters*. **4** (1): 15-26.
- Padisak, J.** (1993). The influence of different disturbance frequencies on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. *Hydrobiologia*. **249** (1-3): 135-156.
- Parra, O., González, M., Dellarossa, V., Rivera, P., Orellana, M.** (1982). *Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales* (vol. 1, 2, 3, 4), Chile: Universidad de Concepción. p. 348.
- Parra, O., González, M., Dellarossa, V., Rivera, P., Orellana, M.** (1983). *Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales con especial referencia al fitoplancton de Chile* (vol. 5), Chile: Universidad de Concepción. p. 151.
- Pomerleau, C., Sastri, A. R., Beisner, B. E.** (2015). Evaluation of functional trait diversity for marine zooplankton communities in the Northeast subarctic Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research*. **37** (4): 712-726.
- Ramírez, A.** (1999). *Ecología aplicada. Diseño y análisis estadístico*, Bogotá D.C: Fundación Universitaria de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. p. 325.
- Ramírez, R. J.** (2000). *Fitoplancton de agua dulce, aspectos ecológicos, taxonómicos y sanitarios*. Medellín: Editorial Universidad de Antioquia. p. 207.

- Ramírez, J. J. & Alcaráz, H.** (2002). Dinámica de la producción primaria fitoplanctónica en un sistema eutrófico tropical: laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. *Caldasia*. **24** (2): 411-423.
- Rangel, L. M., Silva, L. H., Rosa, P., Roland, F., Huszar, V. L.** (2012). Phytoplankton biomass is mainly controlled by hydrology and phosphorus concentrations in tropical hydroelectric reservoirs. *Hydrobiologia*. **693** (1): 13-28.
- Rangel, L. M., Soares, M. C. S., Paiva, R., Silva, L. H. S.** (2016). Morphology-based functional groups as effective indicators of phytoplankton dynamics in a tropical cyanobacteria-dominated transitional river-reservoir system. *Ecological Indicators*. **64**: 217-227.
- Reynolds, C. S., Elliott, J. A., Frassl, M. A.** (2014). Predictive utility of trait-separated phytoplankton groups: A robust approach to modeling population dynamics. *Journal of Great Lakes Research*. **40**: 143-150.
- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S.** (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of plankton research*. **24** (5): 417-428.
- Rice, E., Dam, H. G., Stewart, G.** (2015). Impact of climate change on estuarine zooplankton: surface water warming in Long Island Sound is associated with changes in copepod size and community structure. *Estuaries and coasts*. **38** (1): 13-23.
- Roldán-Pérez, G. & Ramírez-Restrepo, J.** (2008). Fundamentos de limnología neotropical. Second Edition, Medellín: Editorial Universidad de Antioquia. p. 440.
- Rose, A. K., Fabbro, L., Kinnear, S.** (2018). Cyanobacteria breakthrough: Effects of *Limnithrix redekei* contamination in an artificial bank filtration on a regional water supply. *Harmful algae*. **76**: 1-10.
- Rosenzweig, C.** (2007). Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. En: M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. Van der Linden, C. E. Hanson. (Eds.). *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (79-131). United Kingdom, New York, USA: Cambridge University Press.
- Rücker, J., Wiedner, C., Zippel, P.** (1997). Factors controlling the dominance of *Planktothrix agardhii* and *Limnithrix redekei* in eutrophic shallow lakes. *Hydrobiologia*. **342** (343): 107-115.
- Rueda, F., Moreno-Ostos, E., Armengol, J.** (2006). The residence time of river water in reservoirs. *Ecological Modelling*. **191** (2): 260-274.
- Sant'Anna, C. L.** (1984). Chlorococcales (Chlorophyceae) do Estado de São Paulo, Brasil. (67). Lubrecht & Cramer Limited.
- Shimoda, Y., Azim, M. E., Perhar, G., Ramin, M., Kenney, M. A., Sadraddini, S., Gudimov, A., Arhonditsis, G. B.** (2011). Our current understanding of lake ecosystem response to climate change: what have we really learned from the north temperate deep lakes? *Journal of Great Lakes Research*. **37** (1): 173-193.
- Starmach, K.** (1983). Euglenophyta; Eugleniny. *Panstwowe Wydawnictwo Naukowe*. Warszawa. p. 595.
- Strickland, J. D. & Parsons, T. R.** (1968). A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Canada*. **167**: 1-311.
- Straškraba, M., Tundisi, J. G., Duncan, A.** (1993). State-of-the-art of reservoir limnology and water quality management. In *Comparative reservoir limnology and water quality management* (213-288). Dordrecht: Springer.
- Sun, J. & Liu, D.** (2003). Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of plankton research*. **25** (11): 1331-1346.
- Tell, G.** (1980). Le genre *Staurostrum* (Algues Chlorophycées, Desmidiées) dans le nord-est de L'Argentine. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, section B*. **4**: 145-207.
- Urban, M. C.** (2004). Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology*. **85** (11): 2971-2978.
- Van der Kamp, G., Keir, D., Evans, M. S.** (2008). Long-term water level changes in closed-basin lakes of the Canadian prairies. *Canadian Water Resources Journal*. **33** (1): 23-38.
- Villéger, S., Mason, N. W., Mouillot, D.** (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*. **89** (8): 2290-2301.
- Wagner, C., Adrian, R.** (2009). Cyanobacteria dominance: quantifying the effects of climate change. *Limnology and Oceanography*. **54** (6part2): 2460-2468.
- Wallace, R., Snell, T., Ricci, C., Nogrady, T.** 2006. Rotifera: Biology, ecology and systematic. En H. J. F. Dumont. (Ed.), *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world* (299). The Netherlands: Backhuys Publishers, Leiden.

- Wetzel, R. G. & Likens, G. E.** (1991). *Limnological analysis*, New York: Springer-Verlang. p. 391.
- Wetzel, R.** (2001). *Limnology: Lake and river Ecosystems* (1006). Third Edition. USA: Academic Press.
- Wilby, R. L., Orr, H., Watts, G., Battarbee, R. W., Berry, P. M., Chadd, R., Dugdale, S.J., Dunbar, M. J., Elliott, J. A., Extence, C., Hannah, D. M., Holmes, N., Johnson, A. C., Knights, B., Milner, N. J., Ormerod, S. J., Solomon, D., Timlett, R., Whitehead, P. J. Wood, P. J.** (2010). Evidence needed to manage freshwater ecosystems in a changing climate: turning adaptation principles into practice. *Science of the Total Environment*. **408** (19): 4150-4164.
- Winder, M. & Sommer, U.** (2012). Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia*. **698** (1): 5-16.
- Zar, J. H.** (1999). *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition, USA: Prentice Hall. p. 663.