

Artículo original

Influencia de palizadas en la estructura del zooplancton en un embalse tropical

Influence of logjams in the structure of zooplankton in a tropical dam

Yesica Velásquez-Duque^{1,*}, Silvia Lucía Villabona-González², Hilda Palacio-Betancur³

¹ Grupo de investigación en biodiversidad y recursos naturales, BIONAT, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia

² Grupo de investigación en limnología y recursos hídricos, Universidad Católica de Oriente, Rionegro-Antioquia, Colombia.

³ Grupo de investigación de Biología, programa de Ecología, Facultad de Ciencias y Biotecnología, Universidad CES, Medellín, Colombia

Resumen

Las palizadas son acumulaciones de madera en los cauces de los ríos y en sus llanuras de inundación de tamaño variable cuya composición depende de las características del bosque ripario. En este estudio se evaluó la influencia de la palizada formada en la cola del embalse Amaní en la estructura espacial y temporal del zooplancton durante las estaciones de sequía y lluvia del 2016 y su relación con el fitoplancton y las condiciones físicas y químicas influenciadas por la palizada. Se tomaron muestras de plancton y se determinaron las variables físicas y químicas en las zonas situadas antes, en el inicio, la mitad, el final y después de la palizada a lo largo del eje del embalse. Se registraron 64 taxones de los tres principales grupos de zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos). Las diferencias espaciales y temporales en la densidad del zooplancton fueron significativamente diferentes y se relacionaron con la transparencia y la disponibilidad de algunos nutrientes. Los mayores valores de los descriptores de diversidad del zooplancton se estimaron en la mitad, al final y después de la palizada, probablemente porque esta ofrece mayor disponibilidad de hábitats, diversidad trófica y refugio. La comunidad presentó cambios temporales en la dominancia de taxones probablemente como consecuencia de las fluctuaciones del nivel del embalse durante las tres temporadas analizadas.

Palabras clave: Palizada; Diversidad alfa; Diversidad beta; Rotíferos; Microcrustáceos; Embalse.

Abstract

Log jams are accumulations of wood in riverbeds and floodplains of rivers with variable sizes whose composition depends on the characteristics of the riparian forest. We evaluated the influence of a log jam formed in the riverine zone of the Amaní reservoir on the spatial and temporal structure of the zooplankton during the dry and rainy seasons in 2016 and its relationship with the phytoplankton and the physical and chemical conditions. We took samples of plankton and physical and chemical variables in sites located before, in the beginning, the middle, the end, and after the log jam. A total of 64 taxa of the three major groups of zooplankton were recorded (rotifers, cladocerans, and copepods). The spatial and temporal differences in zooplankton densities were significant and related to the transparency and availability of some nutrients. The highest values of the zooplankton diversity were found in the middle, at the end, and after the log jam probably because it increased habitat heterogeneity, food availability, and refuge. The community presented temporary changes in the dominance of taxa possibly as a result of water level fluctuations in the reservoir level during the three seasons analyzed. The best conditions for zooplankton development were found in the middle, in the end, and after the log jam probably because it decreased the disturbance pressures and increased heterogeneity, food availability, and refuge. The community presented temporal changes in the dominance of taxa possibly as a result of water level fluctuations in the reservoir.

Keywords: Log jam; Alfa diversity; Beta diversity; Rotifers; Microcrustaceans; Reservoir.

Citación: Velásquez-Duque Y, Villabona-González SL, Palacio-Betancur H. Influencia de palizadas en la estructura del zooplancton en un embalse tropical. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat. 45(174):217-228, enero-marzo de 2021. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1269>

Editor: Gabriel Roldán

***Correspondencia:**

Yesica Velásquez-Duque;
yesi.duquevela@gmail.com

Recibido: 14 de julio de 2020

Aceptado: 27 de noviembre de 2020

Publicado: 29 de marzo de 2021



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

Introducción

Las palizadas son acumulaciones de madera en los cauces y en las llanuras de inundación de los ríos (**Fetherston, et al.**, 1995) cuyo tamaño y composición dependen de las características del bosque de ribera (**Comiti, et al.**, 2006). La incorporación de madera a los cauces se asocia con la caída de árboles de la vegetación ribereña debida a la mortalidad natural (edad, viento) y a la desestabilización de las orillas de las aguas corrientes por procesos erosivos (**Robison & Beschta**, 1990; **Wohl, et al.**, 2012).

Aunque históricamente las palizadas se han eliminado del cauce de los ríos, con el fin de mitigar las inundaciones y evitar alteraciones en la navegación (**Shields & Gippel**, 1995), en los últimos años se han introducido grandes cantidades de madera en sistemas lóticos de Europa, Estados Unidos, Australia y Canadá como una práctica de restauración fluvial (**Lester & Boulton**, 2008; **Biron, et al.**, 2018) para aumentar la estabilidad de la corriente, la complejidad geomorfológica (**Klaar, et al.**, 2009) y la retención de materia orgánica y así facilitar el enriquecimiento de las comunidades de peces e invertebrados (**Wagenhoff & Olsen**, 2014). Según **Baldwin, et al.** (2014) la presencia de los fragmentos de madera altera el potencial de incorporación de carbono en las redes tróficas, lo que implicaría cambios en las condiciones limnológicas relacionadas con la alcalinidad y el pH.

Entre los organismos que pueden asociarse con las palizadas se encuentra el zooplankton, cuya estructura se define como la forma en que una comunidad se distribuye en el espacio para aprovechar las condiciones que ofrece el ambiente en un momento dado (**Pianka**, 1982). Variables como el pH (**Sprules**, 1975), la conductividad eléctrica (**Pinto-Coelho, et al.**, 1998) y el oxígeno disuelto pueden afectar dicha distribución mediante la alteración del ciclo de vida y su desarrollo, así como de las tasas reproductivas (**Smith & Cooper**, 1982; **Branco & Cavalcanti**, 1998; **Bini, et al.**, 2008). Asimismo, en la escala temporal dichas comunidades dependen indirectamente de las lluvias y del viento (**Tundisi & Matsumura-Tundisi**, 2008). En sistemas de embalse las rápidas fluctuaciones del volumen (**Aranguren & Monroy**, 2014) y los ciclos estacionales modifican también la estructura de la comunidad y generan una sucesión en la composición de las especies (**Hutchinson**, 1967; **Edmondson & Litt**, 1982).

Aunque desde la década de los 70 del siglo pasado se incrementó la construcción de embalses en Colombia, la información disponible sobre la diversidad y la dinámica estacional del zooplankton en estos sistemas es aún limitada (**Herrera-Martínez & Guillot**, 1999; **Gallo-Sánchez, et al.**, 2004; **Guevara, et al.**, 2008; **Villabona-González, et al.**, 2015). No obstante, en estudios recientes se ha reportado un aumento en la diversidad funcional del zooplankton cuando el tiempo de retención de los embalses disminuye (<30 días) y aumentan la concentración de nutrientes, la productividad primaria, el oxígeno disuelto y el pH (**Barrera-Herrera, et al.**, 2020). Pero el conocimiento sobre la ecología de los rotíferos, cladóceros y copépodos (**Roldán & Ruiz**, 2001) es aún incipiente y no se dispone de información sobre la comunidad zooplanctónica en palizadas de embalses tropicales.

En este estudio se evaluó la influencia de la palizada en la estructura del zooplankton determinando la variación espacial y temporal de la comunidad durante los períodos secos y de lluvias en relación a la abundancia y composición del fitoplancton y las condiciones físicas y químicas asociadas con el efecto de la palizada. Si se parte de que la palizada y el período climático afectan las condiciones físicas y químicas del agua, se espera que se generen diferentes expresiones estructurales de la comunidad en la zona de influencia de la palizada que cambien en las diferentes épocas de muestreo.

Materiales y métodos

Área de estudio

El embalse Amani está ubicado en la vertiente oriental de la cordillera Central, al oriente del departamento de Caldas, Colombia (5°27' a 5°34' N; 74°56' a 74°53' O) y la palizada se encuentra ubicada en la cola del embalse, al ingreso del río La Miel (**Figura 1**). Aunque

el área de estudio presenta un patrón de lluvias bimodal, durante el 2016 se presentó un patrón unimodal debido al fenómeno de El Niño durante los tres primeros trimestres del año (IDEAM, 2017), por lo que los muestreos se realizaron en un periodo seco (febrero) y dos lluviosos (octubre: -lluvia y diciembre: +lluvia). La palizada es dinámica y durante las campañas su ubicación fue diferente, pues se desplazó con los cambios de nivel del embalse.

Se seleccionaron cinco zonas de muestreo (antes, en el inicio, en la mitad, en el final y después de la palizada) (Figura 1). En cada estación se tomaron muestras integradas de la subsuperficie, la mitad y el límite de la zona fótica y el fondo. La transparencia del agua se determinó con un disco de Secchi, la temperatura del agua, la conductividad eléctrica y el pH se midieron *in situ* con una sonda multiparamétrica Hanna® 9813-5 y el oxígeno disuelto con una sonda Ohaus® Starter 3000D. Los datos de las densidades de fitoplancton y las concentraciones de ortofosfatos (PO_4), nitratos (NO_3), sólidos disueltos totales (SDT) y sólidos totales (ST) se obtuvieron del estudio “Evaluación de las condiciones hidrobiológicas en las palizadas del trasvase del río La Miel, en la Central Hidroeléctrica Miel I” (ISAGEN & Universidad de Caldas, 2016).

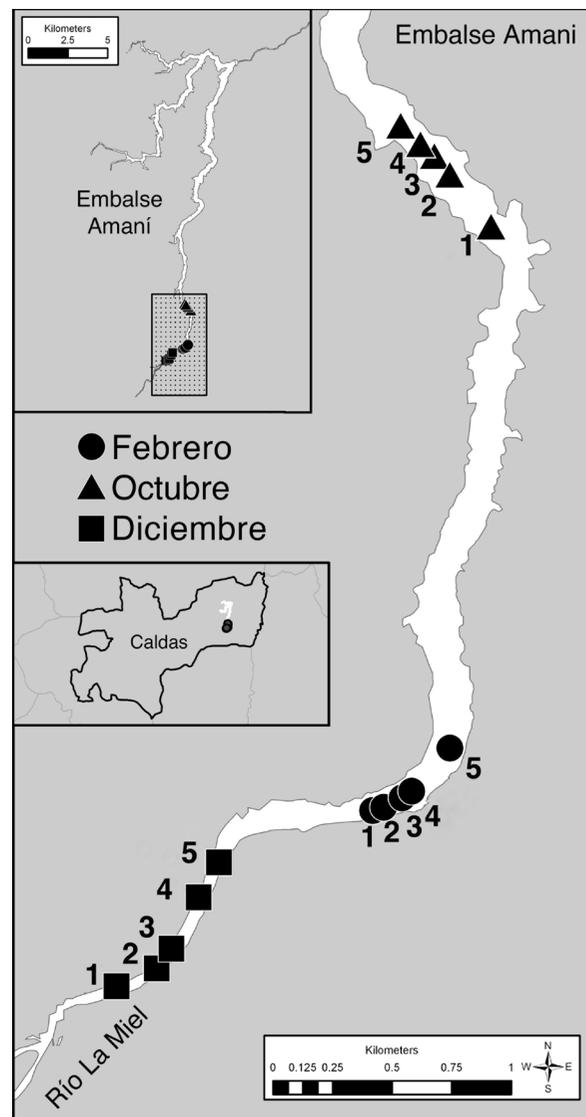


Figura 1. Localización geográfica del embalse Amani y ubicación de la palizada en las diferentes temporadas de muestreo. 1. Antes. 2. Inicio. 3. Mitad. 4. Final. 5. Después

En cada punto de muestreo se tomaron 30 litros de agua con una botella Schindler de 5 litros de capacidad que posteriormente se filtraron con un tamiz de 55 μm de poro. El material se almacenó y se fijó con solución Transeau (Tonolli, 1971). Para el conteo se tomaron cinco alícuotas de 1 ml utilizando una cámara Sedgewick-Rafter en un microscopio óptico invertido (Britton & Greeson, 1977). Para la identificación taxonómica se usaron claves específicas para rotíferos (Kosté, 1978; Kosté & Shield, 1987; Shield & Kosté, 1992; Segers, 1995; Segers, 2007; Paggi & Paggi, 2011; Joko, 2011), cladóceros (Paggi, 1995; El Moor-Loureiro, 1997; El Moor-Loureiro, *et al.*, 2004; Benzie, 2005; Elías, *et al.*, 2008) y copépodos (Sendacz & Kubo, 1982; Reid, 1985; Suárez-Morales, *et al.*, 1996; Gaviria, 2000).

Para evaluar el comportamiento espacial y temporal de la comunidad zooplanctónica se hizo un análisis de varianza bifactorial. Como primer factor se tomó la época de muestreo (febrero, octubre y diciembre), como segundo, la zona de muestreo (antes, inicio, mitad, final y después de la palizada) y como variable de respuesta, la densidad del zooplancton (ind/l). Para discriminar entre los grupos se usó el método de mínima diferencia significativa (*least significant difference*, LSD) de Fisher. Además, se aplicó un modelo de regresión lineal múltiple (previa estandarización de los datos) con la densidad del zooplancton (ind/l) como variable de respuesta y como variables explicativas cuantitativas y cualitativas el muestreo, la zona de muestreo, la precipitación, la cota del embalse, la profundidad total, las variables fisicoquímicas y la densidad del fitoplancton (ind/l). Los análisis se hicieron con el programa de R, versión 3.6.1. (R Project for statistical computing, Vienna, Austria).

Se calculó la diversidad bajo el mismo nivel de cobertura de muestreo, es decir, la proporción de la comunidad representada en la muestra (Chao & Jost, 2012), que varía entre 0% - inventario incompleto - y 100% - alta completitud - (Moreno, *et al.*, 2011). Para observar los cambios de la estructura de la comunidad entre los muestreos, se construyeron y compararon curvas de rango-abundancia. Se calcularon los índices de diversidad alfa y beta en términos de números equivalentes o números de Hill “ qD ” (Jost, 2006; Moreno, *et al.*, 2011). El análisis se hizo con el paquete iNEXT del programa de R, versión 3.6.1. (R Project for statistical computing, Vienna, Austria).

Resultados

Se contaron 8.451 individuos distribuidos en nueve órdenes, 20 familias y 64 taxones de rotíferos, cladóceros y copépodos, tres estadios larvales de copépodos (nauplios y copepoditos de Cyclopoida y Harpacticoida) y un protozoario de la familia Thecamoebidae (Tabla 1S, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1269/2937>). Los rotíferos dominaron la riqueza con 48 taxones de 13 familias, de las cuales Brachionidae, Lecanidae y Trichocercidae presentaron un mayor número de especies. Los cladóceros estuvieron representados por nueve taxones de las familias Chydoridae, Daphnidae, Ilyocryptidae, Moinidae y Sididae, y los copépodos por dos taxones de la familia Cyclopidae y un morfotipo de harpacticoida. Proporcionalmente, el 58% correspondía a organismos de hábito bentónico y el restante 42%, de hábito planctónico.

Durante el mes de febrero se cuantificaron 2.274 individuos y la densidad varió entre 4,2 ind/l en el inicio y 484,2 ind/l en la zona media de la palizada; en octubre se encontraron 3.823 individuos y la densidad fluctuó entre 6 ind/l antes y 667,50 ind/l en la zona media de la palizada, y en diciembre se registraron 2.355 individuos y la densidad varió entre 4 ind/l antes y 333,4 ind/l después de esta. Como se observa en la figura 2, la densidad mostró diferencias significativas entre zonas ($F=6,12$; $gl = 2$; $p= 0,0059$) y muestreos ($F=26,46$; $gl=4$; $p= 0,0000$). La interacción entre estos dos factores también fue significativa ($F=2,32$; $gl=8$; $p= 0,0450$).

Espacialmente, la prueba de grupos homogéneos evidenció dos grupos estadísticamente diferentes, uno conformado por las zonas ubicada antes y en el inicio de la palizada, con menor densidad zooplanctónica, y otro por las zonas de la mitad, el final y después de

esta, con las mayores densidades. En cuanto a los muestreos, se observó que en la mitad y después de la palizada el zooplancton fue significativamente más abundante en octubre que en diciembre (**Figura 3**).

Según el análisis de regresión lineal, no hubo una correlación significativa entre el zooplancton y la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, el pH, la conductividad eléctrica, el fósforo total, los sólidos disueltos y totales, la precipitación, la cota del embalse y el fitoplancton. Por el contrario, el modelo ($R^2=67,4\%$) presentó mayor correlación con la transparencia y las concentraciones de ortofosfatos y nitratos: densidad del zooplancton (ind/l) = $89.9385 + 180.279 * \text{Mitad_Palizada} + 116.621 * \text{Transparencia} + 556.273 * \text{PO4 (mg/l)} - 230.221 * \text{NO3 (mg/l)}$.

La cobertura de muestreo en cada monitoreo fue superior al 98 %. En febrero los nauplios representaron el 53 % de la densidad total del zooplancton y dominaron en la mitad, el final y después de la palizada. Los copepoditos de *Cyclopoida* aportaron el 28 % de la densidad total y dominaron al final y después de la palizada. El protozooario *Thecamoeba* sp.(6 %) dominó en la mitad de la palizada. Los cladóceros *Alona* sp., *Ilyocryptus spinifer*, *Moina* sp. y *Diaphanosoma spinulosum* representaron el 0,01 % de la densidad total y se registraron principalmente en la mitad de la palizada (**Figura 1S**, <https://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/view/1269/2938>).

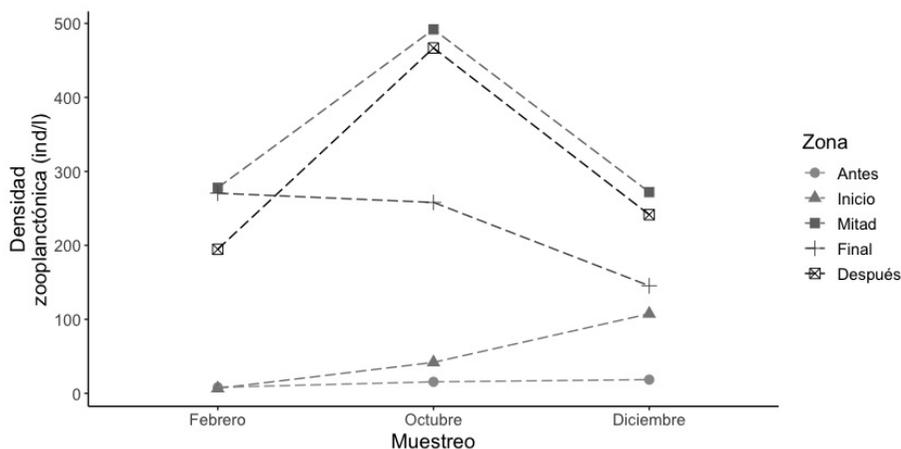


Figura 2. Análisis de varianza para la densidad del zooplancton en la palizada del embalse Amani durante febrero, octubre y diciembre de 2016 antes, en el inicio, la mitad, el final y después de la palizada

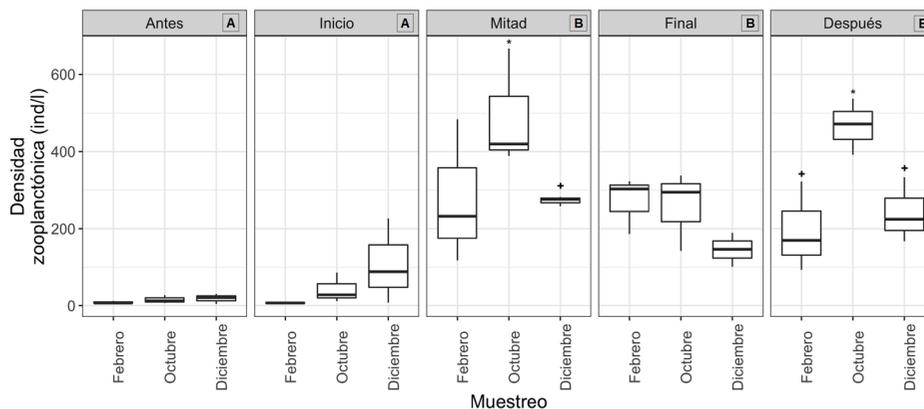


Figura 3. Diagrama de cajas y bigotes de la densidad del zooplancton del embalse Amani antes, en el inicio, la mitad, el final y después de la palizada durante febrero, octubre y diciembre de 2016. Resultados significativos de la prueba de Fisher: **A.** grupo 1; **B.** grupo 2; * +

En octubre el rotífero *Ptygura libera* contribuyó con el 42 % a la densidad total y dominó en todas las zonas de muestreo, excepto antes de la palizada. Los nauplios aportaron el 26 % de la densidad en las estaciones ubicadas en la mitad de la palizada. Los copepoditos de Cyclopoida contribuyeron con el 19 % de la abundancia total y predominaron en las estaciones después de la palizada. Los cladóceros *Moina* sp., *Diaphanosoma spinulosum*, *Ceriodaphnia* sp., *Ceriodaphnia cornuta rigaudi* e *Ilyocryptus spinifer* aportaron el 0,6 % de la densidad total y se distribuyeron desde el inicio hasta el final de la palizada, pero especialmente en la mitad.

En diciembre cambió el patrón de la dominancia y el copépodo *Thermocyclops decipiens* contribuyó con el 24 % (28 % hembras) de la densidad total y dominó principalmente después, en el final y en la mitad de la palizada. Los nauplios aportaron el 23 % de la densidad total y dominaron en todas las zonas, excepto antes de la palizada, y los copepoditos de Cyclopoida alcanzaron el 17 %. Los cladóceros *Ceriodaphnia* sp., *Moina* sp., *C. cornuta rigaudi*, *Alona* sp. 1, *I. spinifer*, *Alona* sp. 3, *Alona* sp. 2, *D. spinulosum* y *Chydorus* sp. 1 contribuyeron con el 2 % de la densidad total y se registraron desde la zona después de la palizada hasta su inicio, encontrándose en mayor proporción en la mitad de la palizada.

La diversidad alfa de orden 0D fluctuó entre 8 y 38 taxones y durante los tres muestreos fue notablemente superior en la mitad de la palizada e inferior antes de esta. La diversidad de especies comunes (1D) presentó una variación de 2 a 10 taxones y la de especies dominantes (2D) de 2 a 7 taxones. Estos índices fueron similares en todas las zonas y temporadas monitoreadas ($CV < 42\%$); sin embargo, en febrero los valores mayores de orden 1D y de orden 2D se registraron después de la palizada. En octubre se registraron las mayores diversidades de orden 1D y de orden 2D antes y en el inicio de la palizada, y en diciembre el mayor número de especies comunes y dominantes se registró en el final y después de la palizada (**Figura 4**).

El máximo valor de diversidad beta (β), de 1,4, indica que en la palizada dominó una comunidad. Sin embargo, el mayor recambio de especies $^0\beta$ se registró entre febrero y diciembre y el menor, entre octubre y diciembre. Por su parte, para los órdenes $^1\beta$ y $^2\beta$ el mayor recambio de especies ocurrió entre octubre y diciembre y el menor, entre febrero y octubre, así como en febrero y diciembre.

Discusión

Los rotíferos mostraron mayor riqueza que los cladóceros y copépodos, lo cual también es usual en la zona de agua abiertas de los embalses (**Pulgarín, et al., 2020**). En este estudio las familias Brachionidae, Lecanidae y Trichocercidae registraron el mayor número de taxones, como ocurre generalmente en ambientes de agua dulce (**Aoyagui & Bonecker,**

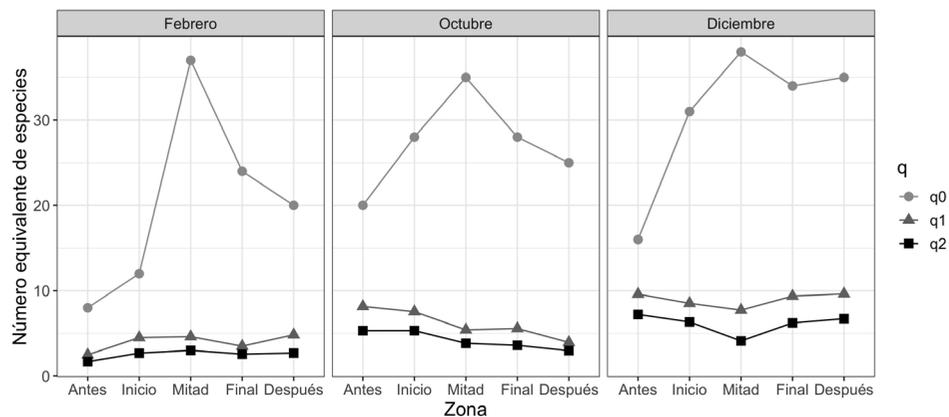


Figura 4. Perfil de diversidad alfa del zooplancton en la palizada del embalse Amaní durante febrero, octubre y diciembre de 2016

2004; **Mantovano, et al.**, 2015). Esta alta representatividad de rotíferos se ha reportado comúnmente en otros embalses tropicales (**Villabona-González**, 2012; **Aranguren & Monroy**, 2014), ya que los rotíferos reaccionan más rápidamente que otros grupos a cambios en las condiciones del agua por la facilidad que tienen de usar recursos tróficos de baja calidad (**Mangas & García**, 1991). Esta tendencia está asociada con hábitats fluctuantes sujetos a cambios temporales importantes de las condiciones físicas y químicas en sistemas acuáticos (**Esteves, et al.**, 2011).

Desde el punto de vista temporal, la densidad total del zooplancton fue similar, con excepción de la temporada lluviosa de octubre en la zona media y después de la palizada, cuando la comunidad fue significativamente más abundante. No obstante, esta diferencia no se relacionó con ninguna de las variables ambientales analizadas. Además, se observaron tres respuestas en la dominancia de taxones probablemente relacionadas con la fuerte sequía ocasionada por el fenómeno de El Niño durante los primeros tres trimestres del 2016, lo que provocó cambios temporales en el nivel de agua del embalse y la ubicación de la palizada. Al igual que lo hallado por **Aranguren & Monroy** (2014) en el embalse La Chapa, la fluctuación del volumen del sistema modificó la estructura de la comunidad generando un cambio en la composición de las especies en la palizada del embalse Amaní.

Aunque los nauplios (filtradores) dominaron en todos los muestreos, en febrero la densidad fue mayor. **Padovesi-Fonseca, et al.** (2002) reportaron el mismo comportamiento durante la época seca en el lago Paranoá (Brasil) y **Cole** (1966) sugirió que la presencia de un gran número de individuos en etapas jóvenes respondía a una estrategia de adaptación a entornos altamente inestables. Además, *T. decipiens* (depredador) registró una menor densidad en este monitoreo (99,47 ind/l) que en los siguientes, lo que coincidió con los bajos niveles de nitratos y fosfatos y refleja la incompatibilidad de *T. decipiens* con los ambientes de baja concentración de nutrientes (**Landa, et al.**, 2007).

En octubre, cuando se redujo la transparencia del agua y aumentaron los fosfatos, se registró una alta dominancia y frecuencia del rotífero detritívoro *P. libera* (**Nogradý, et al.**, 1993) y un leve aumento en la densidad de *T. decipiens*, principalmente de hembras. **Simões, et al.** (2008) encontraron que el predominio de hembras grávidas (*T. decipiens* y *Moina* sp.) puede indicar un gran esfuerzo reproductivo y una alta tasa de mortalidad. Este hecho parece estar asociado con el aumento de las lluvias y de la disponibilidad de nutrientes en el sistema (**Quitana, et al.**, 1998). Además, **Padovesi-Fonseca, et al.** (2002) encontraron que aunque las tasas de natalidad de *T. decipiens* se mantuvieron constantes durante todo su estudio, la población fluctuó significativamente entre la época seca y la de lluvias debido probablemente a la relación inversa entre el tiempo de desarrollo y el suministro de alimento.

En diciembre se incrementaron la precipitación, el nivel del embalse, la concentración de nitratos y la densidad del copépodo *T. decipiens*, en especial los machos. Según **Hutchinson** (1951), *T. decipiens* es una especie pionera, de gran dispersión, predominante en sistemas eutróficos y con una alta capacidad para colonizar nuevos ambientes (**Reid, et al.**, 1988; **Carvalho, et al.**, 1997). Según **Landa, et al.** (2007), esta especie se ve favorecida principalmente en épocas de lluvia, cuando el deterioro de la calidad del agua se asocia con la contaminación proveniente de las áreas agrícolas.

Por otro lado, en este mes se registró mayor riqueza de cladóceros, probablemente porque el sistema presentaba condiciones más estables que en los muestreos anteriores, pues se ha encontrado que este grupo tiene una relación negativa con la inestabilidad ambiental por su mayor tamaño y especificidad alimenticia (**Aranguren, et al.**, 2011). Aunque las poblaciones de *C. cornuta* son frecuentes y abundantes en distintos hábitats de agua dulce (**Fernando**, 1979; **Korinek**, 2002) con estados tróficos diferentes (**Sampaio, et al.**, 2002), estas pueden ser reguladas por variaciones en la calidad y la cantidad de los recursos (**Villalobos & González**, 2006). Según **Infante y Riehl** (1984) y **Sampaio, et al.** (2002), cuando hay bajas densidades de cianobacterias filamentosas *C. cornuta* se mantiene abundante, en tanto que con una elevada biomasa de cianobacterias su densidad

se reduce hasta desaparecer (Infante & Rielh, 1984). En este estudio *C. cornuta* no se registró en febrero, cuando las cianobacterias filamentosas presentaron la mayor densidad (ISAGEN & Universidad de Caldas, 2016).

Los resultados muestran que, a diferencia del zooplancton, el fitoplancton fue más abundante en la zona limnética libre de palizada, por lo que podría inferirse que la falta de correlación entre estas dos comunidades se debe a la poca luz para la fotosíntesis (Esteves, 1998) y al incremento de la competencia con algas perifíticas (Jones, *et al.*, 2002, Joo, *et al.*, 2007) en la palizada.

Durante todos los muestreos el mayor valor de diversidad alfa (0D) y el mayor número de individuos zooplanctónicos se registraron dentro de la palizada, en tanto que los menores valores se observaron en las estaciones ubicadas en el río La Miel. Esto probablemente se debió a que la palizada, al igual que las macrófitas acuáticas (Colares, *et al.*, 2013), disminuye la presión de las perturbaciones en el sistema (Scheffer, 1998) al ofrecer una gran disponibilidad de hábitats, refugios y nichos para el zooplancton y el zoobentos (Fahd, *et al.*, 2000; Cottenie, *et al.*, 2001; Scheffer, *et al.*, 2006). Además, la presencia de fragmentos de vegetación parece favorecer la condición léntica y la oferta trófica debido a la adhesión de algas perifíticas y a que el proceso de descomposición incrementa la disponibilidad de bacterias y hongos (Triska & Cromack, 1980; Triska, 1984) para los zoopláncteres de hábitos detritívoros.

En pocos estudios de comunidades zooplanctónicas se han utilizado los números efectivos de especies, que son las unidades de medición de la diversidad verdadera (Jost, 2006), pues durante años se han calculado índices como el de Shannon y Weaver que miden la entropía y no la diversidad de la comunidad como tal. En este estudio la diversidad de especies comunes (1D) y dominantes (2D) de zooplancton no presentó un patrón definido en espacio y tiempo, lo que coincide con estudios realizados en humedales urbanos y en diferentes embalses de la zona andina colombiana (Hoyos Rincón, *et al.*, en prensa, y Giraldo-Giraldo, 2019).

A pesar de los cambios en la estructura y la composición de especies en los distintos sitios y épocas de muestreo, según el índice de diversidad beta (β), la palizada estuvo dominada por una única comunidad. El recambio de especies fue mayor en los meses de febrero (sequía) y diciembre (+lluvias) y las especies compartidas fueron a la vez las más abundantes. Por el contrario, entre octubre (-lluvia) y diciembre (+lluvia) el recambio de especies fue menor y las especies compartidas fueron diferentes a las dominantes. Hutchinson (1961) menciona que el reemplazo de las especies en un ambiente está determinado por la exclusión generada por la competencia para obtener recursos, proceso que a la vez está regulado por los cambios estacionales en las condiciones ambientales. Así, la heterogeneidad ambiental parece ser más importante que los otros factores evaluados en la determinación de la diversidad beta (Galir-Balkić, *et al.*, 2018) y, en este caso, las diferencias parecen basarse en los rasgos funcionales de las especies (Braghin, *et al.*, 2018) y sus requisitos de nicho (Bonecker, *et al.*, 2009) (Tabla 1S, <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1269/2937>).

Los resultados del estudio evidenciaron que la concentración de nutrientes, las aguas más claras, la heterogeneidad de nicho, la oferta trófica diversa y la disminución de las perturbaciones dentro de la palizada favorecieron la presencia de poblaciones zooplanctónicas más abundantes y una comunidad con mayor diversidad taxonómica, y que, desde la escala temporal, las diferencias en la estructura de la comunidad se relacionaron principalmente con el cambio de las especies dominantes.

Información suplementaria

Tabla 1S. Composición y hábitos de la comunidad zooplanctónica en la palizada del embalse Amaní. Vea la tabla S1 en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1269/2937>

Figura 1S. Curvas de rango-abundancia de especies del zooplancton en la palizada del embalse Amaní. Vea la tabla S1 en <https://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/view/1269/2938>

Agradecimientos

Los autores agradecen a ISAGEN y a la Universidad de Caldas por la financiación del proyecto, a Ana María Mesa, Patricia Jiménez y Milton Montaña por la colaboración en la recopilación de datos, a Beatriz Toro por la asesoría durante el desarrollo del proyecto y a Carmen Dussan por la asesoría del componente estadístico.

Contribución de los autores

YVD participó en el trabajo de campo, el proceso de organización de las bases de datos, el análisis de la información y la escritura del manuscrito.

SLVG e HPB contribuyeron en la revisión de las bases de datos y el análisis de los datos, y en el componente teórico y científico del manuscrito.

Conflicto de intereses

Ninguno que declarar.

Referencias

- Aoyagui, A. S. & Bonecker, C. C.** (2004). The art status of rotifer studies in natural environments of South America, floodplains. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. **26**: 385-406.
- Aranguren, N. J., Guisande C., Ospina, R.** (2011). Factors controlling crustacean zooplankton species richness in Neotropical lakes. *Journal of Plankton Research*. **33**: 1295-1303
- Aranguren, N. J. & Monroy, J. D.** (2014). Zooplankton responses in a tropical system (La Chapa Reservoir, Colombia) with environmental stress. *Acta Biológica Colombiana*. **19**: 281-290.
- Baldwin, D. S., Whitworth, K. L., Hockley, C. L.** (2014). Uptake of dissolved organic carbon by biofilms provides insights into the potential impact of loss of large woody debris on the functioning of lowland rivers. *Freshwater Biology*. **59**: 692-702.
- Barrera-Herrera, J. A., Aranguren-Riaño, N., Páez-Ruiz, Y. M.** (2020). 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. Doi: 10.18257/raccefyn.1022
- Benzie, J.** (2005). Cladocera: The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphniidae). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world, Volume 21. Leiden, The Netherlands: The Quarterly Review of Biology 80.
- Bini, L. M., Silva, L. C., Velho, L. F. M., Bonecker, C. C., Lansac-Tôha, F. A.** (2008). Zooplankton assemblages concordance patterns in Brazilian Reservoirs. *Hydrobiologia*. **598**: 247-255.
- Biron, P.M., Buffin-Bélanger, T., Massé, S.** (2018). The need for river management and stream restoration practices to integrate hydrogeomorphology. *Canadian Geographer*. **62**: 288-295.
- Bonecker, C.C., Aoyagui A.S.M., Santos R. M.** (2009). The impact of impoundment on the rotifer communities in two tropical floodplain environments: interannual pulse variations. *Braz J Biol*. **69**: 529-537.
- Braghin, L.S.M., Almeida, B.A., Amaral, D.C., Canella, T.F., Gimenez, B.C.G., Bonecker CC.** (2018). Effects of dams decrease zooplankton functional b-diversity in river-associated lakes. *Freshwater Biol*. **00**: 1-10. Doi: 10.1111/fwb.13117
- Branco, C. W. & Cavalcanti, C. G. B.** (1998). Ecologia das comunidades planctônicas no lago paranoá. En R. Henry. *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais* (576-595). Botucatu, Brasil: FAPESP/FUNBIO.
- Britton, L. J. & Greeson, P. E.** (1977). Methods for collection and analysis of aquatic biological and microbiological samples. In T.A. Ehlke, G.A. Irwin, B.W. Lium, and K.V. Slack. *Techniques of Water-Resources Investigations 05-A4* (113-119) Washington, DC: U.S. Government Printing Office. Fecha de consulta: 5 de octubre del 2015. Disponible en: <https://pubs.usgs.gov/twri/05a04-1977/report.pdf>
- Carvalho, M.C., Coelho-Botelho, M.J., Lamparelli, M.C., Roquetti-Humaitá, M.H., Salvador, M.E., Souza, C.R., Truzzi, A.** (1997). Spatial and temporal variations of chlorophylla, plankton and some physico-chemical factors at Billings Complex. *Biology of lakes and reservoirs*. **26**: 452-457.
- Chao, A. & Jost, L.** (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation, Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. **93** (12): 2533-2547.

- Colares, M.A.M., Bonecker, C.C., Simões, N.R., Alves, G.M., Lansac-Tôha, F.A.** (2013). Structure of the zooplankton communities in macrophytes stand of a Neotropical floodplain (the Paraná River, Brazil). *International Review of Hydrobiology*. **98**: 89-103
- Cole, G.A.** (1966). Contrasts among calanoid copepods from Permanent and temporary ponds in Arizona. *The American Midland Naturalist*. **76**: 351-368.
- Comiti, F., Andreoli, A., Lenzi, M.A., Mao, L.** (2006). Spatial density and characteristics of woody debris in five mountain rivers of the Dolomites (Italian Alps). *Geomorphology*. **78**: 44-63.
- Cottenie, K., Nuytten, N., Michels, E., De-Meester, L.** (2001). zooplankton community structure and environmental conditions in a set of interconnected ponds. *Hydrobiologia*. **442**: 339-350.
- Edmondson, W. T. & Litt, A. H.** (1982). *Daphnia* in Lake Washington. *Limnology and Oceanography*. **27**: 272-293.
- El Moor-Loureiro, L. M.** (1997). Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Brasília, Brasil: Editora Universa - UCB. 156p.
- El Moor-Loureiro, L. M., Mendonça-Galvão, L., Padovesi-Fonseca, C.** (2004). New cladoceran records from lake Paranoá, central Brasil. *Braz. J. Biol.* **64**: 415-422.
- Elías, M., Suárez-Morales, E., Gutiérrez-Aguirre, M., Silva-Briano, M., Granados-Ramírez, J., Garfias-Espejo, T.** (2008). Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México. Guía ilustrada. México DF: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Esteves, F.** (1998). Fundamentos de limnología 2ª ed. Río de Janeiro, Brasil: Interciência. 226p.
- Esteves, F., Bozelli, R., Castelo, C.** (2011). Comunidade zooplanctônica. En F. Esteves. Fundamentos de Limnología 3ª ed. (523-577). Río de Janeiro, Brasil: Interciência. 790p.
- Fahd, K., Serano, L., Toja, J.** (2000). Crustacean and rotifer composition of temporary ponds in the Doñana National Park (SW Spain) during floods. *Hydrobiology*. **436**: 41-49.
- Fernando, C. H.** (1979). The freshwater zooplankton of Sri Lanka with a discussion of tropical freshwater zooplankton composition. *Hydrobiology*. **65**: 85-125.
- Fetherston, K. L., Naniman, R. J., Bilby, R. E.** (1995). Large woody debris, physical process and riparian forest succession in montane river networks of the Pacific Northwest. *Geomorphology*. **13**: 133-144.
- Galir-Balkić, A., Ternjej, I., Bogut, I.** (2018). Impact of habitat heterogeneity on zooplankton assembly in a temperate river-floodplain system. *Environ Monit Assess.* **190**: 143.
- Gallo-Sánchez, L. J., Gaviria-Melo, S., Ramírez-Restrepo, J. J.** (2004). Dinámica de la comunidad zooplanctónica (excepto protozoa) en la laguna del Parque Norte, Medellín (Antioquia, Colombia). *Actualidades Biológicas*. **26**: 231-241.
- Gaviria, S.** (2000). Guía de laboratorio para identificación de cladóceros, copépodos y rotíferos. Curso sistemática del zooplancton de las aguas continentales de Colombia. Medellín, Colombia: Universidad de Antioquia, Instituto de Biología. 13p.
- Giraldo-Giraldo, V.** (2019). Estructura de comunidades planctónicas y su relación con la calidad de agua en embalses Andinos Colombianos. Trabajo de grado, Ingeniería Ambiental. Universidad Católica de Oriente, Medellín, Colombia.
- Guevara, G., Lozano, P., Reinoso, G., Villa, F.** (2008). Horizontal and seasonal patterns of tropical zooplankton from the eutrophic Prado Reservoir (Colombia). *Limnologia*. **39**: 128-139.
- Herrera-Martínez, Y. & Guillot, G.** (1999). Composición taxonómica del zooplancton del embalse de Betania, Departamento del Huila, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*. **4**: 5-19.
- Hoyos-Rincón, L., Osorio-Santa, N., Árias, L., Villabona-González, S.** (en prensa). Evaluación de la calidad del hábitat de dos humedales urbanos del Oriente antioqueño, con base en la estructura de las comunidades de fitoplancton y zooplancton.
- Hutchinson, G. E.** (1951). Copepodology for the Ornithologist. *Ecology*. **32**: 571-577.
- Hutchinson, G. E.** (1961). The paradox of the plankton. *The American Naturalist* **95** (882): 137-145.
- Hutchinson, G. E.** (1967). A treatise on limnology, introduction to lake biology and the limnoplankton. New York, London, Sydney: John Wiley & Sons. 1115p.
- IDEAM - Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.** (2017). Boletín de monitoreo fenómeno El Niño y La Niña. Fecha de consulta: entre enero de 2016 y enero de 2017. Disponible en: <http://www.ideam.gov.co>
- Infante, A. & Riehl, W.** (1984). The effect of Cyanophyta upon zooplankton in a eutrophic tropical lake (Lake Valencia, Venezuela). *Hydrobiologia*. **113**: 293-298.
- ISAGEN & Universidad de Caldas.** (2016). Evaluación de las condiciones hidrobiológicas en las palizadas del trasvase del río La Miel, en la Central Hidroeléctrica Miel I. Convenio 47/180.
- Joko, C. Y.** (2011). Taxonomia do rotíferos monogonontas da planície de inundação do alto rio Paraná (MS/PR). Maringá, Brasil: Universidad Estadual de Maringá. Fecha de consulta: 5 de octubre del 2015. Disponible em: <https://www.oceandocs.org/handle/1834/10063>

- Jones, J. I., Young, J. O., Eaton, J. W., Moss, B.** (2002). The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology*. **90**: 12-24.
- Joo, Sungbae, Young, J., Park, S.** (2007). Inhibition of submerged macrophytes on phytoplankton - I. Field evidence for submerged macrophyte inhibition on phytoplankton biomass. *Korean J. Limnol.* **40**: 511-519.
- Jost, L.** (2006). Entropy and diversity. *Oikos*. **113**: 363-375.
- Klaar, M.J., Maddock, I., Milner, A.M.** (2009). The development of hydraulic and geomorphic complexity in recently formed streams in Glacier Bay National Park, Alaska. *River Research and Application*. **25**: 1331-1338.
- Korinek, V.** (2002). Cladocera. En C.H. FERNANDO. *A Guide to Tropical Freshwater Zooplankton - Identification, Ecology and Impact on Fisheries (69-122)*. Leiden, the Netherlands: Backhuys Publishers.
- Kosté, W.** (1978). Rotatoria, die Rädertiere Mitteleuropas, Überordnung Monogononta, ein Bestimmungswerk. Berlin, Alemania: Gebruder Bornträger. 673, 234 pls.
- Kosté, W., Shield R. J.** (1987). Rotifera from Australian Inland Waters. II Epiphanidae and Brachionidae (Rotifera, Monogononta). *Invertebrate Taxonomy*. **7**: 949-1021.
- Landa, G., Rodrigues, F., Rietzler, A., Maia-Barbosa, P.** (2007). *Thermocyclops decipiens* (Kiefer, 1929) (Copepoda, Cyclopoida) as indicator of water quality in the State of Minas Gerais, Brazil. *Archives of Biology and Technology*, **50**: 695-705.
- Lester, R. E. & Boulton, A. J.** (2008). Rehabilitating agricultural streams in Australia with wood, a review. *Environmental Management*. **42**: 310-326.
- Mangas, E. & García, H.** (1991). Seasonal fluctuations of zooplankton biomass in Lake Xólotlan (Managua). *Hydrobiological Bulletin*. **24**: 157-162.
- Mantovano, T., Leite, A. R., Fatoreto, S. L., Costa, B. C., Lansac-Tôha, F. A.** (2015). Rotifer community structure along a stretch under the influence of dams in the Upper Paraná River floodplain. Maringá. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. **37**: 281-289.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E., Pavón, N. P.** (2011). Reanálisis de la diversidad alfa, Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. **82**: 1249-1261. Doi: 10.7550/rmb.28802
- Nogrady, T., Wallace, R. L., Snell, T. W.** (1993). Rotifera. Vol I, Biology, ecology and systematics. guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. The Hague, Netherlands: SPB Academic Publishing. 299 p.
- Padovesi-Fonseca, C., Mendonça-Galvão, L., Pereira-Rocha, D. L.** (2002). Temporal fluctuation and reproduction of *Thermocyclops decipiens* (Copepoda, Cyclopoida) in an eutrophic lake of central Brasil. *Rev. Biol. Trop.* **50**: 57-68.
- Paggi, J. C.** (1995). Crustacea Cladocera. En E. C. Lopretto y G. Tell. *Ecosistemas de aguas continentales Tomo III (909-951)*. La Plata, Argentina: Ediciones Sur.
- Paggi, S., Paggi, J. C.** (2011). A new species of Polyarthra Ehrenberg, 1834 belonging to the vulgaris-group (Rotifera, Monogononta, Synchaetidae) from Argentina, with a key to the identification of species in the Neotropical Region. *Zootaxa*. **2828**: 51-57.
- Pianka, E. R.** (1982). *Ecología evolutiva*. Barcelona, España: Omega. S.A. 365p.
- Pinto-Coelho, R. M., Nunes, C. M., Barbeitos, M., Moraes, C. A., Guerra, S. T.** (1998). O impacto da Refinaria Gabriel Passos na estruturação da comunidade zooplancônica no reservatório de Ibirité, Betim, Minas Gerais. *Bios*. **6**: 11-19
- Quitana, X. D., Moreno-Amich, R., Comim, F.A.** (1998). Nutrient and plankton in a Mediterranean salt marsh dominated by incidents of flooding. Part 2, Response of the zooplankton community to disturbances. *J. Plankton Res.* **20**: 2109-2127.
- Reid, J. W.** (1985). Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bolm Zoologia*. **9**: 17-143.
- Reid, J.W., Pinto-Coelho, R. M., Giani, A.** (1988). Uma apreciação da fauna de copépodos (Crustacea) da região de Belo Horizonte, com comentários sobre espécies de Minas Gerais. *Acta Limnologica Brasiliensia*. **2**: 527-547.
- Ríos-Pulgarín, M. I., Benjumea-Hoyos, C. A., Villabona-González, S. L.** (2020). Cambios y tendencias en la limnología de un Sistema de embalses andino: 10 años de estudio de los ecosistemas del complejo Puchiná-San Lorenzo-Calderas. Rionegro, Antioquia. Fondo Editorial Universidad Católica de Oriente. 306 p.

- Robison, E. G. & Beschta, R. L.** (1990). Characteristics of coarse woody debris for several coastal streams of southeast Alaska, USA. *Can. S. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 1686-1693.
- Roldán, G. & Ruiz, E.** (2001). Development of limnology in Colombia. In R.G. Wetzel y B. Gopal. *Limnology in Developing Countries* (69-119). International Society of Limnology.
- Sampaio, E.V., Rocha, O., Matsumura-Tundisi, T., Tundisi, J.G.** (2002). Composition and abundance of zooplankton in the limnetic zone of seven reservoirs of the Paranema River, Brasil. *Brasilian Journal of Biology.* **62**: 525-545.
- Scheffer, M.** (1998). *Ecology of shallow lakes*. London, England: Springer US. 357p.
- Scheffer, M., Van-Geest, G.J., Zimmer, K., Jeppesen, E., Sondergaard, M., Butler, M.G., Hanson, M., Declerck, S., De-Meester, L.** (2006). Small habitat size isolation can promote species richness, second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos.* **112**: 227-231.
- Segers, H.** (1995). Rotifera 2: The Lecanidae (Monogononta). In H. J. Dumont, and T. Nogrady. *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 6*. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishing. 226p.
- Segers, H.** (2007). Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa.* **1564**: 1-104.
- Sendacz, S. & Kubo, E.** (1982). Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de reservatórios do Estado de São Paulo. *Boletim do Instituto de Pesca.* **9**: 51-89.
- Shield, R. J. & Kosté, W.** (1992). Rotifera from Australian inland waters VIII. Trichocercidae (Monogononta). *Royal Society of South Australia Inc.* **116**: 1-27.
- Shields, F.D. & Gippel, C.J.** (1995). Prediction of effects of woody debris removal on flow resistance. *American Society of Civil Engineers, Journal of Hydraulic Engineering.* **121**: 341-354.
- Simões, N.R., Sonoda, S.L., Ribeiro, S.M.** (2008). Spatial and seasonal variation of microcrustaceans (Cladocera and Copepoda) in intermittent rivers in the Jequeizinho River Hydrographic Basin, in the Neotropical semiarid. *Acta Limnologica Brasiliensia.* **20**: 197-204.
- Smith, D. W. & Cooper, S. D.** (1982). Competition among Cladocera. *Ecology.* **63**: 1004-1015.
- Sprules, W.G.** (1975) Midsummer crustacean zooplankton communities in acid-stressed lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada.* **32**: 389-395.
- Suárez-Morales, E., Reid, J. W., Liffé, T.M., Fiers, F.** (1996). Catálogo de los copépodos (Crustácea) continentales de la península de Yucatán, México. Quintana Roo, México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Tonolli, V.** (1971). Methods of collection-Zooplankton. In W.T. Edmondson and G.G. Winberg. *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters International Biological Programme Handbook*. Oxford and Edinburgh: Blackwell Scientific Publications. **17**: 1-14.
- Triska, F.J.** (1984). Role of woody debris in modifying channel geomorphology and riparian areas of a large lowland river under pristine conditions, a historical case study. *Proceedings of the International Association of Theoretical and Applied Limnology (SIL).* **22**: 1876-1892.
- Triska, F.J. & Cromack, J.K.** (1980). The role of wood debris in forests and streams. In R.H. Waring. *Forests, fresh perspectives from ecosystem analysis* (171-190). Corvallis, Oregon: Proceedings of the 40th Annual Biology Colloquium Oregon State Univ. Pres.
- Tundisi, J.G. & Matsumura-Tundisi, T.** (2008). *Limnologia*. São Paulo, Brasil: Oficina de Textos. 632p.
- Villabona-González, S. L.** (2012). Variación en las escalas espacial y temporal de la estructura del zooplancton del embalse Riogrande II, Antioquia, Colombia y su relación con variables abióticas y grupos algales. Propuesta doctorado en biología. Medellín (Colombia), Universidad de Antioquia 57.
- Villabona-González, S. L., Ramírez-Restrepo, J. J., Palacio-Baena, J. A., Costa, B. C.** (2015). Respuesta de la biomasa zooplanctónica a los gradientes de estado trófico y precipitación de un embalse tropical. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* **152**: 374-388.
- Villalobos, L. J. & González, R. E.** (2006). Estudios sobre la biología y ecología de *Ceriodaphnia cornuta* SARS, una revisión. *Interciencia.* **31**: 351-357.
- Wagenhoff, A. & Olsen, D.A.** (2014). Does large woody debris affect the hyporheic ecology of a small New Zealand pasture stream? *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research.* **48**: 547-559.
- Wohl, E., Bolton, S., Cadol, D., Comiti, F., Goode, J. R., Mao, L.** (2012). A two end-member model of wood dynamics in headwater neotropical rivers. *Journal of hydrology.* **462**: 67-76