

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v72i1.56220>

Interacciones e inestabilidad del plancton en cuatro embalses tropicales con diferente estado trófico en Colombia

Adriana Duvith Hoyos-Pérez¹;  <https://orcid.org/0000-0001-5579-0239>

Silvia Lucía Villabona-González^{1*};  <https://orcid.org/0000-0002-6136-4495>

Isabel Cristina Gil-Guarín¹;  <https://orcid.org/0000-0003-3445-1988>

Ernesto González²;  <https://orcid.org/0000-0001-6003-2053>

¹ Grupo de Investigación en Limnología y Recursos Hídricos, Universidad Católica de Oriente, Rionegro, Colombia; adriihyz96@gmail.com, svillabona@uco.edu.co (*Correspondencia), isabelcristinagil84@gmail.com

² Instituto de Biología Experimental, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela; ernesto.gonzalez@ciens.ucv.ve

Recibido 17-VIII-2023. Corregido 11-XII-2023. Aceptado 16-V-2024.

ABSTRACT

Plankton interactions and instability in four tropical reservoirs with different trophic status

Introduction: Reservoirs are conceived as a set of interactions in which physical, chemical, and biological instability determines changes in the density of planktonic communities.

Objective: To evaluate the instability of phytoplankton and zooplankton, and their interactions with environmental factors in four tropical Andean reservoirs with different trophic status.

Methods: Physical and chemical variables and phytoplankton and zooplankton densities were measured between 2010-2018 in the oligotrophic reservoirs Punchiná and San Lorenzo and between 2013 and 2015 in the hypereutrophic reservoir Porce II and in the eutrophic Porce III reservoir (total N = 248). The Factor Shaping Community Assemblages (FCA) was used to calculate environmental and biotic instability as well as their interaction.

Results: High environmental and biological instability was observed in the studied reservoirs. Oxygen saturation, pH, total nitrogen, water temperature, nitrites, total phosphorus (only for zooplankton), and total solids were the abiotic variables with the greatest contribution to planktonic instability, regardless of trophic state. Particularly, *Cryptomonas* sp., *Aulacoseira* sp., *Cyclotella* sp., *Dinobryon* sp., *Nephrocytium* sp., *Tetraëdron caudatum* and *Oscillatoria* sp. had the greatest influence on the instability of various rotifer taxa and some copepods.

Conclusions: Regardless of trophic state, pH dynamics, nutrients availability, amount of suspended solids and the availability of gases, such as dissolved oxygen, mainly determined the instability of phytoplankton and to a lesser extent that of zooplankton. In the oligotrophic reservoirs, zooplankton instability was mainly influenced by highly palatable algae with no toxicity, and in reservoirs highly enriched, the instability was influenced by algae with low nutritional quality and difficult to ingest and manipulate.

Key words: phytoplankton; zooplankton; tropical water bodies; environmental variability; ecological relationships.

RESUMEN

Introducción: los embalses deben ser concebidos como un conjunto de interacciones, donde la inestabilidad física, química y biológica determinan cambios en la densidad de las comunidades planctónicas.

Objetivo: Evaluar la inestabilidad del fitoplancton y zooplancton y su interacción con factores ambientales en cuatro embalses tropicales andinos con diferente estado trófico.



Métodos: Se analizaron datos de variables físicas y químicas y de las densidades del fitoplancton y del zooplancton, medidas entre 2010-2018, en los embalses oligotróficos Punchiná y San Lorenzo y, entre 2013 y 2015, en el embalse hipereutrófico Porce II y en el embalse eutrófico Porce III (total N = 248). Se empleó el Factor Shaping Community Assemblages (FCA), para calcular la inestabilidad biótica y ambiental y la interacción entre estas.

Resultados: En los embalses estudiados hubo una alta inestabilidad ambiental y biológica. El pH, la saturación de oxígeno, el nitrógeno total, la temperatura del agua, los nitritos, el fósforo total (solo para el zooplancton) y los sólidos totales, son las variables abióticas con mayor aporte a la inestabilidad planctónica, independientemente del estado trófico. Particularmente, *Cryptomonas* sp., *Aulacoseira* sp., *Cyclotella* sp., *Dinobryon* sp., *Nephrocytium* sp., *Tetraëdron caudatum* y *Oscillatoria* sp., tuvieron mayor influencia sobre la inestabilidad de diferentes taxones de rotíferos y de algunos copépodos.

Conclusión: Independiente del estado trófico, la dinámica del pH, la disponibilidad de nutrientes, la cantidad de sólidos suspendidos y la disponibilidad de gases como el oxígeno disuelto determinaron principalmente la inestabilidad del fitoplancton, y en menor medida la del zooplancton. En los embalses oligotróficos la inestabilidad del zooplancton es influenciada principalmente por algas altamente apetecibles con toxicidad nula, y en embalses altamente enriquecidos la inestabilidad fue influenciada por algas con baja calidad nutricional y de difícil ingestión y manipulación.

Palabras clave: fitoplancton; zooplancton; cuerpos de agua tropicales; variabilidad ambiental; relaciones ecológicas.

INTRODUCCIÓN

Las comunidades de fitoplancton y zooplancton que se desarrollan en los embalses están sometidas a una inestabilidad ambiental natural debida a la variabilidad climática, a las condiciones de la cuenca y también a otra artificial resultante del régimen de operación (Ríos-Pulgarín et al., 2020). Estas comunidades planctónicas están reguladas por gradientes temporales y espaciales de variables fisicoquímicas y biológicas, como su propia interacción y las relaciones tróficas con otras comunidades (Ríos-Pulgarín et al., 2020; Rodríguez-Zambraño & Aranguren-Riaño, 2014).

La inestabilidad y los rangos de las variables ambientales dependen del nivel trófico de los embalses, el cual, de acuerdo con González et al. (2011), Villabona-González et al. (2015) y Villabona-González et al. (2020) influye directamente sobre la inestabilidad de la estructura del fitoplancton y del zooplancton. Estas comunidades tienden a ser más abundantes en embalses eutróficos e hipereutróficos, donde se presentan rangos de nutrientes, clorofila *a* y conductividad eléctrica superiores a los de embalses oligo y mesotróficos (Villabona-González et al., 2020).

En los embalses se presentan fuertes interacciones entre el fitoplancton y el zooplancton

que son determinantes de los patrones espaciales y temporales de su composición taxonómica, densidad y estructura (Lampert & Sommer, 2007). El pastoreo selectivo del zooplancton afecta la estructura del fitoplancton. Sin embargo, la estructura de éste también influye en la composición taxonómica y dominancia del zooplancton (Litchman et al., 2013).

Estudios recientes se han enfocado en identificar los factores que favorecen la selectividad en el pastoreo necesaria para encontrar, capturar y manipular una presa, así como en los mecanismos de captura que conducen a la selección de partículas en función del tamaño, motilidad, características superficiales o composición bioquímica de las presas, entre otros factores. Se describen relaciones directas entre ciertos organismos del plancton que son determinantes de su inestabilidad en relación con el hábito de pastoreo, en el caso del zooplancton (Perbiche-Neves et al., 2016) y de los rasgos morfológicos y fisiológicos, en el del fitoplancton (Reynolds, 2006).

Trabajos basados en modelos estadísticos multivariados (Gil-Guarín et al., 2020; Pineda et al., 2022; Villabona-González et al., 2020) explican cómo las comunidades planctónicas responden a la variabilidad ambiental en los embalses. Frecuentemente estos estudios han empleado análisis estadísticos clásicos como

los de correspondencia canónica (CCA), redundancia canónica (RDA) y discriminantes canónicos (DCC), entre otros, para evaluar la respuesta de la densidad del plancton al gradiente ambiental.

El presente trabajo es uno de los primeros en aplicar el análisis multivariado Factor *Shaping Community Assemblages* (FCA por sus siglas en inglés), el cual se basa en la inestabilidad ambiental y de las densidades para hallar los factores que más influyen en los cambios espacio/temporales de cada uno de los taxones (Manjarrés-Hernández et al., 2021). Este análisis ha sido previamente aplicado para encontrar la contribución de taxones de ficoperifiton a los cambios en la abundancia de macroinvertebrados y la contribución de variables fisicoquímicas a los cambios en el índice de inestabilidad de las divisiones de ficoperifiton en ríos regulados de los Andes (Ríos-Pulgarín et al., 2023).

Diferentes investigaciones en embalses (Colina et al., 2016; Meichtry de Zaburlín et al., 2013; Perbiche-Neves et al., 2016), se han enfocado en analizar la relación entre la densidad total y la diversidad de las comunidades planctónicas con variables ambientales. Sin embargo, pocas han evaluado estas interacciones a una escala poblacional, considerando la influencia de dichas variables en la dinámica de cada taxón encontrado (Muñoz-Colmenares et al., 2021; Picapedra et al., 2021; Quesada, 2018). Esto es un conocimiento necesario e importante, debido al efecto particular que pueden tener estas variables en cada población planctónica de ambientes con diferente grado de enriquecimiento, lo cual también permitiría evidenciar respuestas de taxones con metabolitos secundarios que pueden modular la comunidad. Además, estas poblaciones tienen un rol y una relación diferencial en la dinámica energética de estos ecosistemas, ya sea como productores primarios, en el caso del fitoplancton o eslabones intermedios entre productores y consumidores, en el caso del zooplancton.

Este estudio evaluó la inestabilidad de diferentes poblaciones de fitoplancton y zooplancton, su interacción y su relación con factores ambientales, durante nueve años, en dos

embalses tropicales oligotróficos y durante tres años, en un embalse tropical meso-eutrófico y en uno hipereutrófico. Se hipotetiza que la dinámica de variables ambientales relacionadas con el estado trófico influyen en la inestabilidad de las comunidades planctónicas y que la interacción entre la comunidad del fitoplancton y la del zooplancton, se modifica en función del estado trófico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Cuatro embalses tropicales andinos (Punchiná, San Lorenzo, Porce II y Porce III) ubicados en la vertiente Caribe, en la cuenca de los ríos Magdalena-Cauca, al noroccidente de Colombia (Tabla 1 y Fig. 1).

Diseño del muestreo: Se analizaron datos de variables físicas y químicas y de las densidades de fitoplancton (ind./ml) y del zooplancton (ind./L) de la capa fótica en las zonas fluvial, intermedia y lacustre, de los embalses Punchiná y San Lorenzo (entre 2010-2018) y Porce II y Porce III (entre 2013 y 2015).

En cada uno de los sitios se midieron *in situ* la temperatura del agua, el porcentaje de saturación de oxígeno, el pH y la conductividad eléctrica por medio de una sonda multiparamétrica HACH HQ40d. Adicionalmente, se tomaron muestras de agua para análisis de laboratorio de nitrógeno total (mg N/L), nitritos (mg NO₂-N/L), fósforo total (mg P/L), sólidos suspendidos totales (mg/L) y sólidos totales (mg/L). El método de análisis y la técnica analítica de las variables utilizadas fueron las descritas en el *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater* (Rice et al., 2012).

Se estimó la transparencia del agua mediante un disco de Secchi y se estimó la extensión de la zona fótica al multiplicar el valor de transparencia por 2.73; las muestras de fito y zooplancton se tomaron en tres profundidades (subsuperficie, parte central y límite de la zona fótica) con una botella Schindler (5 L de capacidad). Las muestras de cada profundidad se integraron en un balde, completando

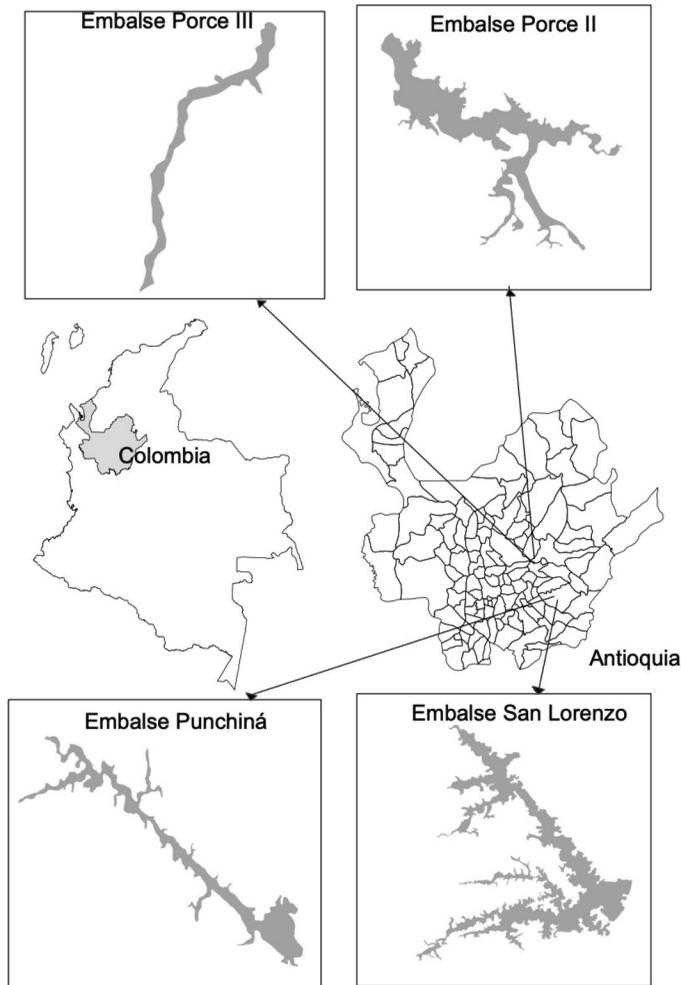


Fig. 1. Ubicación de los embalses Punchiná, San Lorenzo, Porce II y Porce III. / **Fig. 1.** Location of Punchiná, San Lorenzo, Porce II y Porce III reservoirs.

un volumen total de 15 L. Para el fitoplancton, se homogenizaron mediante un agitador, se almacenaron en recipientes plásticos de 500 ml y se fijaron con lugol (Rice et al., 2012). Las muestras de zooplancton fueron filtradas en un tamiz con poro de 25 μm , se almacenaron en frascos de 50 ml y se fijaron con solución Transeau (seis partes de agua, tres de alcohol al 96 % y una de formol al 37 %).

El conteo del fitoplancton se realizó usando un microscopio invertido mediante la técnica de campos al azar en cámaras de sedimentación de 50 ml (Lund et al., 1958; Utermöhl, 1958).

Las abundancias obtenidas en los conteos se convirtieron a densidad utilizando la fórmula de Ros (1979). Para determinar la densidad del zooplancton se empleó una cámara de Sedgwick-Rafter con capacidad de 1 ml y un microscopio óptico. Se contaron cuantos mililitros fueron necesarios (en alícuotas de 1 ml) hasta alcanzar mínimo 80 individuos (Bottrell et al., 1976). En los casos donde las densidades eran bajas se contaron las muestras en su totalidad.

Estos datos se organizaron en matrices de Excel por año, sitio de muestreo, periodo

Tabla 1

 Características generales de los embalses estudiados. / **Table 1.** General characteristics of Punchiná, San Lorenzo, Porce II y Porce III reservoirs.

Cuerpo de agua/ características	Embalse			
	Punchiná	San Lorenzo	Porce II	Porce III
Ubicación	06°12'39" N, 74°50'26" W	06°22'55" N, 74°59'56" W	6°56'19" N, 75°8'19" W	6°56'19" N, 75°8'19" W
Altitud (msnm)	750	1247	924	680
Temperatura ambiente (°C)	19-23	18-23	14-33	14-33
Precipitación anual (mm)	1 800-2 500	3 500	2 300-3 300	2 400
Zona de vida	Bosque húmedo montano bajo	Bosque muy húmedo premontano	Bosque húmedo premontano	Bosque húmedo tropical-bosque muy húmedo premontano
Tributarios principales	Guatapé y San Carlos	Nare	Porce	Porce
Profundidad máxima (m)	65	57	118	122
Volumen útil (Mm ³)	53	180	116	127
Área km ²	3.4	10.6	8.9	5.75
Tiempo de retención (días)	4.1	52.1	4.7	8

climático y embalse (N = 248). Todos los datos fueron suministrados por ISAGEN y Empresas Públicas de Medellín (EPM).

Análisis y procesamiento de datos: Se partió de una matriz inicial de 34 variables fisicoquímicas, 148 taxones zooplanctónicos y 192 taxones fitoplanctónicos. Esta información fue estandarizada y sometida a un proceso exploratorio mediante un análisis de componentes principales (ACP) por embalse, para determinar el número de taxones y las variables fisicoquímicas que tuvieron un mayor aporte en la varianza basados en el criterio de Jolliffe (1973).

Por medio del índice de fluctuación de Dubois (1973) modificado por Guisande et al. (2006) se calculó la inestabilidad ambiental y la inestabilidad de los taxones de fitoplancton y zooplancton a las variables físico-químicas y a los taxones seleccionados de acuerdo con el ACP.

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

Donde s es el número de variables, p_i la proporción relativa de la variable i a un tiempo o espacio específico, p_{im} el estado de referencia, que

se calcula como la media de las proporciones relativas para la variable i durante el período de estudio o considerando todas las estaciones (muestras).

Se utilizaron algoritmos de inteligencia artificial y el paquete de R *randomForest* (Liaw & Wiener, 2018), para determinar la relación existente entre los taxones seleccionados de las comunidades de fitoplancton y zooplancton y a su vez, la relación entre la inestabilidad ambiental y la inestabilidad de cada uno de los taxones. El 10 % de los datos fue excluido del modelo para su validación. Se utilizó el paquete de R *relaimpo* (Grömping, 2006; Grömping, 2021) para hallar la contribución de cada uno de los taxones de fitoplancton a los cambios de las densidades de zooplancton y la contribución de cada una de las variables fisicoquímicas a los cambios en el índice de inestabilidad de cada taxón de ambas comunidades. La contribución a la inestabilidad puede ser de forma positiva (+), cuando hay una relación directa, o negativa cuando la relación es inversa (-).

Para establecer la regla de decisión por categorías en rangos clasificados como: bajo, medio y alto, se construyeron intervalos con la desviación (+/-) de cada rango de datos para las variables físico-químicas y las densidades de los

taxones de fitoplancton y zooplancton de cada embalse, de acuerdo con la siguiente fórmula:

Desviación (DE) = Rango (min-máx) / 3.
 Primer tercio (Pt) = min + DE; Segundo tercio (St) = Pt + DE; Tercer tercio (Tt) = St + DE.

Bajo	Min - Pt
Medio	Pt + 0.1 - St
Alto	St + 0.1 - Tt

RESULTADOS

De acuerdo con los análisis de componentes principales fueron incluidos en el análisis de inestabilidad un total de nueve variables fisicoquímicas, 31 taxones de fitoplancton y 33 de zooplancton para los cuatro embalses en total. Se presentan los resultados para las variables y/o taxones que tuvieron contribuciones altas en cada uno de los modelos de inestabilidad ejecutados.

Las variables físicas y químicas seleccionadas muestran una alta dispersión entre cada

embalse. Se evidencia mayor concentración de nutrientes (excepto nitritos en Punchiná), de sólidos suspendidos y sólidos totales y mayor temperatura, saturación de oxígeno, pH, y conductividad eléctrica en los embalses de mayor estado trófico, Porce II y Porce III (SMF 1, SMT 1)

Inestabilidad ambiental-fitoplancton: El modelo mostró un r^2 mayor a 0.7 en todos los embalses. El pH tuvo un efecto negativo sobre la densidad de *Dictyosphaerium* sp. y positivo sobre la de *Merismopedia* sp. en Punchiná y de *Mallomonas* sp. y *Merismopedia* sp. en San Lorenzo. La temperatura del agua afectó negativamente la estabilidad de la densidad de *Mallomonas* sp. en San Lorenzo, el porcentaje de saturación de oxígeno positivamente la de *Dinobryon* sp. en este mismo embalse y la de *Aulacoseira* sp. 1 y *Pseudanabaena* sp. en Porce III (Tabla 2, Fig. 2 y SMT 2).

Las formas de nitrógeno generaron inestabilidad en algunos taxones, el nitrógeno total negativamente sobre la densidad de

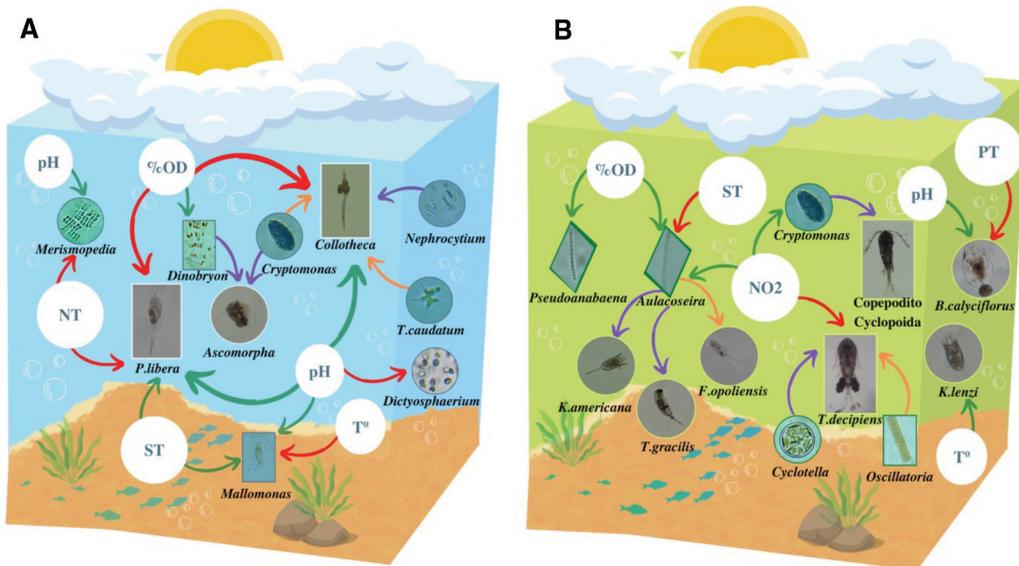


Fig. 2. Variables de mayor contribución a la inestabilidad del fitoplancton y zooplancton en los embalses. A. Embalses oligotróficos; B. Embalse eutrófico y embalse hipereutrófico. Flechas verdes y moradas: contribución positiva; flechas rojas y naranjas: contribución negativa. / **Fig. 2.** Variables with the greatest contribution to the instability of phytoplankton and zooplankton in the reservoirs. A. Oligotrophic reservoirs; B. Eutrophic and hypereutrophic reservoirs. Green and purple arrows: positive contribution; red and orange arrows: negative contribution.

Tabla 2

Interacción entre la inestabilidad de las variables físicas y químicas y la inestabilidad de la densidad del fitoplancton (basado en algoritmos de inteligencia artificial del análisis FCA). / **Tabla 2.** Interaction between the instability of the physicochemical variables and the instability of phytoplankton density (based on artificial intelligence algorithms from the FCA analysis).

Embalse Punchiná ($r^2 = 0.78$)			
Variables/Taxones	<i>Dictyosphaerium</i> sp.	<i>Merismopedia</i> sp.	
pH (unidades)	-617.15	353.78	
Nitrógeno total (mg N/L)	-143.19	-686.61	
Embalse San Lorenzo ($r^2 = 0.86$)			
Variables/Taxones	<i>Dinobryon</i> sp.	<i>Mallomonas</i> sp.	<i>Merismopedia</i> sp.
pH (unidades)	-6.14	87.41	115.95
% de saturación de oxígeno	61.11	33.12	3.95
Temperatura del agua (°C)	14.92	-66.13	3.83
Sólidos totales (mg/L)	0.42	81.59	-14.35
Embalse Porce II ($r^2 = 0.82$)			
Variables/Taxones	<i>Cryptomonas</i> sp.	<i>Melosira</i> sp.	<i>Nitzschia</i> sp.
Nitritos (mg NO ₂ -N/L)	54.88	0.46	11.02
Embalse Porce III ($r^2 = 0.89$)			
Variables/Taxones	<i>Aulacoseira</i> sp. 1	<i>Fragilaria</i> sp.	<i>Pseudanabaena</i> sp.
% de saturación de oxígeno	41.31	3.16	46.06
Nitritos (mg NO ₂ -N/L)	65.88	1.92	-1.43
Sólidos totales (mg/L)	-19.35	31.42	2.90

Merismopedia sp., en Punchiná y los nitritos positivamente sobre la de *Cryptomonas* sp. y *Aulacoseira* sp. 1 en Porce II y Porce III, respectivamente. Los sólidos totales contribuyeron positivamente en la inestabilidad de *Mallomonas* sp. en San Lorenzo y negativamente en la de *Aulacoseira* sp. 1 en Porce III (Tabla 2, Fig. 2 y SMT 2).

Inestabilidad ambiental-zooplancton:

El r^2 del modelo en los cuatro embalses fue superior a 0.7. Los nutrientes tuvieron una alta contribución negativa en la inestabilidad de algunos taxones zooplanctónicos. El nitrógeno total sobre la densidad de *Ptygura libera* en San Lorenzo, los nitritos sobre *Thermocyclops decipiens* en Porce II y el fósforo total sobre *Brachionus calyciflorus* en Porce III (Tabla 3, Fig. 2 y SMT 3).

Otras variables como los sólidos totales influyeron de forma positiva sobre la densidad de *Ptygura libera* en San Lorenzo, la temperatura positivamente sobre la densidad de *Keratella lenzi* en Porce II, el porcentaje de saturación de oxígeno de forma negativa sobre la densidad de

Collotheca cf. *pelagica* en Punchiná y de *Ptygura libera* en San Lorenzo y el pH positivamente sobre la de *Collotheca* sp. en Punchiná y la de *Brachionus calyciflorus* en Porce III (Tabla 3, Fig. 2 y SMT 3).

Inestabilidad fitoplancton-zooplancton:

El r^2 del modelo fue superior a 0.7 en todos los embalses. *Cryptomonas* sp. afectó positivamente la inestabilidad de la densidad de *Ascomorpha* sp. en el embalse Punchiná y la de los copepoditos de Cyclopoida en el embalse Porce II, y al mismo tiempo afectó de manera negativa la de *Collotheca* sp. en San Lorenzo. *Dinobryon* sp. tuvo contribución positiva sobre *Ascomorpha* cf. *ovalis*, en Punchiná. En el embalse San Lorenzo también *Nephrocyclops* sp. sobre *Collotheca* sp. y *Tetraëdrion caudatum* sobre *Collotheca* sp. pero de manera negativa. En el embalse Porce II, además *Aulacoseira* sp. 1 contribuyó de manera positiva sobre la densidad de *Keratella americana*, mientras que *Cyclotella* sp. y *Oscillatoria* sp. contribuyeron sobre *Thermocyclops decipiens*, de manera positiva y negativa respectivamente. En Porce III

**Tabla 3**

Interacción entre la inestabilidad de las variables físicas y químicas y la inestabilidad de la densidad del zooplancton (basado en algoritmos de inteligencia artificial del análisis FCA). / **Table 3.** Interaction between the instability of the physicochemical variables and the instability of zooplankton density (based on artificial intelligence algorithms from the FCA analysis).

Punchiná ($r^2 = 0.86$)			
VARIABLES/TAXONES	<i>Ascomorpha ovalis</i>	<i>Collotheca cf. pelagica</i>	<i>Collotheca sp.</i>
% de saturación de oxígeno	36.36	-72.18	8.98
pH	17.78	2.59	97.25
San Lorenzo ($r^2 = 0.80$)			
VARIABLES/TAXONES	<i>Keratella cochlearis</i>	<i>Ptygura libera</i>	
Nitrógeno total (mg N/L)	12.8	-90.81	
Sólidos totales (mg/L)	-2.67	663.68	
% de saturación de oxígeno	12.98	-123.82	
Porce II ($r^2 = 0.71$)			
VARIABLES/TAXONES	<i>Keratella lenzi</i>	<i>Trichocerca gracilis</i>	<i>Thermocyclops decipiens</i>
Nitritos (mg NO ₂ -N/L)	-17.7	79.95	-31.64
Temperatura del agua (°C)	212.72	2.40	66.91
Porce III ($r^2 = 0.83$)			
VARIABLES/TAXONES	<i>Brachionus calyciflorus</i>		
Fósforo total (mg P/L)	-288.91		
pH	283.74		

Aulacoseira sp. 1 influyó positivamente en la densidad de *Trichocerca gracilis* y negativamente en la de *Filinia opoliensis*. Todas estas contribuciones a la inestabilidad se pueden considerar de “rango alto” (Tabla 4, Fig. 2 y SMT 4).

DISCUSIÓN

Inestabilidad ambiental-fitoplancton:

Como es esperable, la inestabilidad de las densidades de taxones algales respondió principalmente a la inestabilidad de variables ambientales relacionadas con procesos fotosintéticos principalmente en los embalses oligotróficos Punchiná y San Lorenzo, donde el pH fue determinante.

En otros sistemas de embalses, el aumento del pH y la disminución en la concentración de nitrógeno total, nitratos y nitritos se asociaron con una mayor densidad de Cyanobacteria (Salomón, et al., 2020; Zhao, et al., 2017). En Punchiná la influencia negativa del nitrógeno total sobre *Merismopedia* sp., probablemente se debe a la capacidad de este taxón para absorber nutrientes en concentraciones bajas. Además,

su relación positiva con el pH podría ser resultado de la fotosíntesis y la predominancia de cianobacterias bajo condiciones más alcalinas debido a la menor eficiencia de otros grupos para utilizar el carbono en forma de carbonatos y bicarbonatos a mayor pH (Dokulil & Teubner, 2000). Sin embargo, cabe mencionar que este resultado no sería tan esperable en un sistema oligotrófico como el embalse San Lorenzo.

Las variaciones del pH pueden afectar indirectamente al fitoplancton, al alterar las concentraciones de metales disueltos (Granéli & Haraldsson, 1993), el balance de iones y el gasto de energía para mantener un pH interno necesario para la función celular (Raven & Lucas, 1985). Además, la velocidad de reacción enzimática depende del pH. No todas las especies tienen el mismo mecanismo fisiológico frente a los efectos del pH como se evidenció durante este estudio, con una respuesta negativa para *Dictyosphaerium* sp. y positiva para *Mallomonas* sp. y *Merismopedia* sp.

El aumento del porcentaje de saturación de oxígeno está estrechamente relacionado con la actividad fotosintética y con sistemas con poca disponibilidad de materia orgánica para

Tabla 4

Interacción entre la inestabilidad de la densidad del fitoplancton y la inestabilidad de la densidad del zooplancton (basado en algoritmos de inteligencia artificial del análisis FCA). / **Table 4.** Interaction between the instability of phytoplankton density and the instability of zooplankton density (based on artificial intelligence algorithms from the FCA analysis).

Embalse Punchiná ($r^2 = 0.84$)				
Taxones	<i>Ascomorpha cf. Ovalis</i>	<i>Ascomorpha sp.</i>	<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	
Cryptophyta				
<i>Cryptomonas sp.</i>	-7.16	99.25	17.64	
Ochrophyta				
<i>Dinobryon sp.</i>	61.84	-9.06	5.72	
Embalse San Lorenzo ($r^2 = 0.79$)				
Taxones	<i>Ascomorpha ovalis</i>	<i>Collotheca sp.</i>	<i>Ptygura libera</i>	
Cryptophyta				
<i>Cryptomonas sp.</i>	100.83	-19.35	8.07	
Chlorophyta				
<i>Nephrocytium sp.</i>	-4.45	190.44	-0.65	
<i>Tetraëdron caudatum</i>	-0.15	-19.41	84.23	
Embalse Porce II ($r^2 = 0.71$)				
Taxones	Copepodo Cyclopoida	<i>Keratella americana</i>	<i>Thermocyclops decipiens</i>	
Bacillariophyta				
<i>Aulacoseira sp. 1</i>	50.06	85.3	17.32	
<i>Cyclotella sp.</i>	-10.15	3.63	84.27	
Cryptophyta				
<i>Cryptomonas sp.</i>	68.71	2.01	15.91	
Cyanobacteria				
<i>Oscillatoria sp.</i>	-35.22	4.25	-112.9	
Embalse Porce III ($r^2 = 0.81$)				
Taxones	<i>Conochilus dossuarius</i>	<i>Filinia opoliensis</i>	<i>Keratella tropica</i>	<i>Trichocerca gracilis</i>
Bacillariophyta				
<i>Aulacoseira sp. 1</i>	0.76	-8.63	-0.01	116.51

degradar (De la Parra-Guerra & Rodelo-Soto, 2012), lo que explica su relación con *Dinobryon sp.*, en San Lorenzo y coincide con lo encontrado por Ríos-Pulgarín et al. (2020), ya que este género está asociado, principalmente, a procesos de producción y a sistemas oligotróficos. Al contrario, por décadas *Pseudanabaena* ha sido reconocido como un género formador de floraciones algales (Salomón et al., 2020) y, por tanto, dominante en sistemas eutróficos como Porce III, donde la alta actividad fotosintética, especialmente de cianobacterias, favorece el consumo del CO₂ y como resultado, la liberación de oxígeno en la superficie del agua.

Como se ha encontrado en diferentes estudios (Gil-Guarín et al., 2020; Ríos-Pulgarín et al., 2020), la comunidad fitoplanctónica de los

embalses está estrechamente relacionada con la disponibilidad de nutrientes esenciales, como el nitrógeno para la síntesis de proteínas y la producción primaria (Roldán & Ramírez-Restrepo, 2022). En este sentido y según lo encontrado por Unrein (2001), el incremento en la densidad de *Cryptomonas sp.* se debe a la relación con nutrientes inorgánicos. Así mismo, el aumento de la densidad de *Aulacoseira sp.* ha sido asociada a mayores concentraciones de nitritos (Kiss et al., 2012), resultado correspondiente con las características de los embalses Porce II y III. Debido a su morfología esta diatomea requiere de procesos de mezcla de la columna de agua que favorecen la oxigenación (Lehman, 2014), de manera indirecta, esta relación explica la influencia positiva que tuvo la saturación de



oxígeno sobre su inestabilidad. La influencia negativa de los sólidos totales sobre este género en Porce III podría explicarse porque, aunque *Aulacoseira* sp. está adaptada a bajas condiciones de luz (Reynolds, 2006) se han registrado células de menor tamaño y cadenas curvas cuando hay limitación por nutrientes y menor intensidad lumínica (Haworth, 1988). Por esta razón, los procesos de mezcla y resuspensión determinan su crecimiento.

Mallomonas, es un género de Ochrophyta ampliamente distribuido. De acuerdo con Padišák et al. (2010) este taxón se encuentra desde ambientes oligo a mesotróficos dado que posee diferentes estrategias ecológicas adaptativas, para tolerar rangos amplios de pH y concentración de nutrientes. Respecto a la concentración de sólidos totales en suspensión también podría presentar un comportamiento generalista. Adicionalmente, este género posee una ventaja competitiva frente a otros géneros consistente en la capacidad de moverse verticalmente en la columna de agua, si recursos como la temperatura, la luz y la concentración de nutrientes no son óptimos a determinada profundidad. Este rasgo morfológico permitiría explicar la influencia negativa de la temperatura sobre la inestabilidad de la densidad de *Mallomonas* sp.

Inestabilidad ambiental-zooplankton: Es evidente un efecto menor de la inestabilidad ambiental sobre la inestabilidad del zooplankton en relación con la del fitoplancton. No obstante, los taxones del zooplankton variaron en función de la inestabilidad de diversas variables relacionadas directa o indirectamente con el metabolismo de los animales, particularmente tuvieron una respuesta negativa al incremento de nutrientes.

En los embalses oligotróficos, el pH, al igual que en otros estudios (Muñoz-Colmenares et al., 2021), se correlacionó positivamente con la densidad de especies de Rotifera, como es el caso de *Collotheca* sp., en Punchiná. Por otro lado, la inestabilidad positiva generada por los sólidos totales sobre *Ptygura libera*, en San Lorenzo, coincide con los resultados de Velázquez-Duque et al. (2021), quienes encontraron

que la densidad de *P. libera* es favorecida por el aumento de las lluvias que traen consigo material alóctono y sólidos que ingresan al sistema por escorrentía. Adicionalmente, el género *Ptygura* se ha encontrado asociado a aguas menos ricas en nutrientes (Umi et al., 2018), como se evidenció durante este estudio con una respuesta negativa al incremento del nitrógeno total.

En los embalses eutróficos e hipereutróficos, el rotífero *Brachionus calyciflorus*, indicador de altas concentraciones de nutrientes (Gao et al., 2021), aumenta su densidad a un mayor pH, lo cual favorece una mayor producción de sus huevos (Mitchell & Joubert, 1986). La presencia de *B. calyciflorus* en Porce III y su relación negativa con el fósforo total puede considerarse contradictorio; sin embargo, podría ser consecuencia de la interacción del rotífero con otras variables en conjunto que pudieran prevalecer sobre otros parámetros posiblemente favorables para *B. calyciflorus*, como por ejemplo elevadas concentraciones de nitritos, que son tóxicos para los organismos acuáticos (Roldán & Ramírez-Restrepo, 2022).

La inestabilidad positiva de *Keratella lenzi* con la temperatura del agua en estos embalses más enriquecidos, podría deberse a su estrategia oportunista, que le permite incrementar sus densidades en poco tiempo, en función del aumento de la temperatura (Perbiche-Neves et al., 2013). Mayores temperaturas favorecen el aumento del metabolismo de los organismos, disminuyen los tiempos de desarrollo e incrementan las tasas de crecimiento poblacional (Villabona-González et al., 2015).

Inestabilidad fitoplancton-zooplankton: En los sistemas de embalses las densidades de los organismos del zooplankton pueden ser afectadas, ya sea de manera positiva o negativa, por la variación en la densidad de los taxa de fitoplancton (Perbiche-Neves et al., 2016). En este estudio la inestabilidad de la densidad de diferentes taxones fitoplanctónicos contribuyó a la inestabilidad en el número de individuos de diferentes taxones del zooplankton. En los embalses oligotróficos Punchiná y San Lorenzo, la inestabilidad de algunos rotíferos

y copépodos estuvo determinada en mayor medida por algas verdes y flageladas de tamaño pequeño, alto contenido nutricional y toxicidad nula (Reynolds, 2006) y que, por lo tanto, pueden ser seleccionadas y filtradas por las especies de zooplankton presentes en este tipo de embalses. Estos grupos se caracterizan por rasgos morfológicos como mucílago, espinas y flagelos que les permiten flotar y estar disponibles en la columna de agua (Reynolds, 2006).

Particularmente, el fuerte efecto positivo de la densidad de *Cryptomonas* sp. sobre la inestabilidad de *Ascomorpha* sp. en Punchiná, es porque además de su pequeño tamaño y forma cercana a una esfera, *Cryptomonas* sp. tiene una delgada pared celular que, una vez ingerida, colapsa y permite que su contenido celular sea aprovechado rápidamente (González, 2020); además, puede contener mayores concentraciones de carbono, nitratos y fosfatos y por tanto, su ingestión podría favorecer las tasas de crecimiento y reproducción del zooplankton (López-Muñoz et al., 2016).

En este mismo embalse, las densidades de *Ascomorpha ovalis* fluctúan en el mismo sentido que las de *Dinobryon* sp., uno de los géneros de flagelados mixotróficos dominantes en embalses tropicales (Ríos-Pulgarín et al., 2020). Este tipo de relación directa entre varias especies de rotíferos y *Dinobryon* sp. ha sido documentada en una síntesis publicada por Gilbert (2022). No obstante, diferentes autores han encontrado que la clase Chrysophyceae es poco apetecible y además, tiene alta resistencia al pastoreo debido a los flagelos, estructuras silíceas y su capacidad de formar colonias con forma de ramo, arbusculares o de racimo (Colina, 2017; Piątek et al., 2020), pero el género *Ascomorpha* posee piezas bucales especializadas, un mástax en forma de barra recta, larga y delgada que le permite perforar agujeros en la pared de las células del fitoplancton y extraer el contenido celular (Nogradý, et al., 1993).

En San Lorenzo, la densidad del rotífero *Collotheca* sp. es la más influenciada por el fitoplancton, su inestabilidad es acorde con la de la clorofita *Nephrocytium* sp. y opuesta a la de la cryptofita *Cryptomonas* sp. y a la de

la clorofita *Tetraëdron caudatum*. Los rotíferos son organismos suspensívoros, los cuales generan corrientes de agua dirigidas a su canal oral mediante el movimiento de sus coronas de cilios; sin embargo, estos organismos pueden ser selectivos del alimento que consumen y algunas partículas pueden ser rechazadas, probablemente por cambios en el batir de los cilios (Starkweather, 1980). Este rechazo puede atender a la composición química, abundancia y forma de las partículas alimenticias. Así mismo, las relaciones opuestas registradas entre los rotíferos y las especies del nanofitoplancton, pudieron obedecer a la mayor capacidad de filtración de otros pastoreadores de mayor tamaño en el ambiente (Conde-Porcuna et al., 2004), y a la baja selectividad que algunos pastoreadores muestran sobre las especies de *Tetraëdron* sp. (Kozak et al., 2015).

En los embalses eutróficos e hipereutróficos, Porce II y Porce III, las algas que generan las mayores oscilaciones en la densidad de los taxa del zooplankton son las diatomeas y las cianobacterias, poco palatables debido a su tamaño y forma. La densidad de los rotíferos *Keratella americana* y *Trichocerca gracilis* se desestabiliza en el mismo sentido que las de *Aulacoseira* sp., una diatomea considerada como un alimento de alta calidad debido a su alto contenido de ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga, esencial para las funciones fisiológicas que soportan el mantenimiento, crecimiento y reproducción de los rotíferos (Guo et al., 2017). Este grupo de zoopláncteres tiene una capacidad limitada para sintetizar ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga y deben obtenerlos de las algas que consumen (Guo et al., 2017) y aunque *Aulacoseira* sp. forma pseudofilamentos largos que podrían dificultar su ingestión, la pueden ingerir manteniendo presionado un extremo y tirando (o “mordiendo”) células del extremo opuesto (Vanderploeg & Paffenhöfer, 1985).

Costa-Bonecker & Aoyagui (2005) y Sarmiento (2012), han resaltado la importancia de las bacterias como fuente de alimento para rotíferos, especialmente en embalses eutróficos como Porce III, donde los vínculos entre el



fitoplancton y el zooplancton son más débiles y aumenta la importancia de la red trófica del bacterioplancton del cual el zooplancton se alimenta en mayor proporción. A este respecto, González de Infante (1988) menciona que la alta abundancia de las bacterias en los sistemas eutróficos, las cuales pueden alcanzar valores de 10^5 - 10^7 células/ml, pueden satisfacer y hasta sobrepasar gran parte de las posibilidades de consumo por el zooplancton. Esto pudiera explicar la influencia negativa de *Aulacoseira* sp. 1 sobre *Filinia opoliensis* en el embalse Porce III, organismo que puede alimentarse del bacterioplancton (Sánchez-Colomer, 2001) y donde la densidad del fitoplancton está determinada por cianobacterias coloniales o filamentosas de baja palatabilidad, además de otras especies de gran tamaño (como *Aulacoseira* sp.), que muchos rotíferos no pueden utilizar para su alimentación.

En estos embalses más enriquecidos, la inestabilidad en la densidad de copépodos como *Thermocyclops decipiens* se ve afectada positivamente por la diatomea *Cyclotella* sp., pero negativamente por la cianofita *Oscillatoria* sp. *Cyclotella* sp. presenta una susceptibilidad media al pastoreo, aunque no posee flagelos, sí estructuras silíceas que dificultan su consumo por parte del zooplancton (Colina, 2017; Frau, et al., 2017). A pesar de ello, de acuerdo con Perbiche-Neves et al. (2016) algunas especies de copépodos son capaces de romper las estructuras más rígidas de sílice, debido a su aparato bucal diferenciado.

Por el contrario, *Oscillatoria* sp. se considera nutricionalmente pobre y poco apetecible para el zooplancton por su producción de metabolitos tóxicos y deficiencia de ácidos grasos. Además, otras características morfológicas como la longitud, el ancho y la forma de la célula influyen negativamente en su ingesta (Wilson et al., 2006).

La presencia de varias especies de fitoplancton, incluyendo cianobacterias y diatomeas, en el contenido estomacal de *Thermocyclops decipiens* ha sido documentada en embalses de Venezuela y Brasil por González, (2020); González et al. (2005) y González et al. (2006),

donde particularmente se expone que los copépodos Cyclopoida se alimentan raspando los ítems alimenticios en lugar de filtrarlos.

En los embalses de mayor estado trófico también se encontró una relación positiva con la inestabilidad de un género fitoplanctónico altamente palatable como *Cryptomonas* sp. con la densidad de los copepoditos de Cyclopoida. De acuerdo con Rao & Kumar (2002) estos pueden seleccionar, manipular y cambiar entre diferentes tipos de alimentos y son capaces de discriminar a escala fina partículas alimenticias en función del tamaño, motilidad y señales químicas.

Los resultados muestran que la dinámica del pH, la disponibilidad de nutrientes, la cantidad de sustancias suspendidas (sólidos totales suspendidos) y la disponibilidad de gases como el oxígeno fueron determinantes en la inestabilidad del fitoplancton. El zooplancton fue menos sensible a la inestabilidad ambiental, sin embargo, en todos los casos, las densidades de los taxones disminuyeron cuando los nutrientes incrementaron.

La interacción entre la comunidad del fitoplancton y la del zooplancton, de los embalses analizados, se modifica en función de rasgos morfológicos y fisiológicos, como el tamaño, la forma, las características superficiales, y la composición bioquímica del fitoplancton y de las diversas estrategias de captura y manipulación de presas por parte del zooplancton. Las diferencias en el estado trófico afectan la dinámica de la interacción. En embalses oligotróficos la inestabilidad del zooplancton es influenciada principalmente por algas verdes y flageladas pequeñas, con alto contenido nutricional y toxicidad nula, mientras que en embalses altamente enriquecidos es por algas poco palatables, como diatomeas y cianobacterias.

Las interacciones e inestabilidades evidenciadas en este trabajo están naturalmente limitadas por la ausencia de información acerca de otras variables biológicas que pueden influenciar en las relaciones tróficas tales como la abundancia de otras fuentes de alimentación del zooplancton como otros materiales orgánicos solubles, bacterias, protozoos, etc. y por

otro lado la posible presión de depredación de vertebrados e invertebrados sobre organismos del zooplancton.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

El estudio formó parte de un proyecto de investigación financiado por la Universidad Católica de Oriente (UCO) a través del Sistema de Investigación, Desarrollo e Innovación (SIDi). Por tanto, agradecemos a la UCO y a su Unidad de Gestión Ambiental por la identificación taxonómica de las comunidades planctónicas, así mismo a EPM e ISAGEN por proporcionar los datos de las variables biológicas y fisicoquímicas y a Patricia Pelayo y Castor Guisande por la asesoría con el modelo FCA.

REFERENCIAS

- Bottrell, H. H., Duncan, A., Gliwicz, Z. M., Grygierek, E., Herzig, A., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurosawa, H., Larsson, P., & Weglenska, T. (1976). A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology*, 24, 419–456.
- Colina, M. (2017). *Variabilidad funcional e interacciones tróficas en comunidades planctónicas: efecto del estado trófico y la región climática en lagos* (Tesis de Maestría). Universidad de la República, Uruguay.
- 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. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-015-2503-y>
- Conde-Porcuna, J., Ramos-Rodríguez, E., & Morales-Baquero, R. (2004). El zooplancton como integrante de la estructura trófica de los ecosistemas lénticos. *Ecosistemas*, 13, 23–29.
- Costa-Bonecker, C., & Aoyagui, A. (2005). Relationships between rotifers, phytoplankton and bacterioplankton in the Corumbá Reservoir, Goiás State, Brazil. En A. Herzig, R. D. Gulati, C. D. Jersabek, & L. May (Eds.), *Rotifera X. Developments in Hydrobiology* (pp. 415–421). Springer. https://doi.org/10.1007/1-4020-4408-9_43
- De la Parra-Guerra, A., & Rodelo-Soto, K. (2012). *Composición y abundancia de la comunidad de algas perifíticas del río cesar asociado a variables fisicoquímicas e hidrológicas durante los meses de febrero-septiembre del año 2011. Cesar, Colombia* (Tesis de Pregrado). Universidad del Atlántico, Colombia.
- Dokulil, M. T., & Teubner, K. (2000). Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia*, 438, 1–12. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1004155810302>
- Dubois, D. M. (1973). *An index of fluctuations, Do, connected with diversity and stability of ecosystems: applications in the Lotka-Volterra model and in an experimental distribution of species*. Rapport de sythèse III, Programme National sur l'environnement Physique et Biologique, Project Mer. Commission Interministérielle de la Politique Scientifique. Liège.
- Frau, D., Battauz, Y., & Sinistro, R. (2017). Why predation is not a controlling factor of phytoplankton in a neotropical shallow lake: a morpho-functional perspective. *Hydrobiologia*, 788(1), 115–130. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-016-2991-4>
- Gao, Y., Lai, Z., Wang, C., Li, H., & Mai, Y. (2021). Population characteristics of *Brachionus calyciflorus* and their potential application for evaluating river health in the Pearl River Delta, China. *Water*, 13 (749), 2–11. <https://doi.org/10.3390/w13060749>
- Gil-Guarín, I. C., Villabona-González, S. L., Parra-García, E., & Echenique, R. O. (2020). Factores ambientales determinantes de la biomasa y la diversidad del fitoplancton en un embalse tropical. *Revista De La Academia Colombiana De Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 423–436. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1052>
- Gilbert, J. J. (2022). Food niches of planktonic rotifers: diversification and implications. *Limnology and Oceanography*, 67, 2218–2251. <https://doi.org/10.1002/lno.12199>
- González de Infante, A. (1988). *El plancton de las aguas continentales*. Monografía N° 33. Serie de Biología. Organización de los Estados Americanos.
- González, E. J. (2020). Natural diet of zooplankton from an oligo-mesotrophic reservoir (Clavellinos, Sucre State, Venezuela). *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 59(1), 109–121.
- González, E., Matos, M., Peñaherrera, C., & Merayo, S. (2011). Zooplankton abundance, biomass and trophic state in some Venezuelan reservoirs. *Biomass and*



- Remote Sensing of Biomass*, (pp. 57–74). <https://doi.org/10.5772/16491>
- González, E. J., Bernal, G., Hernández, H., Matos, M. L., & Peñaherrera, C. (2005). ¿De qué se alimenta el zooplankton en los embalses venezolanos? *Memorias del Instituto de Biología Experimental (MIBE)*, 4, 137–140.
- González, E. J., Matsumura-Tundisi, T., & Tundisi, J. (2006). Dieta natural del zooplankton en dos embalses tropicales (Broa y Barra Bonita, SP, Brasil) con diferentes estados tróficos. En J. G. Tundisi, T. Matsumura-Tundisi, & C. Sidagis-Galli (Eds.), *Eutrofização na América do Sul: Causas, conseqüências e tecnologias de gestão* (pp. 457–472). Rede EUTROSUL, PROSUL, Instituto Internacional de Ecología.
- Granéli, E., & Haraldsson, C. (1993). Can increased leaching of trace metals from acidified areas influence phytoplankton growth in coastal waters? *Ambio*, 22(5), 308–311.
- Grömping, U. (2006). Relative importance for linear regression in R: The package relaimpo. *Journal of Statistical Software*, 17, 1–27. <https://doi.org/10.18637/jss.v017.i01>
- Grömping, U. (2021). *Relative importance of regressors in linear models* (Version 2.2-5, “R Package”).
- Guisande, C., Barreiro, A., Maneiro, I., Riveiro, I., Vergara, A. R., & Vaamonde, A. (2006). *Tratamiento de datos*. Ediciones Díaz de Santos.
- Guo, F., Bunn, S. E., Brett, M. T., & Kainz, M. J. (2017). Polyunsaturated fatty acids in stream food webs—high dissimilarity among producers and consumers. *Freshwater Biology*, 62, 1325–1334. <https://doi.org/10.1111/fwb.12956>
- Haworth, E. Y. (1988). Distribution of diatom taxa of the old genus *Melosira* (now mainly *Aulacoseira*) in Cumbrian waters. En F. E. Round (Ed.), *Algae and the aquatic environment. Contributions in honour of J. W. G. Lund*. (pp. 138–167). Biopress.
- Jolliffe, I. T. (1973). Discarding variables in a principal component analysis II: Real data. *Journal of the Royal Statistical Society*, 22, 21–31.
- Kiss, K. T., Klee, R., Ector, L., & Ács, É. (2012). Centric diatoms of large rivers and tributaries in Hungary: morphology and biogeographic distribution. *Acta Botanica Croatica*, 71(2), 311–363. <https://doi.org/10.2478/v10184-011-0067-0>
- Kozak, A., Goldyn, R., & Dondajewska, R. (2015). Phytoplankton composition and abundance in restored Maltański reservoir under the influence of physicochemical variables and zooplankton grazing pressure. *PLoS ONE* 10(4), e0124738. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124738>
- Lampert, W., & Sommer, U. (2007). *Limnocoology: The Ecology of Lakes and Streams* (2ª Ed.). Oxford University Press.
- Lehman, J. (2014). Understanding the role of induced mixing for management of nuisance algal blooms in an urbanized reservoir. *Lake and Reservoir Management*, 30(1), 63–71. <https://doi.org/10.1080/10402381.2013.872739>
- Liaw, A., & Wiener, M. (2018). *RandomForest: Breiman and Cutler's random forests for classification and regression* (Version 4.6-14, “R Package”). <https://cran.r-project.org/web/packages/randomForest/index.html>
- Litchman, E., Ohman, M., & Kiørboe, T. (2013). Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 35(3), 473–484. <http://doi.org/10.1093/plankt/fbt019>
- López-Muñoz, M. T., Ramírez-Restrepo, J. J., Palacio-Baena, J. A., Echenique, R. O., Mattos-Bicudo, C. E. D., & Parra-García, E. A. (2016). Biomasa del fitoplancton eucariota y su disponibilidad para la red trófica del embalse Riogrande II (Antioquia, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(155), 244–253. <https://doi.org/10.18257/raccefyfn.336>
- Lund, J. W. G., Kipling, C., & Le Cren, E. D. (1958). The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11, 143–170. <https://doi.org/10.1007/BF00007865>
- Manjarrés-Hernández, A., Guisande, C., García-Roselló, E., Heine, J., Pelayo-Villamil, P., Pérez-Costas, E., González-Vilas, L., González-Dacosta, J., Duque1, S. R., Granado-Lorencio, C., & Lobo, J. M. (2021). Predicting the effects of climate change on future freshwater fish diversity at global scale. *Nature Conservation*, 43, 1–24. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.43.58997>
- Meichtry de Zaburlín, N., Vogler, R. E., Llano, V. M., & Mabel-Martens, S. (2013). Fitoplancton del embalse Yacyretá (Argentina-Paraguay) a una década de su llenado. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(1), 225–239. <https://doi.org/10.7550/rmb.26831>
- Mitchell, S. A., & Joubert, J. H. B. (1986). The effect of elevated pH on the survival and reproduction of *Brachionus calyciflorus*. *Aquaculture*, 55(3), 215–220. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(86\)90116-x](https://doi.org/10.1016/0044-8486(86)90116-x)
- Muñoz-Colmenares, M. E., Vicente, E., Soria, J. M., & Miracle, M. R. (2021). Zooplankton changes at six reservoirs in the Ebro watershed, Spain. *Limnetica*, 40(2), 279–294. <https://doi.org/10.23818/limn.40.19>
- Nogrady, T., Wallace, R. L., & Snell, T. W. (1993). *Rotifera, Biology, Ecology and Systematics*. En T. Nogrady (Ed.), *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of*

- the Continental Waters of the World* (pp. 1–142). SPB Academic Publishing vb.
- Padisák, J., Hajnal, É., Naselli-Flores, L., Martin, T. D., Nöges, P., & Zohry, T. (2010). Convergence and divergence in organization of phytoplankton communities under various regimes of physical and biological control. *Hydrobiologia*, 639, 205–220. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1052>
- Perbiche-Neves, G., Fileto, C., Laco-Portinho, J., Troguer, A., & Serafim-Junior, M. (2013). Relations among planktonic rotifers, cyclopoid copepods, and water quality in two Brazilian reservoirs. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(1), 138–149. <https://doi.org/10.3856/vol41-issue1-fulltext-11>
- Perbiche-Neves, G., Portinho, J., Ferreira, R., & Nogueira, M. (2016). Increases in microcrustaceans (Cladocera and Copepoda) associated with phytoplankton peaks in tropical reservoirs. *Tropical Ecology*, 57(3), 523–532.
- Piątek, J., Lenarczyk, J., & Piątek, M. (2020). Assessing morphological congruence in *Dinobryon* species and their stomatocysts, including a newly established *Dinobryon pediforme*–stomatocyst connection. *Scientific Reports*, 10, 9779. <http://s://doi.org/10.1038/s41598-020-65997-9>
- Picapedra, P. H. S., Fernandes, C., Baumgartner, G., & Sanches, P. V. (2021). Zooplankton communities and their relationship with water quality in eight reservoirs from the midwestern and southeastern regions of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 81(3), 701–713. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.230064>
- Pineda, A., Bortolini, J. C., & Rodrigues, L. C. (2022). Effects of space and environment on phytoplankton distribution in subtropical reservoirs depend on functional features of the species. *Aquatic Sciences*, 84(5). <https://doi.org/10.1007/s00027-021-00837-0>
- Quesada, Z. (2018). *Evaluación de las condiciones físico-químicas y la composición de algas fitoplanctónicas en lagunas derivadas de la actividad minera mecanizada en diferentes periodos de abandono, en el municipio de Cértegui, Chocó* (Tesis de Maestría). Universidad de Manizales, Colombia.
- Rao, T., & Kumar, R. (2002). Patterns of prey selectivity in the cyclopoid copepod *Mesocyclops thermocyclopoidea*. *Aquatic Ecology*, 36, 411–424. <https://doi.org/10.1023/A:1016509016852>
- Raven, J. A., & Lucas, W. J. (1985). Energy costs of carbon acquisition. En W. J. Lucas, & J. A. Berry (Eds.), *Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms* (pp. 305–324). American Society of Plant Physiologists.
- Reynolds, C. S. (2006). *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Rice, E. W., Baird, R. B., Eaton, A. D., & Clesceri, L. S. (Eds.) (2012). *Standard methods for the examination of water and wastewater*. (22nd Ed.). American Public Health Association, American Water Works, Water Environment Federation, Washington D. C.
- Ríos-Pulgarín, M., Benjumea-Hoyos, C., & Villabona-González, S. (2020). *Cambios y tendencias en la limnología de un sistema de embalses andino: 10 años de estudio de los ecosistemas del complejo Punchiná-San Lorenzo-Calderas*. Editorial Universidad Católica de Oriente.
- Ríos-Pulgarín, M. I., Henao-Lopera, V., Henao-Henao, M. A., & Gil-Guarín, I. C. (2023). Effects of environmental stability and phycoperiphyton structure on the macroinvertebrate community of regulated Andean rivers. *Revista de Biología Tropical*, 71(1), e51800. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71i1.51800>
- Rodríguez-Zambrano, A. P., & Aranguren-Riaño, N. J. (2014). Comunidad planctónica de un embalse con alta tensión ambiental: La Playa, cuenca alta del río Chicamocha (Tuta, Boyacá), Colombia. *Biota Colombiana*, 15(2), 4–30.
- Roldán, G., & Ramírez-Restrepo, J. J. (2022). *Fundamentos de limnología neotropical* (3^a Ed.). Editorial Universidad de Antioquia.
- Ros, J. (1979). *Prácticas de ecología*. Blume.
- Salomón, S., Rivera-Rondón, C. A., & Zapata, A. (2020). Floraciones de cianobacterias en Colombia: estado del conocimiento y necesidades de investigación ante el cambio global. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 376–391. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1050>
- Sánchez-Colomer, M. R. (2001). Las comunidades de zooplancton en los embalses españoles. Asociación Española de Ecología Terrestre. *Revista de Ecología y Medio Ambiente*, 10 (2), 1–14.
- Sarmento, H. (2012). New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hydrobiologia*, 686, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1011-6>
- Starkweather, P. L. (1980). Aspects of the feeding behavior and trophic ecology of suspension-feeding rotifers. *Hydrobiologia*, 73, 63–72. <https://doi.org/10.1007/BF00019427>
- Umi, W. A. D., Yusoff, F. M., Aris, A. Z., & Sharip, Z. (2018). Rotifer community structure in tropical lakes with different environmental characteristics related to ecosystem health. *Journal of Environmental Biology*, 39(5), 795–807. [http://dx.doi.org/10.22438/jeb/39/5\(SI\)/30](http://dx.doi.org/10.22438/jeb/39/5(SI)/30)
- Unrein, F. (2001). *Efecto de los nutrientes y el pH sobre el crecimiento y la estructura del fitoplancton en ambientes de la llanura aluvial del Paraná Inferior* (Tesis de Doctorado). Universidad de Buenos Aires, Argentina.



- Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen*, 9(1), 1–38. doi: <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>.
- Vanderploeg, H., & Paffenhöfer, G. A. (1985). Modes of algal capture by the freshwater copepod *Diatomus sidlis* and their relation to food-size selection. *Limnology and Oceanography*, 30, 871–885.
- Velásquez-Duque, Y., Villabona-González, S. L., & Palacio-Betancur, H. (2021). Influencia de palizadas en la estructura del zooplancton en un embalse tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 45(174), 217–228. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1269>
- Villabona-González, S. L., Ramírez-Restrepo, J. J., Palacio-Baena, J. A., & Costa-Bonecker, C. (2015). Respuesta de la biomasa zooplanctónica a los gradientes de estado trófico y precipitación de un embalse tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39(152), 374–388. <https://dx.doi.org/10.18257/raccefyn.203>
- Villabona-González, S., Benjumea-Hoyos, C., Gutiérrez Monsalve, J., López-Muñoz, M., & González, E. (2020). Variables fisicoquímicas y biológicas de mayor influencia en el estado trófico de embalses andinos colombianos. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 344–359. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1051>
- Wilson, A. E., Sarnelle, O., & Tillmanns, A. R. (2006). Effects of cyanobacterial toxicity and morphology on the population growth of freshwater zooplankton: meta-analyses of laboratory experiments. *Limnology and Oceanography*, 51(4), 1915–1924. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.2006.51.4.1915>
- Zhao, W., Li, Y., Jiao, Y., Zhou, B., Vogt, R. D., Liu, H., Ji, M., Ma, Z., Li, A., Zhou, B., & Xu, Y. (2017). Spatial and temporal variations in environmental variables in relation to phytoplankton community structure in a eutrophic river-type reservoir. *Water*, 9 (10), 754. <http://dx.doi.org/10.3390/w9100754>