INFLUENCIA DEL AMBIENTE (FÍSICO Y QUÍMICO) EN LA ABUNDANCIA Y COMPOSICIÓN DE COPÉPODOS, CLADÓCEROS Y ROTÍFEROS PRESAS DE *Utricularia foliosa*

FERNAN LIZANDRO SANABRIA ARANDA

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
2008

INFLUENCIA DEL AMBIENTE (FÍSICO Y QUÍMICO) EN LA COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA DE COPÉPODOS, CLADÓCEROS Y ROTÍFEROS PRESAS DE *Utricularia foliosa*

FERNAN LIZANDRO SANABRIA ARANDA

Trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de

BIÓLOGO

Director:

Camilo Ernesto Andrade Sossa

Biólogo M. Sc

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

2008

CONTENIDO

	pág.
INTRODUCCIÓN	1
1. OBJETIVOS	3
1.1 Objetivo general	3
1.2 Objetivos específicos	3
2. JUSTIFICACIÓN	4
3. METODOLOGÍA	5
3.1 Descripción del área de estudio	5
3.2 Fase de campo	5
3.3 Fase de laboratorio	6
3.4 Fase de análisis	7
4. RESULTADOS	8
4.1 Variación física y química	8
4.2 Variables biológicas	8
4.3 Correlación especies-ambiente	9
5. DISCUSIÓN	12
6. CONCLUSIONES	18
7. AGRADECIMIENTOS	19
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	20

LEYENDAS DE TABLAS

		Pág.
Tabla 1.	Valores promedio, mínimo y máximo de las variables físicas y químicas de los sitios donde se encontraban las plantas de *U. foliosa*. El sitio uno es el más cercano al río Amazonas y el sitio siete el más alejado.	24
Tabla 2.	Valores promedio, mínimo y máximo de las concentraciones de amonios, nititos, nitratos, fosfatos y silicatos (en **µ**M) de los sitios en donde se encontraban las plantas de *U.foliosa.*	25
Tabla 3.	Estadísticos del análisis de varianza y comparación entre sitios (S, dimensión espacial) y muestreos (M, dimensión temporal) de las variables físicas y químicas durante el período de estudio.	26
Tabla 4.	Lista de taxones capturados por *U. foliosa.*	28
Tabla 5.	Estadísticos de las pruebas de varianza y comparación entre sitios (S, dimensión espacial) y muestreos (M, dimensión temporal) de las familias de zooplancton capturado por *U. foliosa*.	30
Tabla 6.	Resumen estadístico de los ejes para el análisis canónico de correspondencias distendido. Se muestran los coeficientes de correlación para las variables ambientales, en negrilla aparecen los que presentan más relación con cada eje. Significancia según el test de Monte Carlo para el eje 1: F= 9.442; p= 0.0001 y para todos los ejes: F= 3.542; p= 0.0001	32
Tabla 7.	Relaciones de las variables físicas y químicas con la	33

abundancia promedio de las familias capturadas por *U. foliosa*, determinadas mediante el ajuste de los valores a una función lineal. Se muestra el valor de **b** y **m**, cuando el valor de **m** es negativo la relación es inversa y directa si el valor es positivo.

LEYENDAS DE FIGURAS

Pág.

Figura 1. Localización del área de estudio y ubicación de las plantas de *U. foliosa* analizadas en la quebrada. Yahuarcaca. Sitio 1: 4° 10' 122'' Sur, 69° 57' 38.2'' Oeste; Sitio 2: 4° 9' 58.7'' Sur, 69° 57' 48.3'' Oeste; Sitio 3: 4° 9' 38.6'' Sur, 69° 58' 0.05'' Oeste; Sitio 4: 4° 9' 29.9'' Sur, 69° 58' 0.05'' Oeste; Sitio 5: 4° 9'16.2'' Sur, 69° 58' 10.7'' Oeste; Sitio 6: 4° 9' 18.9'' Sur, 69° 58' 0.09'' Oeste; Sitio 7: 4° 9' 4.1'' Sur, 69° 57' 38'' Oeste. 34

Figura 2. Media y error de los nutrientes considerando los sitios de muestreo. **a.** Cambios en la concentración media de nitrato. **b.** Cambios en la concentración media de fosfato. Las coordenadas de cada sitio como esta descrito en la Figura 1. 35

Figura 3. Patrón temporal de la concentración de oxígeno disuelto. 36

Figura 4. Triplot resultado del Análisis Canónico de Correspondencias Distendido. M1P1: Muestreo 1, Punto 1 M1P2: Muestreo 1, Punto 2, etc. Las palabras en cursiva corresponden a las familias referenciadas en el texto. 37

Figura 5. Media y error de las densidades de familias zooplanctonicas consideradas como oferta (círculos negros) de las familias zooplanctonicas capturadas (círculos blancos) durante el tiempo de muestreo. Muestreos: 23 Mar 2005 (1), 4 Abr 2005 (2), 18 Abr 2005 (3), 16 May 2005 (4), 30 May 2005 (5). Cálculos basados en los datos de Gonzáles-Bermúdez 38

(sin publ.)

Figura 6. Media y error de la densidad de las familias oferta para *U. foliosa* en el tiempo de muestreo. La fecha de cada muestreo como esta en la Figura 4. Basado en los datos de Gonzáles-Bermúdez (sin publ.) 39

Figura 7. Modelo de las interacciones bióticas-abióticas basado en los datos obtenidos en el periodo de estudio. Las líneas corresponden al comportamiento de los nitratos y los fosfatos, nutrientes que a su vez determinan la mayor o menor inversión en carnivoría, representada por el tamaño de los utrículos. Las flechas explican el efecto mayor o menor del pulso de inundación y la tendencia de la relación consumo-oferta de presas disponibles. 40

RESUMEN

TITULO:

INFLUENCIA DEL AMBIENTE (FÍSICO Y QUÍMICO) EN LA ABUNDANCIA Y COMPOSICIÓN DE COPÉPODOS, CLADÓCEROS Y ROTÍFEROS PRESAS DE *Utricularia foliosa**

AUTOR:
Fernan Lizandro Sanabria Aranda**

PALABRAS CLAVES:
Utricularia foliosa; pulso de inundación; nutrientes; zooplancton; ACCD.

DESCRIPCIÓN:

Se estudiaron las relaciones entre la composición y abundancia del zooplancton capturado por *Utricularia foliosa* y las características físicas y químicas del agua en ambientes bajo un gradiente de concentración de nutrientes. La investigación se llevó a cabo en la quebrada Yahuarcaca que es afectada en su parte baja por el pulso de inundación que sufre el río Amazonas, lo que ofreció el escenario de un ambiente cambiante para estudiar tales relaciones. Se realizaron cinco muestreos entre Marzo y Mayo de 2005 que coincidieron con la temporada de crecimiento de la planta y a la vez cuando las aguas del río Amazonas entran a la quebrada.

El análisis canónico de correspondencias distendido mostró que la composición de los organismos presa de la planta varía con las condiciones ambientales, y que existe un patrón de variación temporal marcado. Los resultados indican que los cambios temporales en la densidad y tipo de organismos capturados por la planta están relacionados con la temperatura, el oxígeno disuelto y la concentración de nitratos, fosfatos y silicatos. Sin embargo éstas variables influyen primero de manera directa sobre las comunidades fitoplanctónica y zooplanctónica asociadas a la planta y simultáneamente sobre la inversión en carnivoría de *U. foliosa*; y en segundo lugar de manera indirecta sobre la composición de presas encontradas en el interior de las trampas.

---

* Trabajo de Investigación

** Facultad de Ciencias, Programa de Biología, Director: Camilo Andrade Sossa

ABSTRACT

TITLE:
ENVIRONMENT'S PHYSICAL AND CHEMICAL INFLUENCE IN THE QUANTITY AND COMPOSITION OF COPEPODS, CLADOCERANS, AND ROTIFERS PREYED BY *Utricularia foliosa**

AUTHOR:
Fernan Lizandro Sanabria Aranda**

KEYWORDS:
Bladderwort; flood pulse; nutrients; zooplankton; DCCA

DESCRIPTION:

The relationships between the abundance and composition of the zooplankton captured by *Utricularia foliosa* and the physical and chemical characteristics of the water in nutrient gradient environments were studied. The research was carried out in Yahuarcaca creek that it's affected downstream by the flood pulse of the Amazon River, which offered a changing environment to study such relationships. The distended canonical correspondence analysis showed that composition of preyed organisms varies according to environmental conditions. Five samplings were carried out betwen March to May in 2005 wich coincided woth the growing season of the plant and also when the water of the Amazon enters the creek.

The results show that temporal changes in density and type of the captured organisms by the plant were mainly related with temperature, dissolved oxygen and nitrate, phosphate and silicate concentrations. Nevertheless, such variables influence first in a direct way over phytoplanktonic and zooplanktonic communities, and simultaneously on *U. foliosa* investment in carnivory; and secondly in an indirect way on the composition of preys found inside the traps.

---

* Investigation

** Faculty of Sciences, Peogram of Biology, Director: Camilo Andrade Sossa

INTRODUCCIÓN

Utricularia es un género de plantas carnívoras con más de 200 especies y aunque tiene una distribución cosmopolita es más común en las regiones tropicales y subtropicales (Ellison & Gotelli, 2001; Richards, 2001, Guisande *et al.*, 2007). *Utricularia foliosa* L. es una especie acuática flotante que se desarrolla en ambientes oligotróficos en donde utiliza la carnivoría para compensar la deficiencia de nutrientes en el hábitat (Kosiba, 1992); captura sus presas con utrículos o trampas que son pequeñas vejigas huecas con una puerta oscilante rodeada de pequeños pelos disparadores (Knight, 1990; Richards, 2001). La planta prepara sus trampas creando una presión negativa dentro del utrículo; un animal, típicamente un pequeño artrópodo acuático toca el pelo gatillo, abre la puerta de la trampa y es succionado dentro del utrículo (Meyers & Strickler, 1979; Knight & Frost, 1991).

Entre las presas capturadas se encuentran generalmente rotíferos, copépodos, ostrácodos, cladóceros y chironomidos (Friday, 1989; Knight & Frost, 1991, Sanabria-Aranda *et al.*, 2006), aunque en *U. foliosa* la tasa de captura de macroinvertebrados es baja comparada con la de cladóceros y copépodos (Bern, 1997; Sanabria-Aranda *et al.*, 2006). Algunos autores indican que la presencia de *Utricularia* afecta considerablemente la biomasa del zooplancton (Havens, 1991; Martins, 1996; Harms, 2002), en tanto otros han demostrado que es la abundancia de zooplancton alrededor de la planta una de las variables que determina su crecimiento y desarrollo (Kosiba, 1992) e incluso la mayor o menor inversión en carnivoría que ésta realice (Sorenson & Jackson, 1968; Guisande *et al*, 2000); aunque la idea general es que el medio es el que determina los cambios en la inversión (Knight & Frost, 1991; Knight, 1992; Englund & Harms, 2003; Manjarrés-Hernández *et al*., 2007).

Para especies del género *Utricularia*, algunos estudios han demostrado que la captura de presas no es azarosa (Jonson, 1998; Harms, 1999; Guisande *et al*., 2004) y que depende del tamaño, hábito y estacionalidad del organismo (Juniper *et al*., 1989), también que el número y tipo de presas depende del tamaño de los utrículos (Friday, 1991; Harms, 1999; Sanabria-Aranda *et al*, 2006); pero poco se ha analizado el papel que juegan las variaciones físicas y químicas del medio sobre la composición y abundancia de las presas. Particularmente las investigaciones realizadas con *U. foliosa* han apuntado a elucidar los efectos de la conductividad y del zooplancton en la inversión en carnivoría de la planta, el balance costo beneficio de la carnivoría en términos de C y N, y los cambios espaciales y temporales de ésta inversión (aumento del número y tamaño de utrículos) (Guisande *et al*., 2000; Guisande *et al*., 2004; Manjarrés-Hernández *et al*, 2006). También se ha estudiado el perifíton y fitoplancton asociado a las plantas y más recientemente los ensambles algales y el zooplancton considerando a *U. foliosa* como un verdadero microecosistema (Díaz-Olarte *et* al., 2007; Díaz-Olarte *et al*, ined., Gonzáles-Bermúdez, datos no publ.). En la mayoría de éstas investigaciones se ha tratado el tema de los organismos capturados como principal entrada de nutrientes a la planta que se incrementa por una mayor inversión, especialmente en la medida en que la disponibilidad de nitratos disminuye. Puntualmente en Sanabria-Aranda *et al* (2006) se trabajó de forma general la composición de las presas y su posible relación con el zooplancton alrededor de la planta.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar la influencia del ambiente (físico y químico) en la composición y abundancia de las familias de zooplancton capturado por *Utricularia foliosa* en un pequeño arroyo tropical (quebrada Yahuarcaca, Amazonía Colombiana)

1.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1.1.1 Evaluar la variación física y química a lo largo de la quebrada Yahuarcaca en la Amazonía Colombiana.

1.1.2 Establecer las diferencias espaciales y temporales en la composición y abundancia de las familias de copépodos, cladóceros y rotíferos capturados por *Utricularia foliosa* en la quebrada Yahuarcaca (Amazonía Colombiana)

1.1.3 Determinar las variables ambientales influyentes en la composición y abundancia de las familias de zooplancton capturadas y su relación con el pulso de inundación del río Amazonas

2. JUSTIFICACIÓN

Comparando los resultados de éste estudio con los de trabajos realizados paralelamente se discute el efecto indirecto que puedan generar los cambios en las variables físicas y químicas sobre la composición y abundancia de presas, al afectar la estructura en la oferta de presas, las comunidades fitoplanctónica y perifitica, y la mayor o menor inversión en carnivoría. Éste trabajo fue desarrollado dentro del I curso tutorizado de ecología acuática realizado en Colombia (Duque & Guisande, 2006).

3. METODOLOGÍA

3.1 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

La quebrada Yahuarcaca pertenece a la cuenca del río Amazonas en Colombia, está clasificada como un sistema de aguas negras tipo I (Núñez-Avellaneda & Duque, 2001) pues sus aguas son ligeramente ácidas a neutras (pH 6-7.1) con una transparencia media (0.25-0.75m) y grados moderados de mineralización, conductividad, turbidez y sólidos suspendidos; desemboca en el sistema de lagos que llevan el mismo nombre los cuales a su vez vierten sus aguas en el río Amazonas (Figura 1).

Se analizaron siete plantas de *U. foliosa* creciendo en diferentes lugares a lo largo de la quebrada Yahuarcaca; buscando un eje ambiental (gradiente de conductividad) desde el sitio más cercano al río Amazonas (sitio uno: 4º 10' 122'' Sur, 69º 57' 38.2'' Oeste) influenciado fuertemente por el efecto del pulso, al más alejado de éste (dimensión espacial). Los sitios dos al siete se ubicaron aguas arriba del primer sitio a 0.51 Km, 1.27 Km, 1.51 Km, 2.02 Km, 2.36 Km y 3.19 Km, respectivamente (Figura 1). Los sitios cinco, seis y siete tuvieron menor efecto del pulso que los cuatro primeros. Las mismas plantas se muestrearon en cada ocasión ya que ellas no se movieron durante el tiempo de muestreo (Sanabria-Aranda *et al*, 2006).

3.2 FASE DE CAMPO

Los muestreos se realizaron quincenalmente desde el 21 de Marzo hasta el 30 de Mayo de 2005 exceptuando el 2 de Mayo, para un total de cinco muestreos

(dimensión temporal). Los tres primeros muestreos coincidieron con la temporada de aguas altas, el cuarto con aguas en descenso y el quinto (con un mes de diferencia) correspondió con la época de aguas bajas.

En el lugar donde se encontraba cada planta se midieron las variables físicas y químicas a una profundidad de 0.5 m con las sondas YSI 55 para oxígeno disuelto y temperatura, YSI 30 para conductividad y WTW pH 330i/SET para el pH. Igualmente, se tomó una muestra de agua a 0.5 m y se hizo pasar por una bomba de vacío utilizando un filtro con un poro de 0.45 μm, para luego hacer el análisis de amonio (NH_4^+), nitritos (NO_2^-), nitratos (NO_3^-), silicatos (SiO_4^-) y fosfatos (PO_4^{3-}) utilizando un autoanalizador BRAN + LUEBBE AAIII.

3.3 FASE DE LABORATORIO

En cada muestreo se colectaron al azar tres hojas de cada planta y una vez en el laboratorio, se removió la totalidad de los utrículos y se almacenaron en frío para evitar la descomposición. Para determinar la composición de las presas (si las hubiere), se tomaron 50 utrículos al azar de cada hoja (en total 150 utrículos por planta) y se rompieron con la ayuda de dos agujas de tungsteno bajo el estereoscopio. Se observó al microscopio y se registraron los datos de abundancia de las presas encontradas y se determinaron al mejor nivel taxonómico posible, pudiendo en ocasiones llegar a género o especie dependiendo de lo alterado que estuviera el espécimen. En los casos en que no se pudo identificar las presas se anotó la abundancia, registrándolo como no identificado. Los taxones ocasionales se registraron pero no se tuvieron en cuenta para el análisis estadístico.

3.4 FASE DE ANÁLISIS

El test de Kolmogorov-Smirnov se usó para probar la distribución normal de los datos. El test de Levene fue usado para homogeneidad. Si los datos aun después de ser transformados no cumplían los requerimientos de pruebas paramétricas, se aplicaron pruebas no paramétricas (Guisande *et al*, 2006). Inicialmente se realizaron análisis de varianza (Kruskal-Wallis) a nivel espacial y temporal para establecer si existieron diferencias significativas en las presas y en las variables abióticas. Para determinar entre que sitios o muestreos se presentaron las diferencias se uso el test U de Mann-Whitney. Las relaciones entre las variables físicas y químicas del agua y la abundancia y composición de presas encontradas en *U. foliosa* se determinaron mediante un Análisis Canónico de Correspondencias Distendido (ACCD), usando el programa CANOCO (Ter Braak, 1998). La significancia estadística de los ejes uno y dos se evaluó mediante el test de permutación de Monte Carlo. El ACCD es usado ampliamente en ciencias acuáticas (Ter Braak & Verdonschot, 1995) porque es un análisis de gradiente que permite relacionar directamente el patrón de variación de una comunidad con el patrón de variación ambiental (Ter Braak & Prentice, 1988). Finalmente, para corroborar los resultados de ACCD se hizo un ajuste lineal mediante regresiones tomando como independientes cada una de las variables abióticas y como variables dependientes las abundancias de cada una de las familias de zooplancton. Éstos análisis se hicieron usando los paquetes estadísticos: STATISTICA (Statsoft Inc., 2004) y SPSS (SPSS Inc., 2003).

4. RESULTADOS

4.1 VARIACIÓN FÍSICA Y QUÍMICA

Las características físicas y químicas de los sitios donde las plantas están ubicadas durante el período de muestreo se presentan en las tablas 1 y 2. Los primeros muestreos correspondieron a la época de aguas altas mientras que los últimos coincidieron con el retraimiento de las aguas hacia el río. En la dimensión espacial solamente la conductividad y el pH mostraron diferencias significativas (tabla 3); la conductividad fue mayor en las áreas más influenciadas por el río Amazonas (sitios uno al cuatro) y menor en las más alejadas a éste e influenciadas más por las características de la microcuenca de la quebrada Yahuarcaca (sitios cinco al siete). El pH exhibió igual comportamiento reflejando la concentración de ácidos húmicos propios de las aguas negras de la quebrada. La concentración de nitrato fue baja en las áreas más cercanas al río Amazonas y tendió a aumentar aguas arriba en la quebrada (figura 2a), mientras que la concentración de fosfato presentó un comportamiento inverso, siendo menor en las zonas más alejadas de la influencia del río Amazonas (figura 2b); aunque durante el período de estudio éstas variables no presentaron diferencias significativas entre los sitios de muestreo debido a su gran variabilidad (tabla 3).

En la dimensión temporal se presentaron diferencias significativas tanto para la temperatura y el oxígeno disuelto como para las concentraciones de amonio, nitrito, nitrato, fosfato y silicato (tabla 3). La temperatura no presentó un patrón claro en el tiempo de estudio sino un comportamiento oscilante debido a las condiciones climáticas particulares de cada momento de muestreo; mientras que el oxígeno disuelto si presentó un patrón, disminuyendo en los dos últimos muestreos concordando con la retirada de las aguas de río Amazonas (figura 3).

Al igual que en la dimensión espacial el comportamiento de los fosfatos reflejó la influencia de la inundación del río y el arrastre de aguas desde los lagos hacia la quebrada, pues presentó sus máximas concentraciones en los dos primeros muestreos y disminuyó significativamente en los siguientes tres. Esta disminución se observó también en los nitratos aunque estos fueron altos hasta el tercer muestreo y mayores en los sitios más alejados del río como se mencionó antes, indicando al parecer que no son aportados directamente desde el río o los lagos. Las otras formas de nitrógeno solo fueron altas en el tercer muestreo. Por otra parte los silicatos exhibieron un comportamiento contrario a los fosfatos y nitratos indicando que su dinámica se vio más influenciada por la quebrada que por el río pues sus concentraciones se elevaron en los dos últimos muestreos.

4.2 VARIABLES BIOLÓGICAS

Las presas más abundantes en las trampas de *U. foliosa* fueron los cladóceros (51%), seguidos de los copépodos (43%) y por último los rotíferos (6%). En total se encontraron 28 taxones (tabla 4), repartidos en catorce familias, siendo Cyclopidae, Diaptomidae, Sididae, Daphnidae, Bosminidae y Chydoridae las más abundantes. La frecuencia de las familias de rotíferos fue baja comparada con los otros grupos de zooplancton, aunque en varios casos solo se encontraron fragmentos difíciles de relacionar con un taxón en particular y de contar como individuos independientes. Del zooplancton capturado únicamente los miembros de la familia Diaptomidae presentaron diferencias significativas en la dimensión espacial; mientras que en la temporal lo fueron Cyclopidae, Chydoridae, Bosminidae, Daphnidae, Macrothricidae, Sididae y Lecanidae (tabla 5).

4.3 CORRELACIÓN ESPECIES-AMBIENTE

La tabla 6 muestra el resumen estadístico del Análisis Canónico de Correspondencias Distendido. La significancia de los ejes uno y dos evaluada por es test de Monte Carlo fue de F = 9.442; p = 0.0001 para el primer eje, y de F = 3.542; p = 0.0001 para el segundo eje. Los altos coeficientes de correlación especies-ambiente sugieren una fuerte relación entre las presas y las variables ambientales en ambos ejes. Los dos primeros ejes explican el 50,1 y el 64,6% de la varianza total. El primer eje se correlacionó fuertemente de manera directa con el oxígeno disuelto y la temperatura e inversamente con la concentración de silicatos; mientras que en el segundo eje la correlación más fuerte se dio directamente con los fosfatos e inversamente con los nitritos (tabla 6). El ACCD segrega las épocas de muestreo en tres grupos (figura 4): Grupo I. Muestreos uno y dos que presentan altos valores de conductividad para el primer caso y los mayores valores de pH, oxígeno disuelto y concentración de fosfatos en ambos casos. A estos muestreos se asocian familias como Chydoridae y Daphnidae, que mostraron diferencias significativas a nivel temporal (tabla 5) con una mayor abundancia en éstas épocas, y también otras familias como Diaptomidae, Dicranophoridae, abundantes en ambos muestreos además de Hexartridae y Bdelloidea que fueron abundantes en para el primer muestreo. Grupo II. Muestreo tres, asociado con las familias Bosminidae y Macrothricidae que variaron significativamente y los Harpacticoidea que no lo hicieron pero alcanzaron su máximo pico en ésta época. ´

Éste grupo se relaciona directamente con la temperatura y en cierta medida con la concentración de amonio, nitratos y nitritos e inversamente con la concentración de silicatos. Grupo III. Muestreos cuatro y cinco relacionados directamente con los silicatos e inversamente con el oxígeno disuelto y los fosfatos. A éstos muestreos se asociaron las familias Cyclopidae, Sididae y Lecanidae, que presentaron diferencias significativas temporalmente (tabla 5). Lecanidae que varió

significativamente y Brachionidae fueron abundantes en el tercer y cuarto muestreo y por ello se ubicaron entre los grupos II y III.

Finalmente, el análisis de regresiones corrobora en la mayoría de los casos los resultados del ACCD salvo la correlación específica de las familias con los puntos de muestreo. Se hizo evidente la conexión de la familia Diaptomidae con la conductividad, el pH y los fosfatos, mientras que la familia Daphnidae hizo lo propio con el pH y los fosfatos (tabla 7) variables que en el DCCA agrupó en una misma parte del diagrama de ordenación (figura 4). En general, los resultados del el análisis de regresiones refleja la tendencia mostrada en el ACCD.

Aunque la riqueza de presas capturadas no presentó diferencias significativas ni espacial ni temporalmente, se pudo notar un decremento de ésta durante el período de muestreo alcanzando su máximo pico en el muestreo tres, por eso la diferencia significativa entre los muestreos tres y cinco (U de Mann Whitney = 7.5, $p = 0.026$).

5. DISCUSIÓN

Durante el período de estudio las variaciones significativas en la concentración de amonio, nitrito, nitrato, fosfato y silicato, en la temperatura y en el oxígeno disuelto de los sitios en donde se encontraban las plantas de *U. foliosa* se deben sustancialmente al pulso de inundación que presenta el río Amazonas que a su vez afecta todas las comunidades acuáticas en los lagos y en la quebrada Yahuarcaca (Andrade, 2001 datos no publ., Rodríguez, 2002, datos no publ.). Esto ocurre especialmente en la parte baja de la quebrada, donde se ubican los sitios de muestreo del uno al cuatro. Con el descenso del nivel del río Amazonas a medida que avanza el tiempo de muestreo, se disminuye gradualmente su influencia directa e indirecta sobre las características físicas y químicas de la quebrada, quedando paulatinamente una menor proporción de aguas provenientes del río y de los lagos y mayor de aguas más propias de la microcuenca. Además, los primeros muestreos corresponden con períodos en los que existe no solo aporte de nutrientes del río sino en gran parte de los procesos de descomposición del material orgánico, especialmente de origen vegetal, que ha quedado inundado (Furch & Junk, 1997) pues toda la zona estudiada en la quebrada sufre directa o indirectamente el efecto de inundación del río sobre su llanura aluvial; en los sitios más bajos una mezcla de aguas de la quebrada, los lagos y el río inundan la floresta aledaña y en los más altos como un resultado del represamiento hidráulico la quebrada inunda también los terrenos próximos (Andrade, 2001 datos no publ.). De ésta manera la variación temporal en el nivel del agua actúa como una fuerza que conlleva a cambios en las características físicas y químicas y consecuentemente variaciones en la composición y abundancia de los organismos acuáticos (Junk *et al*., 1989)

La dinámica de las variables ambientales a nivel espacial no muestra una variación significativa, excepto para la conductividad y el pH (tabla 3), probablemente debido a que los cambios ocasionados en algunos estados de la inundación provocan una homogenización transitoria en las concentraciones de los nutrientes (nitratos, fosfatos y silicatos) para algunos sitios, y en otros momentos diferencias importantes relacionadas no solo con aportes desde el río sino con diferentes estados de descomposición del material vegetal inundado. El resultado es que al existir gran variabilidad en los registros en cada lugar de muestreo, estadísticamente no se dan diferencias significativas en la concentración de nutrientes en la dimensión espacial, inclusive a pesar de que los nitratos y fosfatos muestran un gradiente. Al contrario, la conductividad presenta una disminución significativa a medida que el sitio se aleja de la influencia del río Amazonas (Manjarrés-Hernández *et al*, 2006) debido a la alta carga de iones que presentan las aguas blancas aportadas por el río especialmente el los sectores bajos de la quebrada. Un comportamiento similar muestran las familias de zooplancton capturadas, pues solamente los Diaptómidos presentan diferencias significativas espacialmente siendo mayores los promedios en los sitios más afectados por el río.

La relación aparente que se da entre Diaptomidae y la concentración de fosfatos a nivel espacial, pues ambos aumentan hacia los sitios más cercanos al río, es acorde a la respuesta del fitoplancton y del perifiton que aumentan con el incremento del nutriente (Díaz-Olarte *et al*., 2007) indicando la estrecha relación entre la abundancia de organismos fitófagos y su fuente de alimento. Igualmente los bajos valores en la concentración de nitratos y la abundancia de los Diaptómidos atrapados es coincidente con el hecho que la planta presente mayor inversión en carnivoría (más trampas y más grandes) en menores concentraciones de nitratos (Guisande *et al,* 2004, Manjares-Hernández *et al* 2006) por ende

optimizando la capacidad de capturar éstos organismos que se cuentan dentro de los tamaños más grandes en zooplancton disponible para la captura.

A diferencia de la dimensión espacial, las diferencias significativas para muchas más variables (todos los nutrientes, la temperatura y el oxígeno disuelto) en la dimensión temporal (tabla 3) se relacionan directamente con las diferentes etapas del pulso, mostrando menores concentraciones de nitratos, fosfatos y oxígeno disuelto hacia el final del estudio, cuando se presentan mayor cantidad de aguas negras provenientes de la floresta amazónica con menor concentración de nutrientes disueltos pero con cargas de sustancias orgánicas disueltas de origen vegetal en lento proceso de descomposición (Boechat *et al*., 1983; Junk & Furch, 1985). Esto está ligado con las diferencias temporales de varias familias de zooplancton capturadas (tabla 5) correspondiendo a una dinámica biótica ligada intrínsecamente a una mayor variación de los factores abióticos (Power *et al.*, 1988). La segregación de los dos primeros muestreos en el ACCD se debe al abundante aporte de iones y compuestos fosfatados que genera el ascenso del río Amazonas al inundar primero los lagos y posteriormente la quebrada Yahuarcaca. A partir del segundo muestreo el nivel del río decrece y por lo tanto también éstas variables decrecen en los demás muestreos.

El ACCD muestra también que hay diferencias temporales en la abundancia de presas, existiendo familias que son capturadas en mayor medida para muestreos particulares. Al analizar los resultados de Gonzáles-Bermúdez (datos no publ.) en un estudio realizado paralelamente al nuestro, la oferta (la cantidad de presas potenciales de las mismas que la planta esta capturando, con características que las hacen susceptibles a ser atrapadas (Harms & Johansson, 2000) y no toda la comunidad de zooplancton alrededor de la planta) incrementa su densidad significativamente en el tiempo (Kruskal Wallis $H_{(4,35)} = 14, 590$ $p = 0,006$) presentando un patrón muy similar al de la abundancia de organismos capturados

(Figura 5) y teniendo su máximo pico en el cuarto muestreo (Gonzáles-Bermúdez, com. pers.), en donde a su vez también se podría esperar que sea mayor el número de presas capturadas; sin embargo esto no ocurre probablemente porque la elevada densidad de organismos disponibles afecte de manera negativa la respuesta funcional de *U. foliosa* como sucede en *U. vulgaris* (Englund & Harms, 2001) por ende disminuyendo la captura de presas para ese momento de muestreo.

Para *U. foliosa* se ha demostrado que la cantidad y tamaño de las presas está determinado por el incremento en el tamaño del utrículo y la antena y que éstas variables cambian espacialmente en función de la concentración de nitratos (Sanabria-Aranda *et al*., 2006). Adicionalmente, al analizar los principales parámetros que se han definido como indicadores de inversión en carnivoría para *U*. *foliosa*, Manjarrés-Hernández *et al*. (2006) en un estudio también paralelo al nuestro, comentan que las principales diferencias en tal inversión se presentan espacialmente y no hay diferencias importantes a través de la temporada de crecimiento de la planta; hallándose diferencias temporales en número de utrículos por peso seco de las hojas, que se relaciona inversamente con la disponibilidad de nitratos, y también algunas diferencias pero sin un patrón claro en el promedio de talla de los dos tipos morfológicos de trampas (pequeñas y grandes), pero sin diferencias en el tamaño de la antena. Sin embargo, nuestro análisis muestra que las familias consumidas en mayor proporción cambian significativamente a través del tiempo (tabla 5, figura 4), igualmente la abundancia de éstas familias cambia significativamente dentro de la oferta a nivel temporal (tabla 8); concordando en varios casos que las familias más capturadas en un momento dado son más abundantes en la oferta para ese mismo momento, como ocurre con Bosminidae para el tercer muestreo y Cyclopidae, Sididae y Daphnidae para el cuarto muestreo (figura 6). Por lo tanto, la respuesta temporal de *U. foliosa* para capturar organismos no está mediada únicamente por los cambios en los factores de

inversión, sino que si temporalmente la planta dispone de mayor cantidad de oferta de algunos grupos en particular de presas y una mayor probabilidad de encuentro de éstas con las trampas, pues las capturas son mayores.

La oferta de presas como Bdelloidea, Harpacticoidea, Ilyocryptidae, Macrothricidae y Chydoridae no presentan diferencias significativas temporalmente, pero fueron capturadas asociándose más a muestreos puntuales (figura 4); además de ser grupos poco abundantes en el zooplancton bajo las plantas (Sanabria-Aranda *et al*., 2006) estos grupos de rotíferos y copépodos en particular se encuentran usualmente junto al sedimento o al material orgánico asociado a la vegetación (Fenchel, 1978; Margalef, 1983) y para estos cladóceros aunque realizan desplazamientos verticales presentan también hábitos relacionados con los lugares de concentración de material particulado (Fryer, 1988), siendo difícil relacionar el número de capturas solo con su abundancia dentro de la oferta zooplanctónica, pues de alguna forma se podrían comportar también como invertebrados asociados directamente a la macrófita, de manera similar a ostrácodos, conchostracos y muchos estados inmaduros de insectos como los quironómidos, que son frecuentes en las capturas (Lim & Furtado, 1975; Sanabria-Aranda *et al*., 2006), y de hecho nuestras observaciones así lo indican; sin embargo, no tenemos datos cuantitativos de esto y en los trabajos previos (Guisande *et al*, 2000, 2004) no han sido incluidos numéricamente dentro de ensamblaje de macroinvertebrados. Por otro lado Díaz-Olarte *et al*. (2007) al relacionar la abundancia del perifíton con la abundancia total de zooplancton disponible, indican que el incremento en la captura de presas no puede ser explicado por más oferta de organismos para capturar cuando incrementa la cantidad de perifíton; nuestros análisis considerando la oferta como solamente los grupos que se capturan, son coincidentes con éste criterio, no hallándose una correlación significativa entre éstas variables. Sin embargo, esta en duda si los cambios en la composición y abundancia del perifíton afectan éstas mismas

variables en el ensamblaje de rotíferos bdelloideos, copépodos y algunas familias de cladóceros más estrechamente asociados con el material acumulado sobre la planta.

En cuanto a los rotíferos, Eskinazi-Sant'Anna *et al*. (2002) encontraron que en *U. foliosa* estos (*Euchlanis*, *Keratella*, *Lecane*) fueron más representativos que los mismos cladóceros (Chydoridae y Macrothricidae) y copépodos (Diaptomidae) dentro de los organismos capturados; sin embargo, nuestros resultados muestran lo contrario, ya que a pesar que los rotíferos son el grupo más abundantes dentro del zooplancton en la vecindad de *U. foliosa* (Guisande *et al*, 2004; Sanabria-Aranda *et al*, 2006) no son frecuentes dentro de las trampas, probablemente porque su pequeño tamaño no es suficiente para activar el mecanismo de captura (Harms, 1999) o porque si son atrapados pueden ser digeridos muy rápido por la planta (Mette *et al*, 2000). En cambio, el cuerpo quitinoso de los cladóceros y los copépodos permanece dentro del utrículo más tiempo sin ser digerido (Lollar *et al*, 1971), por ello casi siempre se observan dentro de las trampas. Guisande *et al* (2004) hallaron que la composición taxonómica de las presas capturadas por *U. foliosa* fue diferente de la composición taxonómica de las especies de zooplancton presentes en su vecindad (captura selectiva según Jobson, 1998) y atribuyeron esto al estilo de vida de las presas, registrado por Guisande *et al* (2000) como epifítico (más del 75% de las presas eran epifìticas). Es posible sin embargo que la planta permita la presencia de rotíferos sésiles, como el caso de *Ptygura beuchampi* en *U. vulgaris* (Wallace, 1977) que pasa toda su vida en las zonas correspondientes a la puerta de las trampas.

6. CONCLUSIONES

La naturaleza de las relaciones encontradas entre las variables físicas y químicas analizadas y la cantidad y tipo de presas es netamente indirecta, pues los cambios provocados por el pulso de inundación en tales variables ambientales afectan directamente a la inversión en carnivoría y a las comunidades fitoplanctónica y perifítica y estos a su vez a la comunidad zooplanctónica y de macroinvertebrados y microinvertebrados asociados estrechamente a la planta, y por lo tanto a los grupos que pueden ser capturados; como resultado final determinan cambios en la composición y abundancia de presas capturadas, tratándose de una compleja red de interacciones entre los diferentes niveles tróficos (figura 7), que muestra una alta variabilidad al considerar no solo el efecto temporal del pulso de inundación, sino el gradiente espacial de su influencia.

7. AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia (UN Amazonia), la XUNTA de GALICIA, y la Universidad de Vigo por el apoyo financiero. Al Laboratorio de Limnología del Instituto Imani (UN Amazonia) y de Microscopia de la Universidad del Cauca por el apoyo técnico y logístico. Al profesor Castor Guisande por el diseño del trabajo y el asesoramiento, y a su equipo de investigación del Laboratorio de Ecología Animal de la Universidad de Vigo (España) por el análisis de los nutrientes. A Adriana Gonzáles-Bermúdez y Jhon Jairo Díaz por suministrar los datos usados en la discusión.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adamec L., 1997. Mineral Nutrition of Carnivorous Plants - A Review. Bot. Rev. 63: 273-299

Bern A. L., 1997. Studies on nitrogen and phosphorus uptake by the carnivorous bladderwort *Utricularia foliosa* L. in south Florida wetlands. MSc. thesis, Florida Int. Univ., Miami, FL, USA, 92 p.

Boechat U., De Menezes U., y Góes., M. 1983. Limnologia Química do lago do arroz (Ilha do Careiro), suas flutuações em função do meio hídrico do Río Amazonas. Acta Amazónica. 13 (2): 227-253.

Diaz-Olarte J., Valoyes-Valois V., Guisande C, Torres N.N., Gozáles-Bermúdez A., Sanabria-Aranda L., Manjarrés-Hernández A, Marciales L.J., Nuñez-Avellaneda M. and Duque S.R. 2007. Periphyton and phytoplankton associate with the tropical carnivorous plant *Utricularia foliosa*. Aquatic Botany. 87: 285-291.

Duque S. R. & C. Guisande. 2006. Cursos tutorizados, nuevo sistema de educación para la formación de jóvenes investigadores. Experiencias Exitosas en Innovación Pedagógica Vol 1. Universidad Nacional de Colombia, 137-142.

Ellison A. M., Gotelli N. J., 2001. Evolutionary ecology of carnivorous plants. Trends Ecol. Evol. 16: 623-629.

Eskinazi-Sant'Anna E.M., Maia-Barbosa P.M., Braz S. A., Rodríguez-Faria V., Rodrigues-Barbosa F. A. 2001. Conteúdo alimentar em macrófitas aquáticas carnívoras: *Utricularia*

foliosa L. e *U. hydrocarpa* Vahl. (Tubiflorae, Lentibulariaceae). Acta Scientiarum. 24: 297-301

Fenchel T.E. 1978. The ecology of micro and meiobenthos. Annual Review of Ecology and Systematics. 9: 99-121

Friday L.E., 1989. Rapid turnover of traps of *Utricularfia vulgaris* L. Oecologia. 80: 272-277

Friday L.E. 1991. The size and shape of traps of *Utricularfia vulgaris* L. Functional Ecology. 5: 62-67.

Fryer G. 1988. Functional morphology and functional ecology. Functional Ecology. 2: 270-275.

Furch K., Junk W. J. 1997. The chemical composition, food value and decomposition of herbaceous plants and leaf-litter of the floodplain forest. Springer Verlag. 126: 187-206.

Guisande C., Andrade-Sossa C., Granado-Lorencio C., Duque S.R. & Nuñez-Avellaneda M. 2000. Effects of zooplankton and conductivity on tropical *Utricularia foliosa* investment in carnivory. Aquatic Ecology. 34: 137-142.

Guisande C., Aranguren N., Andrade-Sossa C., Prat N., Granado-Lorencio C., Barrios M.L. Bolivar A., Nuñez-Avellaneda M. & Duque S.R. 2004. Relative balance of the cost and Benefit associated with carnivory in the tropical *Utricularia foliosa*. Aquatic Botany. 80: 271-282.

Guisande C., Barreiro A., Maneiro I., Riveiro I., Vergara A.R., Vaamonde A. 2006. Tratamiento de Datos. Ediciones Díaz de Santos. España.

Guisande C., C. Granado-Lorencio, C. Andrade-Sossa & S. R. Duque. 2007. Bladderworts. Functional Plant Science and Biotechnology. 1: 58-68.

Harms S., 1999. Prey selection in three species of the carnivorous aquatic plant *Utricularia* (bladderwort). Arch. Hydrobiol. 146: 449-470.

Havens K. E. 1991. Summer zooplankton dynamics in the limnetic and littoral zones of a humic acidic lake. Hydrobiologia. 215: 21-29.

Jobson R.W. 1990. Ecological importance of carnivory in the genus *Utricularia*. MSc. thesis. University of Western Sydney-Hawkesbury. Richmond- NSW 2753-Australia. p 200.

Jobson R.W. Morris E.C. & Burgin S. 2000. Carnivory and nitrogen supply affect the growth of the bladderwort

Utricularia uliginosa. Aust. J. Bot. 48: 549-560

Juniper B.E., Robins R.B., & Joel D.M. 1989. The carnivorous plants. Academic press. London.

Junk J. W. & Furch K. 1985. The physical and chemical properties of Amazonian Waters and their relationships with the biota. Amazoniana. v 3. p. 3-17

Knight S.E. & Frost T.M. 1991. Bladder control in *Utricularia macrorhiza*: Lake-specific variation in plant investment in canivory. Ecology. 72: 728-734

Kosiba P. 1992. Studies on the ecology of *Utricularia vulgaris* L. II. Physical, chemical and biotic factors and the grow of *Utricularia vulgaris* L. in cultures *in Vitro*. Ekologia Polska. 40: 193-212.

Lim R.P. & Furtado J.I. 1975. Population changes in the aquatic fauna inhabiting the bladderwort, *Utricularia flexuosa* VAHL. in a tropical swamp, Tasek Bera, Malaysia. Verhandlungen Internationale Verein Limnologie, 19: 1390-1397.

Lollar A.Q., Coleman & Boyd C.E. 1971. Carnivorous pathway of phosphorus uptake by *Utricularia inflata*. Arrchiv. für Hydribiologie. 60: 400-404.

Manjarrés-Hernández A, Guisande C, Torres N, Valoyes-Valois V, Gozáles-Bermúdez A, Díaz-Olarte J, Sanabria-Aranda L, Duque S. 2006. Temporal and spatial change of the investment in carnivory of the tropical *Utricularia foliosa*. Aquatic Botany, 85: 212-218

Margalef R. 1983. Limnologia. Barcelona: Editorial Omega.1009 p

Mette N. Wilbert N. & Barthlott W. 2000. Food Composition of Aquatic Bladderworts (*Utricularia*, Lentibulariaceae) in Various Habitats. Beitr. Biol. Pflanzen. 72:1-14.

Meyers D.G. & Strickler J:R. 1979. Capture enhancement in a carnivorous aquatic plant: function of antennae and bristles in *Utricularia vulgaris.* Science. 203: 1022-1025.

Núñez-Avellaneda & S. R Duque 2001. Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia Colombiana. Pp: 305-335. En Franky & Zárate (eds.). Imani Mundo: Estudios en la Amazonia colombiana. Unibiblos Bogotá

Power M.E., Scout R.J., Cushing C.E., Harper P.P., Hauer F.R., Matthews W.J., Moyle P.B., Statzner B., Wais De Badgen I.R. 1988. Journal of the North American Benthological Society., 7:456-479.

Richards J.H., 2001. Bladder function in *Utricularia purpurea* (Lentibulariaceae): is carnivory important?. American Journal of Botany. 88: 170-176

Sanabria–Aranda L., Gonzáles–Bermúdez A., Torres N., Guisande C., Manjarrés-Hernández A., Valoyes–Valois V., Díaz-Olarte J., Andrade–Sossa C. and Duque S.R. 2006. Predation by the tropical plant *Utricularia foliosa*. Freshwater Biology. 51: 1999 - 2008

SPSS Inc. 2003. SPSS 1. Copyright 1989-2003. SPSS Inc., U.S.A.

Statsoft Inc. 2004. STATISTICA 7. Copyright 1984-2006. Statsoft Inc. U.S.A.

Ter Braak C.J. & Prentice I.C. 1988. A theory of gradient analysis. Advances in Ecology Research. 18: 271-317

Ter Braak C.J. & Verdonschot P.F.M. 1995. Canonical corespondence analysis and related multivariated methods in aquatic ecology. Aquatic sciences. 57:225-289

Ter Braak C.J. & Smilauer P. 1998. CANOCO Version 4.0. Software for canonical comunity ordination. Microcomputer power. Ithaca, New York.

Tabla 1

Valores promedio, mínimo y máximo de las variables físicas y químicas de los sitios donde se encontraban las plantas de *U. foliosa*. El sitio uno es el más cercano al río Amazonas y el sitio siete el más alejado

Sitio	Temperatura º C	Conductividad µS / cm	ODisuelto mg / L	pH
1	27,3 (26,5 - 28,3)	64,4 (39,3 - 143,7)	1,55 (0,15 - 2,88)	7,05 (6,8 - 7,4)
2	27,5 (26,5 - 28,2)	62,6 (39,8 - 134,3)	1,93 (0,51 - 3,77)	7,1 (6,8 -7,5)
3	27,3 (26,6 - 28,1)	54,7 (33,8 - 118,4)	2,01 (0,64 - 3,14)	6,83 (6,6 - 7,0)
4	27,2 (26,3 - 27,7)	58,7 (39,7 - 126)	2,01 (0,34 - 3,05)	6,8 (6,5 - 7,2)
5	27,1 (26,4 - 27,9)	38,0 (27,7 -43,3)	1,29 (0,47 - 2,27)	6,5 (6,02 - 6,9)
6	26,8 (26,2 - 27,5)	35,3 (26,5 - 44,3)	2,01 (1,41 -2,45)	6,5 (6,05 - 6,9)
7	26,4 (25,8 - 27,4)	30,4 (18,5 -41,3)	1,87 (0,38 -2,5)	6,2 (6,03 -6,4)

Tabla 2

Valores promedio, mínimo y máximo de las concentraciones de amonios, nititos, nitratos, fosfatos y silicatos (en µM) de los sitios en donde se encontraban las plantas de *U.foliosa.*

Sitio	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	PO_4^-	SiO_4^-
1	2,76 (1,04-6,37)	0,16(0,08- 0,20)	0,11 (0-0,23)	0,22 (0,006- 0,53)	83,9 (46,3-153,7)
2	2,44 (0,40- 4,32)	0,17 (0,16- 0,19)	0,12 (0-0,34)	0,31 (0,01- 0,89)	113,6 (80,4-192,9)
3	4,84 (2,03-12,66)	0,19 (0,12-0,28)	0,12 (0-0,24)	0,26 (0-0,67)	107,9 (28,9-176,6)
4	1,92 (0- 3,18)	0,15 (0,10- 0,19)	0,11 (0-0,41)	0,18 (0-0,44)	95,4 (41,39- 162,8)
5	2,95 (1,49- 5,25)	0,21 (0,15-0,27)	0,22 (0- 0,43)	0,19 (0-0,48)	100,1 (82,2-123,8)
6	2,69 (0,35-4,93)	0,22 (0,11- 0,41)	0,26 (0,04-0,46)	0,13 (0,03-0,33)	97,3 (55,8-122,4)
7	2,15 (0-4,28)	0,23 (0,16- 0,4)	0,47 (0,004- 1,04)	0,12 (0,02-0,25)	110,5 (11,7- 214)

Tabla 3

Estadísticos del análisis de varianza y comparación entre sitios (S, dimensión espacial) y muestreos (M, dimensión temporal) de las variables físicas y químicas durante el período de estudio

Variable	Krukall Wallis		U de Mann Whitney		
	H	p	S/M	U	p
Dimensión Espacial					
Conductividad	26.382	0.012	1 vs 7	1,0	0.016
			2 vs 6	1,0	0.016
			2 vs 7	1,0	0.016
pH	20.988	0.002	1 vs 5	2,0	0.032
			1 vs 7	0,0	0.008
			2 vs 5	1,0	0.016
			2 vs 6	1,0	0.016
			2 vs 7	0,0	0.008
			3 vs 7	0,0	0.008
Dimensión Temporal					
Temperatura	14.070	0.007	1 vs 3	7,0	0.026
			2 vs 4	7,0	0.026
			3 vs 4	0,0	0.000
			3 vs 5	5,0	0.011
Oxígeno Disuelto	23.855	0.000	1 vs 4	0,0	0.000
			1 vs 5	1.5	0.001
			2 vs 4	0,0	0.001
			2 vs 5	3,0	0.004
			3 vs 4	0,0	0.000

			3 vs 5	4,0	0.007
Amonio	10.954	0.027	1 vs 3	0,0	0.001
			2 vs 3	2,0	0.002
Nitrito	15.553	0.004	1 vs 3	7,0	0.026
			1 vs 4	7,0	0.026
			2 vs 3	0,0	0.001
			2 vs 4	1.5	0.001
Nitrato	12.428	0.014	1 vs 4	0,0	0.001
			1 vs 5	5,0	0.011
			2 vs 4	7,0	0.026
Fosfato	27.293	0.000	1 vs 3	0,0	0.001
			1 vs 4	0,0	0.001
			1 vs 5	0,0	0.001
			2 vs 3	0,0	0.001
			2 vs 4	0,0	0.001
			2 vs 5	0,0	0.001
			3 vs 5	7,0	0.026
			4 vs 5	6.5	0.017
Silicato	20.525	0.000	1 vs 4	4,0	0.007
			1 vs 5	5,0	0.011
			2 vs 4	0,0	0.001
			2 vs 5	0,0	0.001
			3 vs 4	3,0	0.004
			3 vs 5	3,0	0.004

Tabla 4.

Lista de taxones capturados por *U. foliosa*.

ROTIFEROS	CLADOCEROS	COPEPODOS
Clase Monogononta	Clase Branchiopoda	Clase Copepoda
Familia Brachionidae	Familia Chydoridae	Familia Diaptomidae
Platyonus patulus	*Acroperus* cf. *Elongatus*	*Heliodaptomus* sp.
	Oxiurella longicaudis	*Notodiaptomus* sp. 1
Familia Dricanophoridae	*Chydorus* cf. *Angustirostris*	*Notodiaptomus* sp. 2
Drycanophorus claviger	*Chydorus sphaericus*	
		Familia Ciclopidae
Familia Lecanidae	Familia Bosminidae	*Mesocyclops brasilianus*
Lecane bulla	*Bosmina hagmani*	*Metacyclops laticornis*
Lecane leontina	*Bosmina deitersi*	*Termocyclops decipiens*
Familia Hexartidae	Familia Daphnidae	
Conochilus dossuarios	*Daphnia gessneri*	ORDEN HARPACTICOIDEA
	Simocephalus ventulus	Harpacticoideo 1
Clase Bdelloidea	*Ceriodaphnia cornuta*	
Bdeloideo 1.		
	Familia Moinidae	
	Moina micrura	

Moina minuta

Familia Ilyocryptidae

Ilyiocryptus halyi

Familia Macrothricidae

Echinisca sp.

Macrothrix triserialis

Familia Sididae

Diaphanosoma polyspina

Diaphanosoma spinolosum

Pseudosida ramosa

Tabla 5.

Estadísticos de las pruebas de varianza y comparación entre sitios (S, dimensión espacial) y muestreos (M, dimensión temporal) de las familias de zooplancton capturado por *U. foliosa*.

Familia	Krukall Wallis		U de Mann Whitney		
	H	p	S/M	U	p
Dimensión Espacial					
Diaptomidae	15,716	0,015	1 vs 5	2,0	0,032
			1 vs 6	2,5	0,032
			2 vs 5	2,5	0,032
			3 vs 5	2,5	0,032
			3 vs 7	1,0	0,016
Dimensión Temporal					
Cyclopidae	9,616	0,047	1 vs 2	7,0	0,026
			1 vs 4	3,0	0,004
Chydoridae	19,948	0,000	1 vs 5	3,5	0,004
			2 vs 4	2,5	0,002
			2 vs 5	0,0	0,000
			3 vs 4	3,5	0,004
			3 vs 5	0,0	0,000
Bosminidae	18,349	0,001	1 vs 4	7,0	0,026
			2 vs 4	3,5	0,004
			2 vs 5	4,5	0,007
			3 vs 4	3,5	0,004
			3 vs 5	4,0	0,007
Daphnidae	13,194	0,010	1 vs 5	3,0	0,004

			2 vs 5	3,0	0,004
			3 vs 5	8,5	0,038
Macrothricidae	14,094	0,007	1 vs 2	8,5	0,038
			2 vs 4	5,5	0,011
			2 vs 5	5,0	0,011
			3 vs 5	8,5	0,038
Sididae	16,193	0,003	1 vs 2	7,0	0,026
			1 vs 3	3,0	0,004
			1 vs 4	0,0	0,000
Lecanidae	11,343	0,023	1 vs 3	7,5	0,026
			1 vs 4	5,5	0,011

Tabla 6.

Resumen estadístico de los ejes para el análisis canónico de correspondencias distendido. Se muestran los coeficientes de correlación para las variables ambientales, en negrilla aparecen los que presentan más relación con cada eje. Significancia según el test de Monte Carlo para el eje 1: F= 9.442; p= 0.0001 y para todos los ejes: F= 3.542; p= 0.0001

	Eje 1	Eje 2
Autovalor	0,326	0,094
Correlación de Pearson especies-ambiente	0,948	0,803
Varianza en datos de especies		
% explicada acumulada	29,200	37,500
Varianza en datos especies-ambiente		
% explicada acumulada	50,100	64,600
Correlación intragrupos para variables ambientales		
Temperatura	**0,760**	-0,385
Conductividad	0,478	0,269
Oxígeno Disuelto	**0,807**	0,201
pH	0,218	0,314
Amonio	-0,184	-0,420
Nitrito	-0,176	**-0,507**
Nitrato	0,351	-0,070
Fosfato	0,508	**0,771**
Silicato	**-0,739**	0,112

Tabla 7.

Relaciones de las variables físicas y químicas con la abundancia promedio de las familias capturadas por *U. foliosa*, determinadas mediante el ajuste de los valores a una función lineal. Se muestra el valor de **b** y **m**, cuando el valor de **m** es negativo la relación es inversa y directa si el valor es positivo.

Variable	**Familia**	**R^2**	**F**	**p**	y = **b** + **m**x	
Temperatura	Bosminidae	0,234	10,057	0,003	-3,320	0,125
	Ilyocriptidae	0,142	5,472	0,026	-0,044	0,002
	Macrothricidae	0,140	5,381	0,027	-0,557	0,021
Conductividad	Diaptomidae	0,170	6,765	0,014	0,044	0,001
	Bdelloidea	0,275	12,496	0,001	-0,013	0,001
Oxígeno Disuelto	Cyclopidae	0,158	6,187	0,018	0,472	-0,137
	Sididae	0,345	17,421	0,000	0,254	-0,081
	Lecanidae	0,162	6,388	0,017	0,047	-0,013
pH	Diaptomidae	0,220	9,343	0,004	-0,474	0,083
	Harpacticoidea	0,121	4,554	0,040	0,098	-0,014
	Daphnidae	0,147	5,681	0,023	-0,599	0,102
Nitritos	Harpacticoidea	0,256	11,370	0,002	-0,018	0,118
Nitratos	Harpacticoidea	0,502	32,223	0,000	-0,005	0,048
	Chydoridae	0,177	7,086	0,012	0,037	0,185
Fosfatos	Diaptomidae	0,144	5,557	0,025	0,064	0,107
	Daphnidae	0,335	16,613	0,000	0,042	0,247
	Dricanophoridae	0,133	5,075	0,031	0,001	0,011
	Lecanidae	0,111	4,116	0,051	0,032	-0,042
Silicatos	Chydoridae	0,111	4,140	0,050	0,146	-0,001
	Bosminidae	0,116	4,343	0,045	0,200	-0,001
	Macrothricidae	0,111	4,120	0,051	0,047	-0,001

Figura 1.

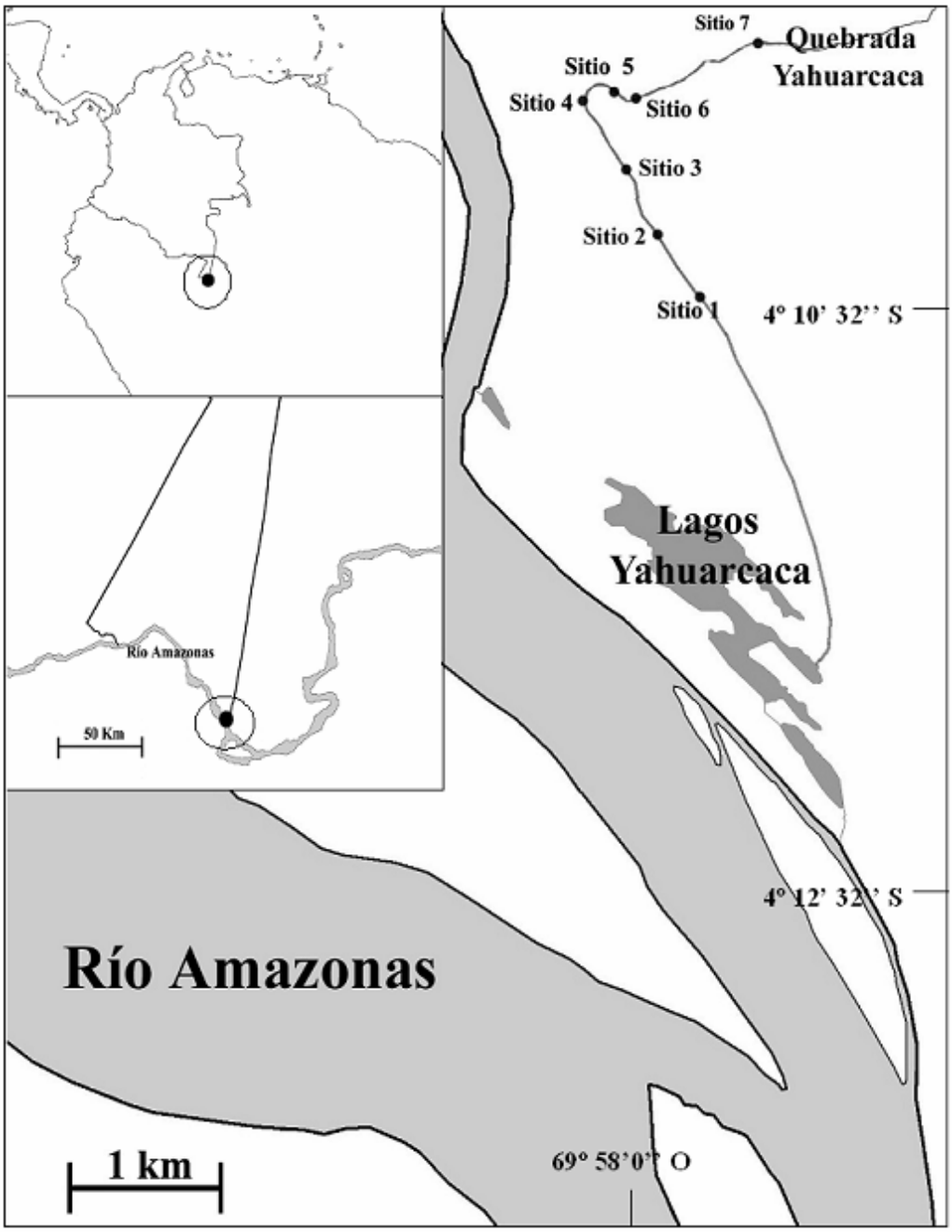

Sitio 7
Quebrada
Yahuarcaca
Sitio 5
Sitio 4
Sitio 6
Sitio 3
Sitio 2
Sitio 1
4° 10' 32'' S
Lagos
Yahuarcaca
Río Amazonas
50 Km
4° 12' 32'' S
Río Amazonas
1 km
69° 58'0'' O

Figura 2.

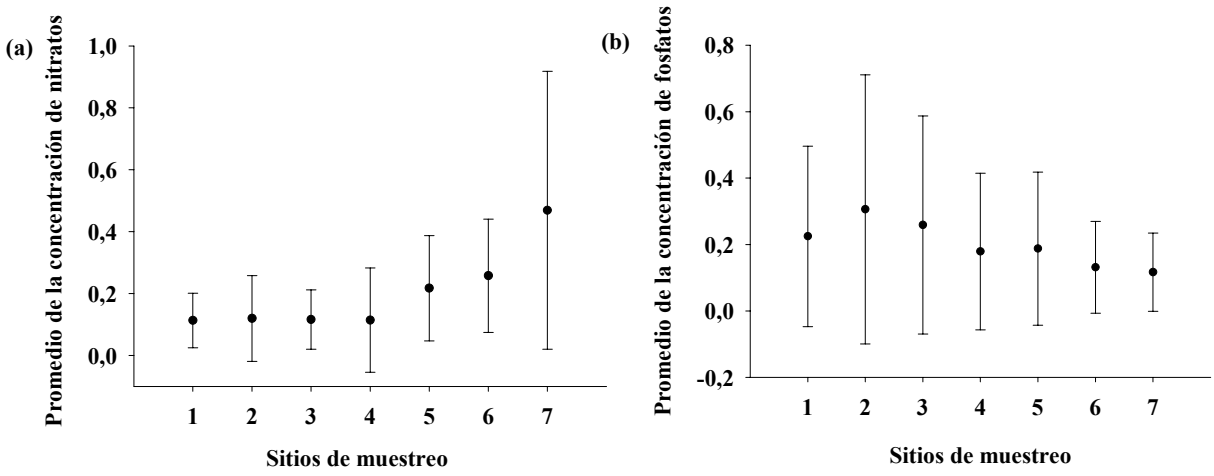

(a)
Promedio de la concentración de nitratos
1,0
0,8
0,6
0,4
0,2
0,0
1
2
3
4
5
6
7
Sitios de muestreo
(b)
Promedio de la concentración de fosfatos
0,8
0,6
0,4
0,2
0,0
-0,2
1
2
3
4
5
6
7
Sitios de muestreo

Figura 3.

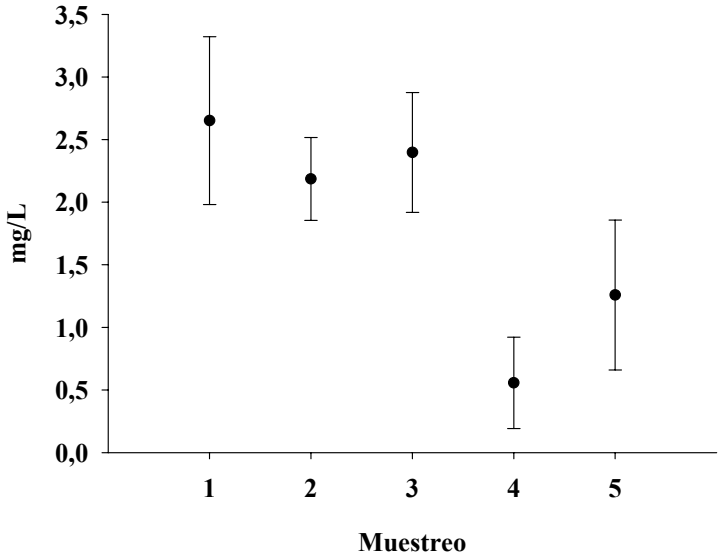


Figura 4.

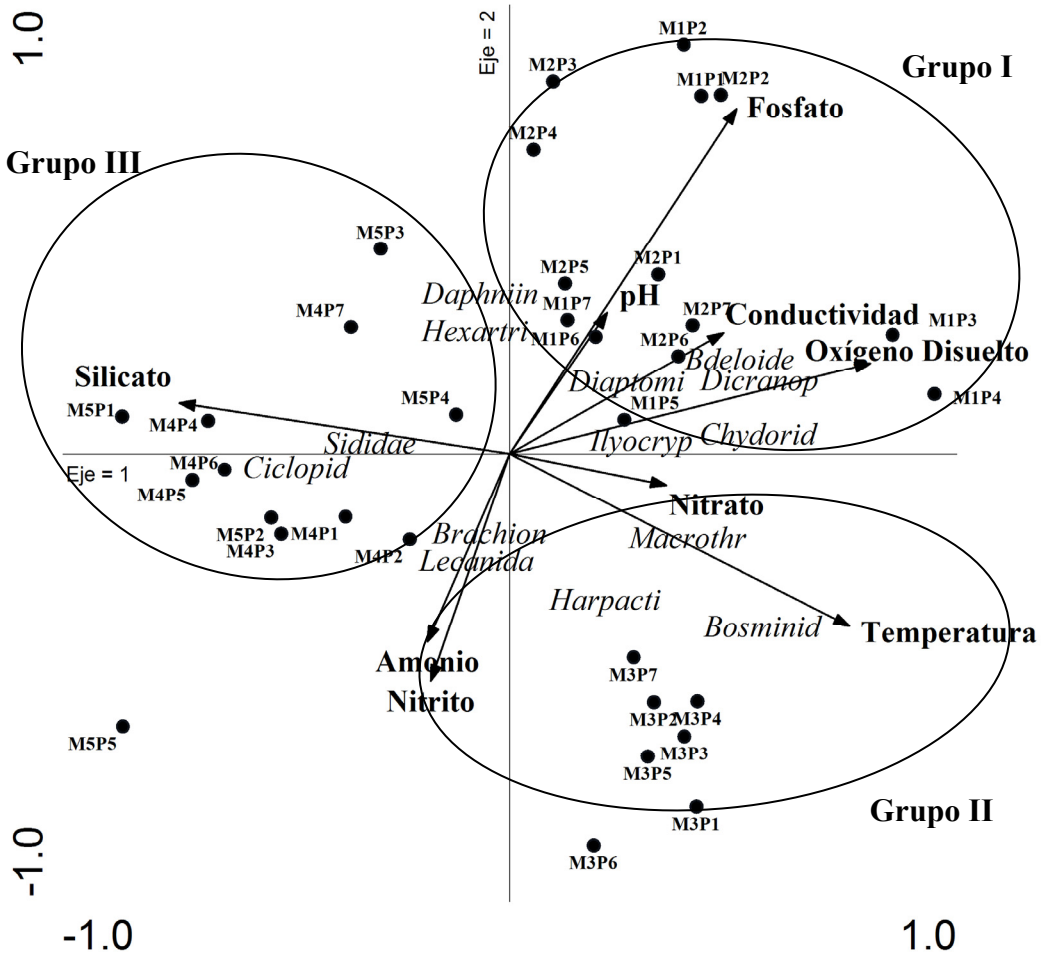

1.0
-1.0
-1.0
1.0
Eje = 2
Eje = 1
Grupo I
Grupo II
Grupo III
Fosfato
pH
Conductividad
Oxígeno Disuelto
Silicato
Nitrato
Amonio
Nitrito
Temperatura
M1P2
M2P3
M1P1
M2P2
M2P4
M5P3
M2P5
M2P1
M1P7
M4P7
M2P7
M1P3
M1P6
M2P6
M1P4
M1P5
M5P1
M4P4
M5P4
M4P6
M4P5
M5P2
M4P1
M4P3
M4P2
M5P5
M3P7
M3P2
M3P4
M3P3
M3P5
M3P1
M3P6
Daphniin
Hexartri
Bdeloide
Diaptomi
Dicranop
Sididae
Ilyocryp
Chydorid
Ciclopid
Brachion
Lecanida
Macrothr
Harpacti
Bosminid

Figura 5.

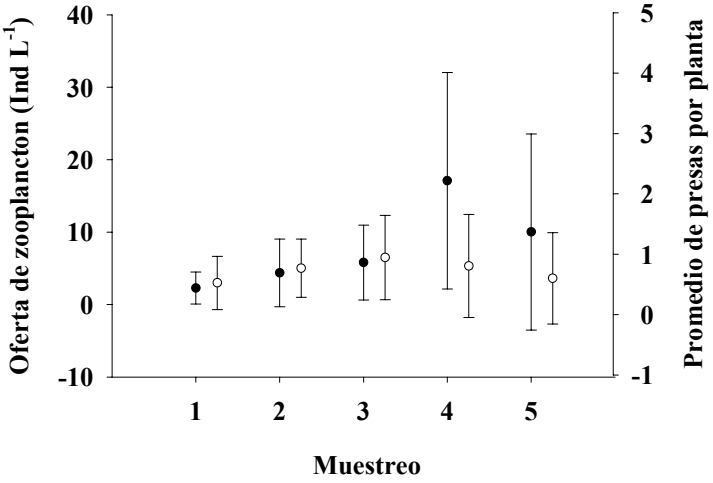

Oferta de zooplancton (Ind L-1)
40
30
20
10
0
-10
5
4
3
2
1
0
-1
Promedio de presas por planta
1
2
3
4
5
Muestreo

Figura 6.

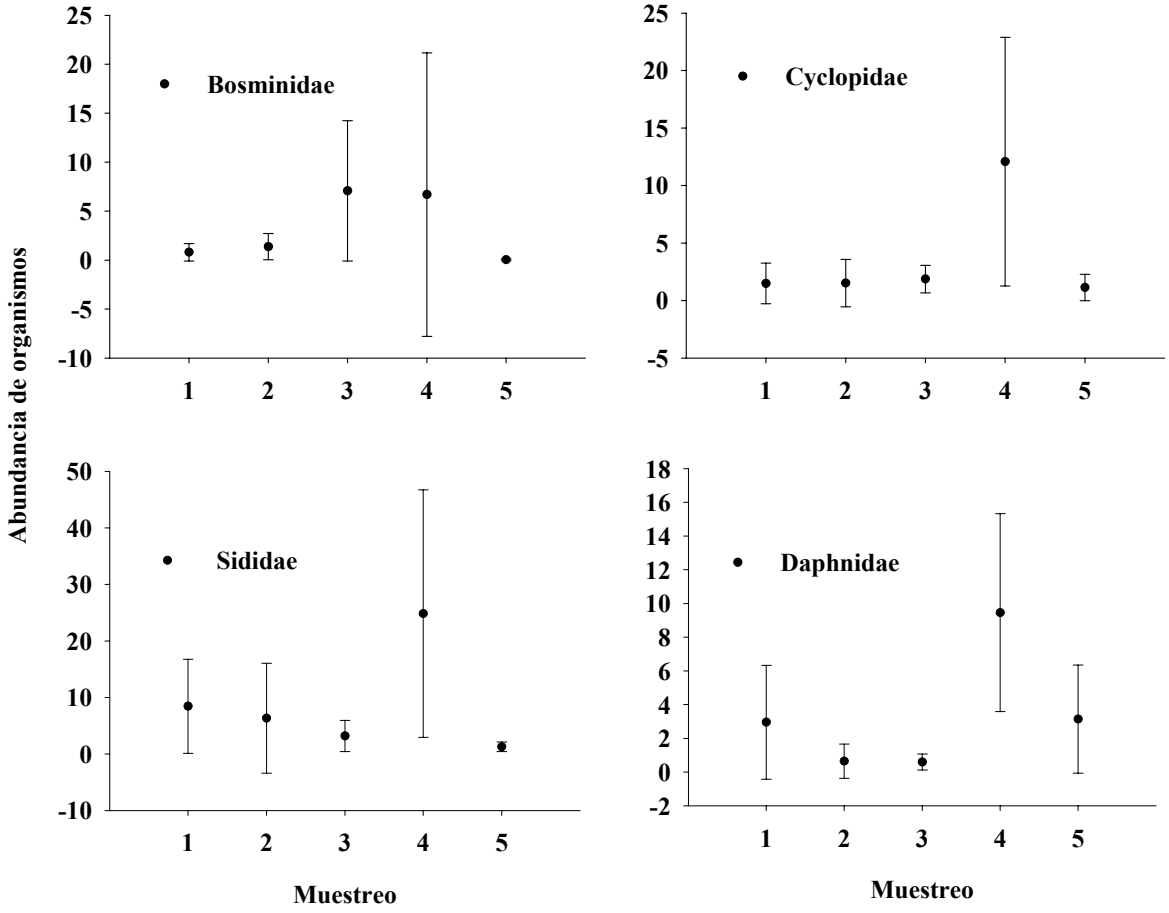
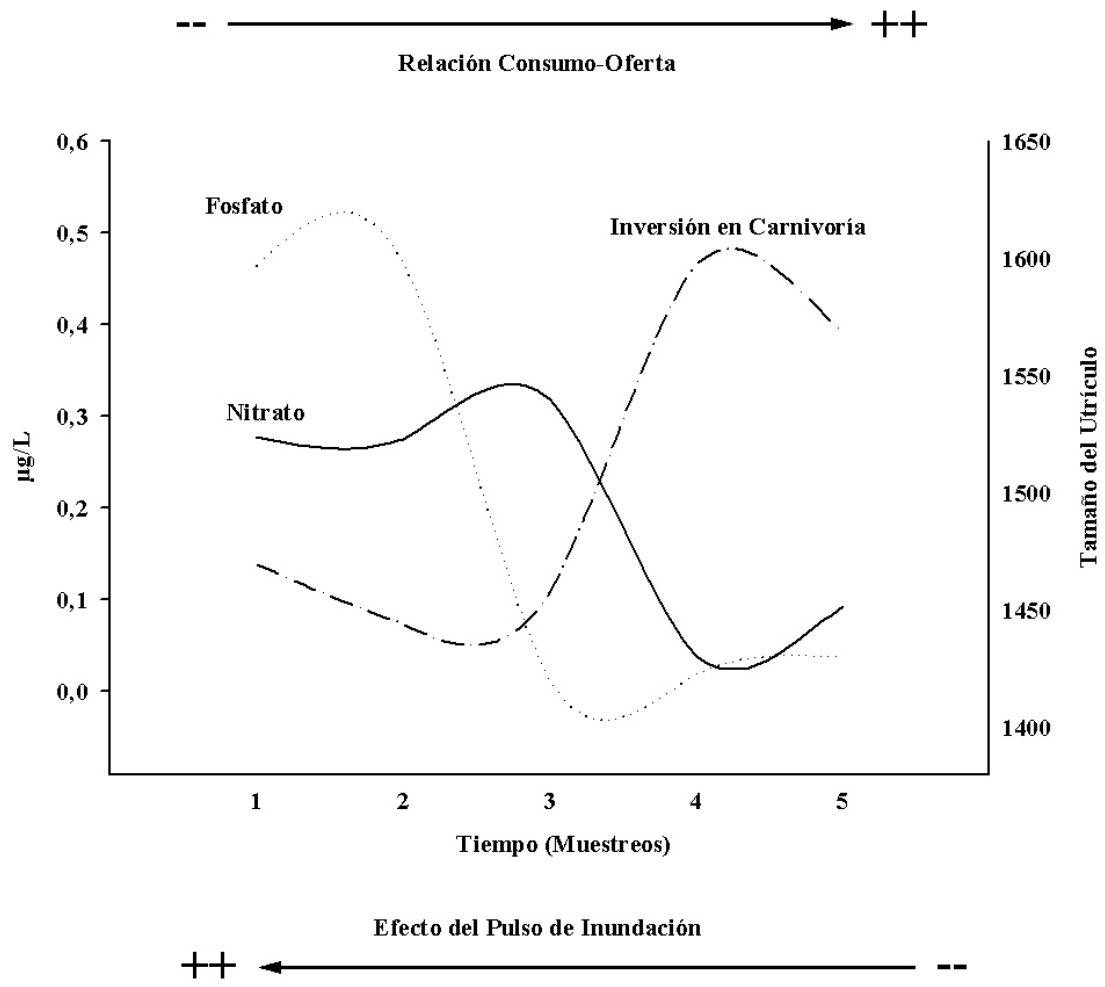

Abundancia de organismos
Bosminidae
Cyclopidae
Sididae
Daphnidae
Muestreo
Muestreo

Figura 7.


-- ++
Relación Consumo-Oferta
0,6
0,5
0,4
0,3
0,2
0,1
0,0
µg/L
Fosfato
Inversión en Carnivoría
Nitrato
1650
1600
1550
1500
1450
1400
Tamaño del Utrículo
1
2
3
4
5
Tiempo (Muestreos)
Efecto del Pulso de Inundación
++ --