

**CAMBIOS NICTEMERALES EN LA DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE CLADÓCERA Y
COPÉPODA EN UN LAGO ARTIFICIAL DEL NEOTRÓPICO (COLOMBIA)**

SILVIA LUCÍA VILLABONA GONZÁLEZ

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA
2005

CAMBIOS NICTEMERALES EN LA DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE CLADÓCERA Y
COPÉPODA EN UN LAGO ARTIFICIAL DEL NEOTRÓPICO (COLOMBIA)

SILVIA LUCÍA VILLABONA GONZÁLEZ

Trabajo de grado presentado para optar al título de Bióloga

DIRECTORA
ROSA AURA GAVILÁN DÍAZ
Bióloga, PHD.
UIS

CODIRECTORA
ANA LUCÍA ESTRADA POSADA
Bióloga MSc.
UDEA

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA
2005

CONTENIDO

	Página
INTRODUCCIÓN	1
1. METODOLOGÍA	3
1.1 Área de estudio	3
1.2 Fase de campo	3
1.3 Fase de laboratorio	4
1.4 Análisis de los datos	4
2 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	6
2.1 Componente abiótico	6
2.2 Distribución vertical del zooplancton	8
3. CONCLUSIÓN	14
4. AGRADECIMIENTOS	15
5. LITERATURA CITADA	16

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1 Lago Acuarela. Localización y estación de muestreo: A. Colombia y Departamento de Santander, B. Mesa de los Santos y C. Lago.	25
Figura 2 Lago Acuarela. Perfiles verticales de temperatura del agua para las fechas de muestreo. * Estratificación.	26
Figura 3 Lago Acuarela. Perfiles verticales de oxígeno disuelto para las fechas de muestreo.	27
Figura 4 Lago Acuarela. Distribución vertical de <i>Bosmina longirostris</i> y Nauplios.	28
Figura 5 Lago Acuarela. Distribución vertical de <i>Arctodiaptomus dorsalis</i> y <i>Thermocyclops decipiens</i> .	29
Figura 6 Lago Acuarela. Análisis de componentes principales para el zooplancton y las variables abióticas en los cuatro ciclos de muestreo.	30

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1 Variación del componente abiótico en cada ciclo nictemeral en el Lago Acuarela.	31
Tabla 2 Evidencia de migración horizontal, mediante los coeficientes de variación de la densidad total del zooplancton en la columna de agua entre las diferentes horas de muestreo.	32
Tabla 3 Correlaciones entre los microcrustáceos y las variables abióticas.	33

RESUMEN

TÍTULO: CAMBIOS NICTEMERALES EN LA DISTRIBUCIÓN VERTICAL DE CLADOCERA Y COPEPODA EN UN LAGO ARTIFICIAL DEL NEOTRÓPICO (COLOMBIA)*

AUTOR: SILVIA LUCIA VILLABONA GONZÁLEZ**

PALABRAS CLAVES: Lago tropical, distribución vertical, Cladocera, Copepoda, Bosmina, Arctodiaptomus, Thermocyclops.

DESCRIPCIÓN

En el Lago Acuarela, un sistema artificial de poca profundidad, se analizó la distribución vertical diaria de las poblaciones de microcrustáceos planctónicos y su relación con algunas variables físicas y químicas. Para esto se evaluaron cuatro ciclos nictemerales a intervalos de tres horas en el sitio más profundo del lago. El cuerpo de agua presentó una inestabilidad térmica superficial en casi todas los horarios de los muestreos realizados en octubre, enero y mayo y una estratificación física y química permanente en todo el nictemeral de marzo. La conductividad por lo general fue mayor en capas profundas pero presentó un bajo gradiente en sus valores. Se registró estratificación óxica en todos los muestreos, con anóxia en el fondo y el pH siguió los mismos perfiles del oxígeno con valores básicos en la superficie y ácidos en el fondo. Bosmina longirostris (Cladocera) fue la especie más abundante, seguida de los nauplios (Copepoda) que presentaron mayor densidad que los adultos de Arctodiaptomus dorsalis y Thermocyclops decipiens (Copepoda). Las tres especies y los nauplios presentaron diferencias significativas de la densidad entre los ciclos y en su distribución vertical para cada muestreo, pero no se hallaron diferencias significativas entre horarios, por lo que posiblemente predominó la migración horizontal sobre la migración vertical. Los microcrustáceos se ubicaron principalmente en capas eufóticas y frecuentemente se agregaron en la columna de agua como una comunidad más que como poblaciones, excepto en algunas ocasiones T. decipiens. Adicionalmente, en la mayoría de los casos, la distribución de los organismos estuvo relacionada con el componente abiótico estudiado.

*Trabajo de Grado

** Facultad de Ciencias, Escuela de Biología, Biología, Directora, Dra. Rosa Aura Gavilán Díaz; Codirectora Msc. Ana Lucía Estrada

ABSTRACT

TITLE: NICTEMERAL CHANGES IN THE VERTICAL DISTRIBUTION OF CLADOCERA AND COPEPODA IN AN ARTIFICIAL NEOTROPICAL LAKE (COLOMBIA)*

AUTHOR: SILVIA LUCIA VILLABONA GONZÁLEZ**

KEY WORDS: Neotropical lake, vertical distribution, Cladocera, Copepoda, Bosmina, Arctodiaptomus, Thermocyclops.

DESCRIPTION

The diel vertical distribution of the planktonic microcrustacean and its relationship with some physical and chemical variables was analyzed in the Lago Cuarela, a little depth artificial system. For this, four nictemeral cycles were evaluated at intervals of three hours in the deepest place of the lake. The water body had: Thermal instability in almost every hour of the samplings made in October, January and May and a permanent physical and chemical stratification in the whole nictemeral of March. The conductivity in general was higher in deep layers but it had a low gradient in its values. An oxic stratification, with an anoxic bottom was registered in all the samplings. The pH followed the same profiles of the oxygen with basic values in the surface and acids in the bottom. Bosmina longirostris (Cladocera) was the most abundant specie followed by the nauplios (Copepoda) that had higher density than the adults of Arctodiaptomus dorsalis and Thermocyclops decipiens (Copepoda). Those three species and the nauplios had significant differences of density among the cycles and in their vertical distribution for each sampling, but there were not significant differences among hours, this could mean that the horizontal migration possibly prevailed on the vertical migration. The microcrustaceans were located mainly in euphotic layers and frequently they were aggregated in the water column like a community more than populations, except in some occasions T. decipiens. Generally, the organism distribution was related with the abiotic component studied.

*Work of Degree

** Faculty of Sciences, Biology School, Directora, Dra. Rosa Aura Gavilán Díaz; Codirectora Msc. Ana Lucía Estrada

INTRODUCCIÓN

Los lagos tropicales de moderada profundidad, ubicados en regiones con altas corrientes de viento y baja humedad, presentan una gran inestabilidad diaria (Estévez, 1988), producto de la interacción entre el comportamiento térmico y el efecto de la energía externa producida por el viento, que conlleva a una reorganización periódica de las variables físicas y químicas del sistema en el eje vertical (Gavilán-Díaz, 1990). Esto afecta la distribución vertical del zooplancton (Calaban & Makarewicz, 1982; Gliwicz, 1985), ya que las diferentes especies ocupan ciertas profundidades de la columna de agua, de acuerdo con la temperatura, la intensidad de luz, y el oxígeno disuelto (Gasol *et al.*, 1995) entre otros factores físicos, químicos y biológicos (Erkan *et al.*, 2000).

Los ritmos diarios de la distribución y desplazamiento vertical, se conocen como "migración vertical diaria" (MVD), observada frecuentemente en los diferentes grupos zooplanctónicos y en múltiples ecosistemas acuáticos (Bo-Ping & Straskraba, 2001). Existen numerosas investigaciones que la documentan y establecen diversas causas, como acumulación de energía (Sekino & Yamamura, 1999), disponibilidad y calidad del alimento (Sterner & Schwalbach, 2001), y evasión a la depredación por peces (Zaret & Suffern, 1976) e invertebrados (Neill, 1990). Sin embargo, las últimas investigaciones señalan que los cambios en la intensidad lumínica son el principal inductor de las variaciones en la disposición vertical y que factores adicionales modifican la intensidad de la respuesta (Ringelberg & Van Gool, 2003).

Los microcrustáceos planctónicos desempeñan un papel importante en el flujo de energía de los productores a los consumidores terciarios (Dejen *et al.*, 2004). Por su condición de presa y/o depredador y por la influencia de factores abióticos (Horppila *et al.*, 2000), los Copépodos y Cladóceros han desarrollado diferentes patrones de

distribución vertical, que van desde un patrón de migración normal, permanencia en la superficie en horas de oscuridad y descenso al estrato afótico durante el día (Matsumura & Tundisi *et al.*, 1984; Peticarrari *et al.*, 2004), hasta la migración inversa (Gavilán-Díaz, 1990; Ramos-Jiliberto *et al.*, 2004) y crepuscular (Torres-Orozco & Estrada-Hernández, 1997), que son comportamientos más inusuales en el zooplancton. Sin embargo, en otros estudios no se ha registrado migración vertical para estos individuos (Fisher *et al.*, 1983).

En ese orden de ideas, es evidente que las variaciones en la disposición vertical de los organismos a nivel de ecosistema son impredecibles desde el punto de vista de la actividad y de la selección individual (Margalef, 1983), ya que son producto de respuestas fisiológicas específicas a las fluctuaciones de los factores bióticos y abióticos que se presentan en cada sistema (Duval & Geen, 1976; Ranta & Nuutinen, 1985), los cuales son particulares para cada lago, y están determinados por las características morfológicas, topográficas y latitudinales (Ramírez & Díaz, 1995).

En este estudio se investigaron los cambios nictemerales en la distribución vertical de las poblaciones de Cladocera y Copepoda de un lago somero tropical, y de igual forma se determinó si esta distribución estuvo asociada con algunas variables físicas y químicas.

1. METODOLOGÍA

1.1 Área de estudio

El Lago Acuarela, es un sistema artificial, de origen reciente (1989), ubicado en la Mesa de los Santos, al Noreste del departamento de Santander, Colombia (6°51'N, 73°04'W), a una altitud de 1685 m snm (Fig. 1). Por su ubicación pertenece a la zona de vida de bosque seco premontano (bs-PM) (Holdridge, 2000) y a la provincia de Humedad subhúmedo (IGAC, 1977). La precipitación anual total alcanza los 1000mm y presenta un ciclo bimodal con máximos, en abril-mayo y septiembre–octubre y mínimos de diciembre a enero. (IDEAM, 2003; Estación Guayacanal, 2004).

El lago tiene una profundidad máxima de 10.5 m y un área superficial de 200 km². Fue construido sobre un terreno con vegetación natural y es utilizado para recreación y cultivo de peces. El volumen se mantiene por nivel freático, escorrentías y en menor proporción por una pequeña quebrada, y reboza por una de las paredes laterales (Fig. 1). Las características limnológicas del lago se vienen estudiando desde el 2003 (Gavilán-Díaz & Villabona-González, en prep.), pero no existe ningún reporte sobre el zooplancton.

1.2 Fase de Campo

En el sitio más profundo del lago (10.5 m, 6°51'17.9"N, 73°04'21.1"W), se evaluaron cuatro ciclos nictemerales en las siguientes fechas: 13 de octubre de 2004, 20 de enero, 16 de marzo y 25 de mayo de 2005. Los ciclos de muestreo se realizaron a intervalos de tres horas iniciando a las 10:00 horas y terminando igualmente a las 10:00 horas del día siguiente.

La temperatura ambiente y los perfiles verticales de temperatura del agua (T°), pH y conductividad eléctrica (C.E.) se midieron con una sonda Horiba multiparámetros U-10 y los de oxígeno disuelto (OD), se registraron con un Oxímetro YSI. Los muestreos

para el análisis de distribución vertical de Cladocera y Copepoda en octubre y enero, se hicieron en tres profundidades: subsuperficie, límite de capa fótica y 0.5 m antes del fondo. En marzo y mayo, se adicionó una cuarta profundidad correspondiente a la oxiclina. Se tomó un volumen total de 24 litros con una botella de Van Dorn de 6 litros de capacidad. Posteriormente, las muestras fueron concentradas con una red de 68 μm , almacenadas en frascos de 100 ml y fijadas con formol 4% y glucosa 8% (Haney & Hall, 1973).

1.3 Fase de Laboratorio

En el laboratorio se determinaron las especies con ayuda de claves taxonómicas (Korinek, 1984; Reid, 1985; Matsumura-Tundisi, 1991; Korovchinsinsky, 1992; Alonso, 1996; El Moor-Loureiro, 1997; Gaviria, 2000) y con la asesoría de personal especializado. El conteo total de la muestra se realizó con estereoscopio, en una cubeta de Bogorov de 10 ml. Los nauplios fueron considerados como un grupo aparte y no se clasificaron hasta niveles taxonómicos específicos. Se contaron los individuos presentes en 3 ml en una cámara Sedgwick-Rafter con microscopio óptico. Las muestras fueron depositadas en la colección Limnológica de la Universidad Industrial de Santander.

1.4 Análisis de los datos

Como medida de tendencia central de los datos se empleó la media aritmética, y la dispersión se calculó usando la desviación estándar y el coeficiente de variación de Pearson (CV). Con el fin de evidenciar diferencias significativas de la distribución de los microcrustáceos entre temporadas, horas y profundidades, se utilizó la prueba de Kruskal Wallis. En caso de obtener diferencias significativas, se utilizó el test de Mann Whitney. El nivel de asociación entre el componente biótico y abiótico se determinó

por medio de análisis de correlación de Spearman y Análisis de Componentes Principales. Los análisis estadísticos fueron hechos con Statistica v 6.0. (Statsoft 2001).

2. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.1 Componente abiótico

Durante el periodo de estudio la precipitación coincidió parcialmente con el comportamiento bimodal histórico de la región, con fuertes lluvias en octubre (193.5 mm) y mayo (151 mm). El mes más seco fue marzo (8 mm) y contrario a los registros históricos que señalan a enero como mes de sequía, en este año, se registraron altas precipitaciones (143.5 mm) (Estación Guaya canal, 2005). Tres de los cuatro días de muestreo estuvieron ubicados en épocas de alta pluviosidad, lo que influyó de alguna manera la mezcla térmica en este sistema.

A diferencia de otros lagos tropicales someros, como el Lago Carioca (Barbosa & Tundisi, 1980) y de algunos lagos amazónicos (Tundisi *et al.*, 1984) y africanos (Talling, 1957), que presentan estratificación durante el día y mezcla durante la noche, el Lago Acuarela presentó: 1. Estratificación constante y más profunda las 24 horas en marzo (época de sequía), cuando se registraron los máximos gradientes verticales de todas las variables físicas y químicas analizadas y 2. Inestabilidad térmica en casi todas las horas de octubre, enero y mayo, coincidiendo con la temporada de lluvias (Fig. 2). Esta ausencia de estabilidad es común en sistemas lacustres tropicales, ya que la reducida profundidad, la poca protección contra el viento y la incidencia de las lluvias (Payne, 1986; Barbosa & Tundisi, 1989) evitan que se presenten diferencias verticales significativas de temperatura y densidad, y la estratificación, cuando es débil, se rompe fácilmente por las corrientes de convección (Márquez & Guillot, 2001). La temperatura del aire presentó poca variación entre los ciclos (1.5 °C), con un promedio máximo de 21.6°C en mayo y un promedio mínimo de 20.1°C en enero. Esta variable también mostró una baja fluctuación diaria (Tabla1). A pesar de ello, se registraron los valores menores en las madrugadas, lo cual afectó la estructura térmica del lago, al producirse inversión térmica en enero y mayo, e incluso una

estratificación inversa en octubre (1:00 h), debido a la diferencia entre temperatura ambiente y temperatura del agua, ocurriendo una conducción de calor hacia la atmósfera que ocasiona el enfriamiento de las capas superficiales (Talling, 2001), procesos comúnmente observados en otros sistemas tropicales (Wood *et al.*, 1976; Ramírez & Bicudo, 2002) y registrados anteriormente para este lago (Gavilán-Díaz & Villabona-González en prep.).

Se observó estratificación óxica permanente (Fig. 3), con un coeficiente de variación mayor que el de las otras variables (Tabla 1) y un gradiente más pronunciado, presentando concentraciones alrededor de 7 mg/l en superficie (excepto en enero cuando fue de ~4 mg/l) y menores de 1 mg/l en el fondo. Este comportamiento es ocasionado por deficiencias de oxígeno en el eje gravedad luz, debido a que las altas temperaturas propias de estos sistemas (Eccles, 1974; González *et al.*, 2004), controlan la concentración de oxígeno, acelerando los procesos de descomposición de materia orgánica y aumentando la demanda de este gas (Ruttner, 1975). Lo anterior, posiblemente, es la principal causa de la anoxia registrada en las capas profundas, al ser este un lago de origen reciente y construido sobre un terreno con vegetación natural que aún se encuentra en descomposición. Este último aspecto fue evidenciado por un olor a H₂S a los 10 m, indicando una concentración mayor de 100 µg/l (Infante *et al.*, 1979). Esta alta tasa de descomposición de material vegetal ha sido reportada para otros sistemas como el lago Brokopondo (Van der Heide, 1982) y para la laguna del Parque Norte (Ramírez, 1987), un cuerpo de agua con características similares al analizado en cuanto a origen y morfología.

Excepto en mayo, el comportamiento del pH estuvo ligado al del oxígeno, aunque este presentó una menor fluctuación (Tabla 1), registrándose valores básicos en la superficie y ácidos en el fondo. La dinámica del OD, está determinada por procesos de oxido-reducción. La presencia del fitoplancton y la alta densidad de cianobacterias en

las capas superficiales (*Microcystis* spp.), con alta producción de O₂ y fijación de CO₂ por fotosíntesis, propician un pH básico, y contrariamente la descomposición, la respiración y la anoxia son responsables de la acidez de las capas más profundas (Henry, 1999).

A pesar de que en el fondo se presentó la máxima conductividad, su variación diaria fue baja (Tabla 1) y el gradiente vertical fue reducido, posiblemente debido a la ausencia de una estratificación térmica permanente (Tundisi & Tundisi, 1982). Además, todos los registros (Max.= 47 µS/cm, Min.= 18 µS/cm) son característicos de cuencas de alta montaña (Roldan, 1992) y propios de aguas tropicales que poseen alcalinidad baja (Talling & Talling, 1965), reducida dureza y bajo contenido de sólidos (Payne, 1986). La tendencia de máximos en el fondo, fue observada también en el Lago Batata (Estévez *et al.*, 1994), debido a una alta liberación de iones por descomposición orgánica y contacto del agua con el sedimento.

2.2 Distribución vertical del zooplancton

La composición de microcrustáceos del Lago Acuarela es parecida a la de otros sistemas acuáticos neotropicales. *Bosmina longirostris* (Müller 1785), representó el 63% del total de los microcrustáceos encontrados, los nauplios el 30%, *Arctodiaptomus dorsalis* (Marsh 1907) el 6% y *Thermocyclops decipiens* (Kiefer 1929) el 1%. Las otras especies encontradas, como *Diaphanosoma birgei* (Korinek 1981) y *Daphnia ambigua* (Scourfield 1947) no se tuvieron en cuenta para el análisis de distribución vertical por su mínima abundancia (menos del 1% del total de individuos) y por su presencia esporádica.

Bosmina longirostris ha sido reportada en lagos tropicales con tendencia a la eutrofización (Carvalho, 1983; Jaramillo & Gaviria, 2003). Sin embargo, esta especie es de distribución cosmopolita (El Moor-Loureiro, 1997); su pequeño tamaño y

transparencia, le permite vivir en estanques con gran abundancia de peces (Alonso, 1996). Asimismo, su resistencia a las cianofíceas y su amplio hábito alimenticio (Ravera, 1996) favorecen su dominancia.

En este estudio se registra por primera vez la presencia de *Arctodiaptomus dorsalis* en el Departamento de Santander, así como la asociación de éste con el ciclope *Thermocyclops decipiens*. Dicha agrupación también fue reportada en Antioquia, en la Laguna Parque Norte (Ramírez & Díaz, 1996-1997) y en el embalse La Fé (Estrada-Posada, 1999). El rango de distribución de *A. dorsalis* incluye: Costa Rica, Cuba, Hispaniola, Nicaragua, Puerto Rico, Guatemala, México, el sur de Estados Unidos (Suárez-Morales & Gutiérrez, 2001), Panamá, Colombia y Venezuela (Gallo-Sánchez *et al.*, 2004). La discriminación sobre el alimento y el hábito alimenticio, tanto filtrador como raptorial de *A. dorsalis* (Estrada-Posada, 1999), permiten que alcance altas densidades.

T. decipiens, está ampliamente distribuido y es comúnmente encontrado en el neotrópico (Reid, 1989), tendiendo a dominar el zooplancton de aguas eutróficas (Sendacz, 1984). Es preferiblemente herbívoro y puede subsistir con una dieta exclusivamente de algas (Hopp & Maier, 2005).

La distribución estacional y vertical de los organismos zooplanctónicos se observa en las figuras 4 y 5. Las tres especies estudiadas presentaron diferencias significativas entre ciclos, determinadas por su menor densidad en octubre. *B. longirostris* (K-W = 90.31 p = 0.001), *A. dorsalis* (K-W = 85.16 p = 0.001) y los nauplios (quienes no presentaron cambios significativos) tuvieron sus máximos en mayo y *T. decipiens* (K-W = 48.53 p = 0.001) en marzo.

Tanto *B. longirostris* como *A. dorsalis* presentaron una tendencia similar en su distribución vertical. En octubre y enero prefirieron la superficie (noche) y el límite de la zona fótica (día), evitando el fondo, lo cual es corroborado estadísticamente al

presentarse diferencias verticales significativas (*B. longirostris* enero: K-W = 12.83 p = 0.0016, *A. dorsalis* octubre: K-W = 6.14 p = 0.047, enero: K-W = 15.13 p = 0.0005) determinadas por esta profundidad. En marzo se registró diferencia de densidades entre todas las profundidades, con evidencias estadísticamente significativas (*B. longirostris*: K-W = 15.6 p = 0.0014, *A. dorsalis* K-W = 24.6 p = 0.0001). En mayo tuvieron su máxima densidad en el límite de la zona fótica y la superficie (*B. longirostris*: K-W = 21.03 p = 0.0001, *A. dorsalis* K-W = 26.2 p = 0.001), especialmente a las 13:00 h y la 1:00 h, cuando se produjo un aumento abrupto en su abundancia. Inversamente, *T. decipiens* presentó mayor concentración a los 10 m en enero (K-W = 15.95 p = 0.0003) y en la oxiclina en marzo (K-W = 15.1 p = 0.0017) y mayo (K-W = 12.11 p = 0.007). En octubre mostró la misma distribución de *B. longirostris* y *A. dorsalis*, pero las diferencias entre profundidades no fueron significativas.

Los nauplios presentaron un patrón de distribución vertical muy similar en los cuatro ciclos nictemerales; frecuentemente estuvieron concentrados en las aguas oxigenadas, de pH básico, más calidas y con menor concentración iónica de la superficie y el límite de la capa fótica (octubre: K-W = 9.14 p = 0.0103, enero: K-W = 7.58 p = 0.0226, mayo: K-W = 14.4 p = 0.0015). En marzo fueron más abundantes a los 4 m, pero siguieron evadiendo el fondo (K-W = 14.8 p = 0.002) y en esta profundidad se presentaron las diferencias significativas de todos los ciclos.

La migración vertical es una conducta exhibida comúnmente por el zooplancton (Lampert & Sommer, 1997). Particularmente, *B. longirostris* ha sido reportada como especie migradora en lagos y embalses a nivel mundial (Gavilán-Díaz, 1990; Cerbin *et al.*, 2003; Ramos-Jiliberto *et al.*, 2004). Diferentes publicaciones han registrado la migración del género *Thermocyclops* (Pinel-Alloul *et al.*, 2004; Torres-Orozco & Estrada-Hernández, 1997) y específicamente, Gavilán-Díaz (1990) encontró migración inversa para la especie *T. decipiens*. El género *Arctodiaptomus* tiene pocas

investigaciones relacionadas con este comportamiento (Tolomeyev & Zadereev, 2005) y para la especie *A. dorsalis* no se encontró ninguna.

A pesar de que la distribución vertical de los nauplios ha sido poco estudiada (Vuorinen *et al.*, 1999), se ha encontrado que generalmente no tienen una conducta migratoria (Begg, 1976) y que tienden a permanecer en capas superiores (Gavilán-Díaz, 1990).

Los resultados obtenidos indican que a pesar de que los microcrustáceos mostraron gráficamente migración, con tendencia a permanecer en el límite de la capa fótica y/o oxiclina en el día y en la superficie y/o límite de la capa fótica en la noche, no se presentó una migración vertical diaria estadísticamente significativa, debido a que no existieron diferencias entre los horarios. Esta ausencia de migración vertical diaria fue registrada anteriormente por Fisher *et al.* (1983) en el Lago Calado donde los individuos, al igual que en el presente lago, permanecieron principalmente en capas superficiales y oxigenadas, inclusive durante horas de luz. La preferencia por las capas donde aún hay alguna presencia de radiación (límite de C.F), ha sido explicada por la abundancia de alimento específico, que es aproximadamente tres veces más elevado en esta zona que en las capas superficiales (Williamson *et al.*, 1996). Además, allí no están tan expuestos a ser visualizados por los depredadores.

Adicionalmente, la transparencia ejerce una importante influencia en la amplitud de la distribución vertical, pues en sistemas como el presente donde es reducida (+/- = 44 cm.), una pequeña distancia recorrida ubica a los organismos en una zona de refugio o afótica; y una gran amplitud de migración implicaría un gasto de energía inútil para el zooplancton (Torres-Orozco & Estrada-Hernández, 1997). De acuerdo con la composición íctica del Lago (*Cichla ocellaris*, *Geophagus steindachneri*, *Oreochromis niloticus*, *Poecilia reticulata* y *Rhamdia quelen*) es probable que los poecílicos sean importantes depredadores de zooplancton (Meffe & Snelson, 1989), además, prefieren

alimentarse en las capas superficiales (Torres-Orozco & Estrada-Hernández, 1997), por lo cual es posible que las bajas densidades registradas en subsuperficie, se deban a una alta presión por depredación y no por efecto de una migración vertical diaria, lo que de hecho no implica que no exista migración. Posiblemente, en este lago, predomina la migración horizontal, ya que las corrientes de viento, pueden cambiar drásticamente los patrones distribucionales del plancton en poco tiempo, concentrando a los organismos en un área dada, o llevándoselos de esta (Boltovskoy *et al.*, 1984), lo que se muestra en las figuras 4 y 5 y la Tabla 2, para octubre y mayo.

De acuerdo con los resultados del análisis de componentes principales (Fig. 6), los primeros dos componentes explicaron el 64.62% de la variación total de los datos. El eje uno está determinado por la variación del componente abiótico (OD, T°, pH, C.E., Profundidad). *B. longirostris* y *A. dorsalis* parecen comportarse como una comunidad, más que como poblaciones. Dicha comunidad estuvo controlada positivamente por el oxígeno disuelto y la temperatura y negativamente por la profundidad y la conductividad. Junto con los análisis de regresión (Tabla 3), la posición de los organismos reflejó una distribución vertical agregada y una ubicación en zonas poco profundas, donde se presentaron los máximos de temperatura, oxígeno y pH, y los mínimos de conductividad. El eje dos está regido por la precipitación y la densidad de los grupos zooplanctónicos, observándose ocasionalmente mayores densidades con altas precipitaciones.

Huntley (1985) afirma que la mayoría de factores físicos y químicos de la columna de agua no parecen ser importantes para la MVD y que estos modifican mas no controlan este proceso. A pesar de que en este estudio no se evidencio MVD estadísticamente, dichos factores fueron determinantes en la disposición vertical de los grupos estudiados, principalmente el déficit de oxígeno de capas profundas. Los movimientos restringidos a capas oxigenadas, no son inusuales y han sido reportados

frecuentemente (Horppila *et al.*, 2000; Casiano & Rodrigues, 2004), puesto que la exposición del zooplancton a concentraciones de oxígeno incluso menores de 1mg/l, que es el límite de tolerancia para los cladóceros (Shapiro, 1990), altera los patrones de distribución vertical (Meyers, 1980), ya que esto resulta en una desventaja reproductiva (Hanazato *et al.*, 1989) y una tasa reducida de crecimiento (Hanazato & Dodson, 1995). De acuerdo a Williamson (1991), los copépodos generalmente son tolerantes a la hipoxia. Sin embargo, esto no se cumplió para ninguna de las dos especies, particularmente *A. dorsalis*. Aparentemente *T. decipiens*, fue más resistente a la anoxia, por su ubicación en capas profundas. No obstante, sólo en enero se asoció negativamente con el oxígeno, pues el establecimiento en la oxiclina durante marzo y mayo no implicó una exposición a los mínimos de esta variable. Ramírez & Díaz (1996-1997) registraron esta ubicación profunda, explicándola, según Payne (1986), como producto de su alimentación raptorial y detritívora, que hace más conveniente su permanencia cerca del fondo.

3. CONCLUSIÓN

En conclusión, las diferentes densidades de los microcrustáceos registradas en las distintas profundidades, implican evasión a condiciones químicas desmejoradas (fondo), búsqueda de refugios lumínicos y alimenticios (LCF y oxiclina) y evasión a depredadores o depredación (subsuperficie) y/o a migración horizontal.

4. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Sr. Leonidas Gómez y personal del Club Náutico Acuarela, por permitir la realización del presente estudio; al Dr. Germán Camargo por suministrarnos los datos climáticos de la Estación Guaya canal; al personal del Laboratorio de Limnología de la Universidad Industrial de Santander por su invaluable colaboración; a los auxiliares de campo; a Mauricio Torres por la determinación de la ictiofauna del lago. El primer autor agradece al profesor Jhon Jairo Ramírez y a los integrantes del Grupo LimnoBasE de la Universidad de Antioquia, por su acogida durante la pasantía.

5. LITERATURA CITADA

- ALONSO, M. 1996. Crustácea, Branchiopoda. En: *Fauna ibérica*, Vol. 7. M. A. Ramos *et al.*, (eds.) Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. 486pp.
- BARBOSA, F. & J. TUNDISI. 1980. Primary production of phytoplankton and environmental characteristics of a shallow quaternary lake at Eastern Brazil. *Arch. Hydrobiol.*, 90: 139-161.
- BARBOSA, F. & J. TUNDISI. 1989. Diel variations in a shallow tropical brazilian lake. I. The influence of temperature variation on the distribution of dissolved oxygen and nutrients. *Arch. Hydrobiol.*, 116 (3): 333-349.
- BEGG, G. 1976. The relationship between the diurnal movements of some of the zooplankton and the sardine *Limnothrissa miodon* in Lake Kariba, Rhodesia. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 529-539.
- BOLTOVSKOY, D., F. PEDROZO & P. BATTISTONI. 1984. The effects of wind and diel vertical migrations on the distribution of freshwater zooplankton. *Studies of Neotropical Fauna and Environment*, 19(3): 137-154.
- BO-PING, H & M. STRASKRABA. 2001. Control mechanism of diel vertical migration: Theoretical assumptions. *J. Theor. Biol.*, 210: 305-318.
- CALABAN, M. & J. MAKAREWICZ. 1982. The effect of temperature and density on the amplitude of vertical migration of *Daphnia magna*. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 267-271.
- CARVALHO, M. 1983. Efeitos da flutuação do nível da água sobre a densidade e composição do zooplankton em um Lago de Varzea da Amazonia, Brasil. *Acta Amazónica*, 13: 715-724.
- CASSIANO, E. & E. RODRIGUES. 2004. Vertical distribution of zooplankton in the water column of Lago Amapá, Rio Branco, Acre, Brazil. *Rev. Bras. Zool.*, 21(2): 169-177.

- CERBIN, S., D. BALAYLA & W. VAN DE BUND. 2003. Small-scale distribution and diel vertical migration of zooplankton in a shallow lake (Lake Naardermeer, the Netherlands). *Hydrobiologia*, 49: 111-117.
- DEJEN, E., J. VIJVERBERG, L. NAGELKERKE & F. SIBBING. 2004. Temporal and spatial distribution of microcrustacean zooplankton in relation to turbidity and other environmental factors in a large tropical lake (L. Tana, Ethiopia). *Hydrobiologia*, 513: 39-49.
- DUVAL, W. & G. GEEN. 1976. Diel feeding and respiration rhythms in zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 2(6): 823-829.
- ECCLES, D. 1974. An outline of the physical limnology of Lake Malawi (Lake Nyasa). *Limnol. Oceanogr.*, 19: 730-742.
- EL MOOR LOUREIRO, L. 1997. *Manual de identificação de Cladóceros límnicos do Brasil*. Editora Universa. Universidad Católica de Brasília. Brasil.
- ERKAN, F., A. GÜGÜ. & J. ZAGORODNYAYA. 2000. The diel vertical distribution of zooplankton in the Southeast Black Sea. *Turk. J. Zool.*, 24: 417-427.
- ESTACION GUAYACANAL. 2004. Datos históricos de precipitación. Lago Acuarela.
- ESTACION GUAYACANAL. 2005. Datos diarios de precipitación, años 2004 y 2005. Lago Acuarela
- ESTEVES, F. 1988. *Fundamentos de limnología*. Río de Janeiro. Editora Interciencia.
- ESTEVES, F., S. THOMAZ & F. ROLAND. 1994. Comparison of the metabolism of two floodplain lakes of the Trombetas River (Pará, Brazil) based on a study of diel variation. *Amazoniana*, plön, 13:(1/2): 33-46.
- ESTRADA-POSADA, A. 1999. *Variación Espacial e temporal da comunidade zooplanctônica do reservatório "La Fe", Antioquia, Colombia*. Dissertação de Mestre, Universidade de São Paulo. 78 pp.

- FISHER, T., J. MELACK, B. ROBERTSON, E. HARDY & L. ALVEZ. 1983. Vertical distribution of zooplankton and physico-chemical conditions during a 24-hour period in an Amazon floodplain lake-Lago Calado, Brazil. *Acta Amazónica*, 13 (3/4): 475-487.
- GALLO-SÁNCHEZ, J., S. GAVIRIA & J. RAMÍREZ. 2004. Dinámica de la comunidad zooplanctónica (Excepto Protozoa) en la Laguna del Parque Norte, Medellín (Antioquia, Colombia). *Actual. Biol.*, 26 (81): 231-241.
- GASOL, J., K. JÜRGENS, R. MASSANA, J. CALDERONPAZ & C. PEDROSALIO. 1995. Mass development of *Daphnia pulex* in a sulfide-rich pond (Lake Ciso). *Arch. Hydrobiol.*, 132: 279-296.
- GAVILÁN-DÍAZ, R. 1990. *Flutuações Nictemerais dos Fatores Ecológicos na Represa de Barra Bonita – Médio Tietê –SP*. Dissertação de Mestre, Universidade Federal de São Carlos. 157 pp.
- GAVILÁN-DÍAZ, R. & S. VILLABONA-GONZÁLEZ. Cambios diarios de las variables físicas, químicas y de la abundancia relativa de *Stauroidesmus* y *Staurastrum* en un lago Andino, poco profundo del departamento de Santander (Colombia). En preparación.
- GAVIRIA, S. 2000. *Guía de laboratorio para la identificación de Cladóceros, Copépodos y Rotíferos*. Medellín. Editorial Universidad de Antioquia.
- GLIWICZ, Z. 1985. Predation or food limitation: an ultimate reason for extinction of planktonic cladoceran species. *Archiv für Hydrobiologie, Beihefte Ergebnisse der Limnologie*, 21: 419-430.
- GONZÁLEZ, E., M. ORTAZ, C. PEÑAHERRERA & A. DE INFANTE. 2004. Physical and chemical features of a tropical hypertrophic reservoir permanently stratified. *Hydrobiologia*, 522: 301-310.

- HANAZATO, T., M. YASUNO, & M. HOSOMI. 1989. Significance of a low oxygen layer for a *Daphnia* population in Lake Yunoko, Japan. *Hydrobiologia*, 185: 19-28.
- HANAZATO, T. & S. DODSON. 1995. Synergistic effects of low concentration, predator kairomone, and a pesticide on the Cladoceran *Daphnia pulex*. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 700-709.
- HANEY, J. & D.HALL, 1973. Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 331-339.
- HENRY, R. 1999. Heat budgets, thermal structure and dissolved oxygen in Brazilian reservoirs. In: *Theoretical reservoir ecology and its applications*. J. G. Tundisi & M. Straskraba (eds.): 125-151. International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Sciences & Backhuys Publishers, São Paulo.
- HOLDRIDGE, L. 2000. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. IICA, San José de Costa Rica.
- HOPP, U. & M. MAIER. 2005. Implication of the feeding morphology for herbivorous feeding in some fresh water cyclopoid copepods. *Freshwat. Biol.*, 50: 742-747.
- HORPPILA, J., T. MALINEN, L. NURMINEN, P. TALLBERG & M. VINNI. 2000. A metalimnetic oxygen minimum contributing to the low biomass of cladocerans in Lake Hiidenvesi – a diurnal study on the refuge effect. *Hydrobiologia*, 436: 81-90.
- HUNTLEY, M. 1985. Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplankton. En: *Migration: Mechanism and adaptative significance*. M. A. Rankin (Comp.): 71-90. Contributions in Marine Science (Suppl.) 27.
- IDEAM. 2003. Datos Históricos de precipitación. Estación 2406005. La Mesa.
- INFANTE, A., O. INFANTE, M. MARQUEZ, W. LEWIS & F. WEIBEZAHN. 1979. Conditions leading to mass mortality of fish and zooplankton in Lake Valencia, Venezuela. *Acta científica Venezolana*, 30: 67-73.

- INSTITUTO GEOGRÁFICO AGUSTÍN CODAZZI (IGAC). 1977. *Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia*. Vol. XIII. No 11. Bogotá.
- JARAMILLO, J. & S. GAVIRIA. 2003. Caracterización física, química y estructura de la comunidad zooplanctónica de un pequeño lago tropical, Lago Santander (Rionegro, Antioquia, Colombia). *Caldasia*, 25 (2): 355-380.
- KORINEK, V. 1984. *Cladóceres-Cladocera*. Bruxelles, Belgium: Cercle hydrobiologique de Bruxelles.
- KOROVCHINSINSKY, N. 1992. *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Sididae & Holopediidae (Crustacea: Daphniiformes)*. Netherlands: SPB Academic Publishing.
- LAMPERT, W. & U. SOMMER. 1997. *Limnoecology: The ecology of lakes and streams*. New York: Oxford University Press.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Barcelona: Ed. Omega.
- MÁRQUEZ, C. & G. GUILLOT. 2001. *Ecología y efecto ambiental de embalses. Aproximación con casos colombianos*. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.
- MATSUMURA-TUNDISI, T. 1991. *Atlas de Cladocera do Brasil*. São Carlos.
- MATSUMURA-TUNDISI, T., J. TUNDISI & L.TAVARES. 1984. Diel migration and vertical distribution of Cladocera in Lake D. Helvecio (Minas Gerais, Brazil). *Hydrobiologia*, 113: 299-306.
- MEFFE, G. & F. SNELSON Jr. 1989. An ecological overview of poeciliid fishes. In: *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. G. Meffe & F. Snelson Jr (eds.): 13-31. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- MEYERS, D. 1980. Diurnal vertical migration in aquatic microcrustacea: light and oxygen responses of littoral zooplankton. In: *Evolution and ecology of zooplankton communities*. W. Kerfoot (ed.): 80-90. University Press, England.

- NEILL, W. 1990. Induced vertical migration in copepods as a defense against invertebrate predation. *Nature*, 345: 524-526.
- PAYNE, A. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. Wiley, Nueva York.
- PERTICARRARI, A., M. ARCIFA & R. RODRIGUES. 2004. Diel vertical migration of copepods in a brazilian lake: a mechanism for decreasing risk of *Chaoborus* predation?. *Braz. J. Biol.*, 64(2): 289-298.
- PINEL-ALLOUL, B., G. MÉTHOT & N. MALINSKY-RUSHANSKY. 2004. A short-term study of vertical and horizontal distribution of zooplankton during thermal stratification in Lake Kinneret, Israel. *Hydrobiologia*, 526: 85-98.
- RAMÍREZ, J. 1987. Contribución al conocimiento de las condiciones limnológicas de la Laguna del Parque Norte. *Actual. Biol.*, 16 (59): 12-30.
- RAMÍREZ, J. & A. DÍAZ. 1995. Cambios diurnos de temperatura y variables físicas y químicas en dos épocas del año en la Laguna del Parque Norte, Colombia. *Act. Limnol. Brasil.*, 7: 87-104.
- RAMÍREZ, J. & A. DÍAZ. 1996 -1997. Fluctuación estacional del zooplancton en la laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. *Rev. Biol. Trop.*, 44(3)/45(1): 549-563.
- RAMÍREZ, J. & C. BICUDO. 2002. Variations of climatic and physical co-determinants of phytoplankton community in four nictemeral sampling days in a shallow tropical reservoir, southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.*, 62 (1): 1-14.
- RAMOS-JILIBERTO, R., J. CARVAJAL, M. CARTER & L. ZUÑIGA. 2004. Diel vertical migration patterns of three zooplankton populations in a Chilean Lake. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 29-41.
- RANTA, E. & V. NUUTINEN. 1985. Daphnia exhibit diurnal vertical migration in Shallow Rock-Pools. *Hidrobiologia*, 127: 253-256.
- RAVERA, O. 1996. Zooplankton and trophic state relationships in temperate lakes. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 54: 195-212.

- REID, J. 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da orden cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bol. Zool., Univ. S. Paulo*, 9:17-143.
- REID, J. 1989. The distribution of species of the genus *Thermocyclops* (Copepoda, Cyclopoida) in the western hemisphere, with description of *T. parvus*, new species. *Hydrobiologia*, 175: 149-174.
- RINGELBERG, J & E. VAN GOOL. 2003. On the combined analysis of proximate and ultimate aspects in diel vertical migration (DVM) research. *Hydrobiologia*, 491: 85-90.
- ROLDAN, G. 1992. *Fundamentos de limnología neotropical*. Medellín: Universidad de Antioquia..
- RUTTNER, F. 1975. *Fundamentals of Limnology*. 3rd edition. University of Toronto Press. Toronto.
- SENDACZ, S. 1984. A study of the zooplankton community of Billings Reservoir-São Paulo. *Hydrobiologia*, 113: 121-127
- SEKINO, T & N. YAMAMURA. 1999. Diel vertical migration of zooplankton: optimum migrating schedule based on energy accumulation. *Evolutionary Ecology*, 13: 267-282.
- SHAPIRO, J. 1990. Biomanipulation: the next phase-making it stable. *Hydrobiologia*, 200/201: 13-27.
- STATSOFT, INC. 2001. Statistica v 6.0 for Windows [Computer program manual]. Tulsa.
- STERNER, R. & M. SCHWALBACH. 2001. Diel integration of food quality by *Daphnia*: Luxury consumption by a freshwater planktonic herbivore. *Limnol. Oceanogr.*, 46(2): 410-416.
- SUÁREZ-MORALES, E. & M. ELÍAS-GUTIÉRREZ. 2001. On the taxonomical status of *Arctodiaptomus dampfi* Brehm (Crustacea: Copepoda: Diaptomidae) with comments on *A. dorsalis* (Marsh). *J. Limnol.*, 60 (1): 11-18.

- TALLING, J. 1957. Diurnal changes of stratification and photosynthesis in some tropical African waters. *Proceedings of the Royal society*, 147: 57-83.
- TALLING, J. & I. TALLING. 1965. The chemical composition of African lake waters. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 50: 421-463.
- TALLING, J. 2001. Environmental controls on the functioning of shallow tropical lakes. *Hydrobiologia*, 458: 1-8.
- TOLOMEYEV, A. & Y. ZADEREEV. 2005. An in situ method for the investigation of vertical distributions of zooplankton in lakes: Test of a two compartment enclosure. *Aquatic Ecology*, 39 (1-2): 181-188.
- TORRES-OROZCO, R. & M. ESTRADA-HERNÁNDEZ. 1997. Patrones de migración vertical en el plancton de un lago tropical. *Hidrobiológica*, 7: 33-40.
- TUNDISI J. & T. TUNDISI. 1982. Estudos limnológicos no sistema de lagos do Médio Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. *Anais do II Seminário Regional de Ecología*, 133-258.
- TUNDISI, J., B. FORSBERG, A. DEVOL, T. ZARET, T. MATSUMURA-TUNDISI, A. DOS SANTOS, J. RIBEIRO & E. HARDY. 1984. Mixing Patterns in Amazon lakes. *Hidrobiologia*, 108: 3-15.
- VAN DER HEIDE, J. 1982. *Lake Brokopondo*. Filling phase limnology of a man-made lake in the humid tropics. Amsterdam. Offsetdrukkerij Kanters B. V.
- VUORINEN, I., H. KURKI, E. BOSMA, A. KALANGALI, H. MOLSA & O. LINDQVIST. 1999. Vertical distribution and migration of pelagic *Copepoda* in Lake Tanganyika. *Hydrobiologia*, 407: 115-121.
- WILLIAMSON, C. 1991. Copepoda. In: *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. J. Thorp & A. Covich (eds.): 782-822. New York: Academic Press..

WILLIAMSON, C., R. SAUNDERS, R. MOELLER & P. STUTZMAN. 1996. Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory. *Limnol. Oceanogr.* 41(2): 224-233.

WOOD, R., PROSSER & R. BAXTER. 1976. The seasonal pattern of thermal characteristics of four of the Bishoftu crater lakes, Ethiopia. *Freshwat. Biol.*, 6: 519-530.

ZARET, T. & S. SUFFERN. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.*, 21(6):804-813.

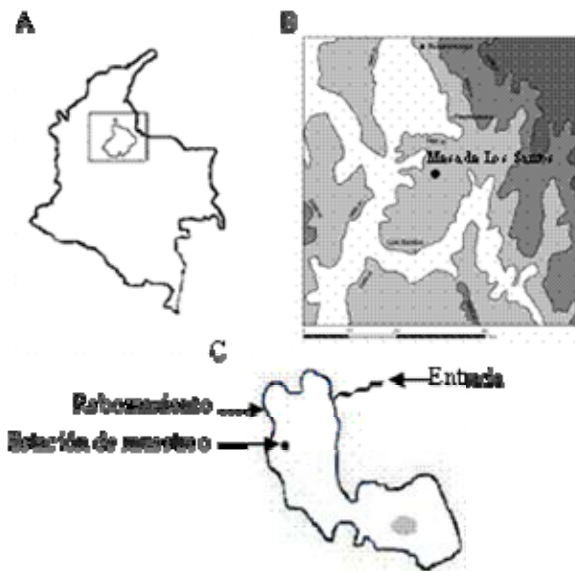


Figura 1.

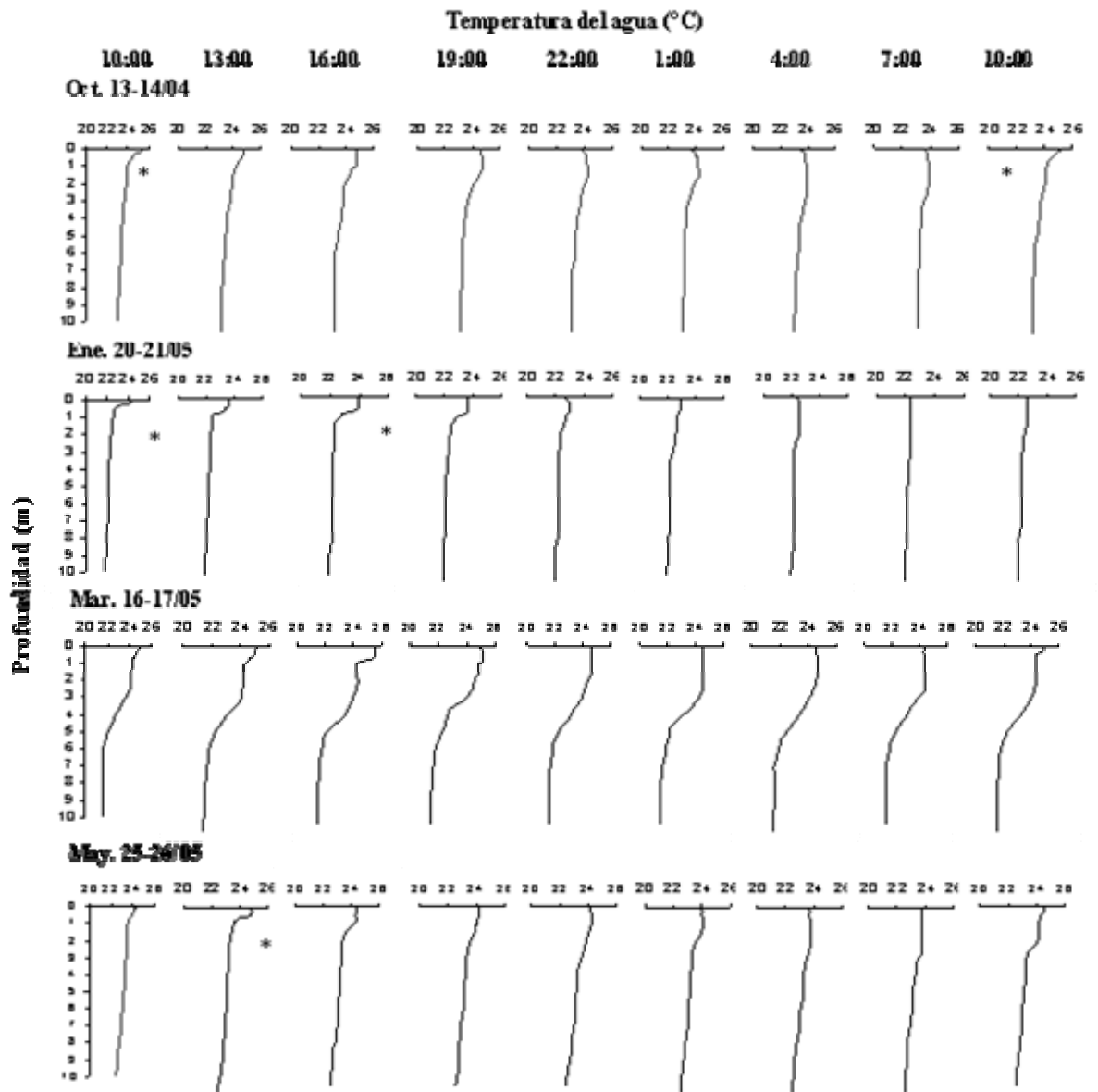


Figura 2.

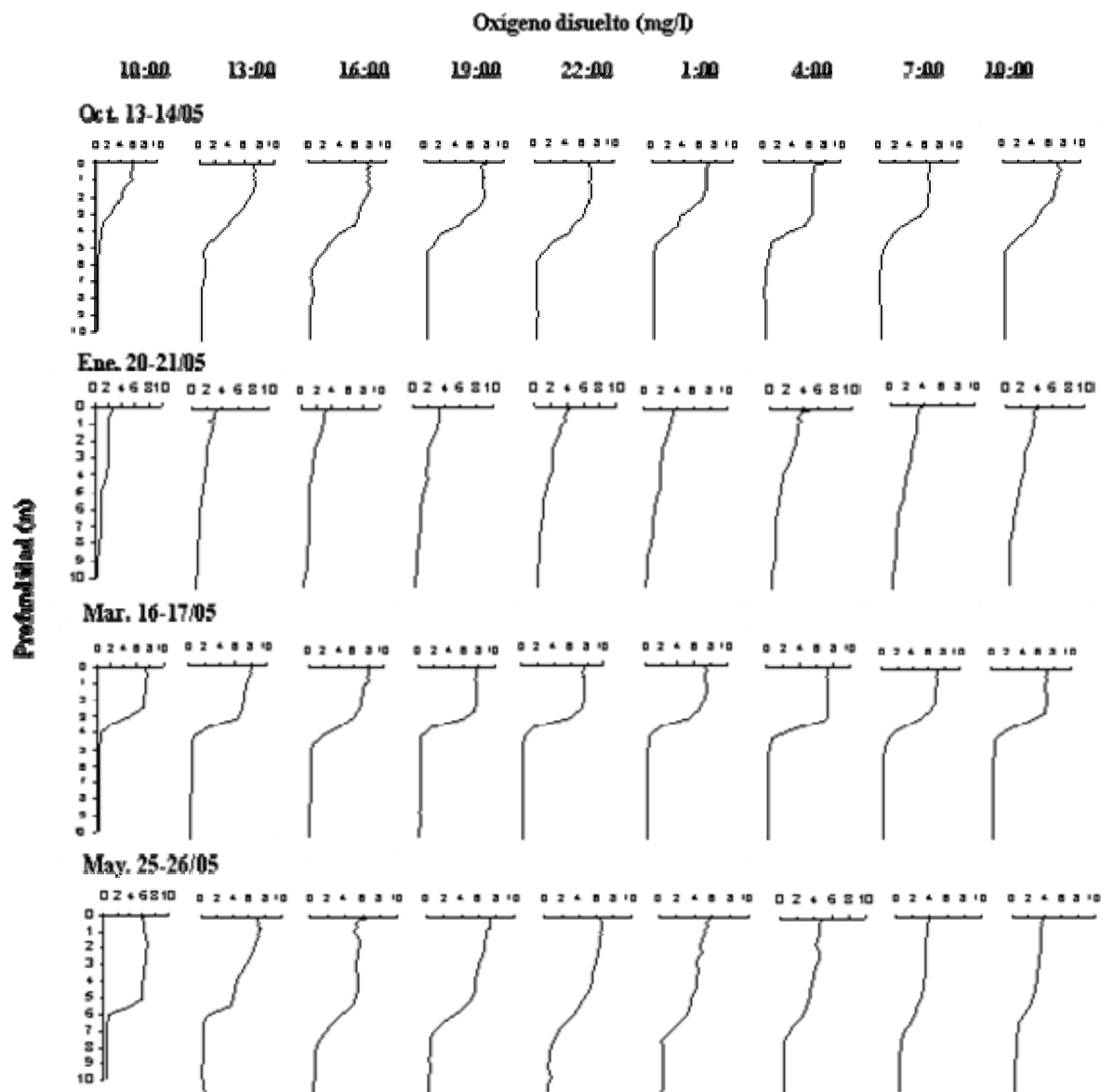


Figura 3.

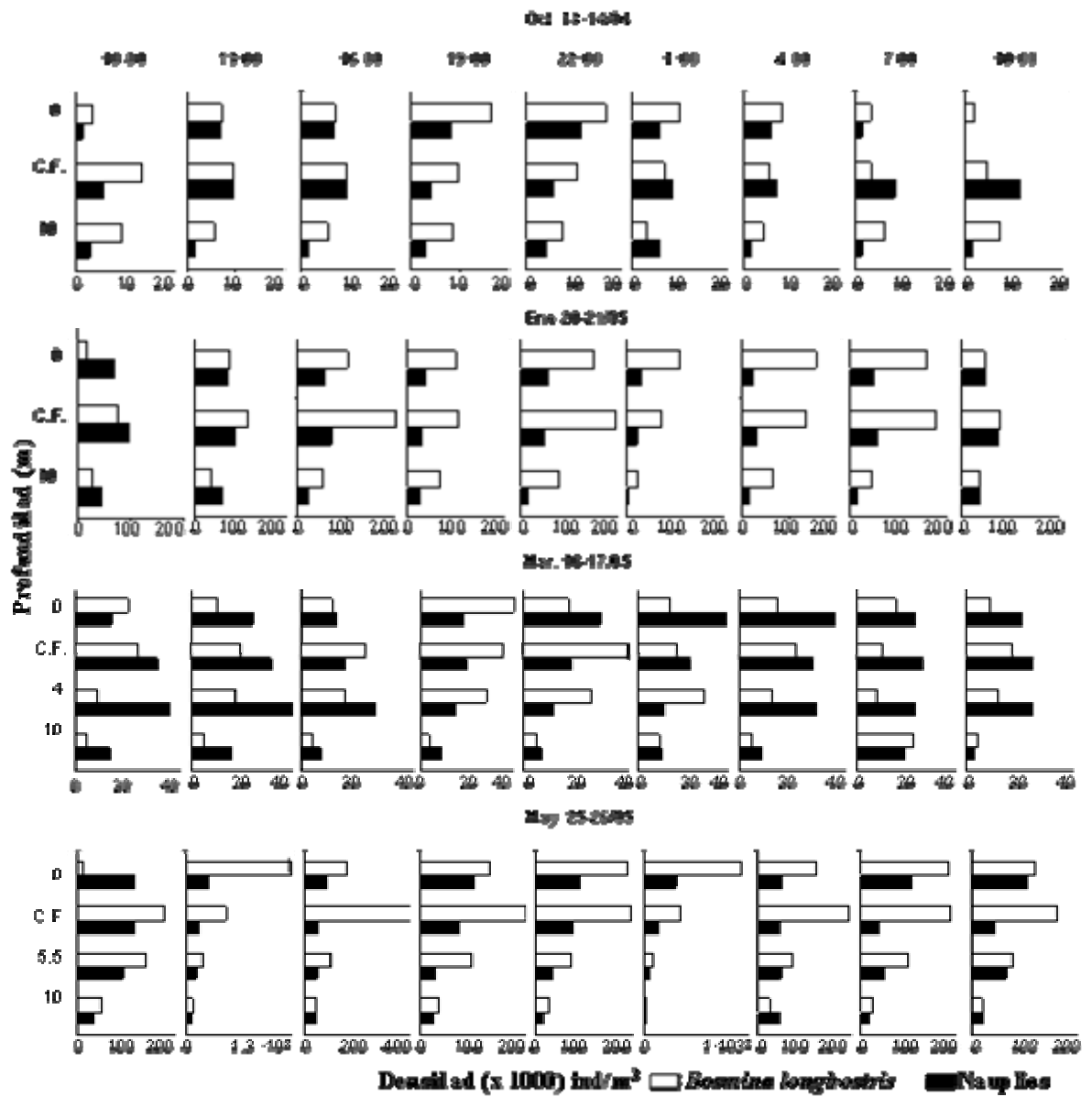


Figura 4.

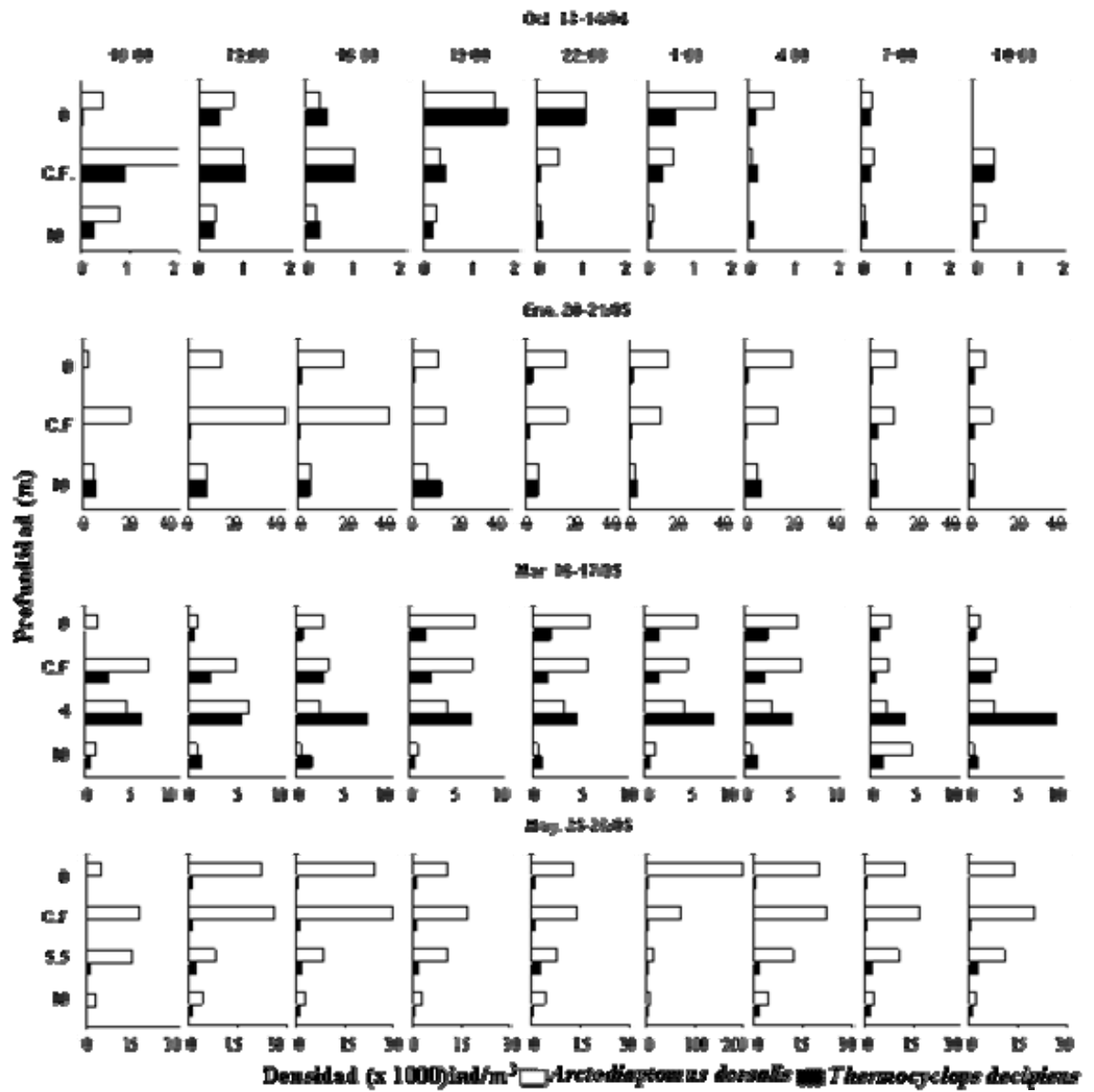


Figura 5.

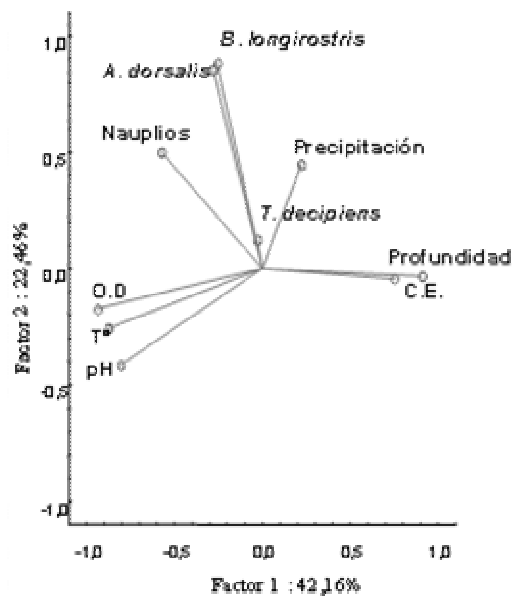


Figura 6.

Tabla 1.

Variable	Oct.		Ene.		Mar.		May.	
	Media	CV(%)	Media	CV(%)	Media	CV(%)	Media	CV(%)
T° aire (°C)	21.9	17.6	20.1	15.9	21.2	12.7	21.6	13.3
T° agua (°C)	23.7	2.0	22.4	2.4	23.3	6.1	23.4	2.5
O.D. (mg/l)	3.87	81.0	2.39	68.4	3.9	87.3	3.7	65.4
pH (Unidades)	6.87	21.1	5.22	5.7	6.54	22.5	5.8	13.3
C.E. (µS/cm)	25.5	25.3	23.6	5.7	24.1	23.0	24.4	34.6

Tabla 2.

	%Oct.	%Ene.	%Mar	%May.
<i>Bosmina longirostris</i>	36.7	35.2	30.6	99.4
<i>Arctodiaptomus dorsalis</i>	54.9	42.5	27.5	107.9
<i>Thermocyclops decipiens</i>	53.9	27.0	18.1	58.9
Nauplios	63.3	55.0	47.7	118.4

Tabla 3.

	T°	O.D.	pH	C.E.
<i>A. dorsalis</i> Oct.		0.54		
<i>T. decipiens</i> Oct.		0.53		
<i>Nauplios</i> Oct.		0.53		-0.57
<i>B. longirostris</i> Ene.	0.42	0.54	0.4	
<i>A. dorsalis</i> Ene.	0.55	0.59	0.48	
<i>T. decipiens</i> Ene.	-0.78	-0.48	-0.62	
<i>Nauplios</i> Ene.	0.38		0.43	
<i>B. longirostris</i> Mar.	0.44	0.49	0.45	-0.46
<i>T. decipiens</i> Mar.	0.42	0.49	0.48	-0.52
<i>Nauplios</i> Mar.	0.4	0.45	0.46	-0.58
<i>B. longirostris</i> May.	0.6	0.68		-0.51
<i>A. dorsalis</i> May.	0.74	0.76	0.39	-0.64
<i>Nauplios</i> May.	0.54	0.66		