

**CAPTURA Y SELECTIVIDAD DEL ZOOPLANCTON POR *Utricularia foliosa*
(LENTIBULARIACEAE) Y SU RELACIÓN CON LOS PERIODOS
HIDROLÓGICOS DE LA CIÉNAGA DE PAREDES, SANTANDER,
COLOMBIA**

JUAN SEBASTIÁN SOLÍS PARRA

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2015

**CAPTURA Y SELECTIVIDAD DEL ZOOPLANCTON POR *Utricularia foliosa*
(LENTIBULARIACEAE) Y SU RELACIÓN CON LOS PERIODOS
HIDROLÓGICOS DE LA CIÉNAGA DE PAREDES, SANTANDER, COLOMBIA**

JUAN SEBASTIÁN SOLÍS PARRA

**Trabajo de Grado presentado como requisito
para optar al título de Biólogo**

DIRECTOR

MARÍA ISABEL CRÍALES HERNÁNDEZ, Bióloga, *Dr. rer. nat.*

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2015

AGRADECIMIENTOS

A la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad Industrial de Santander, por el financiamiento del proyecto código 5715. A Mauricio Jerez, por su colaboración en la manipulación de las muestras y a los integrantes del laboratorio de Hidrobiología de la Universidad Industrial de Santander, que me colaboraron en la toma de muestras en campo y en el proceso de identificación de algunos organismos zooplanctónicos. Este documento es producto del grupo de investigación CEIAM (Centro de Estudios e Investigaciones Ambientales).

DEDICATORIA

A mi familia, por entregar todo para permitirme alcanzar este logro; su amor, protección y paciencia ha sido indispensable en cada etapa de mi vida. A mis compañeros y amigos en la escuela de biología, por su apoyo incondicional y amistad durante todos estos años. A la profesora María Isabel, por confiar en mis capacidades y guiarme a través de la construcción del proyecto.

A mis compañeros en el laboratorio de Hidrobiología; entre risas y buenos momentos aprendimos juntos.

A todas y cada una de las personas que de una u otra manera han aportado su tiempo y disposición en mi formación como persona y profesional.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	12
1. MATERIALES Y MÉTODOS	15
1.1. Área de estudio	15
1.2. Fase de campo	15
1.3. Fase de laboratorio	16
2. RESULTADOS	19
2.1. Dieta y géneros potenciales	19
2.2. Presencia de Selección y grado de la selección	21
2.3. Variación de la selección	25
2.4. Relación de la captura con variables fisicoquímicas	25
3. DISCUSIÓN	29
4. CONCLUSIONES	33
BIBLIOGRAFÍA	34

LISTA DE FIGURAS

- | | Pág. |
|--|------|
| Figura 1. Abundancia relativa de los géneros de zooplancton durante el pulso de inundación en los meses de: A = febrero, B = mayo, C = julio y D = noviembre de 2014. Las barras oscuras representan las abundancias de géneros capturados por <i>U. foliosa</i> y las barras claras los géneros potenciales en la Ciénaga de Paredes. | 20 |
| Figura 2. Análisis de clúster usando la dieta de <i>U. foliosa</i> durante los periodos hidrológicos muestreados, febrero a noviembre de 2014, Ciénaga de Paredes, Colombia. | 22 |
| Figura 3. Comparación entre la abundancia relativa de los géneros de zooplancton durante el pulso de inundación en los meses de: A = febrero, B = mayo, C = julio y D = noviembre de 2014, dentro y fuera de los utrículos de la planta. La línea representa la condición en donde la abundancia dentro y fuera de los utrículos es la misma. | 23 |
| Figura 4. Mediana del índice de Ivlev para cuatro géneros capturados por <i>U. foliosa</i> , durante el pulso de inundación, febrero a noviembre de 2014, Ciénaga de Paredes, Colombia. | 26 |
| Figura 5. "Triplot" basado en el Análisis de Correspondencia Canónica ACC de las variables fisicoquímicas seleccionadas por el ACP y especies zooplanctónicas capturadas por <i>U. foliosa</i> durante el pulso de inundación, C. Elec. = conductividad eléctrica, B-f = febrero, B-j = julio, A-m = mayo, A-n = noviembre, los géneros en la gráfica se representan usando sus tres primeras letras, Ciénaga de Paredes, Colombia. | 28 |

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Índices de selección de Savage (S) e Ivlev (E) a través del pulso de inundación.	24

RESUMEN

TITULO: CAPTURA Y SELECTIVIDAD DEL ZOOPLANCTON POR *Utricularia foliosa* (LENTIBULARIACEAE) Y SU RELACIÓN CON LOS PERIODOS HIDROLÓGICOS DE LA CIÉNAGA DE PAREDES, SANTANDER, COLOMBIA

AUTORES: SOLÍS PARRA, Juan Sebastian**

PALABRAS CLAVE: *Utricularia foliosa*; ÍNDICE DE SELECTIVIDAD; CIÉNAGA DE PAREDES.

DESCRIPCIÓN:

Las plantas carnívoras del género *Utricularia* L., capturan un amplio rango de organismos acuáticos. La mayoría, se desarrollan en ambientes con carencias de nutrientes y tienen la capacidad de cambiar las condiciones de su microambiente. El objetivo de la presente investigación fue estudiar la selectividad, en la captura de zooplancton por *Utricularia foliosa* L. en la Ciénaga de Paredes; entre los meses de febrero y noviembre de 2014. Se determinó si existe selección en los recursos alimentarios de la planta usando el índice de Czekanowski y el grado de selección, a través de los índices de Savage e Ivlev. Se estableció la relación existente entre los patrones de captura y selección del zooplancton, con variables físicoquímicas y la disponibilidad de nutrientes en la Ciénaga. En nuestros resultados, el índice de Czekanowski evidenció selección, en los recursos alimentarios de la planta, durante todo el pulso de inundación, con valores entre 0.28 y 0.41. Se encontró selección positiva significativa, con el índice de Savage, para los géneros *Lecane* sp., *Alona* sp., *Ceriodaphnia* sp., y *Bosmina* sp. ($p < 0.05$). Se obtuvieron resultados similares, con el índice de Ivlev. La intensidad en la selección de los géneros varió entre periodos hidrológicos aunque no varió por periodos de aguas altas y bajas. Se identificó que los cambios en la concentración de amoníaco y nitrato, además de la variación en la conductividad eléctrica de la ciénaga, influyen la captura de los géneros. Este es el primer trabajo que permite dar un acercamiento al entendimiento de la selección de recursos alimentarios dentro de la especie, a través de índices de selectividad y uno de los pocos para el género.

* Trabajo de grado

** Universidad Industrial de Santander. Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. María Isabel Críales Hernández, Dr. *rer. nat.*

ABSTRACT

TITLE: CAPTURA Y SELECTIVIDAD DEL ZOOPLANCTON POR *Utricularia foliosa* (LENTIBULARIACEAE) Y SU RELACIÓN CON LOS PERIODOS HIDROLÓGICOS DE LA CIÉNAGA DE PAREDES, SANTANDER, COLOMBIA

AUTHES: SOLÍS PARRA, Juan Sebastian

KEY WORDS: *Utricularia foliosa*; SELECTIVITY INDEX; CIÉNAGA DE PAREDES.

DESCRIPTION:

Utricularia L. carnivorous plants capture a wide range of aquatic organisms. Most of them develop in environments with nutrient deficiencies and have the ability to change the conditions of their microenvironment. The aim of this research was to study the selectivity during the capture of zooplankton by *Utricularia foliosa* L. in the Ciénaga de Paredes between February and November, 2014. For this, it was determined whether there is selection in the plant's food resources using Czekanowski's index and the degree of selection using Savage's and Ivlev's index. In addition, the relationship between patterns of zooplankton capture and selection with physicochemical variables in the swamp was established. In our results Czekanowski's index showed food selection in the plant resources throughout the flood pulse with values between 0.28 and 0.41. We found significant positive selection with Savage's index for *Lecane* sp., *Alona* sp., *Ceriodaphnia* sp., y *Bosmina* sp. ($p < 0.05$). Similar results were obtained with Ivlev's index. The intensity of selection for each genus captured varied significantly between hydrological periods but not between high and low water levels. It was possible to identify changes in the concentration of ammonia and nitrate in addition to variations in the electrical conductivity of the swamp which influenced the genera capture. This is the first paper that allows an approach for understanding the selection of food resources within the specie using a selectivity index and one of the few for the genus.

* Undergraduate dissertation

** Universidad Industrial de Santander. Faculty of sciences. School of Biology. María Isabel Criales Hernández, Dr. *rer. nat.*

INTRODUCCIÓN

Las cadenas tróficas, son la forma más elemental y efectiva de visualizar una comunidad, ya que las interacciones alimentarias, permiten mapear el flujo de materiales y nutrientes e identificar las relaciones más importantes de un ecosistema (Jepsen y Winemiller, 2002). La dieta de un depredador generalmente, contiene proporciones de presas diferentes, a las encontradas en el ambiente de la naturaleza. Esta condición es conocida, como selección de presas (Chesson, 1983).

Con el objetivo de entender las interacciones presentes dentro de las cadenas tróficas, se han utilizado los análisis de selección, en estudios ecológicos de medusas, insectos acuáticos, aves, plantas carnívoras, entre otros; los cuales sirven para describir la dieta del depredador y categorizar la importancia de la presa (Graham y Kroutil, 2001; Klecka y Boukal, 2012; Ogden, Kushlan y Tilmant, 2013).

Para lo anterior se han propuesto una gran cantidad de índices, que se utilizan en la descripción de la selección y para cuantificar el grado de selección; cada uno con sus ventajas y limitaciones. Los más utilizados son modificaciones del más sencillo, el de Savage (1931), llamado también tasa de forrajeo, que relaciona las proporciones usadas de cada recurso, con su proporción en el ambiente; entre estos se encuentra el índice de Ivlev (1961).

Dentro de los análisis de selección, en ecosistemas acuáticos, se encuentra documentado, que la especie *Utricularia vulgaris*, una planta macrófita, carnívora, selecciona más frecuentemente a los copépodos ciclopoideos, que al género de cladóceros *Polyphemus* (Harms, 1999; Harms y Johansson 2000). Sin embargo, se desconoce si esta característica es común, entre todas las plantas del género *Utricularia*; puesto que no existen otras investigaciones referentes al tema.

Recientemente, en la Ciénaga de Paredes, Santander, Colombia, fue registrada por primera vez la planta *Utricularia foliosa* (Criales-Hernandez y Jerez-Guerrero, 2016). Esta es una macrófita acuática, sumergida, flotante-libre o mesopleustofita que crece en lagos y quebradas en África, Norte y Sur América en condiciones de bajos nutrientes (Schmidt-Mumm, 1988).

En *U. foliosa* se conoce, que el porcentaje de especies capturadas en el Amazonas colombiano, difiere del porcentaje de especies en el hábitat, confirmando que los utrículos capturan presas de manera no aleatoria. Con esta información se sugiere, que la relación descrita anteriormente se debe al comportamiento del zooplancton y macroinvertebrados, que nadan cerca de los utrículos, en búsqueda de alimento (Sanabria-Aranda et al., 2006). Adicionalmente, se ha descrito que la inversión en carnivoría que realiza la planta está relacionada con la disponibilidad de nutrientes en el medio; particularmente, en condiciones limitantes de nitrato (NO_3^-) (Guisande et al., 2004).

Por otro lado, se conoce que el pulso de inundación, es decir la descarga hídrica de un río sobre la llanura de inundación, presente en las ciénagas, es la fuerza principal que controla la biota en este tipo de ecosistemas, además de ser el responsable de gran parte de las interacciones que se generan en ellas (Junk et al., 1989). De esta manera, se esperaría, que la interacción entre la planta y sus presas, se vea modificada por el pulso, a través de sus diferentes periodos hidrológicos.

El objetivo de nuestra investigación fue estudiar la selectividad, en la captura de zooplancton, por la planta carnívora *U. foliosa*, en la Ciénaga de Paredes. Para esto se evaluó si existen relaciones significativas, entre la abundancia relativa de organismos del zooplancton en la ciénaga, con las presas presentes en los utrículos de la planta. Se determinó si existe selección en los recursos alimentarios, a través del índice de Czekanowski y el grado de selección, a través

de los índices de selectividad de Savage e Ivlev durante del pulso de inundación en la ciénaga ocurrido en el año 2014. Por último se estableció si los patrones de captura del zooplancton están relacionados, con variables fisicoquímicas de la ciénaga.

1. MATERIALES Y MÉTODOS

1.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Ciénaga de Paredes, que pertenece al Valle Medio de la Cuenca del río Magdalena. Se encuentra localizada entre los Municipios de Sabana de Torres y Puerto Wilches, en el departamento de Santander, Colombia ($7^{\circ}26'$ - $7^{\circ}29'$ N y $73^{\circ}45'$ - $73^{\circ}49'$ W). Presenta un área aproximada de 10 516.300 m². Su afluente principal es la Quebrada La Gómez además de varios afluentes secundarios. Su principal drenaje es el Caño Peruétano (Gavilán-Díaz, 2000). La ciénaga se encuentra a una altitud de 75 m sobre el nivel del mar, la profundidad de su columna de agua está determinada, por el régimen de lluvias (Barón-Rodríguez, Gavilán-Díaz y Ramírez-Restrepo, 2006).

La pluviosidad de la zona presenta un ciclo bimodal definido que alcanza los 3 000 mm anuales, con valores máximos a finales de mayo y noviembre, y mínimos de diciembre a febrero (Arias, 1985). Gavilán-Díaz, 2000 observó, durante 1998, temperaturas máximas de 38°C, oxígeno disuelto entre 10.8 mg L⁻¹ y 0.53 mg L⁻¹, tendencia a la homogeneidad en la conductividad en la columna de agua, con valores máximos de 32.0 $\mu\text{S cm}^{-1}$ y mínimos de 8.0 $\mu\text{S cm}^{-1}$; y valores de pH entre 4.57 y 8.57.

1.2 FASE DE CAMPO

Se realizaron cuatro muestreos, cubriendo el pulso de inundación de la Ciénaga, en el área de distribución de la planta que corresponde a la estación Rincón de la Hoya; dos en periodo de aguas bajas, durante los meses de febrero y julio, y dos en periodos de aguas altas durante los meses de mayo y noviembre en el año 2014, teniendo en cuenta las condiciones descritas por García y Dister, (1990). Durante cada muestreo, se midió in situ la profundidad, con ecosonda HONDEX ps-7 y se estimó la transparencia, con un disco Secchi (Tyler, 1968). Se realizó un

perfil en la columna de agua, con los valores de pH, conductividad eléctrica, oxígeno disuelto y temperatura con sonda multiparamétrica HACH, con un grado de precisión de conductividad: $0.5 \mu\text{S cm}^{-1}$, temperatura: $\pm 0.3 \text{ }^\circ\text{C}$ y mV: 0.1 mV .

Se tomaron muestras de agua, para el análisis de nutrientes: nitrato (NO_3^-), amoníaco (NH_4^+) y nitrógeno orgánico. Las muestras fueron refrigeradas y transportadas a un laboratorio certificado para su análisis, siguiendo la metodología en Standard Methods (2005).

En la zona de crecimiento de la planta se tomaron muestras cuantitativas del zooplancton con Botella α Horizontal de 3 L, para cada periodo hidrológico. La muestra fue tomada lo más cerca posible de las hojas de la macrófita a 50 cm de profundidad. Se homogenizó y se tomó una submuestra de 100 mL; se fijó en 10 mL de formol buferizado al 4%.

Se tomaron cinco muestras de *U foliosa*, por periodo hidrológico, de cada una se retiró una hoja aleatoriamente, con excepción de una planta, en el muestro del mes de julio, donde se extrajo una hoja adicional para observar la eficiencia en la captura. De cada hoja se tomaron 30 utrículos con una pinza blanda y se fijaron en F.A.A (alcohol etílico de 95%, ácido acético glacial, formaldehído de 37% y agua destilada) (Sandoval, 2005).

1.3 FASE DE LABORATORIO

En el laboratorio, con dos agujas de disección se extrajo cuidadosamente el contenido de los utrículos. Se observó su contenido por microscopia óptica y se identificaron y cuantificaron todos los individuos encontrados, pertenecientes al zooplancton, con base en claves taxonómicas (Fernando, 2002; Gaviria, 2000; Elías et al., 2008; Huber-Pestalozzi et al., 1983), alcanzando el nivel taxonómico de género. Adicionalmente se midió el largo de 100 utrículos, del mes de julio, siguiendo la metodología de Guisande et al., (2000).

Para conocer la oferta potencial de géneros en el ambiente, las muestras obtenidas con Botella α Horizontal, se sedimentaron por tres días, en probetas de 100 mL. Se extrajo el sobrenadante, hasta alcanzar 5 mL de muestra y se usó una cámara de conteo Sedgwick-Rafter de 1 mL, analizando el 100% de la muestra sedimentada, en cada periodo hidrológico (Gallo-Sánchez et al., 2009).

Con el objetivo de estudiar la dieta, se evaluó la similitud en las abundancias de los géneros capturados por periodos de aguas baja y aguas altas estimando el índice de similaridad de Morisita-Horn (1966) y realizando una prueba U de Mann-Whitney. Después se realizó un análisis de clúster con el mismo índice entre periodos hidrológicos.

Se evaluó la relación entre la abundancia relativa del zooplancton en el ambiente con la abundancia relativa de las presas presentes en los utrículos de la planta pertenecientes al zooplancton. Para esto se obtuvo la frecuencia relativa de los géneros identificados, dentro de los utrículos y en las muestras sedimentadas, calculando el cociente entre la frecuencia absoluta de cada género y la sumatoria de las frecuencias de todos los géneros observados para cada periodo hidrológico. Con los datos obtenidos se realizó un análisis de correlación de Pearson.

Para determinar si existe selección de los recursos alimentarios se utilizó el Índice de Similaridad Proporcional de Czekanowski (Feinsinger, Spears y Poole, 1981): $PS=1-0,5\sum|p_i-r_i|$, donde "r_i" es la proporción de un género dentro del individuo y "p_i" es la proporción de un género a su disposición en el ambiente. PS varía entre 0 (en el caso en que una población se especializa en el consumo de un único tipo de alimento) y 1 (cuando la población consume los recursos en igual proporción a su disponibilidad) (Galende y Grigera, 1998).

El grado de selectividad de presas se calculó para cada género en cada periodo hidrológico, utilizando los índices de selectividad de Savage (1931): $S=r_i/p_i$ e Ivlev (1961): $E_i=(r_i-p_i)/(r_i+p_i)$. El índice de Savage varía desde 0 (selección negativa máxima) hasta infinito, siendo el 1 el valor central de la no selección. En contraste,

el índice de Ivlev varía entre -1 (selección negativa máxima) y +1 (selección positiva máxima), siendo 0 el valor central de la no selección (Atienza, 1993). El nivel de significación del índice de Savage se evaluó según la propuesta de Manly, Mcdonald y Thomas, (1993) donde se compara el valor crítico de una prueba chi-cuadrado con un grado de libertad con el estadístico de la siguiente ecuación: $(S_i - 1)^2 / es(S_i)^2$, donde “ S_i ” es el valor del índice de Savage para cada género. $[es(S_i)^2]$ es el error estándar del índice de Savage y se estima asumiendo a priori que no hay selección. En el índice de Ivlev no es posible evaluar el grado de significancia y por tanto se consideró un valor superior a 0,6 o inferior -0.6 para interpretar la selectividad (Atienza, 1993).

Para establecer si la intensidad de selección de zooplancton asociada a la macrófita varía temporalmente se evaluó el grado de significación de la variación por periodos de aguas bajas y altas mediante una prueba U de Mann-Whitney y por periodos hidrológicos mediante una prueba de Kruskal-Wallis.

Por último, para establecer si los patrones de captura de zooplancton están relacionados, con las variables fisicoquímicas en la Ciénaga, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con los valores de pH, conductividad eléctrica, oxígeno disuelto, temperatura, transparencia y nutrientes (NO_3^- , NH_4^+ y nitrógeno orgánico).

Los datos se estandarizaron según el método propuesto por Guisande, Vaamonde, y Barreiro en el 2013. Posteriormente se seleccionaron las variables que explicaron el 90% de la varianza y a partir de estas se realizó un análisis de correspondencia canónica (ACC) con las abundancias dentro de los utrículos de los géneros que componen la dieta de *U. foliosa*. La significancia estadística de los ejes se estimó por el test de permutación de Monte Carlo. Todos los estadísticos se calcularon usando el software PAST3 (Hammer, Harper y Ryan, 2001).

2. RESULTADOS

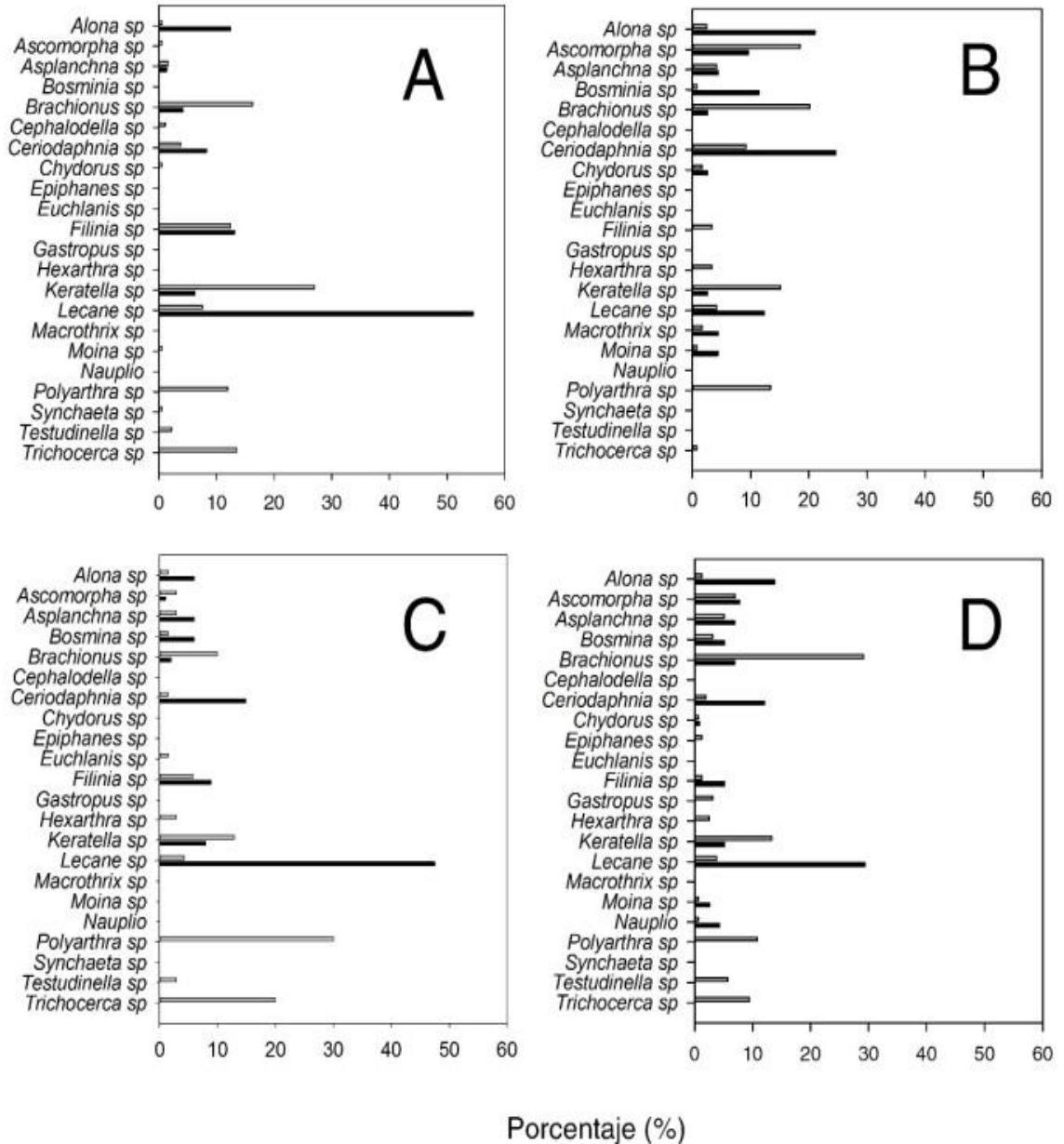
2.1 DIETA Y GÉNEROS POTENCIALES

Durante el pulso de inundación se pudo identificar en la dieta de la macrófita un total de 12 géneros representativos del zooplancton, que correspondieron a seis géneros de rotíferos y seis géneros de cladóceros. El género que presentó la mayor abundancia relativa fue *Lecane* sp., con valores entre el 54.48% en el mes de febrero y 12.28% en el mes de mayo, seguido por el género *Ceriodaphnia* sp. y el género *Alona* sp.

El número de géneros capturados varió a través del pulso de inundación; la riqueza más alta se encontró en el mes de noviembre, correspondiente a aguas altas, y la más baja en febrero durante aguas bajas. Adicionalmente se identificaron individuos del morfo Nauplio, solamente durante el mes de noviembre (Figura 1).

En el punto de muestreo, se identificaron 21 géneros, representantes del zooplancton, potencialmente capturables por la macrófita, junto con el morfo Nauplio, los géneros con mayores abundancias relativas fueron *Brachionus* sp. con valores entre el 29.11% en el mes de noviembre y el 10.1% en febrero, seguido por los géneros *Keratella* sp. y *Polyarthra* sp. Los porcentajes de abundancia relativa variaron entre periodos hidrológicos tanto en la dieta como en los géneros potenciales (Figura 1).

Figura 1. Abundancia relativa de los géneros de zooplankton durante el pulso de inundación en los meses de: A = febrero, B = mayo, C = julio y D = noviembre de 2014. Las barras oscuras representan las abundancias de géneros capturados por *U. foliosa* y las barras claras los géneros potenciales en la Ciénaga de Paredes.



No se encontraron diferencias significativas en la dieta, entre los periodos de aguas altas y aguas bajas (U Mann-Whitney, $p > 0.05$). El índice de Morisita-Horn mostró una similaridad alta del 84.78% entre estos dos periodos. De igual manera, ocurrió al realizar el análisis de clúster, con el índice de Morisita-Horn por periodos hidrológicos. Los meses con mayor diferencia fueron julio y mayo con un valor de similaridad de 70.61% y los de mayor similitud julio y febrero con el 92.81%. Sin embargo, se observó un agrupamiento por periodos de aguas bajas y aguas altas, según su similaridad (Figura 2).

A través del pulso de inundación, los individuos de *U. foliosa* consumieron un número inferior de géneros a los disponibles. Solo el 33.33% fueron consumidos durante el mes de febrero, 52.38% durante los meses de mayo y noviembre; y el 42.85% durante el mes de julio. Adicionalmente, se pudo observar un porcentaje alto de utrículos con capturas; el 70.3% de los utrículos analizados, en el periodo hidrológico de julio presentó algún tipo de presa, en su interior, en contraste al 29.7% de utrículos vacíos. El rango del tamaño de los utrículos, durante el mismo periodo varió, entre 400 μm y 2500 μm .

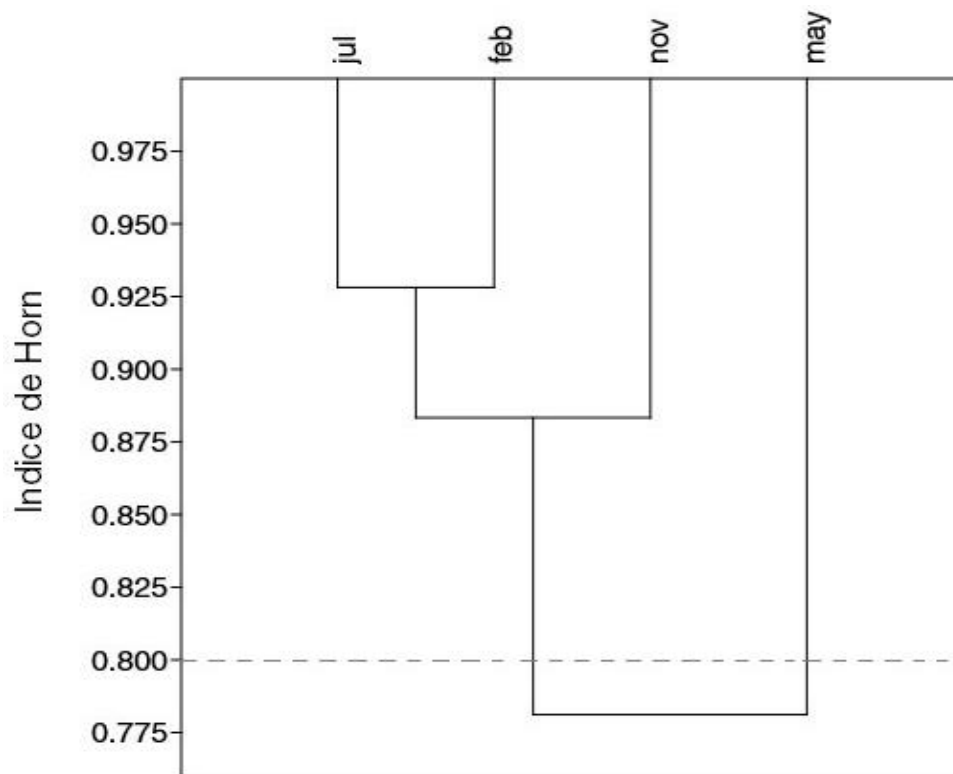
2.2 PRESENCIA DE SELECCIÓN Y GRADO DE LA SELECCIÓN

Al relacionar las abundancias relativas de los géneros identificados, dentro y fuera de los utrículos, no se encontró una correlación significativa, para ninguno de los periodos hidrológicos, del pulso de inundación ($p > 0.05$) (Figura 3).

Se evidenció selección en los recursos alimentarios de *U. foliosa* durante todos los periodos, con valores de 0.36 en febrero, 0.41 en mayo, 0.28 en julio y 0.37 en noviembre según el índice de Czekanowski.

Se observó selección positiva y negativa a través del pulso de inundación: *Alona* sp., *Ascomorpha* sp., *Asplanchna* sp., *Brachionus* sp., *Ceriodaphnia* sp., *Filinia* sp., *Keratella* sp. y *Lecane* sp. fueron seleccionados en todas los periodos hidrológicos, los demás géneros fueron seleccionados al menos una vez durante el pulso.

Figura 2. Análisis de clúster usando la dieta de *U. foliosa* durante los periodos hidrológicos muestreados, febrero a noviembre de 2014, Ciénaga de Paredes, Colombia.



Ocho géneros y el morfo Nauplio superaron el umbral de 0.6 (negativo o positivo) con el índice de Ivlev. El género con mayor selección positiva fue *Alona* sp. seguido de *Bosmina* sp. y *Lecane* sp. El género con mayor selección negativa fue *Brachionus* sp. seguido de *Keratella* sp. Se encontró significancia en la selección positiva con el índice de Savage, para los géneros *Lecane* sp., *Alona* sp., *Ceriodaphnia* sp., y *Bosmina* sp. ($p < 0.05$)

Nueve géneros fueron totalmente rechazados por la macrófita, lo que da como resultado valores en el índice de Savage de 0 e Ivlev de -1 (Tabla 1). Los géneros *Polyarthra* sp. y *Trichocerca* sp. no formaron parte de la dieta, aun cuando sus abundancias fueron altas en la ciénaga (Figura 1).

Tabla 1. Índices de selección de Savage (S) e Ivlev (E) a través del pulso de inundación.

	Febrero (B ¹)		Mayo (A ²)		Julio (B)		Noviembre (A)	
	E	S	E	S	E	S	E	S
<i>Alona</i> sp.	0.92	22.97*	0.79	8.35*	0.61	4.16	0.83	10.90*
<i>Ascomorpha</i> sp.	-1	0	-0.31	0.52	-0.49	0.35	0.05	1.11
<i>Asplanchna</i> sp.	-0.08	0.85	0.02	1.04	0.35	2.08	0.15	1.36
<i>Bosmina</i> sp.	-	-	0.86	13.57*	0.61	4.16	0.24	1.63
<i>Brachionus</i> sp.	-0.59	0.26	-0.77	0.13	-0.67	0.20	-0.62	0.24
<i>Cephalodella</i> sp.	-1	0	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	0.37	2.19	0.45	2.66*	0.82	10.40*	0.73	6.36
<i>Chydorus</i> sp.	-1	0	0.22	1.57	-	-	0.15	1.36
<i>Epiphanes</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-1	0
<i>Euchlanis</i> sp.	-	-	-	-	-1	0	-	-
<i>Filinia</i> sp.	0.03	1.05	-1	0	0.22	1.56	0.61	4.09
<i>Gastropus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-1	0
<i>Hexarthra</i> sp.	-	-	-1	0	-1	0	-1	0
<i>Keratella</i> sp.	-0.63	0.23	-0.7	0.17	-0.24	0.62	-0.44	0.39
<i>Lecane</i> sp.	0.76	7.20*	0.49	2.92	0.83	11.09*	0.77	7.72*
<i>Macrothrix</i> sp.	-	-	0.45	2.61	-	-	-	-
<i>Moina</i> sp.	-1	0	0.68	5.22	-	-	0.61	4.09
Nauplio	-	-	-	-	-	-	0.75	6.85
<i>Polyarthra</i> sp.	-1	0	-1	0	-1	0	-1	0.
<i>Synchaeta</i> sp.	-1	0	-	-	-	-	-	-
<i>Testudinella</i> sp.	-1	0	-	-	-1	0	-1	0
<i>Trichocerca</i> sp.	-1	0	-1	0	-1	0	-1	0

¹B = periodo de aguas bajas

²A = periodo de aguas altas

*significancia según Manly, Mcdonald y Thomas, (1993) ($p < 0.05$).

2.3 VARIACIÓN DE LA SELECCIÓN

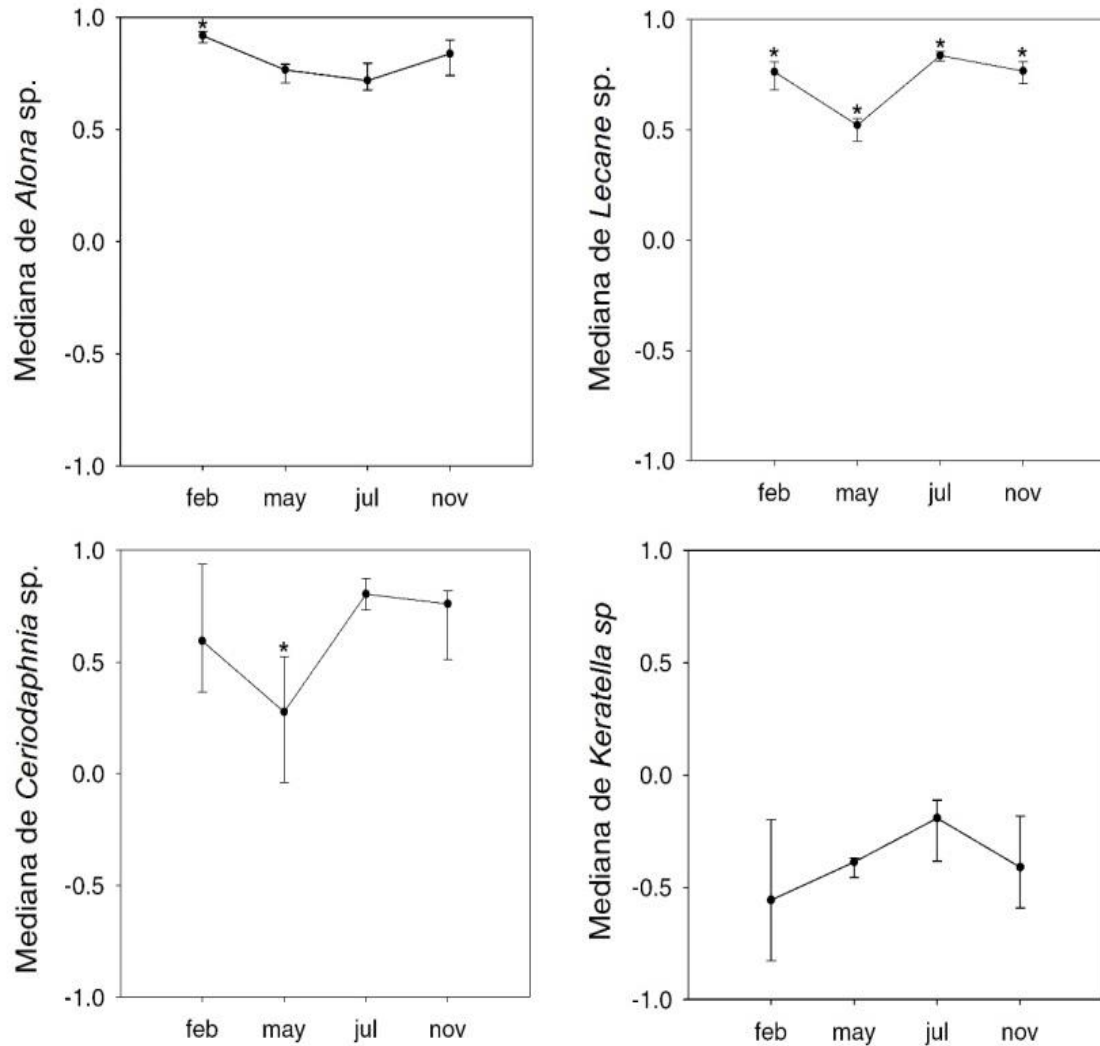
Debido a que la captura de los géneros, no fue homogénea, a través del pulso de inundación, solo se pudo evaluar la variación del grado de selección, para los géneros, que fueron capturados en todas las muestras de *U. foliosa* analizadas. El grado selectividad positiva sobre el género *Alona* sp., *Ceriodaphnia* sp. y *Lecane* sp. no varió significativamente entre periodos de aguas bajas y aguas altas (Mann-Whitney, $p > 0.05$).

Sin embargo se pudo observar, que para el género *Alona* sp. en el mes de febrero, la intensidad de selección varió significativamente con respecto a los demás. Algo similar ocurrió en el género *Ceriodaphnia* sp., donde se pudo observar, que el mes de mayo varió significativamente (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$), (Mann-Whitney, $p < 0.05$). En el género *Lecane* sp., la selección varió significativamente (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$) durante todo el pulso. Por último el género *Keratella* sp. presentó un tendencia de selección negativa que no varía significativamente, entre periodos hidrológicos (Kruskal-Wallis, $p > 0.05$) (Figura 4).

2.4 RELACIÓN DE LA CAPTURA CON VARIABLES FÍSICOQUÍMICAS

El ACP aplicado a las características físicoquímicas del agua, junto con la disponibilidad de nutrientes, proporcionó un porcentaje de varianza acumulada, por los tres primeros componentes del 99.10%, correspondiendo al primero el 63.09% de la varianza, el segundo al 19.62% y el tercero al 13.39%. Se seleccionó la conductividad eléctrica, el NO_3^- , el NH_4^+ y el nitrógeno orgánico, por ser las variables, con mayor aporte a cada componente para realizar el ACC, con las abundancias de los géneros presentes en la dieta.

Figura 4. Mediana del índice de Ivlev para cuatro géneros capturados por *U. foliosa*, durante el pulso de inundación, febrero a noviembre de 2014, Ciénaga de Paredes, Colombia.

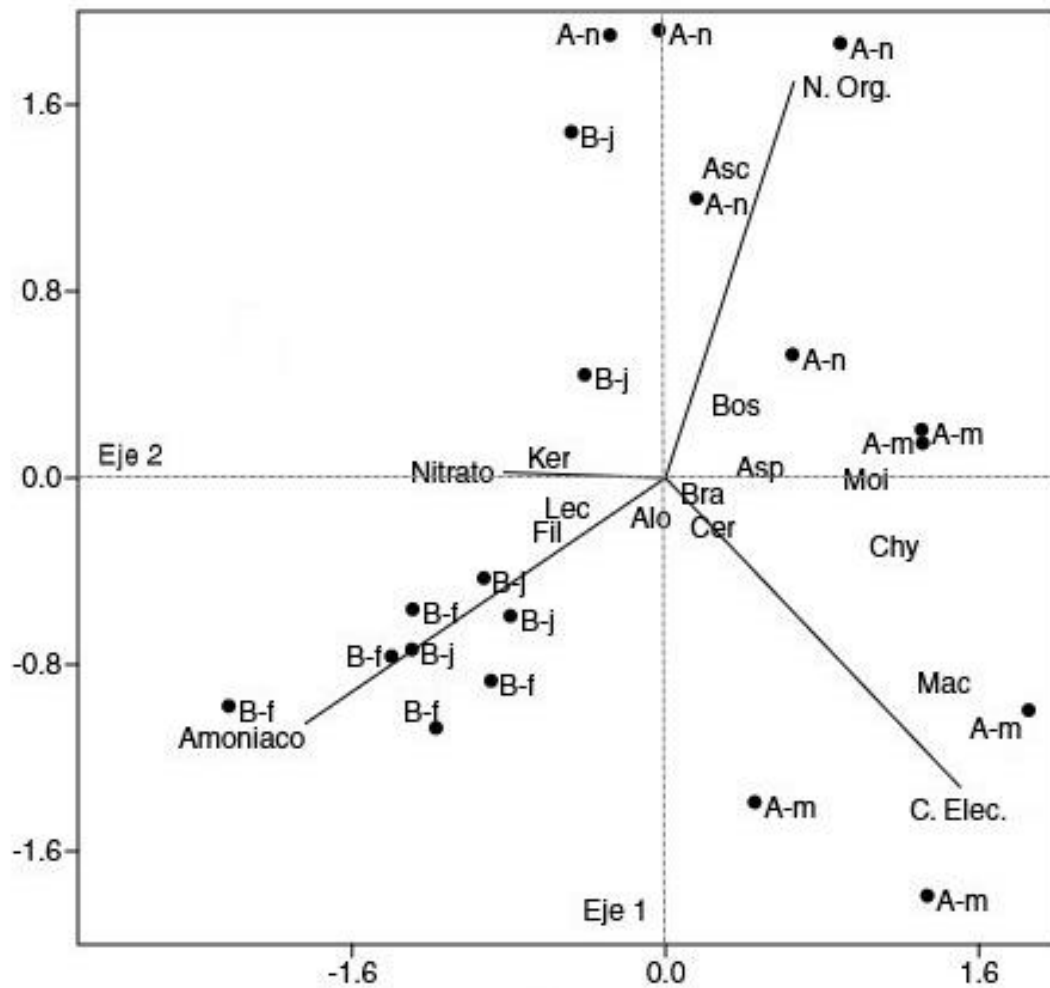


*diferencia significativa (p<0.05)

Los dos primeros ejes en el ACC fueron significativos, según la cadena de Montecarlo ($p < 0.005$). En el primer eje se encontró una correlación con la conductividad eléctrica y una correlación inversa con el nitrato y el amoníaco. En el segundo eje una fuerte correlación con el nitrógeno orgánico. La presencia de los géneros, *Alona* sp., *Asplanchna* sp., *Brachionus* sp., *Bosmina* sp., *Ceriodaphnia* sp., *Chydorus* sp., *Macrothrix* sp. y *Moina* sp. en los utrículos se relacionó con el aumento de la conductividad eléctrica y disminución del amoníaco y el nitrato.

Los géneros *Keratella* sp., *Lecane* sp. y *Filinia* sp. mostraron una relación inversa con las mismas variables. Por último el género *Ascomorpha* sp. mostró una relación con el nitrógeno orgánico. El ordenamiento de los individuos de *U. foliosa* evidenció una separación entre los meses correspondientes a periodos de aguas bajas y periodos de aguas altas (Figura 5).

Figura 5. "Triplot" basado en el Análisis de Correspondencia Canónica ACC de las variables fisicoquímicas seleccionadas por el ACP y especies zooplanctónicas capturadas por *U. foliosa* durante el pulso de inundación, C. Elec. = conductividad eléctrica, B-f = febrero, B-j = julio, A-m = mayo, A-n = noviembre, los géneros en la gráfica se representan usando sus tres primeras letras, Ciénaga de Paredes, Colombia.



3. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en la dieta de *U. foliosa* fueron similares a los de Sanabria-Aranda et al., (2006), para la misma especie, quien identificó cladóceros pertenecientes a las familias Chydoridae; Bosminidae; Daphniinae, Macrothricidae, Sydidae y Ilyocryptidae, sin embargo, estas dos últimas no se encontraron en la dieta de los individuos en la Ciénaga de Paredes.

Esto último se debe a que en la zona de muestreo no se encontraron individuos de estas familias, a pesar de ser reportadas previamente por Gavilán-Díaz, (2000). Adicionalmente se identificaron individuos de la familia Moinidae, que no ha sido reportada en la dieta de la planta, por otros investigadores.

En cuanto al grupo rotífera, Sanabria-Aranda et al., (2006), encontraron en los utrículos la presencia de las familias, Brachionidae y Lecanidae, al igual que en nuestros resultados. La familia Hexarthridae reportada en la dieta del Amazonas (Sanabria-Aranda et al., 2006) no apareció en la dieta de ninguno de los individuos analizados en la ciénaga, aunque fue identificada en la estación de muestreo.

Adicionalmente, se identificaron individuos de la familia Asplanchnidae, que no fueron reportados en la dieta de la planta por estos investigadores. Se ha sugerido que la composición de la dieta en *Utricularia*, depende de las condiciones químicas del agua y de la disponibilidad del recurso alimentario en ella, situación ya descrita por Mette, Wilbert, y Barthlott, (2000) en los géneros *Utricularia australis*, *Utricularia vulgaris*, y *Utricularia macrorhiza* y por Alkhalaf, Hübener, y Porembski, (2009).

Las variaciones en las abundancias relativas de los géneros de cladóceros potencialmente capturables y su riqueza a través del pulso de inundación, identificadas en este trabajo son consistentes con los resultados obtenidos por Barón-Rodríguez, Gavilán-Díaz y Ramírez-Restrepo, (2006) en donde se

demonstraron cambios en el ensamblaje de cladóceros, causados por las fluctuaciones de la precipitación y el nivel de la columna de agua.

No existen investigaciones sobre el ensamblaje de rotíferos, en la ciénaga hasta la fecha, sin embargo; nuestros resultados apuntan a un patrón similar. A pesar de estas variaciones, la dieta de la macrófita fue muy similar durante todo el periodo estudiado, lo que sugiere que los cambios en las abundancias de los géneros en el ambiente; no influyen la presencia de los géneros en la dieta. La distinción en el análisis de clúster entre periodos de aguas altas y aguas bajas encontrada, puede ser considerada un indicio de la influencia de las condiciones químicas del agua, en la captura de los géneros.

Nuestros resultados sugieren que *U. foliosa* no captura todos los géneros potenciales del zooplancton, si no que por el contrario, se limita a un grupo reducido de ellos. Algo similar a lo encontrado por Sanabria-Aranda, et al., (2006). Estudios previos en la especie demuestran una relación entre el tamaño de los utrículos y la eficiencia en la captura de los géneros, es decir un aumento en la riqueza y abundancia de los grupos, con el aumento del tamaño de los utrículos (Díaz-Olarte et al., 2007)

No obstante, todas las presas potenciales del zooplancton identificadas en la ciénaga están dentro del rango de tamaño que pueden capturar los utrículos analizados, por lo tanto, el tamaño no parece ser una variable que explique la no aparición de un gran número de géneros en la dieta.

Dicha situación tampoco se puede atribuir a un número bajo de capturas, ya que el número de utrículos con capturas en la ciénaga fue alto, mayor al identificado por otros investigadores (Guisande et al., 2000). De acuerdo a esto, podemos decir que este fue el primer indicio de selección en los recursos alimentarios en la macrófita.

Además, se encontró que no existieron correlaciones significativas, entre las abundancias relativas de los géneros dentro y fuera de los utrículos, similar a lo que con antelación Sanabria-Aranda et al., (2006) habían encontrado en el Amazonas colombiano. El fenómeno de la selección del zooplancton en *U. foliosa* se corroboró con el índice de Czekanowski y con los índices de Savage e Ivlev; dado que la planta seleccionó, positiva y negativamente géneros de cladóceros y rotíferos de manera significativa. La selección de cladóceros ya ha sido identificada en individuos de las especies *U. vulgaris* y *Utricularia gibba* (Harms, 2000; Guiral y Rougier, 2007) sin embargo se ha sugerido que en la captura del grupo rotífera podría ser accidental, algo similar a lo que ocurre con el fitoplancton (Guiral y Rougier, 2007).

Nuestros resultados contradicen esta hipótesis y sugieren que organismos de tamaños inferiores, al de los cladóceros, tienen la capacidad de disparar el mecanismo de la trampa y por ende ser seleccionados. Se ha sugerido que las plantas del género *Utricularia* tienen una estrategia de predación del tipo sentarse y esperar (Harms, 1999), y por ende los géneros capturados por la macrófita exhiben diferencias, en su vulnerabilidad a la depredación dependiendo de sus regímenes alimentarios y comportamientos (Guiral y Rougier, 2007).

Estas diferencias pueden explicar, por qué algunos géneros fueron rechazados totalmente, durante todo el pulso de inundación, aún cuando sus abundancias relativas, en la ciénaga fueron altas. De igual manera, se ha reconocido la presencia de glándulas dentro y fuera de los utrículos que segregan mucilagos atrayendo así a las presas (Wallace, 1977), el papel de estas glándulas como una forma activa de atracción, en ecosistemas acuáticos, ha sido ampliamente discutido y se debe tener en cuenta.

Adicionalmente, se ha descrito que varias especies del género *Utricularia* poseen estructuras en forma de antena, que se extienden desde la apertura de la trampa e

imitan la forma de algas filamentosas, con las que guían y atraen géneros de cladóceros (Meyers y Strickler 1979), lo que explicaría el por qué se obtuvo valores altos en el índice de Ivlev y Savage, para algunos géneros de este grupo.

No se pudo identificar un patrón de captura común, para los géneros analizados con respecto a la variación del índice de Ivlev, sin embargo, fue posible establecer que el cambio en el tamaño de la columna de agua, en los periodos de aguas bajas y aguas altas; no es un factor al que se le puedan atribuir las variaciones en la intensidad de la captura, por el contrario las características químicas del agua parecen ser una mejor respuesta a dichas variaciones.

Esta situación se pudo observar, al analizar las relaciones existentes entre las abundancias de los géneros capturados, con las variables fisicoquímicas del agua. Se ha encontrado que *U. foliosa* tiene la capacidad de variar su inversión en carnivoría, de acuerdo con los nutrientes que prevalecen en el agua (Guisande et al., 2004). Para estos investigadores una disminución en las concentraciones de nitrato, se ve reflejado en un mayor número de utrículos por hoja y en utrículos más grandes.

Nuestros resultados sugieren, que no solo estas variaciones tienen una influencia sobre el tamaño y número de utrículos; sino que además sobre los géneros que son capturados por la macrófita. Aún se desconoce exactamente el mecanismo, o mecanismos con los que la planta selecciona y está por determinar, la manera en que los cambios de nutrientes modifican la interacción depredador-presa. Recomendamos en futuras investigaciones profundizar en estos mecanismos, con el objetivo de tener una visión más amplia, sobre el fenómeno de la selección en el género.

4. CONCLUSIONES

Con la información obtenida se pudo concluir que la planta *U. foliosa* tiene la capacidad de seleccionar los recursos alimentarios correspondientes al grupo zooplancton durante el pulso de inundación que ocurre en la Ciénaga de Paredes. La intensidad en la selección de los géneros que hacen parte de la dieta de la planta varió entre periodos hidrológicos aunque no varió en relación al alto de la columna de agua. Adicionalmente, las condiciones químicas del agua, particularmente la ausencia de nutrientes, durante los periodos hidrológicos del pulso de inundación parecen tener una influencia directa sobre los géneros capturados por la macrófita.

BIBLIOGRAFÍA

- Alkhalaf, I. A., Hübener, T. y Porembski, S. “**Prey spectra of aquatic Utricularia species (Lentibulariaceae) in northeastern Germany: The role of planktonic algae.**” *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2009, 204 (9): 700-708.
- Arias, P. “**Las ciénagas en Colombia.**” *Revista Divulgación Pesquera*, 1985, 22: 39-70.
- Atienza, J. C. “**La utilización de índices en el estudio de la selección de recursos.**”, *Ardeola*, 1993, 41 (2): 173–175.
- Barón-Rodríguez, Gavilán M., R. y Ramírez J. J. “**Variabilidad espacial y temporal en la comunidad de cladóceros de la Ciénaga de Paredes (Santander, Colombia) a lo largo de un ciclo anual.**” *Limnética*, 2006, 25: 624-635.
- Chesson, J. “**The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models.**” *Ecology*, 1983, 64 (5): 1297-1304.
- Criales-Hernandez, M. I. y Jerez-Guerrero, M. “**Primer registro de *Utricularia foliosa* (Lentibulariaceae) y su espectro alimentario para la Ciénaga de Paredes, Santander, Colombia.**” *Actualidades Biológicas*, 2016, *In press*.
- Díaz-Olarte, J., Valoyes-Valois, V., Guisande, C., Torres, N. N., González-Bermúdez, A., Sanabria-Aranda, L. y Nuñez-Avellaneda, M. “**Periphyton and phytoplankton associated with the tropical carnivorous plant *Utricularia foliosa*.**” *Aquatic Botany*, 2007, 87 (4): 285-291.
- Eaton, A. D. y Franson, M. A. H. (Eds.) “**Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater.**” Amer, Public Health Assn, 2005.

- Elías, M. E., E. Suárez-Morales, M. Gutiérrez-Aguirre, M. Silva-Briano, J. Granados Ramírez y T. Garfias-Espejo. "**Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México. Guía ilustrada.**" Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México, 2008.
- Feinsinger, O., E. Spears y R. Poole. "**A simple measure of niche breadth.**" *Ecology*, 1981, 62: 27-32.
- Fernando, C. H. "**A guide to tropical freshwater zooplankton: identification, ecology and impact on fisheries.**" Backhuys, Leiden, Holland, 2002.
- Galende, G. I. y Grigera D. "**Relaciones alimentarias de *Lagidium viscacia* con herbívoros introducidos en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina.**" *Iheringia, Série Zoología*, 1998, 83: 3-10.
- Gallo-Sánchez, L. J., Aguirre-Ramírez, N., Palacio-Baena, J. y Ramírez-Restrepo, J. J. "**Zooplancton (Rotífera y microcrustacea) y su relación con los cambios del nivel del agua en la ciénaga de Ayapel, Córdoba, Colombia.**" *Caldasia*, 2009, 31 (2): 339-353.
- García, L. C. y Dister E. "**Operación El Dorado: Restauración y conservación de hábitats de la planicie de inundación del medio-bajo Magdalena.**" *Interciencia*, 1990, 15 (6): 396-410.
- Gavilan-Diaz, R. A. "**Análisis de la diversidad en ciénagas del Magdalena Medio Santandereano (Neotrópico) con énfasis en la Comunidad zooplanctónica y el ciclo hidrológico regional. Fase I y II.**" Informe Convenio UIS-Cormagdalena, 2000, 353 p.
- Gaviria, S. "**Guía de laboratorio para identificación de Cladóceros, Copépodos y Rotíferos. Curso Sistemática del Zooplancton de las aguas continentales de Colombia.**" Medellín, Universidad de Antioquia, Instituto de Biología, Programa de Postgrado, 2000.

- Graham, W. y Kroutil, R. “**Size-based prey selectivity and dietary shifts in the jellyfish *Aurelia aurita*.**” *Journal of Plankton Research*, 2001, 23 (1): 67-74.
- Guiral, D. y Rougier, C. “**Trap size and prey selection of two coexisting bladderwort (*Utricularia*) species in a pristine tropical pond (French Guiana) at different trophic levels.**” *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 2007, 43 (3): 147-159.
- Guisande, C., Amrdrade-Sessa, S., Granado-Lorencio, C., Duque, S. R. y Núñez-Avellaneda M. “**Effects on zooplankton and conductivity on tropical *Utricularia foliosa* investment in carnivory.**” *Aquatic Ecology*, 2000, 34 (2): 137-142.
- Guisande, C., Aranguren, C. Andrade-Sossa, N. Prat, C. Granado-Lorencio, M. Barrios, A. Bolívar, M. Núñez-Avellaneda y Duque, S. R. “**Relative balance of the cost and benefit associated with carnivory in the tropical *Utricularia foliosa*.**” *Aquatic Botany*, 2004, 80 (4): 271-282.
- Guisande, C., Vaamonde, A. y Barreiro, A. “**Tratamiento de datos con R, Estadística y SPSS**”. Ediciones Díaz de Santos, 2013.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. “**PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis.**” *Palaeontologia Electronica*, 2001, 4 (1): 1-9.
- Harms, S. “**Prey selection in three species of the carnivorous aquatic plant *Utricularia* (bladderwort).**” *Hydrobiologia*, 1999, 146 (4): 449-470.
- Harms, S. y Johansson, F. “**The influence of prey behaviour on prey selection of the carnivorous plant *Utricularia vulgaris*.**” *Hydrobiologia*, 2000, 427 (1): 113–120.

- Huber-Pestalozzi, G., Fott, B., Komárek, J. y Förster, K. “**Das Phytoplankton des süßwassers: systematik und biologie**”. E. Schweizerbart, 1983.
- Ivlev, V. S. “**Experimental Ecology of the Feeding of Fishes.**” New Haven: Yale University Press, 1961.
- Jepsen, D. B. y Winemiller, K. O. “**Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios.**” *Oikos*, 2002, 96 (1): 46–55.
- Junk, W. J., Bayley, P. B., y Sparks, R. E. “**The flood pulse concept in river-floodplain systems.**” *Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences*, 1989, 106 (1): 110-127.
- Klecka, J., y Boukal, D. S. “**Who eats whom in a pool? A comparative study of prey selectivity by predatory aquatic insects.**” *PLoS ONE*, 2002, 7, doi: e37741.
- Manly, B. F. J., McDonald, L. L. y Thomas, D. L. “**Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies.**” London: Chapman and Hall, 1993.
- Mette, N., Wilbert, N., y Barthlott, W. “**Food composition of aquatic bladderworts (*Utricularia*, Lentibulariaceae) in various habitats.**” *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 2000, 72 (1): 1-14.
- Meyers, D. G. y Strickler, J. D. “**Capture enhancement in a carnivorous plant: function of antennae and bristles in *Utricularia vulgaris*.**” *Science*, 1979, 203: 1022-1024.
- Ogden, J. C., Kushlan, J. A. y Tilmant, J. T. “**Prey selectivity by the wood stork.**” *University of California Press*, 2013, 78: 324–330.
- Sanabria-Aranda, L., González-Bermúdez, A., Torres, N. N., Guisande, C., Manjarrés-Hernández, A., Valoyes-Valois, V. y Duque, S. R. “**Predation by the**

- tropical plant *Utricularia foliosa*.** *Freshwater Biology*, 2006, 51 (11): 1999–2008.
- Sandoval, E. “**Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal (Vol. 38)**”. UNAM, 2005, 37 p.
- Savage, R. E. “**The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding water.**” *Fishery Investigation, Ministry of Agriculture, Food and Fisheries, Series 2*, 1931, 1-88.
- Schmidt-Mumm, U. “**Notas sobre la vegetación acuática de Colombia, II: Fisionomía.**” *Revista Facultad de ciencias Universidad Javeriana*, 1988, 3: 85-119.
- Tyler, J. E. “**The secchi disc.**” *Limnology and oceanography*, 1968, 13 (1): 1-6.