



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**Estructura de los ensamblajes de crustáceos  
zooplanctónicos de la Cordillera Oriental de Colombia y su  
relación con el gradiente altitudinal y la presencia de  
trucha**

**Yimy Herrera Martínez**

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias - Biología

**Director de tesis**

**Camilo García**, Dr. rer. nat.

**Comité orientador:**

**Juan Cesar Paggi**, Instituto Nacional de Limnología – CONICET (Argentina)

**Camilo García**, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia

**Gabriel Guillot**, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia

**Salvador Herrando Pérez**, Consejo Superior de Investigaciones Científicas – CSIC  
(España)

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología  
Bogotá D.C., Colombia  
Noviembre de 2016

Estructura de los ensamblajes de crustáceos  
zooplanctónicos de la Cordillera Oriental de  
Colombia y su relación con el gradiente altitudinal y  
la presencia de trucha



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

## **Jurados de tesis**

### **Susana José de Paggi**

Ph.D. en Ciencias Naturales

Investigadora Independiente del INALI - CONICET- Argentina

Profesora Titular de la Licenciatura en Saneamiento Ambiental de la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Universidad del Litoral. Santa Fe, Argentina.

### **Lucimar Gomes Dias**

Ph.D. en Entomología, Ms.C. en Entomología

Docente de Planta, del Departamento Ciencias Biológicas de la Facultad Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Caldas. Manizales, Colombia.

### **Gabriel Antonio Pinilla Agudelo**

Ph.D. en Ciencias –Biología, Ms.C. en Biología – Línea Ecología

Profesor Asociado del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias, Universidad nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología  
Bogotá D.C., Colombia  
Noviembre de 2016

*A Ian Esteban Herrera Ojeda y Zully Ojeda  
Bautista por su paciencia y amor  
incondicional*

## **Agradecimientos**

Deseo agradecer a todas aquellas personas e instituciones que me ayudaron a desarrollar y concluir este trabajo de tesis doctoral. Tal vez, deje de mencionar a algunas personas, pero no será por falta de gratitud; sino consecuencia de la falta de memoria, después de tantos años, desde la concepción de la idea, hasta la culminación del trabajo en la sustentación.

La primera persona que decidió apoyarme e impulsarme cuando se me ocurrió la idea de embarcarme en un doctorado fue mi esposa, Zully Ojeda Bautista. Lo venía pensando hacía varios años, pero era uno de tantos sueños que tenemos pero que no ponemos a andar, gracias a su apoyo logre darle inicio. Después a mi hijo, Ian Esteban, quien, sin haber sido consultado, tuvo que ceder el tiempo que debía compartir con su padre, durante sus primeros años de vida, para que yo me dedicara a tratar de entender que efectos ha tenido la introducción de una especie exótica en los lagos andinos tropicales.

Deseo agradecer al Departamento de Biología y al Programa de Doctorado en Ciencias - Biología de la Universidad Nacional, mi *alma mater*. A los profesores del doctorado, en especial a Camilo García y Gabriel Guillot. Camilo aceptó dirigir este trabajo, sin reparos, cuando le planteé mi idea; sus sugerencias y comentarios al documento; y su apoyo, en lo administrativo en la Universidad Nacional, siempre fueron oportunos. Al profesor Gabriel Guillot Monroy, quien siempre ha tenido las palabras adecuadas a los interrogantes que le he planteado, por su ayuda en la reorientación de la idea inicial, dándole un norte; necesario para no perder el camino de la ecología acuática.

A Juan Cesar Paggi (Tito), maestro, amigo y compañero de tertulia; por su paciencia y confianza, quien me corrigió con su permanente rigor científico, de carácter amable. Tito me recibió en su laboratorio, y me enseñó, sin reparos, los secretos del zooplancton (Tito, creo que uno de los honores y grandes satisfacciones de mi vida ha sido conocerle, ¡gracias!). A los miembros del Instituto Nacional de Limnología – INALI

(República Argentina), en especial al equipo del laboratorio de limnología, por hacer de mis estancias en Santa Fe una experiencia inolvidable.

A ECOPETROL y a la UPTC, por la financiación de los proyectos de investigación que sustentaron esta tesis. A todos aquellos funcionarios de estas dos instituciones que apoyaron las labores administrativas de los proyectos de investigación. A la Fundación NEOTROPICAL y a BIOSERVICE SAS, por su apoyo técnico, humano y, muchas veces, económico.

A todos los estudiantes, profesionales y jóvenes investigadores del grupo de investigación Manejo Integrado de Ecosistemas y Biodiversidad – *Xiuâ*, por su incansable apoyo durante los agotadores días de trabajo de campo y en el procesado de las muestras. Mabel Pimiento, Eliana Henao, Andrea Meneses, Ricardo Corredor, Isabella González, Anderson Barragán, Mónica Cusba, Oscar Jiménez y Ricardo Moreno. A todos aquellos estudiantes que pasaron por el laboratorio y aportaron su granito de arena.

A Salvador Herrando por la revisión del tercer capítulo y por sus enseñanzas en estadística.

A Rafael Rosado por suministrar los alevinos de trucha, por facilitar las instalaciones de la estación Piscícola “Truchas de la Sierra” en Guasca (Cundinamarca) para realizar los primeros experimentos, y por compartir conmigo los conocimientos que ha acumulado sobre la trucha en Colombia.

A mis colegas Zaida Ojeda y Leopoldo Arrieta, quienes depositaron su confianza en mí.

En memoria y agradecimiento a Gustavo Ramírez Triana, maestro y amigo, quien dedicó muchas horas de su vida a enseñarme y legarme su amor por la química.

A los dueños de la Reserva de la Sociedad Civil “Las Lagunas Encantadas” por facilitar su casa en el páramo de La Rusia para poder alojarnos durante el desarrollo de los experimentos.

A todas las personas que fueron nuestros guías para llegar a los lagos estudiados.

## Resumen

La mayoría de los lagos andinos tropicales son pequeños y sin presencia de peces. En varios de estos lagos se han introducido peces desde la década de los años 20 del siglo pasado; sin embargo, el efecto de estas introducciones casi no se ha estudiado. Esta investigación se planteó con el propósito de estudiar, cuál ha sido el efecto de la introducción de peces en los lagos andinos de alta montaña de la Cordillera Oriental de Colombia (COC), en la zona tropical. Se seleccionaron 15 lagos ubicados en un gradiente altitudinal de 2000 a 4000 msnm, aproximadamente, entre 4°40' y 6°06' de latitud norte; 4 lagos con peces introducidos, 3 de ellos con trucha (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum 1792) y el otro con carpa (*Cyprinus carpio*, Linneo 1758). Se analizaron, la dieta y selectividad de la trucha, la oferta de macroinvertebrados bentónicos, la biomasa y composición taxonómica del zooplancton, la estructura de tamaños del zooplancton, y la biomasa fitoplanctónica. Los resultados mostraron diferencias en la dieta de la trucha, dependiendo de la disponibilidad de presas en los lagos; y un componente importante de la dieta fue *Daphnia*. La estructura de tamaños y especies de los crustáceos zooplanctónicos entre lagos con peces y sin peces fue diferente; en lagos con trucha no se encontraron calanoideos ni *Tropocyclops prasinus*, y se observó una tendencia al aumento de *Daphnia* y bosmínidos. Al parecer, el zooplancton tiene efecto “top-down” sobre el fitoplancton; se encontró correlación negativa inversa entre las biomásas de zooplancton y fitoplancton. La presencia de peces, tiene efecto en cascada sobre el fitoplancton, reduciendo el efecto de herbivoría del zooplancton. Probablemente la presencia de peces también puede favorecer el efecto “bottom-up” de los nutrientes sobre el fitoplancton; se encontraron correlaciones positivas de los nutrientes con la clorofila y biomasa fitoplanctónica. Los resultados indican que la introducción de peces en los lagos de la COC ha tenido efectos negativos sobre la estructura trófica y la calidad del agua de los lagos.

## **Abstract**

Most tropical Andean lakes are small and fishless. In several of these lakes fish have been introduced since the 20's of the last century; however, the effect of these introductions has hardly been studied. This research was carried out with the purpose of studying the effect of the introduction of fish in highland Andean lakes of the Eastern Cordillera of Colombia (EOC), in the tropical zone. 15 lakes located on an altitudinal gradient from 2000 to 4000 m above sea level were selected between 4°40' and 6°06'N; 4 lakes with fish introduced, 3 of them with trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum 1792) and the other with carp (*Cyprinus carpio*, Linnaeus 1758). Trout diet and selectivity, offer of benthic macroinvertebrates, composition and biomass of zooplankton, zooplankton size structure, and phytoplankton biomass were analyzed. The results showed differences in the diet of trout, depending on the availability of prey in the lakes; an important component of the diet was *Daphnia*. The size and species structure of zooplankton crustaceans between lakes with and without fishes was different. In trout lakes no calanoids or *Tropocyclops prasinus* were found, and a tendency to increase *Daphnia* and bosminids was observed. Zooplankton appears to have a "top-down" effect on phytoplankton; an inverse negative correlation was found between zooplankton biomass and phytoplankton biomass. The presence of fish has a cascade effect on phytoplankton, reducing the herbivory effect of zooplankton. Probably the presence of fish may also favor the bottom-up effect of nutrients on phytoplankton; positive nutrient correlations were found with chlorophyll and phytoplankton biomass. The results indicate that the introduction of fish into COC lakes has had a negative effect on the trophic structure and water quality of the lakes.



## CONTENIDO

	<b>Pág</b>
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	<b>1</b>
Presentación	1
Problema de investigación	3
Hipótesis	5
Objetivos de la tesis	6
Estructura del documento de tesis	6
Fundamentación teórica	8
Marco geográfico del área de estudio	11
Características de los macizos montañosos en donde se ubican los lagos estudiados	18
Referencias	37
<b><u>CAPÍTULO 1. ALTERACIONES EN LA ESTRUCTURA DE LOS INVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN LAGOS ANDINOS TROPICALES SIN PECES, POR EFECTO DE LA DIETA DE PECES INTRODUCIDOS</u></b>	<b>47</b>
1.1 Introducción _____	47
1.2 Métodos _____	48
1.2.1 Área de estudio	48
1.2.2 Muestreo y análisis de variables ambientales	52
1.2.3 Análisis biológicos	52
1.2.4 Análisis de datos	54
1.3 Resultados _____	56
1.3.1 Variables ambientales	56
1.3.2 Dieta de los peces	56
1.3.3 Invertebrados acuáticos en los lagos	59
1.3.4 Selectividad trófica	65
1.4 Discusión _____	66
1.5 Referencias _____	73
<b><u>CAPÍTULO 2. IMPACTO DE LA INTRODUCCIÓN DE PECES EXÓTICOS SOBRE LA ESTRUCTURA DE LOS CRUSTÁCEOS ZOOPLANCTÓNICOS EN LAGOS DE LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA Y SUS EFECTOS EN CASCADA TRÓFICA</u></b>	<b>82</b>
2.1 Introducción _____	82
2.2 Métodos _____	83
2.2.1 Área de estudio	83
2.2.2 Muestreo y análisis de crustáceos zooplanctónicos	86
2.2.3 Muestreo y análisis de fitoplancton	87
2.2.4 Muestreo y análisis de peces	88
2.2.5 Variables físicas, químicas e indicadores biológicos	89
2.2.6 Análisis estadísticos	90
2.3 Resultados _____	92
2.3.1 Peces	92
2.3.2 Características ambientales	92
2.3.3 Zooplancton	96
2.3.4 Fitoplancton	100
2.3.5 Relación entre las variables ambientales y la estructura del zooplancton	102
2.4 Discusión _____	105
2.5 Referencias _____	110

	<i>Pág</i>
<b><u>CAPÍTULO 3. CASCADING EFFECT OF EXOTIC FISH FRY ON PLANKTON COMMUNITY IN A TROPICAL ANDEAN HIGH MOUNTAIN LAKE: A MESOCOSM EXPERIMENT</u></b>	<b>141</b>
3.1 Introduction _____	142
3.2 Methods _____	144
3.2.1 Study area and experimental design	144
3.2.2 Sampling and analysis of crustacean zooplankton	147
3.2.3 Sampling and analysis of phytoplankton	147
3.2.4 Physical and chemical analysis	148
3.2.5 Data processing	149
3.3 Results _____	150
3.3.1 Environmental variables	150
3.3.2 Zooplankton	150
3.3.3 Phytoplankton	152
3.4 Discussion _____	156
3.5 References _____	159
<b><u>CAPÍTULO 4. ANÁLISIS INTEGRAL DE LAS RELACIONES TRÓFICAS EN LAGOS DE LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA</u></b>	<b>168</b>
4.1 Invertebrados _____	168
4.2 Peces _____	170
4.3 Efecto de los peces sobre los invertebrados _____	171
4.4 Cascada trófica _____	174
4.5 Conclusiones _____	177
4.6 Referencias _____	178

## Introducción general

### ***Presentación***

Este trabajo se desarrolló como tesis de grado para obtener el título de Doctorado del Programa de Doctorado en Ciencias – Biología de la Universidad Nacional de Colombia y fue orientado por los Profesores Juan Cesar Paggi del Instituto de Limnología de la Argentina y Camilo Bernardo García de la Universidad Nacional. El profesor García asumió la dirección de la tesis ante la Universidad Nacional. Para el desarrollo de este estudio, se contó con la asesoría del profesor Gabriel Guillot del Departamento de Biología de la Universidad Nacional y de Salvador Herrando Pérez, investigador visitante del Departamento de Biogeografía y Cambio Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales del CSIC de España.

Para el desarrollo de la presente investigación el autor elaboró dos proyectos: ***“Estudio ecológico de las comunidades hidrobiológicas en humedales altoandinos de la Cordillera Oriental de Colombia”*** e ***“Impacto de la introducción de una especie exótica, la trucha, sobre humedales de alta montaña del Complejo Oriental de la Región Natural Andina”***, los cuales fueron financiados por la Empresa Colombiana de Petróleos - ECOPETROL y la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia – UPTC, a través de la Convocatoria Nacional a la Biodiversidad que realiza ECOPETROL cada dos años, desde el 2009, con el apoyo del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible – MADS. El primer proyecto obtuvo financiación en la Convocatoria Nacional a la Biodiversidad de 2009 y el segundo proyecto en la convocatoria de 2011. También se contó con el apoyo humano, técnico y, en algunas ocasiones, económico de la Fundación Neotropical y de Bioservice SAS. Este trabajo hace parte de los estudios sobre los ecosistemas neotropicales, que el autor realiza con el Grupo de

Investigación Manejo Integrado de Ecosistemas y Biodiversidad – XIUÂ, fundado en 2005.

Uno de los temas en que se orienta esta investigación, es tratar de establecer cuál ha sido el efecto de la introducción de especies foráneas en los ecosistemas acuáticos tropicales, como es el caso de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum 1792).

La trucha fue introducida en Colombia, aparentemente entre las décadas 20 y 30 del siglo pasado, con el propósito de iniciar la piscicultura en el país (Acero, 1977; Welcomme, 1988). Este salmónido, junto con la carpa común (*Cyprinus carpio*, Linnaeus 1758), son dos de las especies invasoras con mayor efecto negativo sobre los lagos a donde son translocadas. Aun cuando existen indicios del impacto de la introducción de la trucha, por ejemplo sobre el pez graso [*Rhizosomichthys totae*, Miles (1942)], considerado extinto debido a la trucha arcoíris (Acero, 1977; J. Hernández, Ortiz, Walschburger, & Hurtado, 1992; Mora, Téllez, Cala, & Guillot, 1992), en la actualidad son pocos los estudios en Colombia orientados a conocer el impacto causado por los peces foráneos.

Las truchas tienen efecto sobre la estructura de organismos acuáticos planctónicos (MacLennan & Vinebrooke, 2016; McNaught et al., 1999; M. Reissig, Trochine, Queimaliños, Balseiro, & Modenutti, 2006) y bentónicos (Herbst, Silldorff, & Cooper, 2009). Su impacto incluso puede ser transferido a redes tróficas adyacentes a los lagos (Epanchin, Knapp, & Lawler, 2010), o en cascada trófica hacia el fitoplancton (Brooks & Dodson, 1965; S. R. Carpenter, Kitchell, & Hodgson, 1985; Pace, Cole, Carpenter, & Kitchell, 1999; Sarnelle & Knapp, 2005). Los peces no nativos pueden alterar la estructura de tamaño del zooplancton. La trucha es carnívora pero también se alimenta de crustáceos zooplanctónicos, alterando su estructura de tamaños por consumo de los organismos más grandes (Donald, Vinebrooke, Anderson, Syrgiannis, & Graham, 2001; McNaught et al., 1999; M. Reissig et al., 2006). El efecto en cascada por la presencia de peces tiene dos vías, indirecta a través de la depredación del zooplancton (S. R. Carpenter et al., 2001), y directa a través del reciclamiento de nutrientes (Sinistro, 2010).

Los ensamblajes de los organismos bentónicos también están determinados por la presencia de peces en los lagos (Milardi, Siitonen, Lappalainen, Liljendahl, & Weckström, 2016; Sarnelle & Knapp, 2005; Schilling, Loftin, & Huryn, 2009), y posiblemente aquellos macroinvertebrados que habitan lagos pequeños, ubicados en las zonas altas y con ausencia de peces, sean más vulnerables a la depredación por peces introducidos (McQueen, Johannes, Post, Stewart, & Lean, 1989). Además de factores abióticos, los invertebrados acuáticos también son afectados por gradientes ambientales espaciales, relacionados con la altitud (Arroyo, López, & Voltolina, 2008; Hessen, Faafeng, Smith, Bakkestuen, & Walseng, 2006).

Los pequeños lagos de alta montaña de la zona tropical de Sur América guardan información de los efectos, tanto de introducción de especies exóticas, como de factores fisicoquímicos relacionados con gradientes ambientales, sobre la estructura de la comunidad biótica; pero tal información aún está por descubrirse.

Por tal motivo, en este estudio se planteó la necesidad de investigar la estructura de los ensamblajes de crustáceos planctónicos en lagos andinos tropicales de la Cordillera Oriental de Colombia, como respuesta a gradientes ambientales altitudinales y la presencia/ausencia de trucha. Para la anterior, se seleccionaron quince lagos ubicados sobre la Cordillera Oriental de Colombia en los departamentos de Boyacá y Cundinamarca, en las zonas de páramo, subpáramo y hasta el piso térmico templado, en un gradiente altitudinal entre los 2000 y 4000 metros sobre el nivel del mar.

## ***Problema de investigación***

El zooplancton posee una posición e importancia central en las redes tróficas lénticas (Winder et al. 2003), sin embargo, aún se desconoce cuáles especies son las que predominan en los lagos tropicales andinos colombianos, ya que la mayor parte de los estudios zooplanctónicos en el Neotrópico se han realizado principalmente en la zona templada. Si se tiene en cuenta la gran diversidad de tipos de hábitats y la variedad de climas, es posible que aun existan muchas especies

que no han sido reportadas para esta región biogeográfica, y también existe la probabilidad de que aparezcan especies aún no descritas. Esta información es básica para el estudio de la ecología de estos organismos en la zona tropical. En la alta montaña tropical suramericana los estudios de crustáceos zooplanctónicos son reducidos. Entre los trabajos realizados, además de la contribución pionera de Stingelin (1914), sobresalen los de Gaviria (1989, 1993a, b, 1994) quien ha recopilado la información de los copépodos de la Cordillera Oriental de Colombia, Reid et al. (1990), Monroy et al. (2004) y González et al. (2008) quienes estudiaron el zooplancton del Lago de Tota, y la síntesis de los copépodos de vida libre conocidos en Colombia de Gaviria & Aranguren (2007).

No se conocen estudios del efecto de las condiciones ambientales, ni de factores bióticos, sobre la estructura de sus ensamblajes de crustáceos zooplanctónicos de los Andes colombianos. Las características ambientales del trópico varían fuertemente en relación con la altitud y es evidente que el plancton también cambia con la altura. Por ejemplo Green (1995), con pocos datos, reporta que existen variaciones en la distribución altitudinal de especies de cladóceros planctónicos en el trópico suramericano. En relación con el posible efecto de factores bióticos, se puede mencionar el de la trucha. En la zona andina colombiana la trucha arco iris fue introducida en la década de los 40s del siglo pasado (Acero 1977, Hernández et al. 1992), y nunca se ha estudiado cual ha sido su impacto sobre otros grupos tróficos. Estudios sobre comunidades de agua dulce han demostrado claramente que la depredación por peces puede tener un impacto profundo en la estructura de las comunidades zooplanctónicas (Carpenter & Kitchell 1996). El comportamiento del consumo selectivo que realizan los peces es considerado un factor clave en la determinación de la estructura de la comunidad y la productividad del zooplancton (Brooks & Dodson 1965, Brooks 1968, Reissig et al. 2006). El efecto de la introducción de especies es tan grande que varios autores consideran que se está produciendo una homogeneización de la biota a escala global (McKinney & Lockwood 1999, Rahel 2000, Taylor 2004).

Surgen entonces varias preguntas, en relación con los crustáceos planctónicos en lagos andinos tropicales en Colombia:

1. ¿Cómo están estructurados los crustáceos zooplanctónicos (a nivel taxonómico, de tamaños y abundancias relativas)?,
2. ¿Cómo son las variaciones en las estructuras de los crustáceos con relación al gradiente altitudinal?,
3. ¿Cuál es el efecto de la presencia de la trucha sobre las estructuras de los crustáceos planctónicos? y
4. Si existe, ¿cómo se transmite el impacto de los peces sobre los crustáceos planctónicos, hacia el fitoplancton a través de la red trófica?

## ***Hipótesis***

### **Hipótesis de gradiente altitudinal**

La estructura de los ensamblajes de crustáceos planctónicos varía en respuesta a gradientes fisicoquímicos altitudinales. Las bajas temperaturas y el bajo contenido en nutrientes en cotas más altas limitan la abundancia de las especies. Los lagos andinos de mayor altura presentan una menor abundancia de crustáceos planctónicos, la cual aumenta con el descenso de la altitud. La composición de especies cambia con el gradiente altitudinal.

### **Hipótesis de selectividad por tamaños**

La introducción de trucha en los lagos de la Cordillera Oriental, que depredan las especies de zooplancton con mayor tamaño corporal, determina la estructura de los ensamblajes de las presas. Lagos en donde se introdujo la trucha están conformados principalmente por especies de crustáceos relativamente pequeños. En los lagos en donde la trucha no ha sido introducida o en aquellos en donde se erradicó, el tamaño relativo de los crustáceos planctónicos es mayor.

### **Hipótesis de cascada trófica**

El impacto de la trucha sobre los crustáceos planctónicos se refleja en la biomasa del fitoplancton a través del efecto de cascada trófica. Lagos andinos con truchas

presentan una menor biomasa de crustáceos y mayor biomasa fitoplanctónica, comparados con aquellos en que no hay trucha.

## ***Objetivos de la tesis***

### **General**

Estudiar la estructura de los ensamblajes de crustáceos planctónicos de lagos andinos tropicales de la Cordillera Oriental de Colombia, como respuesta a gradientes ambientales altitudinales y la presencia/ausencia de trucha.

### **Específicos**

- Identificar la composición de la dieta de la trucha en lagos de alta montaña tropical.
- Determinar la composición de especies y biomasa de crustáceos planctónicos en los lagos.
- Estimar la abundancia a nivel de órdenes y biomasa total del fitoplancton.
- Caracterizar la estructura de tamaño de los crustáceos planctónicos.
- Identificar las posibles relaciones entre la presencia de trucha, los crustáceos planctónicos y el fitoplancton.

## ***Estructura del documento de tesis***

Esta tesis está estructurado en una Introducción General y cuatro capítulos. Los tres primeros capítulos se elaboraron como estudios independientes y el cuarto sintetiza la información total, para tratar de establecer el efecto de la introducción de peces sobre la estructura trófica de los lagos.

En la Introducción General se presentan las razones que impulsaron el desarrollo de esta investigación y la fundamentación teórica que sustentan las hipótesis planteadas. También se realiza una descripción de los macizos montañosos en



donde se ubican los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia estudiados, la mayoría de ellos, ubicados en zonas de páramo.

En el primer capítulo se desarrolla el primer objetivo planteado sobre la composición de la dieta de la trucha en los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia, y se contribuye a lograr el quinto objetivo, sobre cuál ha sido el efecto de la trucha sobre los crustáceos planctónicos. El objetivo inicial, cuando se formuló el proyecto, fue determinar el impacto sobre los crustáceos zooplanctónicos. Sin embargo, para analizar la selectividad de la trucha, se estudiaron los contenidos estomacales y la oferta de presas de los lagos; por lo tanto, fue ineludiblemente evaluar la oferta de presas del ambiente, que incluía a los macroinvertebrados bentónicos. Por eso éste capítulo analizó, además del efecto de los peces sobre crustáceos planctónicos, también incluyó los invertebrados bentónicos.

El capítulo dos cumplió con lograr los objetivos dos, tres y cuatro; determinar la composición y biomasa de los crustáceos planctónicos, estimar la abundancia en biomasa y la composición (a nivel de órdenes) del fitoplancton y caracterizar la estructura de tamaño de los crustáceos planctónicos. También contribuyó a lograr el objetivo cinco, identificar efectos en cascada trófica, por la introducción de peces, hacia el fitoplancton.

En el capítulo tres se abordó experimentalmente el objetivo cinco. Se realizaron experimentos *in situ* en uno de los lagos de la COC, utilizando mesocosmos, para identificar y probar las hipótesis de cascada trófica; en este caso utilizando peces juveniles, cuyos efectos han sido poco estudiados.

El capítulo 4 sintetiza la información de los tres primeros capítulos, realizando un análisis integral de la información, para establecer las relaciones más probables entre los componentes tróficos de los lagos de la COC.

## ***Fundamentación teórica***

### **Efecto de la translocación de especies**

Se considera que una de las causas de la extinción de especies es la introducción de especies no nativas; sin embargo, existen controversias a este respecto ya que algunos autores consideran que las especies exóticas no siempre presentan impactos ecológicos negativos, en algunos casos, pueden ayudar a aumentar la diversidad (Sagoff, 2007) e incluso traer cambios socialmente benéficos (Gozlan, 2008). Sin embargo, no se puede predecir cuál será el impacto de una especie introducida fuera de su ambiente natural (Brown & Sax, 2007). Históricamente uno de los grupos con mayor impacto, cuando es introducido en ecosistemas distintos al de su origen, es el de los peces, con repercusiones sobre otras especies, comunidades e incluso ecosistemas completos (Hurlbert, Loayza, & Moreno, 1986; Jellyman & McIntosh, 2008; Olsson et al., 2006). Los peces introducidos pueden afectar a muchos grupos de organismos acuáticos, como zooplancton (Carlisle & Hawkins, 1998; Donald et al., 2001; Fukushima et al., 1999; Galbraith Jr, 1967; M Reissig, Trochine, Queimalinos, Balseiro, & Modenutti, 2006; Stoddard, 1987), invertebrados bentónicos (Buria, Albarino, Villanueva, Modenutti, & Balseiro, 2007; Carlisle & Hawkins, 1998; Townsend, 2003; Wissinger, McIntosh, & Greig, 2006), anfibios (Bradford, 1989; Bradford, Tabatabai, & Graber, 1993; Finlay & Vredenburg, 2007) y otros peces (Crowl, Townsend, & McIntosh, 1992; Fernandez, 2005; Knapp, 1996; Macchi, Pascual, & Vigliano, 2007; McIntosh, 2000; Townsend, 2003).

Los peces pueden determinar cambios en la estructura taxonómica y de tamaños del zooplancton (Brooks & Dodson, 1965; Donald et al., 2001; McNaught et al., 1999). Por ejemplo, la introducción de la trucha en un lago sin peces, eliminó a los crustáceos zooplanctónicos grandes (Parker, Schindler, Donald, & Anderson, 2001) y Brooks & Dodson (1965) observaron marcadas diferencias en la estructura del zooplancton de un lago después de la introducción de un pez planctívoro. Los impactos por la introducción de peces pueden permanecer durante periodos de tiempo largos, incluso décadas, aun después de la erradicación de los invasores

(Donald et al., 2001). McNaught *et al.* (1999) reportan que la nueva estructura de tamaños ocasionada por introducción de truchas, permaneció aun después de que la población de peces disminuyó. Se estima que la recuperación del zooplancton después de la eliminación de salmónidos introducidos, puede llegar a tardar hasta 20 años (Donald et al., 2001). En relación con la trucha, y debido a la escasez de información sobre los efectos de su introducción sobre el ecosistema en la zona tropical, es difícil hacer generalizaciones, ya que los investigadores han encontrado que los efectos son distintos en cada región del mundo.

### **Eficiencia de tamaño**

La estructura de tamaños del zooplancton en un ecosistema, tiene efecto *top-down* sobre la estructura fitoplanctónica y este efecto está relacionado con el tamaño de los organismos. Las especies zooplanctónicas más grandes tienen mayor impacto sobre el fitoplancton (M. Lynch & Shapiro, 1981), ya que el rango de tamaño de las células que son ingeridas dependen del tamaño del zooplanctonte que las consume (Bergquist, Carpenter, & Latino, 1985; Burns, 1968; S. R. Carpenter & Kitchell, 1984; Lehman & Sandgren, 1985). En general, el zooplancton puede reducir la abundancia de las algas más pequeñas o desnudas, favoreciendo la supervivencia de las especies más grandes o de aquellas con envolturas gelatinosas o con otras estructuras que reducen su vulnerabilidad a la herbivoría (DeMott & Kerfoot, 1982). El efecto sobre el fitoplancton también puede variar en función de la composición taxonómica del zooplancton. Los copépodos prefieren partículas de alimento más grandes que los cladóceros (Geller & Müller, 1981; Kleppel, 1993; F. Sommer, Stibor, Sommer, & Velimirov, 2000; U. Sommer, Stibor, Katechakis, Sommer, & Hansen, 2002), de tal manera, que los cladóceros consumen al fitoplancton pequeño, mientras que los copépodos suprimen al fitoplancton de mayor tamaño (U. Sommer et al., 2001). Esto indica que cambios relativamente pequeños en el tamaño y composición del zooplancton, pueden producir alteraciones importantes sobre el fitoplancton (Vanni, 1987).

## Cascada trófica

Cambios en los niveles tróficos superiores pueden determinar cambios hacia niveles tróficos inferiores en un “efecto de cascada” (S. R. Carpenter & Kitchell, 1992; S. R. Carpenter et al., 1987). El primer modelo conceptual que sintetizó la importancia de las interacciones tróficas en la estructura de las comunidades naturales, fue desarrollado por Hairston, Smith y Slobodkin (1960) (Modelo HSS, por las iniciales de sus autores). El modelo HSS argumenta que las fuerzas estructurantes de las comunidades bióticas, son la depredación y la competencia por recursos. Luego, y con base en este modelo, en los estudios de Hrbáček *et al.* (1961) y la hipótesis de eficiencia de tamaño (Brooks & Dodson, 1965), Carpenter y colaboradores formularon la teoría de la cascada trófica, en la cual los depredadores ejercen una fuerte presión sobre los productores primarios (S. R. Carpenter & Kitchell, 1987, 1992; S. R. Carpenter et al., 1985). Una cascada surge cuando los depredadores reducen la abundancia de las presas e indirectamente, disminuyen el consumo sobre los niveles tróficos más bajos (Pace et al., 1999); de tal manera, que los incrementos en la biomasa de un nivel trófico tiene un efecto generalmente contrario sobre la biomasa del siguiente nivel, pero directo y favorable sobre un tercer nivel y así sucesivamente. En un sistema acuático de cuatro niveles, el aumento de la biomasa de peces piscívoros, provoca un decrecimiento en la biomasa de peces planctívoros, incremento en la biomasa de herbívoros y decrecimiento de la biomasa fitoplanctónica (S. R. Carpenter et al., 1985) (Figura 1). En ausencia de peces piscívoros, los peces planctívoros aumentan y se genera un efecto contrario sobre los herbívoros, con un aumento de biomasa de fitoplancton.

La hipótesis de cascada trófica ha sido probada en diversos ecosistemas y en estudios experimentales, muchos de los cuales se resumen en Carpenter & Kitchell (1996). Por ejemplo, la presencia de la trucha marrón (*Salmo trutta*) determinó un aumento de hasta seis veces en la producción primaria de una quebrada de Nueva Zelanda, en comparación con otra que no tenía trucha (Huryn, 1998). Meijer *et al.* (1994) estudiaron un grupo de lagos someros y encontraron que la disminución en la biomasa de los peces, conducía a una reducción de la clorofila a y aumento de la transparencia del agua. Muchos estudios indican que el control trófico desde los

niveles altos es importante en la estructuración de las comunidades de lagos someros (Jeppesen et al., 1997) y en lagos con tendencia a la oligotrofia (Jeppesen et al., 2003).

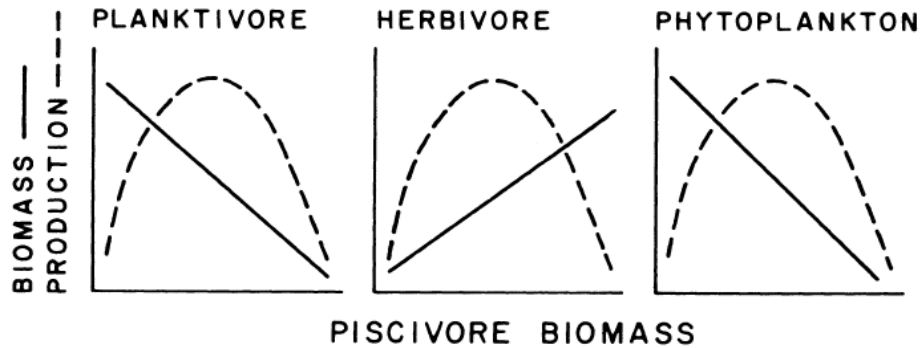


Figura 1. Biomasa de piscívoros en relación con la biomasa y producción de vertebrados zooplancívoros, herbívoros y fitoplancton. Tomado de Carpenter et al. (1985).

## ***Marco geográfico del área de estudio***

Colombia está ubicada en el extremo nor-occidental de América del sur, en la zona de convergencia entre las placas tectónicas de Nazca, Suramericana y Caribe, las cuales se desplazan con velocidades y direcciones diferentes y al chocar determinan un espacio particularmente diferenciado y móvil (Flórez, 2003). La convergencia de estas placas ha determinado la configuración geomorfológica del norte de América del sur, en donde la Cordillera de los Andes, dentro del territorio colombiano, se divide en tres cordilleras: Occidental, Central y Oriental. La Cordillera Oriental es el mayor volumen montañoso de Colombia, con una longitud mayor a 1200 km y se extiende desde el Macizo Colombia, donde se separa de la Cordillera Central, hasta la Cordillera de Mérida en Venezuela (IGAC 2002).

La Cordillera Oriental desde su desprendimiento al sur de Colombia, se amplía progresivamente hacia el norte mostrando diferentes características estructurales y

morfológicas, lo que permite separarla en tres segmentos (Vargas, Pujades, Ugalde, & Canas, 2002). El segmento sur ( $2^{\circ}\text{N}$  -  $3.5^{\circ}\text{N}$ ), es estrecho con relieve moderado y en sus bordes presenta fallas dextrales de orientación N-NE. En el segmento central ( $3.5^{\circ}\text{N}$  -  $5.5^{\circ}\text{N}$ ) se encuentra la Sabana de Bogotá, una meseta que en su extremo oriente limita con los llanos orientales y presenta un sistema de fallas y al occidente posee fallas salinas. El segmento norte ( $5.5^{\circ}\text{N}$  -  $7.5^{\circ}\text{N}$ ) es el más amplio, con alturas de hasta 5500 m, está limitado hacia el norte por la Falla Santa Marta - Bucaramanga con rumbo de desplazamiento izquierdo.

Al parecer la Cordillera Oriental inició su plegamiento entre el Paleoceno (66 m.a.) y Eoceno tardío – Oligoceno (41.3 – 23.03 m.a.) (Caballero, Parra, & Mora Bohorquez, 2010; Parra, Mora, Sobel, Strecker, & González, 2009) por compresión de la placa Suramericana en colisión con la placa de Nazca (Dollfus, 1974; Gansser, 1973); sin embargo, su fase principal de levantamiento se remonta al Mioceno medio (16 a 12 m.a.) y posterior (Cooper et al., 1995; van der Hammen, 1960), alcanzando sus altitudes actuales durante el Plioceno, entre 5 y 3 millones de años (van der Hammen & Hooghiemstra, 2000). La zona de la actual Cordillera Oriental, ha sufrido varias transgresiones y regresiones marinas a lo largo de su historia geológica, producidas por continuos levantamientos orogénicos y hundimientos o subsidencias de grandes bloques de corteza continental, como fue descrito por A. J. Rodríguez & Solano (2002). Desde el Proterozoico y hasta el Cámbrico, hubo sedimentación y metamorfismo y luego, durante el Devónico - Pérmico la región sufrió una sedimentación marina. Para el Triásico-Jurásico, se presentó actividad volcánica intermedia. A finales del Jurásico y principios del Cretácico, y como consecuencia de procesos orogénicos, gran parte de la región estuvo sumergida y se produjo sedimentación marina. Al final del Cretácico, el mar se retiró dando origen a depósitos fluviales y lacustres. Finalmente, la orogenia andina produjo el levantamiento de la Cordillera Oriental durante el Paleógeno y mediados del Neógeno y, junto a la actividad volcánica durante el Cenozoico (Galvis, de la Espriella, & Cortés, 2006; Galvis & Mojica, 2003), dieron origen a las actuales unidades geológicas. Más recientemente la geomorfología de la Cordillera Oriental y las condiciones climáticas, fueron definidas por eventos como el “Dryas Reciente”

o “*Younger Dryas*”; un fenómeno climático identificado inicialmente para Europa, pero que se desarrolló globalmente (Rincón & Martínez, 2010). Durante el corto periodo del Dryas Reciente, que se extendió aproximadamente desde 12900 hasta 11500 años atrás, a finales del Pleistoceno, se enfrió el clima de la tierra, y fue evidente principalmente en las tierras altas (Alley, 2000; Berger, 1990; Muscheler et al., 2008; Rincón & Martínez, 2010). La configuración morfológica y el Dryas Reciente determinan que en los Andes, los lagos de alta montaña sean de origen glaciar, o en algunos casos por la acción conjunta del hielo glaciar y la tectónica (Catalán et al., 2006; Roldán & Ramírez, 2008), por lo cual son ecosistemas geológicamente muy jóvenes.

Las características ambientales de los lagos están relacionadas con la altitud. En el trópico, los ciclos de horas día-noche son en promedio de la misma duración, recibiendo 12 horas de luz solar diaria durante el ciclo anual, por lo cual los climas tropicales son relativamente estables a lo largo del año. Esto determina que no se experimenten cambios estacionales similares a los de la zona templada, y las épocas climáticas están determinadas principalmente por el ciclo de lluvias. En la zona tropical de alta montaña, se observan diferencias en la temperatura durante el ciclo diario, las cuales se acentúan con la altura. Las variaciones climáticas se determinan espacialmente a lo largo del gradiente de altura, definiendo los climas regionales, cada uno con ecosistemas particulares. Francisco José de Caldas estableció los rangos de altitud y temperatura en las zonas de vida de Suramérica, definidos como pisos térmicos (Caldas, 1951): Cálido entre 0 y 1000 msnm y  $>24^{\circ}\text{C}$ ; Templado entre 1000 y 2000 msnm y 18 a  $24^{\circ}\text{C}$ ; Frío 2000 a 3000 msnm de 12 a  $18^{\circ}\text{C}$ ; Paramuno  $>3000$  m.s.n.m.,  $<12^{\circ}\text{C}$  y Nival (nieve permanente)  $>4500$  msnm,  $<6^{\circ}\text{C}$ . El presente estudio se desarrolló sobre lagos de la zona de clima de alta montaña tropical, en donde aparecen las formaciones de páramo o de bosque altimontano (Azócar & Monasterio, 1980). En esta zona es donde se ubican la mayoría de lagos andinos.

La Cordillera Oriental se orienta en sentido sur-occidente nor-oriental hasta el nevado de Güicán o Cocuy, en donde se reorienta en sentido norte. Esta cordillera se ensancha en la parte central en los departamentos de Cundinamarca y Boyacá,

en donde forma complejos montañosos, o macizos, separados por depresiones que, en algunos casos forman pequeños valles de altura. Los macizos en donde se encuentran ubicados los lagos (Tabla 1) están conformados por uno o varios páramos (Figura 2). Siguiendo la clasificación del Instituto Humboldt (Morales et al., 2007), la mayoría de los lagos estudiados se encuentran en los complejos de páramos del sector Cordillera Oriental en los distritos de Boyacá y Cundinamarca. Dependiendo de su ubicación, los lagos se encuentran en el lado oriental o en el occidental de la cordillera, drenando sus aguas ya sea a la cuenca del Río Magdalena o la cuenca del Río Meta. En el flanco occidental de la cordillera se ubican: el complejo Guantiva – La Rusia, Complejo Rabanal – Río Bogotá y El Cerro Las Lomas. Guantiva – La Rusia está delimitado por los ríos Chicamocha al oriente y Suárez al occidente, en éste complejo se encuentran los lagos Pozo Negro, Pozo (pozo de los patos), Media (príncipes) y Cristalina. Rabanal – Río Bogotá, sobre el altiplano cundiboyacense, se encuentra el lago Verde del municipio de Ventaquemada. Y Cerro Las Lomas ubicado entre los municipios de Bojacá, Zipacón y Tena, en las estribaciones de la cordillera en el flanco que drena al Río Magdalena sobre la cuenca del Río Bogotá, se encuentra el lago Pedro Palo.

Tabla 1. Ubicación geográfica y altitud de los lagos de la Cordillera Oriental estudiados.

Lago	Macizo montañoso	Municipio	Altitud (msnm)	Latitud	Longitud	Clima
Pozo Negro	Guantiva-La Rusia	Belén	4010	6°05'49"	72°55'08"	bimodal
Cristalina	Guantiva-La Rusia	Duitama	3735	5°57'33"	73°05'05"	bimodal
Media	Guantiva-La Rusia	Duitama	3710	5°57'44"	73°05'08"	bimodal
Pozo	Guantiva-La Rusia	Duitama	3755	5°57'59"	73°05'05"	bimodal
Verde Vq	Rabanal	Ventaquemada	3310	5°24'46"	73°32'39"	bimodal
Pedro Palo	Cerro Las Lomas	Tena	2010	4°41'01"	74°23'15"	bimodal
Negra	Siscunsi-Ocetá	Mongua	3520	5°42'42"	72°47'20"	bimodal
Siscunsi	Siscunsi-Ocetá	Sogamoso	3685	5°38'50"	72°47'15"	bimodal
Calderona	Bijagual	Ciénega	3140	5°23'23"	73°14'40"	Unimodal
Gloria	Bijagual	Ciénega	3110	5°22'53"	73°15'00"	Unimodal
Pensilvania	Bijagual	Ciénega	3115	5°23'01"	73°14'54"	Unimodal
Jarilla	Mamapacha	Chinavita	3295	5°10'59"	73°16'34"	Unimodal
San Nicolás	Mamapacha	Chinavita	3305	5°10'44'	73°16'19"	Unimodal
Tarea	Mamapacha	Chinavita	3105	5°11'24"	73°15'47"	Unimodal
Verde Ub	Cuchilla de Ubalá	Ubalá	2410	4°45'20"	73°32'56"	Unimodal



En el flanco oriental de la Cordillera Oriental se encuentra el complejo de páramos Tota-Bijagual-Mamapacha, que se divide en tres sectores (Morales et al., 2007). Para este estudio se tuvieron en cuenta tres macizos de este complejo: Siscunsi – Ocetá, ubicado en el extremo nororiental de este, en los límites con el complejo Pisba, y los macizos de Bijagual y Mamapacha en el centro y sur del complejo. En el macizo Siscunsi – Ocetá se encuentran los lagos Negra, al norte, y Siscunsi al sur. En el macizo Bijagual se encuentran los lagos Calderona, Pensilvania y Gloria y en el macizo de Mamapacha los lagos Tarea, Jarilla y San Nicolás.

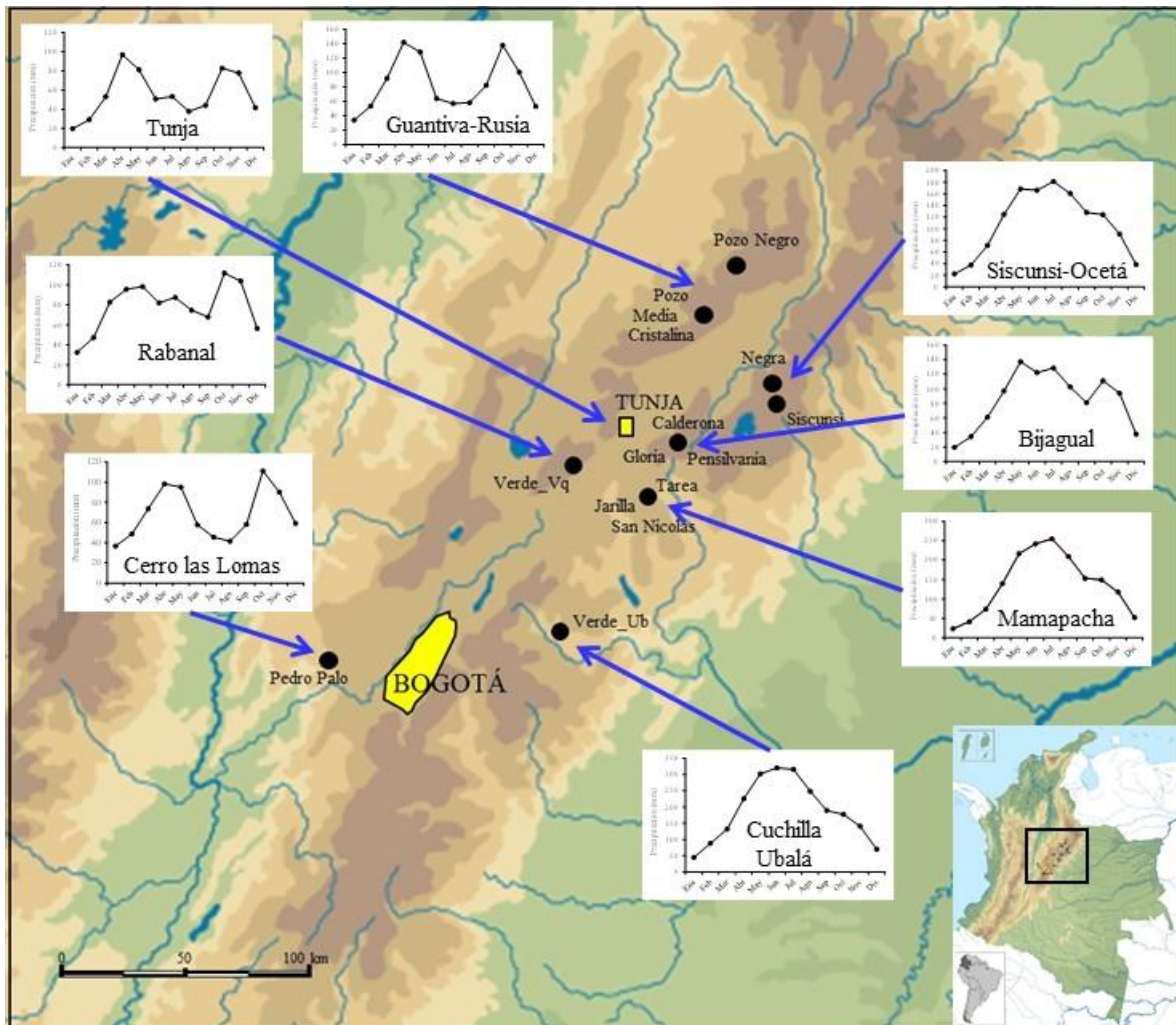


Figura 2. Ubicación de los lagos en los macizos de páramos de la Cordillera Oriental de Colombia y precipitación promedio.

El clima de la Cordillera Oriental cambia entre las dos vertientes (Figura 2). La vertiente occidental presenta un ciclo anual de precipitación bimodal, con dos épocas relativamente altas de lluvia y dos épocas más secas. La primera época seca va de diciembre hasta febrero, luego viene un incremento de lluvias de marzo a mayo. A mediados del año, usualmente de junio a septiembre, disminuye nuevamente la precipitación y entre octubre y noviembre se presentan las precipitaciones más fuertes del año. La vertiente oriental presenta un ciclo unimodal, en donde la época seca va de diciembre a marzo y la época lluviosa de abril a noviembre. Las diferencias en el régimen de lluvias, hacen que la vertiente oriental sea más húmeda. Sin embargo las condiciones climáticas de la Cordillera Oriental se ven afectadas por el fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) (Figura 3).

El ENOS consiste en la interacción climática a gran escala entre el océano y la atmósfera, asociada a un calentamiento (El Niño) o enfriamiento (La Niña) recurrente de la superficie del mar que se presenta con intervalos de varios años, extendiéndose por el Océano Pacífico ecuatorial central y oriental. Las variaciones de temperatura superficiales y subsuperficiales del Océano Pacífico, repercuten en variaciones sobre las masas atmosféricas al oriente y occidente del Pacífico ecuatorial, que tiene como consecuencia un incremento o disminución en la precipitación. Debido a su posición geográfica, cercana al Pacífico ecuatorial, Colombia recibe directamente los efectos del ciclo ENOS, cuya señal característica, en la fase La Niña, sobre la región Andina es un incremento en la precipitación (Montealegre, 2014) (Figura 3).

Para el caso de la región de estudio, tomando como modelo los datos de precipitación de la estación climatológica de Tunja, ubicada en la UPTC, se observa que durante el año 2009 la precipitación fue similar al promedio de los últimos 22 años, sin embargo, en 2010 y 2011 se observó el efecto del ENOS (Figura 3), con incrementos en la precipitación. En 2010 la lluvia aumentó entre abril y julio, sin embargo, en junio el valor fue similar al promedio total para este mes, y luego incremento nuevamente entre octubre y diciembre. En 2011 la lluvia se incrementó

durante casi todo el año, solamente en enero, junio, agosto y septiembre se observaron valores similares a los promedios históricos. La precipitación total anual fue mayor en 2011 que en 2010 (Figura 4). En 2010 aumento el 50% y en 2011 fue mayor al doble de la precipitación promedio multianual de los últimos 22 años.

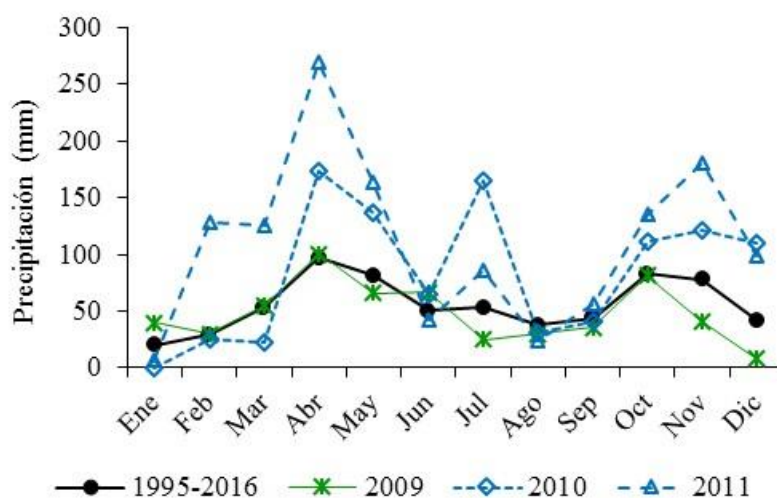


Figura 3. Precipitación promedio mensual en la ciudad de Tunja. Datos promedio de 1995 a 2016 y datos de los años 2009 a 2011. Estación climatológica de la UPTC.

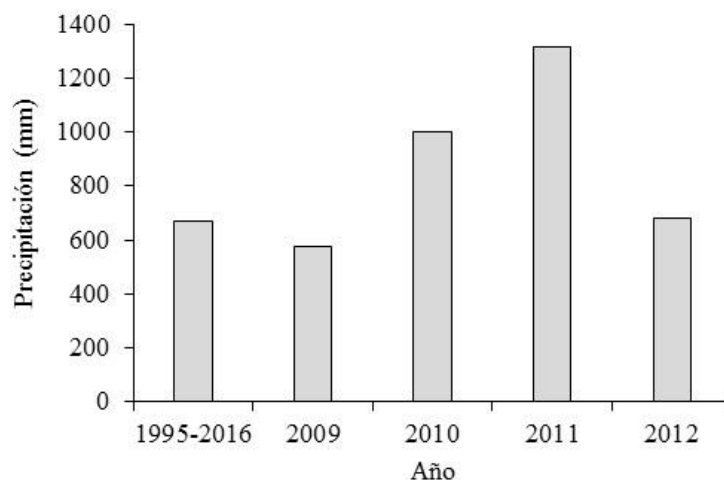


Figura 4. Precipitación total anual en la ciudad de Tunja. Datos promedio de 1995 a 2016 y datos de los años 2009 a 2012. Estación climatológica de la UPTC.

## **Características de los macizos montañosos en donde se ubican los lagos estudiados**

### **Complejo Guantiva – La Rusia**

En los límites entre Boyacá y Santander, la Cordillera Oriental se encuentra dividida en dos ramales, el oriental continua hacia el norte mientras el occidental forma el complejo de páramos Guantiva - La Rusia. En esta serranía se encuentran los páramos La Rusia y El Consuelo. En el Páramo La Rusia se encuentran los lagos Cristalina (Figura 5), Media (Figura 6) y Pozo (Figura 7); y en el páramo El Consuelo se ubica el lago Pozo Negro (Figura 8), que está a más de 4000 msnm. La serranía Guantiva – La Rusia se eleva desde Villa de Leyva hasta el Páramo de Guantiva, en los municipios de Onzaga (Santander) y Susacón (Boyacá). El páramo La Rusia se presenta en jurisdicción de Encino (Santander) y Duitama, Belén y Cerinza (Boyacá).



Figura 5. Lago Cristalina del páramo La Rusia.

En ésta región se encuentran bosques de robledales (*Quercus humboldtii*) acompañados de *W. tomentosa*, *Clusia inesiana*, *Viburnum tinoide* y *Ternstroemia meridionalis* (Marin-Corba & Betancur, 1997). La vegetación de estos páramos incluye pajonales, chuscales, frailejonales - rosatales y turberas con plantas que forman cojines en el suelo (Rangel-Ch, 2000). Es frecuente la presencia de especies del género *Festuca* (Stancík, 2003). La vegetación en superpáramo es escasa y crece en medio de suelo desnudo, se observan especies como *Draba sp.* (Rangel-Ch, 2000). Según los rangos altitudinales, esta franja se encuentra en pequeñas áreas de Coromoro, Onzaga y Belén.



Figura 6. Lago Media del páramo La Rusia.

Los páramos y humedales albergan gran cantidad de especies animales terrestres y acuáticas, muchas de ellas endémicas. En estudios recientes sobre la ecología de

los lagos del Páramo de La Rusia, se logró determinar la presencia de una nueva especie acuática de ácaro *Wandesia (Partnuniella) lehmanni* n. sp., (Pešić, Chatterjee, Herrera-Martínez, & Herrando-Pérez, 2010). Esta especie fue encontrada en el lago Media del complejo lagunar La Cascada en el Páramo La Rusia. Recientemente, también se amplió el rango de distribución del platelminto suramericano *Girardia festae*-Borelli-1898, que sólo había sido encontrado en Colombia en el Páramo de Cruz Verde, en 1914, por Fuhrman (Brusa, Negrete, Herrera-Martínez, & Herrando-Pérez, 2012). La especie fue encontrada en el lago Cristalina, ubicado a 3750 msnm ampliando de esta manera su rango altitudinal, el cual se consideraba hasta los 3200 msnm. En este páramo se encontraron 34 especies de aves relacionadas con los bosques de *P. quadrijuga*, esto representa cerca del 2% de las, aproximadamente 1830 especies reportadas para Colombia (Meneses & González, 2008).



Figura 7. Lago Pozo del páramo La Rusia.



Figura 8. Lago Pozo Negro del páramo Consuelo.

El clima en la zona de los páramos de La Rusia y Consuelo en el complejo Guantiva-La Rusia es bimodal (Figura 9). El primer periodo de lluvias se presenta entre marzo y mayo, luego, de junio hasta mediados de septiembre, disminuye la precipitación generando el primer periodo seco del año. De septiembre a noviembre aparece el segundo periodo de lluvias del año. De diciembre a febrero se presenta el periodo más seco del ciclo. La precipitación media anual es 999 mm con una media mensual de 84 mm. La humedad de esta región también se encuentra influenciada por el movimiento de corrientes de vientos locales y la posición de la serranía tiene efecto sobre el clima de sus dos vertientes (Herrera-Martínez, 2012). La vertiente nor-oriental, que drena hacia Santander es más húmeda y la vertiente que drena hacia Boyacá es más seca (IGA & EPAM, 2002).

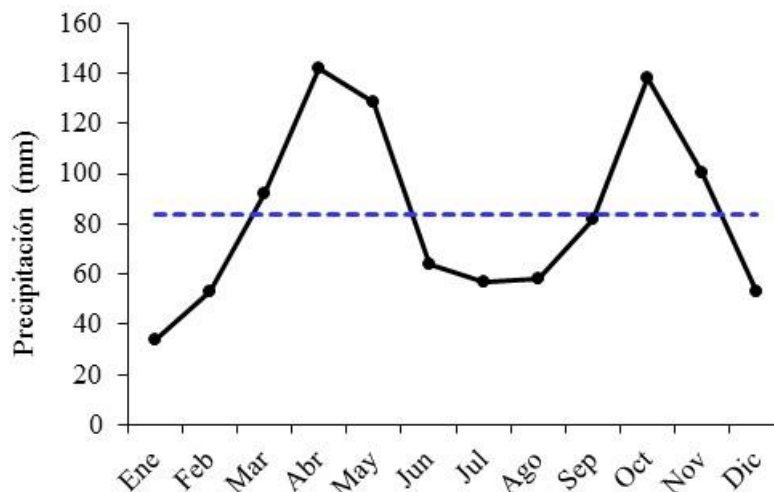


Figura 9. Precipitación promedio mensual en los Páramos La Rusia y El Consuelo. La línea discontinua representa el promedio mensual. Datos de 1981 a 2010 de siete estaciones climáticas del IDEAM.

## Páramo de Rabanal

En este páramo se encuentra ubicado el lago Verde (Figura 10) en área del municipio de Ventaquemada. Rabanal está ubicado en el centro de la Cordillera Oriental, en los Municipios de Samacá y Ventaquemada, del departamento de Boyacá, y Guachetá y Lenguaque y Villapinzón, del departamento de Cundinamarca. Su vertiente oriental se enfrenta hacia el sur oriente y la occidental hacia el altiplano de Ubaté – Chiquinquirá, en donde está ubicada la laguna de Fúquene (Herrera-Martínez, 2012). Este páramo hace parte del Complejo Rabanal – Río Bogotá, de importancia hídrica para la región, por la presencia de los embalses Teatinos y Gachaneca, que abastecen de agua a los distritos de riego de la región y a Tunja (Morales et al., 2007).

Rabanal se encuentra intervenido por la agricultura y la explotación minera. El grado de transformación de la región supera el 45% de su superficie total, debido al reemplazo de ecosistemas naturales por pastos para ganadería, cultivos de papa y sectores con remanentes de vegetación secundaria (Morales et al., 2007).





Figura 10. Lago Verde del páramo de Rabanal.

El lago Verde se formó sobre la unidad geológica Ksglt, que incluye las formaciones Arenisca Labor y Arenisca Tierna, del Grupo Guadalupe (Hubach, 1957). Esta unidad está conformada por cuarzo-arenitas de grano fino a medio, de color blanco a amarillo, en capas gruesas, y hacia el tope por cuarzo-arenitas de grano medio a grueso con estratificación cruzada (Hubach, 1931, 1957). Hidrogeológicamente, la unidad correspondiente a lago Verde está identificada como acuífero de alta productividad. Cerca de la represa de Teatinos se encuentra un acuífero, formación geológica impermeable que almacena agua e impide el flujo a través de sus poros e intersticios, funcionando como sello de las aguas de un acuífero (Hubach, 1957). El área pertenece a la denominada Selva o bosque andino con subpáramo o selva nublada y páramo propiamente dicho, y con altitudes entre 3200 hasta los 3600 msnm (Cuatrecasas, 1958). Sin embargo Las coberturas actuales son: Bosque natural, bosque cultivado, rastrojos, arbustales y pastizal natural andino o cultivado (Alcaldía de Ventaquemada, 2000). La composición florística que hoy se observa, como vestigios del bosque, en la zona andina húmeda y subhúmeda está dominada por *Weinmannia tomentosa* y *Gaque (Clusia sp.)*, en

una matriz de kicuyo (*Pennisetum clandestinum*) derivada de la ganadería artesanal de la zona. En la región se han observado: chite (*Hypericum sp.*), romero (*Arcytophyllum sp.*), romero (*Diplostephium sp.*), jarilla (*Stevia sp.*), *Ageratina sp.*, *Eupatorium sp.*, *Ilex sp.*, tuno (*Myconia sp.*), angelito (*Monachaetum sp.*), uva camarona (*Macleania sp.*), entre otros. Por encima de los 3200 msnm se encuentran colinas, laderas y sabanas de gramíneas, con gran variedad de frailejones; unas 17 especies, entre ellos: *Espeletia grandiflora*, *E. congestiflora*, *E. corymbosa*, *E. garciae*, *E. argétea*, *E. boyacensis*, cardones, *Puya sp.* y una nueva especie, *Espeletiopsis rabanalensis*, (Díaz-Piedrahita & Rodríguez-Cabeza, 2008).

El clima del complejo Rabanal – Río Bogotá es bimodal (Figura 11), sin embargo, la época seca menor realmente no es pronunciada y solo se observa una reducción en las precipitaciones mensuales que inician en junio y llegan a su mínimo en septiembre, pero solo en este último mes la precipitación mensual está por debajo del promedio (73 mm). Entre octubre y noviembre nuevamente se incrementa la lluvia y de diciembre a mediados de marzo es la época seca mayor. La precipitación total es de 863 mm al año.

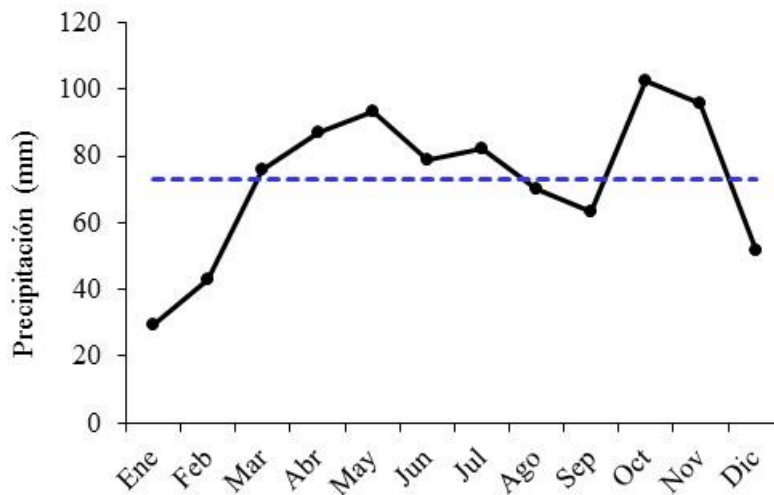


Figura 11. Precipitación promedio mensual en el Páramo de Rabanal. La línea discontinua representa el promedio mensual. Datos de 1981 a 2010 en la estación climática Teatinos del IDEAM a 3250 msnm.

## Cerro Las Lomas

El lago Pedro Palo (Figura 12) se encuentra ubicado al norte del Municipio de Tena, en límites con los municipios de La Mesa y Bojacá, sobre la ladera occidental de la Sabana de Bogotá (Cerro Las Lomas), en la vertiente occidental de la Cordillera Oriental. Hace parte de la Reserva Forestal Productora Protectora Laguna de Pedro Palo, y de la Reserva Natural de la Sociedad Civil Tenasucá de Pedro Palo.



Figura 12. Lago Pedro del Municipio de Tena.

El lago se encuentra en la formación vegetal bosque subandino (Cuatrecasas, 1958) o bosque muy húmedo montano bajo (Holdridge, 1967). En la zona persiste un bosque de roble andino (*Quercus humboldtii*) (Ayala, 1986). En esta región persisten algunos de los relictos de bosque nublado del lado occidental del departamento de Cundinamarca (Sarmiento-M, 2000). M. Hernández, Rosales, & Cortés (2016) realizaron un estudio de la diversidad florística de la reserva de Pedro Palo. Ellos identificaron 204 especies distribuidas en 117 géneros y 71 familias. 83% de la vegetación del bosque de niebla subandino es de origen tropical, 8% de zona templada y 6.5% holártico. Las familias con mayor riqueza de angiospermas en la

región son Asteraceae, Araceae Rubiaceae, Solanaceae, Orchidaceae, Piperaceae y Passifloraceae. Ayazo et al. (2013) realizaron una síntesis de la fauna reportada para el área de la reserva de Pedro Palo. Se conocen 10 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae, el vampiro *Desmodus rotundus*, dos ardillas (*Microsciurus pucheranii* y *Sciurus granatensis*) y posiblemente cuatro especies de la familia Erethizontidae (puerco espines: *Coendou bicolor*, *Coendou prehensilis*, *Coendou quichu* y *Echinoprocta rufescens*). La fauna de mamíferos puede ser potencialmente mayor. El bosque del Cerro Las Lomas es el hábitat del colibrí “tomineja moradita” (*Thalurania furcata*) (Ayala, 1986).

La zona está sometida a una fuerte intervención antrópica, ha sido deforestada para ampliar las zonas de pastoreo y está amenazada por la agricultura y la extracción de madera.

El ciclo de lluvias de la región del Cerro Las Lomas es bimodal (Figura 13). Las épocas lluviosas van de marzo a mayo y de mediados de septiembre a noviembre. Las dos épocas secas se presentan entre junio y septiembre, la primera y luego entre diciembre y mediados de marzo. La precipitación promedio mensual es 68 mm y anual 805 mm.

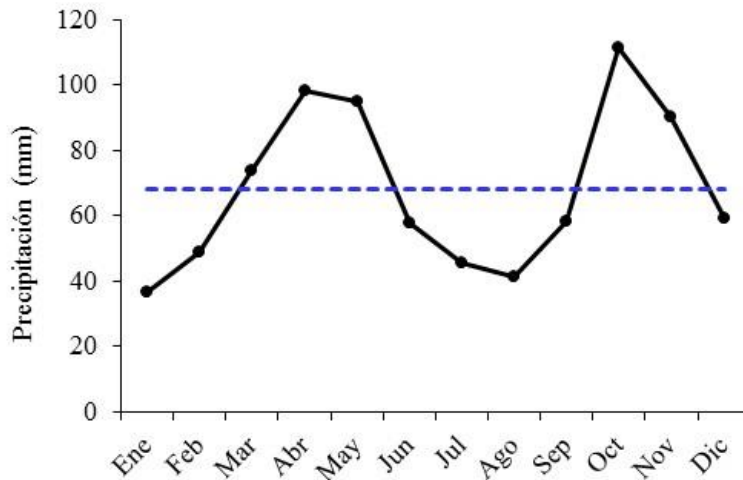


Figura 13. Precipitación promedio mensual en la región del lago Pedro Palo, Cerro Las Lomas. La línea discontinua representa el promedio mensual. Datos de 1981 a 2010 de 14 estaciones climáticas del IDEAM.

## **Macizo de Siscunsi – Ocetá**

El macizo Siscunsi – Ocetá hace parte del complejo de páramos Tota-Pisba-Cocuy y en él se encuentran los lagos Siscunsi (Figura 14) y Negra (Figura 15). En este corredor son abundantes los lagos como: Ogontá, Candelaria, La Estrella, Cuscagüe y Leonera, entre otros (Herrera-Martínez, 2012). Este páramo hace parte del área protegida Parque Natural Regional Unidad Biogeográfica Siscunsi-Ocetá, localizada en la Cordillera Oriental entre los municipios de Sogamoso, Aquitania, Monguí y Mongua. El área protegida tiene una extensión de 36300 ha entre 3000 y 4000 msnm (Vélez & Díaz, 2008).



Figura 14. Lago Siscunsi del macizo de Siscunsi-Ocetá.

El ecosistema predominante en este macizo es el páramo, con relictos escasos y dispersos de rastrojos y bosques altoandinos, y grandes áreas de pastizales para ganadería y cultivos. Las áreas con mayor intervención humana se encuentran por encima de los 3600 msnm, en sectores que deberían estar destinados a conservación (Barrera, 2010). En la zona se han inventariado 197 especies de

plantas vasculares distribuidas en 133 géneros y 50 familias, sobresaliendo la familia Asteraceae (correspondiente a diversas especies de frailejones y otros géneros) por presentar el mayor número de especies, seguida por las familias Ericaceae y Orchidiaceae (Corpoboyacá & Ctas, 2008). Se destaca la presencia de *Polylepis quadrijuga*, clasificada como vulnerable (VU) (Rangel-Ch, 2000) y endémica para el país. *P. quadrijuga* conforma pequeños remanentes en sectores aledaños al lago Negra.

El clima del complejo Tota-Pisba-Cocuy está determinado por su localización en la Cordillera Oriental respecto al ciclo de vientos tropicales, especialmente los Alisios del Sureste, de tal manera, que el lado occidental es más seco que el lado oriental. Por esta razón los páramos de Alfombras e Hirva, ubicados al nororiente del Lago de Tota, son húmedos y los páramos de Cortadera, el Alto del Pelado entre Chita y El Cocuy, y alto de Curíes, en Aquitania, son páramos secos (Herrera-Martínez, 2012). El ciclo de lluvias en el macizo de Siscunsi-Ocetá es unimodal (Figura 16). La época de lluvias va de abril a octubre y la época seca de noviembre a marzo. El promedio anual de precipitación es 1311 mm con una media mensual de 109 mm.



Figura 15. Lago Negra del macizo de Siscunsi-Ocetá.

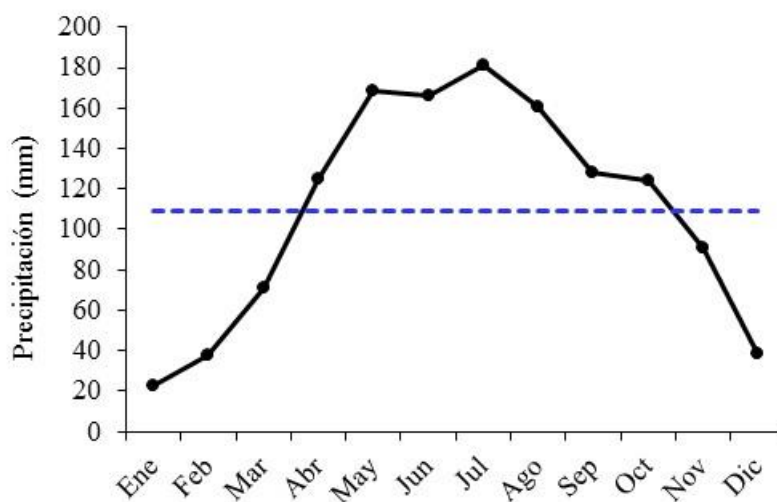


Figura 16. Precipitación promedio mensual en el macizo Siscunsi-Ocetá. La línea discontinua representa el promedio mensual. Datos de 1981 a 2010 en seis estaciones climáticas del IDEAM.

## Macizo de Bijagual

Los lagos Calderona (Figura 17), Pensilvania (Figura 18) y Gloria (Figura 19) se localizan en el Municipio de Ciénega, en el macizo de Bijagual. El lago Calderona se encuentra ubicado en la microcuenca San Vicente y Pensilvania y Gloria en la microcuenca de la quebrada El Guamo. El páramo de Bijagual se encuentra hacia el centro-occidente del departamento de Boyacá y hace parte del complejo de páramos Tota-Bijagual-Mamapacha. Presenta elevaciones desde 2400 hasta 3400 msnm.

La formación geológica que subyace el conjunto de lagos que conforman el complejo de Bijagual es Une (Hubach, 1931), conjunto de areniscas cuarzosas, con tres niveles de base a tope: Areniscas cuarzosas de grano fino a grano grueso, de color blanco, con lentejones de conglomerados finos; una unidad intermedia predominantemente lutítica; y una superior arenosa.



Figura 17. Lago Calderona del páramo de Bijagual.

El tipo de vegetación de la zona está definido como bosque abierto y matorrales y bosque denso (Tobo, 1999). Originalmente, la vertiente oriental de este páramo se encontraba cubierta de bosques, pero en la actualidad solo permanecen relictos, bordeando el filo de la cuchilla a lo largo del eje principal (Herrera-Martínez, 2012). La asociación fitosociológica esperada para el macizo de Bijagual, por encima de los 2600 msnm, es bosque enano del páramo andino, descrito por Cuatrecasas (1934) y van der Hammen & González (1963). Se caracteriza por vegetación baja con arbustos y árboles enanos en la zona de transición entre la vegetación andina y el páramo, en valles protegidos del viento. En el límite con la vegetación abierta del páramo se establecen bosques y matorrales altoandinos, como los dominados por especies de *Polylepis* (colorado), *Escallonia myrtillides* (tibar) y especies de *Miconia* (niguitos). Bijagual alberga una gran diversidad de organismos de diferentes grupos taxonómicos. Sin embargo, cabe resaltar la presencia de una especie de rana, al parecer endémica de esta región, descrita a finales del siglo pasado, *Eleutherodactylus mnionaetes* (J. D. Lynch, 1998).





Figura 18. Lago Pensilvania del páramo de Bijagual.



Figura 19. Lago Gloria del páramo de Bijagual.

El Macizo de Bijagual presenta una precipitación de 1025 mm anuales y 85 mm mensuales. El régimen de lluvias es unimodal (Figura 20), pero en septiembre se

observa una reducción en la precipitación que alcanza el promedio mensual. La época húmeda va de abril a noviembre y la seca de diciembre a marzo.

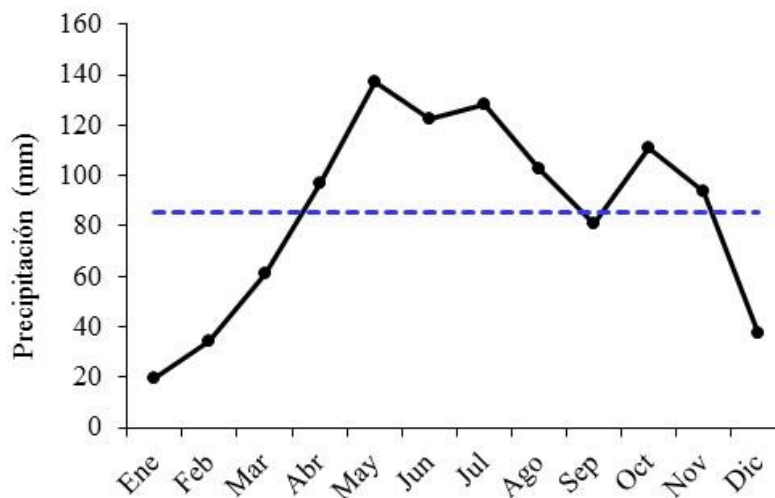


Figura 20. Precipitación promedio mensual en el Macizo de Bijagual. La línea discontinua representa el promedio mensual. Datos de 1981 a 2010 en dos estaciones climáticas del IDEAM.

## Macizo de Mamapacha

Los lagos Jarilla (Figura 21), San Nicolás (Figura 22) y Tarea (Figura 23) se encuentran en el macizo de Mamapacha, dentro del municipio de Chinavita. Desde 2400 msnm hacia arriba, el macizo de Mamapacha comprende una superficie de 27500 ha, de las cuales, más del 35% corresponden a Selva Andina y el resto a páramo (Vélez & Díaz, 2008). Mamapacha se conecta con el páramo de Bijagual a través de la Cuchilla Mesetas – Caguatá, dando continuidad a los ecosistemas de alta montaña (Herrera-Martínez, 2012). Sus cuencas producen agua que beneficia a los municipios de Garagoa, Miraflores y Zetaquirá. El piedemonte de esta región, hacia el lado oriental de la Cordillera Oriental, se encuentra conformado por sinclinales de gran amplitud, que presenta rocas del Terciario superior (Julivert, 1970). Geológicamente, los lagos de Mamapacha se encuentran ubicados sobre las

unidades Qal y Ksc (Hubach, 1931). Qal correspondiente a una formación de aluviales cuaternarios, con aluviones y terrazas bajas y la unidad Ksc, pertenece a la formación Chipaque, conjunto de lodolitas que se localizan en la parte superior del Grupo Villeta. Los lagos Jarilla, y San Nicolás se encuentran sobre la unidad Kiu, correspondiente a la formación Une (Hubach, 1957), que contiene areniscas cuarzosas de grano fino a grueso, de color blanco, con lentejones de conglomerados finos; una unidad intermedia predominantemente lutítica y una superior arenosa (E. Rodríguez, 2000). Gran parte del lago Tarea, también hace parte de este complejo.



Figura 21. Lago Jarilla del Páramo de Mamapacha.

El área de los lagos Jarilla y San Nicolás está compuesta de herbazales de pajonal y frailejones (Alcaldía de Chinavita, 2000). La zona presenta cuatro unidades de cobertura vegetal (Alvaro, Díaz, & Morales, 2007). Arbórea: formando un dosel continuo con alturas entre 10-20 m de *Weinmannia*, *Clusia* y *Alnus*, entre otras; Arbustiva: alturas menores de 10 m y dominancia de *Miconia sp.*, *Gaultheria sp.* y *Hedyosmun sp.*; Herbácea: con *Espeletia sp.*, *Calamagrostis effusa*, *Chusquea sp.*

y presencia de Ericaceae y Melastomataceae; y, finalmente asociaciones de briófitos y líquenes (*Cladonia sp.*, *Cladia aggregata*, *Parmelia sp.*, *Siphula sp.* y *Glossodium aversum*). Los musgos más comunes son *Sphagnum magellanicum* y especies de *Bryum*, *Campylopus*, *Leptodontium*, *Rhodobryum*, *Bartramia* y *Breutelia*. En hepáticas, se presentan especies de los géneros *Plagiochila*, *Bazzania* y *Riccardia*, como las más abundantes.



Figura 22. Lago San Nicolás del Páramo de Mamapacha. También es conocido como Larga.

Los lagos del Páramo de Mamapacha son de difícil acceso, ya que no existe carretera, y desde el municipio de Chinavita es necesaria una caminata de 6 a 7 horas aproximadamente, para acceder a los ellos. Sin embargo, en los alrededores de los lagos, principalmente en Tarea, se mantiene ganado vacuno que aprovecha la vegetación natural y vegetación secundaria que surge después de la deforestación. En el lago Tarea se realizan actividades de pesca deportiva, ya que la laguna posee truchas que fueron introducidas hace décadas y que, al parecer, se reproducen allí.

La precipitación media anual en el Macizo de Mamapacha es de 1662 mm, con un régimen de lluvias unimodal de 138 mm mensuales (Figura 24). La época de mayor precipitación se extiende de mayo a agosto y la época seca de diciembre a marzo.



Figura 23. Lago Tarea del Páramo de Mamapacha.

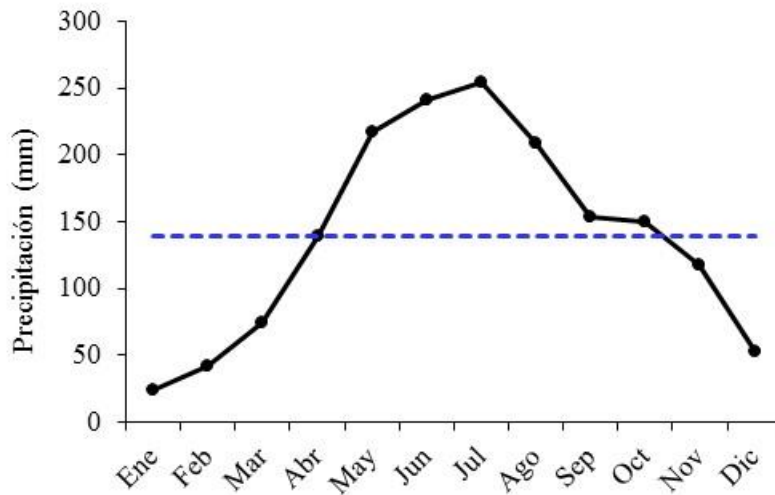


Figura 24. Precipitación promedio mensual en el Macizo de Mamapacha. La línea discontinua representa el promedio mensual. Datos de 1981 a 2010 en tres estaciones climáticas del IDEAM.

## Cuchilla de Ubalá

El lago Verde de Ubalá (Figura 25) se encuentra a 2400 msnm, aproximadamente a 15.5 km de la cabecera municipal de Ubalá. El lago se ubica sobre la ladera sur de la Cuchilla de Ubalá, que se extiende de sur a norte con alturas que alcanzan los 3100 msnm. La zona de la cuchilla ha perdido la mayor parte de su cobertura vegetal natural en ambos flancos y esta intervenida por ganadería, factor que tiene efecto directo sobre el lago Verde. Arellano & Rangel (2008) realizaron un estudio de la vegetación de los páramos de esta región, en el cual encontraron que los bosques altoandinos están dominados por *Weinmannia microphylla* y se encuentran chuscales de *Chusquea tessellata*, entremezclados con pajonales de *Calamagrostis bogotensis*. En la zona se encuentran felinos como ocelotes (*Leopardus pardalis*) y margay (*Leopardus wiedii*) (Valderrama, 2013). La región tiene una precipitación media aproximada de 2250 mm al año y 188 mm al mes (Figura 26). El ciclo de lluvias es unimodal, con el periodo húmedo de abril a mediados de octubre y seco desde octubre-noviembre hasta marzo.



Figura 25. Lago Verde del Municipio de Ubalá.

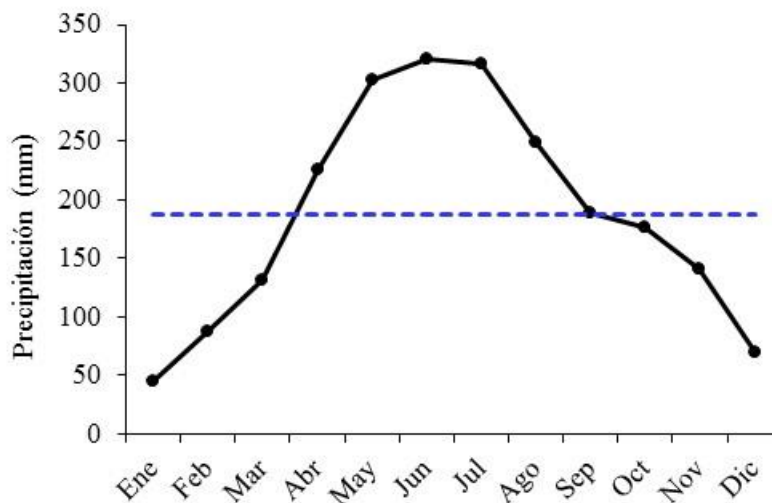


Figura 26. Precipitación promedio mensual en la región del lago Verde de Ubalá. La línea discontinua representa el promedio mensual. Datos de 1981 a 2010 de ocho estaciones climáticas del IDEAM.

## Referencias

- Acero, A. (1977). Informe sobre la pesca continental y la piscicultura en Colombia. *Informes de Pesca*, 3(159), 19-36.
- Alcaldía de Chinavita. (2000). *Esquema de Ordenamiento Territorial de Chinavita*. Biblioteca del Municipio, Chinavita.
- Alcaldía de Ventaquemada. (2000). *Esquema de Ordenamiento Territorial Ventaquemada*. Ventaquemada.
- Alvaro, W. R., Díaz, M. P., & Morales, M. E. (2007). Catálogo comentado de las hepáticas del cerro de Mamapacha, municipio de Chinavita - Boyacá, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 12(1), 67-86.
- Alley, R. B. (2000). The Younger Dryas cold interval as viewed from central Greenland. *Quaternary Science Reviews*, 19(1-5), 213-226.
- Arellano, H., & Rangel, O. (2008). Patrones en la distribución de la vegetación en áreas de páramo de Colombia: heterogeneidad y dependencia espacial. *Caldasia*, 30(2), 355-411.
- Arroyo, G. A. M., López, E., & Voltolina, D. (2008). Planktonic crustacean assemblages of three reservoirs from the Mexican Central Plateau: relationships with biotic and abiotic factors. *Hidrobiológica*, 18(1), 75-83.

- Ayala, A. V. (1986). Aspectos de la relación entre *Thalurania Furcata Colombica* (Aves Trochilidae) y las flores en que liba, en un bosque subandino. *Caldasia*, 14(68-79), 549-562.
- Ayazo, R. A., Muñoz, C. A., M., Silva, Ariza, L. A., Avella, G. C., Ávila, Y. A., . . . Martínez, D. A. (2013). *Plan de Manejo Ambiental de la Reserva Forestal Productora Protectora Laguna de Pedro Palo*. Bogotá: Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca -CAR.
- Azócar, A, & Monasterio, M. (1980). Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. In M. Monasterio (Ed.), *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos* (pp. 207-223). Merida: Editorial de la Universidad de Los Andes.
- Barrera, M. (2010). *Formulación del Plan de Manejo del Parque Natural Regional Siscunsi Ocetá, mediante la participación local y la actualización de los planes de manejo preexistentes para los páramos de Siscunsi Ocetá*. Corpoboyacá y Fundación Neotropical, Tunja.
- Berger, W. H. (1990). Geosphere Fluctuations: Short Term Instabilities in the Earth's System The younger dryas cold spell—a quest for causes. *Global and Planetary Change*, 3(3), 219-237.
- Bergquist, A. M., Carpenter, S. R., & Latino, J. C. (1985). Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. *Limnology and Oceanography*, 30(5), 1037-1045.
- Bradford, D F. (1989). Allotopic distribution of native frogs and introduced fishes in high Sierra Nevada lakes of California: implication of the negative effect of fish introductions. *Copeia*, 1989(3), 775-778.
- Bradford, D F, Tabatabai, F, & Graber, D M. (1993). Isolation of remaining populations of the native frog, *Rana muscosa*, by introduced fishes in Sequoia and Kings Canyon National Parks, California. *Conservation Biology*, 7(4), 882-888.
- Brooks, J. L., & Dodson, S. I. (1965). Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150(3692), 28-35.
- Brown, J. H., & Sax, D. F. (2007). Do biological invasions decrease biodiversity? *Conservation Magazine*, 8, 16–17.
- Brusa, F., Negrete, L., Herrera-Martínez, Y., & Herrando-Pérez, S. (2012). *Girardia festae* (Borelli, 1898) (Platyhelminthes: Tricladida: Dugesiidae): Distribution extension in a high-altitude lake from Colombia. *Check List*, 8(2), 276-279.
- Buria, L, Albarino, R, Villanueva, V D, Modenutti, B, & Balseiro, E. (2007). Impact of exotic rainbow trout on the benthic macroinvertebrate community from Andean-Patagonian headwater streams. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 168(2), 145-154.



- Burns, C W. (1968). The relationship between body size of filterfeeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnology and Oceanography*, 13(4), 675-678.
- Caballero, V., Parra, M., & Mora Bohorquez, A. R. (2010). Levantamiento de la cordillera oriental de Colombia durante el eoceno tardío–oligoceno temprano: proveniencia sedimentaria en el sinclinal de nuevo mundo, cuenca Valle Medio del Magdalena. *Boletín de Geología*, 32(1), 45-77.
- Caldas, F J. (1951). Memoria sobre la nivelación de las plantas que se cultivan en la vecindad del Ecuador (reimpresión de 1813). *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 8(30), 168-172.
- Carlisle, D M, & Hawkins, C P. (1998). Relationships between invertebrate assemblage structure, 2 trout species, and habitat structure in Utah mountain lakes. *Journal of the North American Benthological Society*, 286-300.
- Carpenter, S R, & Kitchell, J F. (1996). *The trophic cascade in lakes*: Cambridge University Press.
- Carpenter, S. R., Cole, J. J., Hodgson, J. R., Kitchell, J. F., Pace, M. L., Bade, D., . . . Schindler, D. E. (2001). Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological Monographs*, 71(2), 163-186.
- Carpenter, S. R., & Kitchell, J. F. (1984). Plankton community structure and limnetic primary production. *American Naturalist*, 124(2), 159-172.
- Carpenter, S. R., & Kitchell, J. F. (1987). The temporal scale of variance in limnetic primary production. *American Naturalist*, 129(3), 417-433.
- Carpenter, S. R., & Kitchell, J. F. (1992). Trophic Cascade and Biomanipulation: Interface of Research and Management-A Reply to the Comment by DeMelo et al. *Limnology and Oceanography*, 37(1), 208-213.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., & Hodgson, J. R. (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35(10), 634-639.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., Hodgson, J. R., Cochran, P. A., Elser, J. J., Elser, M. M., . . . Von Ende, C. N. (1987). Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology*, 68(6), 1863-1876.
- Catalán, J., Camarero, L., Felip, M., Pla, S., Ventura, M., Buchaca, T., . . . Casamayor, E. O. (2006). High mountain lakes: extreme habitats and witnesses of environmental changes. *Limnetica*, 25(1-2), 551-583.
- Cooper, M. A., Addison, F. T., Alvarez, R., Coral, M., Graham, R. H., Hayward, A. B., . . . Peñas, R. (1995). Basin development and tectonic history of the Llanos Basin, Eastern Cordillera, and middle Magdalena Valley, Colombia. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 79(10), 1421-1443.
- Corpoboyacá, & Ctas. (2008). *Estudio de caracterización biótica, socioeconómica, zonificación ambiental y propuesta de delimitación del área a declarar como protegida en siscunsi-Ocetá*. [Informe final convenio de cooperación 091-07-02]. Corpoboyacá, Tunja.

- Crowl, T A, Townsend, C R, & McIntosh, A R. (1992). The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia. *Reviews in fish biology and fisheries*, 2(3), 217-241.
- Cuatrecasas, J. (1934). *Observaciones geobotánicas en Colombia*. Madrid: Junta para Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas.
- Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 10(40), 221-268.
- DeMott, W R, & Kerfoot, W C. (1982). Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology*, 63(6), 1949-1966.
- Díaz-Piedrahita, S., & Rodríguez-Cabeza, B. V. (2008). Novedades en los géneros *Espeletia* Mutis ex Humb. & Bonpl. y *Espeletiopsis* Cuatrec. (Asteraceae, Heliantheae, Espeletiinae). *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 32(125), 455-464.
- Dollfus, O. (1974). La Cordillera de los Andes: presentación de los problemas geomorfológicos. *Bulletin de l'Institut français d'études andines*, 3(4), 1-36.
- Donald, D B, Vinebrooke, R D, Anderson, R S, Syrgiannis, J, & Graham, M D. (2001). Recovery of zooplankton assemblages in mountain lakes from the effects of introduced sport fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(9), 1822-1830.
- Epanchin, P. N., Knapp, R. A., & Lawler, S. P. (2010). Nonnative trout impact an alpine-nesting bird by altering aquatic-insect subsidies. *Ecology*, 91(8), 2406-2415.
- Fernandez, L. (2005). Risk of extinction of a rare catfish of Andean groundwater and its priority for conservation. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 34(3), 269-270.
- Finlay, J C, & Vredenburg, V T. (2007). Introduced trout sever trophic connections in watersheds: consequences for a declining amphibian. *Ecology*, 88(9), 2187-2198.
- Flórez, A. (2003). *Colombia: evolución de sus relieves y modelados*. Bogotá, Colombia: Unibiblos, Universidad Nacional de Colombia.
- Fukushima, M, Takamura, N, Sun, L, Nakagawa, M, Matsushige, K, & Xie, P. (1999). Changes in the plankton community following introduction of filter-feeding planktivorous fish. *Freshwater Biology*, 42(4), 719-735.
- Galbraith Jr, M G. (1967). Size-selective predation on *Daphnia* by rainbow trout and yellow perch. *Transactions of the American Fisheries Society*, 96(1), 1-10.
- Galvis, J., de la Espriella, R., & Cortés, R. (2006). Vulcanismo cenozoico en la Sabana de Bogotá. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 30(117), 495-502.
- Galvis, J., & Mojica, D. (2003). Cubiarteas piroclásticas cenozoicas en la parte septentrional del Valle Medio del Magdalena y Mesas de Santander. *Revista*

*De La Academia Colombiana De Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 27(103), 217-223.

- Gansser, Augusto. (1973). Facts and theories on the Andes. *Journal of the Geological Society*, 129(2), 93-131.
- Geller, W, & Müller, H. (1981). The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia*, 49(3), 316-321.
- Gozlan, R. E. (2008). Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? *Fish and Fisheries*, 9(1), 106-115.
- Hairston, N G, Smith, F E, & Slobodkin, L B. (1960). Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 94(879), 421.
- Herbst, D. B., Silldorff, E. L., & Cooper, S. D. (2009). The influence of introduced trout on the benthic communities of paired headwater streams in the Sierra Nevada of California. *Freshwater Biology*, 54(6), 1324-1342.
- Hernández, J., Ortiz, R., Walschburger, T., & Hurtado, A. (1992). Centros de endemismo en Colombia. In G. Halffter (Ed.), *La diversidad biológica de iberoamérica I* (Vol. 1, pp. 175–190). Xalapa, México: Instituto de Ecología, A.C.
- Hernández, M., Rosales, N., & Cortés, S. P. (2016). Riqueza y diversidad florística de un bosque de niebla subandino en la Reserva Forestal Laguna De Pedro Palo (Tena–Cundinamarca, Colombia). *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 7(1), 32-47.
- Herrera-Martínez, Y. (Ed). (2012). *Estudio ecológico de las comunidades hidrobiológicas en humedales altoandinos de la Cordillera Oriental de Colombia*. Tunja.
- Hessen, D. O., Faafeng, B. A., Smith, V. H., Bakkestuen, V., & Walseng, B. (2006). Extrinsic and intrinsic controls of zooplankton diversity in lakes. *Ecology*, 87(2), 433-443.
- Holdridge, L.R. (1967). *Life zone ecology*. San José de Costa Rica: Tropical Science Center.
- Hrbáček, J., Dvorakova, M., Kořínek, V., & Prochazkova, L. (1961). Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. *Mitteilungen Internationale Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie*, 14, 192-195.
- Hubach, E. (1931). *Geología petrolífera del departamento de Norte de Santander*: Ministerio de Minas y Petróleos, Servicio Geológico Nacional.
- Hubach, E. (1957). *Contribución a las unidades estratigráficas de Colombia*. Bogotá D.E.: Instituto Geológico Nacional.
- Hurlbert, S. H., Loayza, W., & Moreno, T. (1986). Fish-flamingo-plankton interactions in the Peruvian Andes. *Limnology and Oceanography*, 31(3), 457-468.

- Huryñ, A D. (1998). Ecosystem-level evidence for top-down and bottom-up control of production in a grassland stream system. *Oecologia*, 115(1), 173-183.
- IGA, & EPAM. (2002). *Zonificación ambiental territorial escala 1:100.000 de los páramos, subpáramos y bosques altoandinos del nororiente colombiano*. MINAMBIENTE, CAS, CDMB, CORPONOS, CORPOCHIVOR y CORPOBOYACA, Bogotá.
- Jellyman, P G, & McIntosh, A R. (2008). The influence of habitat availability and adult density on non-diadromous galaxiid fry settlement in New Zealand. *Journal of Fish Biology*, 72(1), 143-156.
- Jeppesen, E, Jensen, J P, Jensen, C, Faafeng, B, Hessen, D O, Søndergaard, M, . . . Christoffersen, K. (2003). The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the arctic. *Ecosystems*, 6(4), 313-325.
- Jeppesen, E, Jensen, J P, Søndergaard, M, Lauridsen, T, Pedersen, L J, & Jensen, L. (1997). Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*, 342/343, 151-164.
- Julivert, M. (1970). Cover and basement tectonics in the Cordillera Oriental of Colombia, South America, and a comparison with some other folded chains. *Geological Society of America Bulletin*, 81(12), 3623-3646.
- Kleppel, G S. (1993). On the diets of calanoid copepods. *Marine Ecology-Progress Series*, 99, 183-183.
- Knapp, R A. (1996). *Non-native trout in natural lakes of the Sierra Nevada: an analysis of their distribution and impacts on native aquatic biota*. Paper presented at the Assessments and scientific basis for management options, Mammoth Lakes, California.
- Lehman, J T, & Sandgren, C D. (1985). Species-specific rates of growth and grazing loss among freshwater algae. *Limnology and Oceanography*, 30(1), 34-46.
- Lynch, J. D. (1998). New frog (genus *Eleutherodactylus*) from cloud forests of southern Boyacá. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 22(84), 429-432.
- Lynch, M, & Shapiro, J. (1981). Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 26(1), 86-102.
- Macchi, P J, Pascual, M A, & Vigliano, P H. (2007). Differential piscivory of the native *Percichthys trucha* and exotic salmonids upon the native forage fish *Galaxias maculatus* in Patagonian Andean lakes. *Limnologica*, 37(1), 76-87.
- MacLennan, M. M., & Vinebrooke, R. D. (2016). Effects of non-native trout, higher temperatures and regional biodiversity on zooplankton communities of alpine lakes. *Hydrobiologia*, 770(1), 193-208.
- Marin-Corba, C. A., & Betancur, J. (1997). Estudio florístico en un robleal del Santuario de Flora y Fauna de Iguaque (Boyacá, Colombia). *Revista*

- Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 21(80), 249-259.
- McIntosh, A R. (2000). Habitat-and size-related variations in exotic trout impacts on native galaxiid fishes in New Zealand streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(10), 2140-2151.
- McNaught, A. S., Schindler, D. W., Parker, B. R., Paul, A. J., Anderson, R. S., Donald, D. B., & Agbeti, M. (1999). Restoration of the food web of an alpine lake following fish stocking. *Limnology and Oceanography*, 44(1), 127-136.
- McQueen, D. J., Johannes, M. R. S., Post, J. R., Stewart, T. J., & Lean, D. R. S. (1989). Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs*, 59(3), 289-309.
- Meijer, M L, Jeppesen, E, Donk, E, Moss, B, Scheffer, M, Lammens, E, . . . Faafeng, B A. (1994). Long-term responses to fish-stock reduction in small shallow lakes: Interpretation of five-year results of four biomanipulation cases in the Netherlands and Denmark. *Hydrobiologia*, 275-276(1), 457-466.
- Meneses, A., & González, D. (2008). *Relación entre la diversidad de avifauna y la estructura y composición florística en bosques de Polylepis quadrijugá del Páramo de la Rusia – Duitama (Boyacá - Colombia)*. (Biología), Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja.
- Milardi, M., Siitonen, S., Lappalainen, J., Liljendahl, A., & Weckström, J. (2016). The impact of trout introductions on macro- and micro-invertebrate communities of fishless boreal lakes. *Journal of Paleolimnology*, 55(3), 273-287.
- Miles, C. (1942). Descripción sistemática del "pez graso" del Lago de Tota (Boyacá). *Caldasia*, 5, 55–58.
- Montealegre, J. E. (2014). *Actualización del componente Meteorológico del modelo institucional del IDEAM sobre el efecto climático de los fenómenos El Niño Y La Niña en Colombia*. Bogotá: IDEAM.
- Mora, G., Téllez, L. S., Cala, P., & Guillot, G. (1992). Estudio bioecológico de la ictiofauna del Lago de Tota (Boyacá-Colombia), con énfasis en la trucha arco iris, *Oncorhynchus mykiss*. *Revista De La Academia Colombiana De Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 18(70), 409-422.
- Morales, M., Otero, J., van der Hammen, T., Torres, A, Cadena, C., Pedraza, C., . . . Cárdenas, L. (2007). *Atlas de páramos de Colombia*. Bogotá D.C.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Muscheler, R., Kromer, B., Björck, S., Svensson, A., Friedrich, M., Kaiser, K. F., & Southon, J. (2008). Tree rings and ice cores reveal 14C calibration uncertainties during the Younger Dryas. *Nature Geoscience*, 1(4), 263-267.
- Olsson, K, Stenroth, P, Nyström, P, Holmqvist, N, McIntosh, A R, & Winterbourn, M J. (2006). Does natural acidity mediate interactions between introduced brown trout, native fish, crayfish and other invertebrates in West Coast New Zealand streams? *Biological Conservation*, 130(2), 255-267.

- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R., & Kitchell, J. F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(12), 483-488.
- Parker, B R, Schindler, D W, Donald, D B, & Anderson, R S. (2001). The effects of stocking and removal of a nonnative salmonid on the plankton of an alpine lake. *Ecosystems*, 4(4), 334-345.
- Parra, M., Mora, A., Sobel, E. R., Strecker, M. R., & González, R. (2009). Episodic orogenic front migration in the northern Andes: Constraints from low-temperature thermochronology in the Eastern Cordillera, Colombia. *Tectonics*, 28(TC4004), 1-27.
- Pešić, V., Chatterjee, T., Herrera-Martínez, Y., & Herrando-Pérez, S. (2010). *Wandesia (Partnuniella) lehmanni* a new water mite species (Acari: Hydrachnidia, Hydryphantidae) from a high-altitude lake in the Colombian Andes. *International Journal of Acarology*, 36(1), 53-58.
- Rangel-Ch, J. O. (2000). Región paramuna y franja aledaña en Colombia. In J. O. Rangel-Ch (Ed.), *Colombia diversidad biótica III. La región de vida paramuna* (Vol. III, pp. 1-23). Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales.
- Reissig, M, Trochine, C, Queimalinos, C, Balseiro, E, & Modenutti, B. (2006). Impact of fish introduction on planktonic food webs in lakes of the Patagonian Plateau. *Biological Conservation*, 132(4), 437-447.
- Reissig, M., Trochine, C., Queimaliños, C., Balseiro, E., & Modenutti, B. (2006). Impact of fish introduction on planktonic food webs in lakes of the Patagonian Plateau. *Biological Conservation*, 132(4), 437-447.
- Rincón, D. A., & Martínez, J. I. (2010). El evento “Younger Dryas” en el norte de Suramérica. *Boletín de Geología*, 26(42), 39-55.
- Rodríguez, A. J. , & Solano, O. (2002). *Mapa geológico del departamento de Boyacá*. Bogotá: Ministerio de Minas y Energía.
- Rodríguez, E. (2000). *Formación Chipaque*. Bogotá D.C.: Ingeominas.
- Roldán, G., & Ramírez, J.J. (2008). *Fundamentos de limnología neotropical* (2a ed.). Medellín: Editorial Universidad de Antioquia.
- Sagoff, M. (2007). Are nonnative species harmful. *Conservation Magazine*, 8, 20–21.
- Sarmiento-M, C. E. (2000). Comparación de tres clases de transectos para la captura de hormigas en dos formaciones vegetales. *Caldasia*, 22(2), 317-326.
- Sarnelle, O., & Knapp, R. A. (2005). Nutrient recycling by fish versus zooplankton grazing as drivers of the trophic cascade in alpine lakes. *Limnology and Oceanography*, 50(6), 2032-2042.

- Schilling, E. G., Loftin, C. S., & Huryn, A. D. (2009). Macroinvertebrates as indicators of fish absence in naturally fishless lakes. *Freshwater Biology*, 54(1), 181-202.
- Sinistro, R. (2010). Top-down and bottom-up regulation of planktonic communities in a warm temperate wetland. *Journal of Plankton Research*, 32(2), 209-220.
- Sommer, F, Stibor, H, Sommer, U, & Velimirov, B. (2000). Grazing by mesozooplankton from Kiel Bight, Baltic Sea, on different sized algae and natural seston size fractions. *Marine ecology. Progress series(Halstenbek)*, 199, 43-53.
- Sommer, U, Sommer, F, Santer, B, Jamieson, C, Boersma, M, Becker, C, & Hansen, T. (2001). Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton. *Ecology Letters*, 4(6), 545-550.
- Sommer, U, Stibor, H, Katechakis, A, Sommer, F, & Hansen, T. (2002). Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production. *Hydrobiologia*, 484(1), 11-20.
- Stancík, D. (2003). Las especies del género Festuca (Poaceae) en Colombia. *Darwiniana*, 41(1-4), 93-153.
- Stoddard, J L. (1987). Microcrustacean communities of high-elevation lakes in the Sierra Nevada, California. *Journal of Plankton Research*, 9(4), 631-650.
- Tobo, E. (1999). Esquema de Ordenamiento Territorial Municipio de Ciénega, Boyacá. Ciénega: Municipio de Ciénega.
- Townsend, C R. (2003). Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conservation Biology*, 17(1), 38-47.
- Valderrama, C. A. (2013). Densidad de ocelote y abundancias relativas de ocelote y margay, usando datos de cámaras trampa en la cordillera oriental de los Andes colombianos. In E. Payán & C. Castaño (Eds.), *Grandes Felinos de Colombia* (Vol. 1, pp. 192). Bogotá: Panthera Colombia, Conservación Internacional Colombia, Cat Specialist Group IUCN/SSC y Fundación Herencia Ambiental Caribe.
- van der Hammen, T. (1960). Estratigrafía del Terciario y Maestrichtiano continentales y tectogénesis de los Andes Colombianos. *Boletín Geológico* (1958), VI(1-3), 67-125.
- van der Hammen, T., & González, E. (1963). Historia de clima y vegetación del Pleistoceno Superior y del Holoceno de la Sabana de Bogotá. *Boletín geológico, Servicio Geológico Nacional*, 11(1-3), 189-266.
- van der Hammen, T., & Hooghiemstra, H. (2000). Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews*, 19(8), 725-742.

- Vanni, M. J. (1987). Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of a phytoplankton community. *Ecology*, 68(3), 624-635.
- Vargas, C. A., Pujades, L. G., Ugalde, A., & Canas, J. A. (2002). Estado de deformación y esfuerzos en el territorio colombiano. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 26(100), 373-391.
- Vélez, N., & Díaz, M. C. (2008). Formulación del plan de manejo ambiental de humedales a partir de su caracterización, diagnóstico, zonificación ambiental y formulación de programas y proyectos prioritarios para su conservación, restauración y uso sostenible ubicados en cuatro áreas priorizadas en la jurisdicción de CORPOCHIVOR (Macizos de Mamapacha, Bijagual, Cristales y Castillejo) Bogotá: Corpochivor - Unión Temporal Mundo Nuevo.
- Welcomme, R. L. (1988). *International introductions of inland aquatic species*: Fisheries Department FAO.
- Wissinger, S A, McIntosh, A R, & Greig, H S. (2006). Impacts of introduced brown and rainbow trout on benthic invertebrate communities in shallow New Zealand lakes. *Freshwater Biology*, 51(11), 2009-2028.



# **Capítulo 1. Alteraciones en la estructura de los invertebrados acuáticos en lagos andinos tropicales sin peces, por efecto de la dieta de peces introducidos**

## **1.1 Introducción**

Las estructuras de invertebrados acuáticos de los lagos están determinadas por factores bióticos y abióticos (Pope & Hannelly, 2013), entre estos, la introducción de peces exóticos, es considerado uno con mayor efecto sobre la estructura trófica y el funcionamiento de los ecosistemas continentales (Simon & Townsend, 2003; Vitousek, D'Antonio, Loope, & Westbrooks, 1996), alterándolos a diferentes niveles (individuo, población, comunidad y ecosistema) de manera compleja (Bo, Cammarata, Candioto, & Fenoglio, 2012; Simon & Townsend, 2003). Entre sus efectos están la alteración de la biodiversidad (Fenoglio, Bo, Cucco, Mercalli, & Malacarne, 2010; Reissig, Trochine, Queimaliños, Balseiro, & Modenutti, 2006) y la pérdida de organismos nativos (Bo et al., 2012). *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum 1792) es una de las especies invasoras que más se ha dispersado por el mundo (Gozlan, Britton, Cowx, & Copp, 2010) y de las que mayor impacto ha generado (Lowe, Browne, Boudjelas, & De Poorter, 2004). Los salmónidos que han sido introducidos, pueden afectar diversos organismos acuáticos (Epanchin, Knapp, & Lawler, 2010), como macroinvertebrados bentónicos (Herbst, Silldorff, & Cooper, 2009; Milardi, Siitonen, Lappalainen, Liljendahl, & Weckström, 2016; Schilling, Loftin, & Huryn, 2009) y crustáceos zooplanctónicos (MacLennan & Vinebrooke, 2016; McNaught et al., 1999; Reissig et al., 2006). Al parecer, los macroinvertebrados de lagos pequeños, ubicados en las zonas altas y que carecían de peces, son más vulnerables a depredación de los peces (McQueen, Johannes, Post, Stewart, & Lean, 1989). Además de factores bióticos, los invertebrados acuáticos también son afectados por gradientes ambientales espaciales

relacionados con la altitud (Arroyo, López, & Voltolina, 2008; Hessen, Faafeng, Smith, Bakkestuen, & Walseng, 2006), que determinan cambios en las condiciones fisicoquímicas de los lagos. Por ejemplo, el tamaño (Bitušík, Svitok, Kološta, & Hubková, 2006) y la temperatura, explican la estructura de los macroinvertebrados en lagos de montaña (Bitušík et al., 2006; de Mendoza & Catalan, 2010).

Grandes esfuerzos se han realizado a nivel global para evaluar el impacto de las especies foráneas en todo el mundo; sin embargo, aún permanecen regiones pobremente estudiadas (Thomsen et al., 2014), como la zona de alta montaña en la Cordillera Oriental de Colombia, en donde el estudio de Mora, Téllez, Cala, & Guillot (1992) es pionero. Tampoco se conocen estudios enfocados en establecer el efecto sinérgico de peces foráneos con el gradiente altitudinal. El objetivo de este estudio fue, evaluar el efecto de la depredación por peces exóticos sobre invertebrados bentónicos y planctónicos de los lagos ubicados en un gradiente altitudinal de la Cordillera Oriental en Colombia. Con este propósito se realizaron análisis de la dieta de los peces introducidos, de la estructura de los macroinvertebrados bentónicos presentes en los lagos, y de calanoideos y dáfnidos planctónicos; con el propósito de estimar el impacto de la depredación sobre los invertebrados.

## **1.2 Métodos**

### **1.2.1 Área de estudio**

El estudio se realizó en 15 lagos de la Cordillera Oriental de Colombia (COC), ubicados en los departamentos de Boyacá y Cundinamarca, entre los límites de los pisos térmicos templado y frío (2000 msnm) y los límites entre la zona de páramo y nival (4000 msnm), según la clasificación de Caldas (IGAC, 2003) (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Trece de los quince lagos, se localizan en zonas de páramo y superpáramo, uno en la zona fría y otro en los límites con la zona templada. El área de los lagos se encuentra entre 0.83 y 18.92 ha, y la profundidad entre 0.8 y 33 m. La temperatura diurna varió de 8.7 a 17.9 °C (Tabla 1-1). La temperatura en los Andes varía marcadamente entre el día y la noche y

depende de la humedad y del viento y, junto con la altitud determinan las condiciones locales (Buytaert et al., 2006).

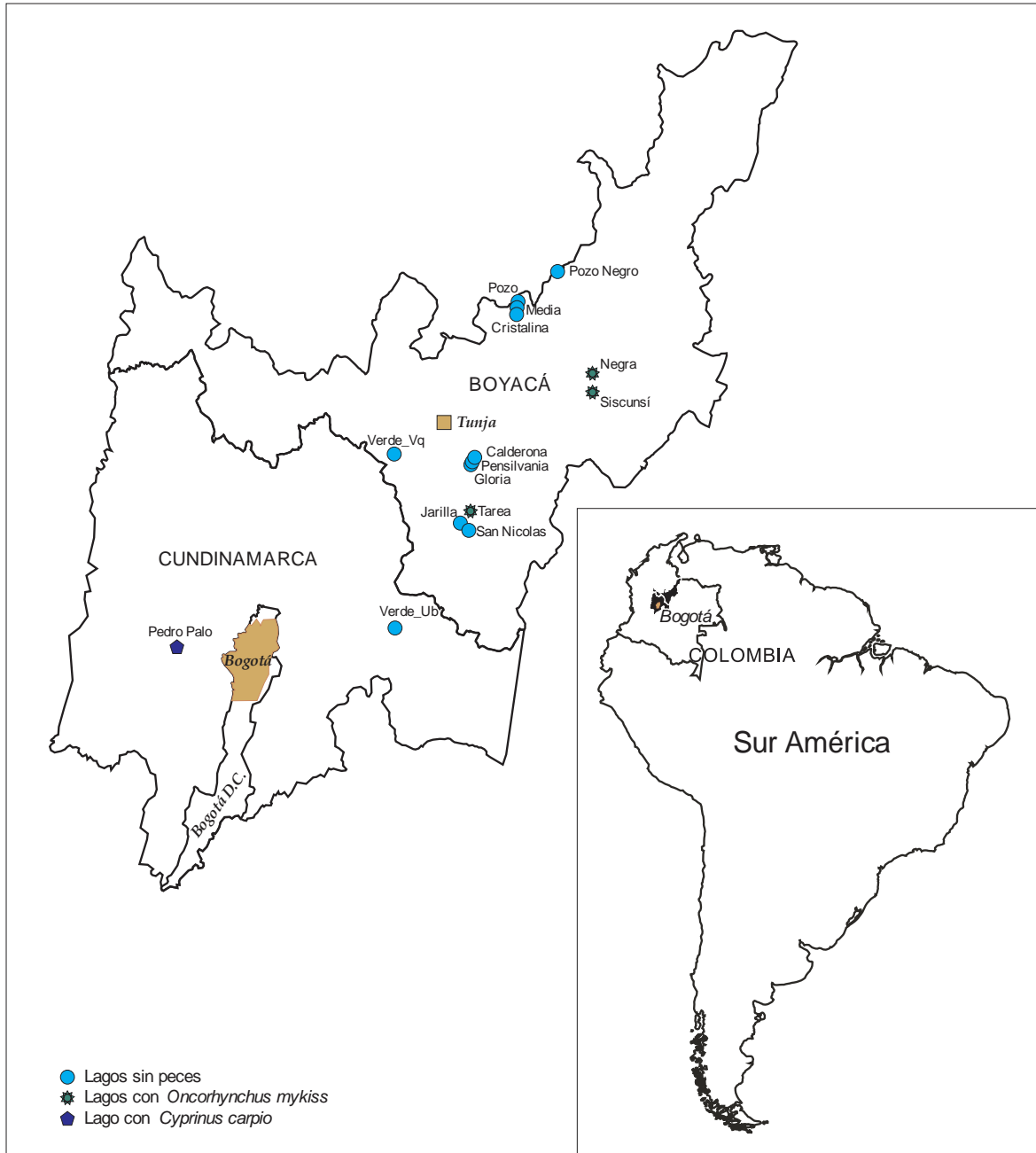


Figura 1-1. Ubicación de los lagos sobre la Cordillera Oriental de Colombia.

El ciclo de lluvias depende de la posición de los lagos con relación a las dos vertientes de la COC. Seis lagos drenan a la vertiente occidental de la COC, que presenta un régimen de lluvias bimodal; y nueve lagos drenan a la vertiente oriental, y presentan régimen unimodal. La precipitación total anual en la vertiente occidental de la COC es menos de 1000 mm y se puede dividir por trimestres, estableciendo dos periodos de lluvias y dos periodos más secos. El primer periodo de época seca, llamado seca mayor se extiende entre diciembre y febrero. Luego aparece el primer periodo de lluvias del año, de marzo a mayo, en donde el acumulado de lluvia trimestral, generalmente, es el mayor del año. A mediados del año, trimestre junio a agosto, la precipitación nuevamente disminuye con relación al promedio anual. A este periodo se denomina seca menor, debido a que la sequía no es tan fuerte como en la época seca mayor. Finalmente, de septiembre a noviembre, nuevamente se incrementan las lluvias, pero el acumulado tiende a ser un poco menor que el del primer periodo de lluvias, por lo cual se denomina lluviosa menor. La precipitación en la vertiente oriental es cercana a los 2000 mm al año en promedio. Se presentan un periodo seco, usualmente entre noviembre y marzo; y uno lluvioso el resto del año.

Tabla 1-1 Ubicación y características de los lagos estudiados en la Cordillera Oriental de Colombia (COC).

Vertiente en la COC	Macizo montañosos	Clima	Lago	Latitud	Longitud	Altitud (msnm)	Área (ha)	Perímetro (m)	Profund. máxima (m)	Temp. agua (°C)	Peces	
Occidental	Guantiva-Rusia	Bimodal	Pozo Negro (PN)	6°05'49"	72°55'08"	4025	1,08	476	11,7	8,7		
		Bimodal	Pozo (Po)	5°57'59"	73°05'05"	3760	1,30	523	4,4	11,3		
		Bimodal	Cristalina (Cr)	5°57'33"	73°05'05"	3740	1,38	496	9,0	10,7		
		Bimodal	Media (Me)	5°57'44"	73°05'08"	3720	3,08	798	5,6	10,4		
Oriental	Rabanal	Bimodal	Verde Vq (VV)	5°24'46"	73°32'39"	3310	3,29	964	1,2	13,4		
	Cerro Las Lomas	Bimodal	Pedro Palo (PP)	4°41'01"	74°23'15"	2025	18,92	1919	21,3	19,6	Carpa	
		Unimodal	Siscunsi (Si)	5°38'50"	72°47'15"	3700	8,46	1541	4,6	11,4	Trucha	
	Siscunsi-Ocetá	Unimodal	Negra (Ne)	5°42'42"	72°47'20"	3520	6,70	1652	4,2	10,6	Trucha	
		Bijagual	Unimodal	Calderona (Ca)	5°23'23"	73°14'40"	3140	12,51	1746	33,0	12,4	
			Unimodal	Pensilvania (Pe)	5°23'01"	73°14'54"	3125	0,83	542	11,5	10,9	
	Mamapacha	Unimodal	Gloria (Gl)	5°22'53"	73°15'00"	3120	1,32	727	9,5	11,0		
		Unimodal	San Nicolás (SN)	5°10'44'	73°16'19"	3310	1,24	749	0,8	13,3		
		Unimodal	Jarilla (Ja)	5°10'59"	73°16'34"	3300	1,96	690	9,5	13,5		
	Cuchilla Ubalá	Unimodal	Tarea (Ta)	5°11'24"	73°15'47"	3110	13,60	1954	15,1	12,1	Trucha	
Unimodal		Verde Ub (VU)	4°45'20"	73°32'56"	2410	2,80	1008	13,5	17,9			

En los lagos se capturaron peces, para identificar su dieta, y se realizaron muestreos para macroinvertebrados bentónicos y crustáceos zooplanctónicos en diferentes épocas entre los años 2010 y 2012. En la Tabla 1-2 se describen los periodos de muestreo para cada grupo de organismos. Para capturar los peces, se utilizaron anzuelos y se instalaron redes de pesca en ocho lagos; solo se capturaron peces en cuatro de ellos (Tarea, Siscunsi, Negra y Media). En el lago Pedro Palo, con presencia de carpa (*Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758), no fue posible realizar capturas de peces. Para los demás se estableció que no hay presencia de peces, con base en la información suministrada por los pobladores y pescadores de cada región y por información de los funcionarios de las corporaciones ambientales. Simultáneamente con los muestreos de invertebrados, se recolectaron muestras de agua para análisis fisicoquímicos y de clorofila-a.

Tabla 1-2. Periodos de muestreo para captura de peces, macroinvertebrados bentónicos y crustáceos del zooplancton, en los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia. Épocas climáticas para la vertiente unimodal: lluviosa (Llu) y seca (Se). Épocas climáticas para la vertiente bimodal: lluviosa mayor (Llu-my), seca menor (Se-mn) y lluviosa menor (Llu-mn).

Lago	Peces		Macroinvertebrados				Zooplancton			
Pozo Negro			2010/09	Se-mn			2010/09	Se-mn	2011/08	Se-mn
Pozo	2011/06	Se-mn	2010/08	Se-mn	2012/07	Se-mn	2010/08	Se-mn	2011/07	Se-mn
Cristalina	2011/06	Se-mn	2010/08	Se-mn	2012/10	Ll-my	2010/08	Se-mn	2011/07	Se-mn
Media	2011/06	Se-mn	2010/08	Se-mn			2010/08	Se-mn	2011/07	Se-mn
Verde Vq			2010/08	Se-mn	2012/11	Ll-mn	2010/08	Se-mn	2011/09	Se-mn
Pedro Palo			2010/08	Se-mn			2010/08	Se-mn	2011/09	Se-mn
Siscunsi	2010/06	Llu	2012/12	Se	2010/10	Llu	2012/06	Llu	2010/10	Llu
Negra	2012/11	Se			2010/08	Llu	2012/11	Llu	2010/08	Llu
Calderona					2010/08	Llu			2010/08	Llu
Pensilvania					2010/08	Llu			2010/08	Llu
Gloria					2010/08	Llu			2010/08	Llu
San Nicolás	2012/02	Se			2010/08	Llu	2012/02	Se	2010/08	Llu
Jarilla	2012/03	Se			2010/08	Llu	2012/03	Se	2010/08	Llu
Tarea	2012/02	Se	2012/03	Se	2010/08	Llu	2012/03	Se	2010/08	Llu
Verde Ub					2010/08	Llu			2010/08	Llu

### **1.2.2 Muestreo y análisis de variables ambientales**

Las muestras para análisis fisicoquímicos se recolectaron utilizando una botella muestreadora alfa horizontal con capacidad de 2 litros. Las muestras fueron refrigeradas y transportadas al laboratorio para su posterior análisis. *In situ* se midieron temperatura, pH, oxígeno disuelto, conductividad y profundidad del disco Secchi. El pH y la temperatura se midieron con un pHmetro WTW modelo pH 3210, la concentración de oxígeno disuelto se midió con un oxímetro modelo YSI-55 y la conductividad con un conductivímetro modelo YSI-30.

En laboratorio se analizaron la concentración de fosfatos (FID), nitrito, nitrato, amonio y Clorofila-a (Clora) utilizando un espectrofotómetro UV-Visible Varian CARI-50. Los nutrientes de nitrógeno y fósforo inorgánico se determinaron con los métodos estándar de la APHA (Clesceri, Greenberg, & Eaton, 1998; Rice, Baird, Eaton, & Clesceri, 2012), para más detalles ver el capítulo tres. El nitrógeno inorgánico disuelto (NID) se calculó sumando  $NH_4+NO_3+NO_2$ .

La Clorofila-a, como indicador del fitoplancton, se determinó por un procedimiento modificado de Nusch (1980) y Sartory & Grobbelaar (1984), los detalles del método se presentan en el capítulo 2.

### **1.2.3 Análisis biológicos**

Los peces fueron capturados utilizando anzuelos y redes de enmalle de nylon monofilamento transparente. Los detalles de la pesca con redes y del esfuerzo de captura empleado se presentan en el capítulo 2. Los peces fueron pesados, medidos y extraídos los tractos digestivos en campo. Los tractos digestivos fueron preservados con una solución de formol al 4% de concentración final, para su posterior análisis.

Para el análisis de la composición de los macroinvertebrados bentónicos, se recogieron muestras en los lagos con trucha y sin trucha. Las muestras fueron recolectadas en la zona litoral siguiendo la metodología descrita por Pešić, Chatterjee, Herrera-Martínez, & Herrando-Pérez (2010), utilizando un cuadrante metálico de 25x25 cm, y removiendo el sedimento hasta 10 cm. El sedimento, junto

con el material vegetal acompañante, fue colocado en una red de 500  $\mu\text{m}$  de malla y se lavó con abundante agua del lugar. El material retenido en la red, fue colocado en bolsas plásticas y preservado con etanol al 96%. Las muestras para análisis cuantitativo de los crustáceos planctónicos fueron tomadas y preservadas como se describe en el capítulo 2 de este trabajo.

En el laboratorio se analizaron los contenidos de los tractos digestivos de los peces. El contenido de cada tracto fue extraído, colocado en una caja de Petri, y examinado bajo estéreo microscopio hasta 100X, con el propósito de separar los ítems-presa. Los organismos separados se almacenaron para su posterior identificación taxonómica.

Para el análisis de macroinvertebrados de fondo, en laboratorio, se lavaron las muestras, nuevamente, con abundante agua, y utilizando una red de 500  $\mu\text{m}$  de malla, esto con el propósito de extraer el exceso de sedimentos. Luego, cada muestra fue colocada en un recipiente plástico y se le adicionó alcohol al 96%. Cada muestra fue analizada cuidadosamente, colocando porciones en una caja de Petri, y examinándola bajo estéreo microscopio hasta 100X. La muestra fue examinada en su totalidad, debido a que existen organismos que se adhieren a las macrófitas y podrían quedar submuestreados, por ejemplo, los tricópteros. Los organismos fueron extraídos y almacenados para su posterior identificación taxonómica.

Para el análisis de crustáceos planctónicos se realizó el conteo de los grupos más abundantes: calanoideos, ciclopoideos, dáfnidos (*Daphnia laevis*) y bosmínidos utilizando una cámara Bogorov. El procedimiento para zooplancton se describe en detalle en el capítulo 2.

Para la identificación taxonómica, tanto de los organismos de los contenidos estomacales como los organismos bentónicos, se utilizaron estéreo microscopio (hasta 100X) y microscopio (hasta 400X). Para la identificación taxonómica de los microinvertebrados planctónicos se utilizó microscopio (hasta 1000X). Los invertebrados fueron identificados con las claves de Domínguez & Fernández (2009), Elías-Gutiérrez et al. (2008), Gaviria (1989), Hanson, Springer, & Ramírez (2010), Paggi (1977, 1979, 1995) y Reid (1985). Los organismos fueron

almacenados en alcohol al 70% dentro de frascos rotulados, o en glicerina formalizada, en el caso de los crustáceos planctónicos.

#### **1.2.4 Análisis de datos**

Se determinó la frecuencia relativa de aparición de las presas en los contenidos digestivos, como el porcentaje de estómagos ( $N_i$ ) en los cuales se encuentra una presa determinada, con relación al total de estómagos en los cuales se encuentran presas ( $N$ ) (Leunda et al., 2008). También se calculó la abundancia relativa de las presas, como el porcentaje de organismos de un taxón, del total de organismos encontrados. Se realizó el análisis de correlación entre abundancia y frecuencia de las presas.

Se calculó el índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) (Shannon & Weaver, 1963), como indicador de la amplitud de nicho trófico de los peces (Marshall & Elliott, 1997), de acuerdo a la fórmula:

$$\sum_{i=1}^s p_i \log p_i$$

en donde  $p_i$  es la proporción de un taxón en la dieta de los peces.

Los contenidos estomacales de los peces, y la composición natural de los invertebrados presentes en los lagos, fueron transformados a abundancias relativas y comparados a través del índice Ivlev, como indicador de la selectividad de los peces sobre la oferta alimentaria de los lagos (Ivlev, 1961):

$$E=(r_i-p_i)/(r_i+p_i)$$

En donde  $r_i$  es la abundancia relativa de un taxón  $i$  en la dieta y  $p_i$  es la abundancia relativa del mismo taxón en el ambiente. El índice presenta valores entre +1.0 y -1.0. Valores positivos indican preferencia por una presa, valores negativos evasión de la presa y cero, no selección de taxones presentes en el ambiente.



Las variables biológicas fueron transformadas por logaritmo ( $\ln[X+1]$ ), para minimizar las diferencias por datos en diferente orden de magnitud. Las variables fisicoquímicas fueron transformadas por tipificación, para obtener datos en unidades de desviación estándar con media cero y varianza uno.

Se realizaron análisis de correlación de variables fisicoquímicas para seleccionar algunas variables poco correlacionadas entre sí; esto debido a que el Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) se hace inestable con variables correlacionadas y funciona mejor con pocas variables ambientales (Dray, Chessel, & Thioulouse, 2003). Las relaciones entre macroinvertebrados y variables ambientales de los lagos fueron examinadas utilizando el ACC. El ACC es un análisis de gradientes que calcula puntajes para cada taxón y para cada variable fisicoquímica, con el propósito de maximizar la relación entre estos dos grupos de variables (Jongman, ter Braak, & van Tongeren, 1995). La hipótesis nula del ACC es que no existe relación entre las matrices de variables respuesta y explicativa; y la significancia se prueba a través de permutaciones (López de Luzuriaga & Olano, 2006).

Se analizó la similitud de las estructuras de invertebrados (macroinvertebrados bentónicos y crustáceos zooplanctónicos) en los lagos, realizando un análisis de Escalamiento Multidimensional No-Métrico (nMDS, por sus siglas en inglés), utilizando el programa PAST3. Para la ordenación se utilizó la distancia Manhattan, que mide la distancia entre dos puntos como la suma de valores absolutos de las diferencias entre sus coordenadas. Se escogió esta distancia debido a que otras distancias, por ejemplo, la euclidiana, incrementa la importancia de los valores altos porque se elevan al cuadrado, en cambio, en la distancia Manhattan, los datos con valores pequeños adquieren mayor relevancia.

## 1.3 Resultados

### 1.3.1 Variables ambientales

Los resultados de las variables ambientales de los lagos se resumen en la Tabla 1-3. La temperatura de los lagos está relacionada inversamente con el gradiente altitudinal ( $-0.80$   $p < 0.001$ ) con valores entre 9.3 y 20.0 °C. El NID presentó una alta correlación directa con el tamaño de los lagos e inversa con la altitud (0.80 y -0.62 respectivamente, con  $p < 0.001$ ). Los lagos con peces presentaron valores altos de clorofila-a, conductividad y pH. Pedro Palo y Tarea presentaron concentraciones altas de NID, y en Tarea también se observó la concentración más alta de fósforo disuelto ( $PO_4$ ). El lago Pedro Palo tiene tendencia a la mesotrofia, con valores altos de NID, conductividad y clorofila-a. Gloria y Pensilvania mostraron concentraciones relativamente altas de clorofila-a; estos dos lagos están rodeados de bosque, y hacen parte de una cuenca mucho más grande. Ambos lagos, junto con Calderona, están conectados en cascada en el páramo de Bijagual.

### 1.3.2 Dieta de los peces

En total se capturaron 177 peces de la especie *O. mykiss*, en cuatro de los 15 lagos estudiados, Media, Tarea, Siscunsi y Negra. 153 peces con red y 24 con anzuelo. Se encontraron contenidos estomacales en 156 truchas, las demás tenían el tracto digestivo vacío. En el lago Media del Páramo La Rusia se encontró un solo pez, el de mayor tamaño en todo el estudio (LT 530 mm). La longitud total media total de los especímenes capturados fue  $22.3 \pm 6.4$  cm.

Se identificaron 53 presas en los contenidos de los tractos digestivos de las truchas; distribuidas en 19 órdenes, 9 clases y 4 filos (Anexo 1-1). Uno de los ítem presa no pudo ser identificado. En algunos tractos digestivos se observaron masas de algas y musgo, acompañando a los invertebrados, sin embargo, no fueron contabilizados como presas.

La dieta de *O. mykiss* en los lagos andinos de la Cordillera Oriental está conformada, en su mayoría (98% de la abundancia), por macroinvertebrados

acuáticos, el resto corresponde a artrópodos terrestres. Las presas más abundantes de las truchas, fueron dípteros (71%), dáfnidos (19.2%) y anfípodos (3.6%) (Figura 1-2). La Familia Chironomidae fue el díptero más abundante en la dieta (69,2%) y *Daphnia laevis* el único cladóceros (Daphniidae) encontrado. La composición de la dieta de *O. mykiss* varió con relación a cada lago. En Tarea dominaron los dípteros (51%) y dáfnidos (40%), pero también fue importante la presencia del artrópodo terrestre de la familia Thripidae (Thysanoptera) (4%) y tricópteros (3%). En el lago Negra las presa más abundantes fueron Diptera (53%), Amphipoda (*Hyallela sp.*) (23%), *Daphnia* (12%), Seriata (planarias) (6%) y Hemiptera (5%). En Siscunsi, la composición de las presas varió drásticamente, los dípteros representaron el 95%, seguidos de anfípodos (3%) y ácaros (Trombidiformes) (1.3%).

Tabla 1-3. Promedio y desviación estándar (DE) de las variables fisicoquímicas y presencia/ausencia de peces en los lagos de la Cordillera Oriental.

Lago	Peces	Temperat. °C	Conduct. μS cm <sup>-1</sup>	pH	Saturación O <sub>2</sub> %	NID μg L <sup>-1</sup>	PO <sub>4</sub> μg L <sup>-1</sup>	Clora μg L <sup>-1</sup>
Calderona	Sin peces	11.5(0.56)	7.7(3.22)	6.1(0.55)	53.6(28.80)	31.0(35.59)	3.0(1.31)	0.5(0.23)
Gloria	Sin peces	11.4(1.30)	6.2(0.03)	5.8(0.35)	70.0(15.90)	10.0(4.53)	2.6(1.19)	2.8(1.39)
Pensilvania	Sin peces	10.7(0.83)	7.7(0.27)	6.3(0.59)	72.6(11.04)	10.4(5.34)	3.4(2.05)	1.1(0.44)
Pozo Negro	Sin peces	9.3(0.83)	4.1(0.09)	5.7(0.51)	72.2(8.44)	44.3(22.57)	1.7(0.23)	0.5(0.20)
Jarilla	Sin peces	13.5(1.35)	3.8(0.87)	5.3(0.15)	70.5(10.86)	42.3(5.73)	3.8(5.06)	0.3(0.40)
San Nicolás	Sin peces	13.3(2.05)	5.3(1.03)	5.0(0.07)	75.1(18.82)	26.5(12.32)	6.2(5.52)	0.2(0.27)
Tarea	Trucha	12.1(1.42)	20.1(17.23)	6.8(0.36)	53.6(37.22)	173.8(199.31)	41.1(93.92)	1.5(1.21)
Verde Vq	Sin peces	14.1(1.71)	9.7(1.85)	4.8(0.66)	64.3(12.27)	42.4(19.48)	1.7(2.73)	0.2(0.22)
Cristalina	Sin peces	10.5(0.81)	8.5(1.20)	5.0(0.28)	59.7(18.79)	39.8(14.92)	1.4(1.79)	0.3(0.28)
Media	Sin peces	10.1(0.78)	19.0(2.74)	6.7(0.27)	66.2(18.73)	47.3(31.36)	3.8(1.17)	0.6(0.28)
Pozo	Sin peces	10.4(1.91)	16.1(6.18)	6.6(0.36)	59.5(12.04)	43.2(12.18)	3.8(1.09)	0.5(0.10)
Negra	Trucha	10.2(1.62)	50.8(22.49)	7.1(0.81)	70.0(20.80)	48.8(39.30)	5.4(8.29)	0.7(1.17)
Siscunsi	Trucha	10.8(1.10)	38.6(9.39)	8.3(0.82)	87.9(20.60)	17.7(12.42)	8.2(1.94)	3.2(0.10)
Pedro Palo	Carpa	20.0(0.87)	65.0(9.43)	7.8(1.23)	67.1(54.44)	347.9(437.04)	1.9(0.35)	7.7(1.49)
Verde Ub	Sin peces	17.5(0.59)	30.1(2.43)	5.7(0.28)	55.5(19.10)	52.7(23.88)	2.5(1.13)	1.4(0.90)

Las presas más frecuentes en los contenidos estomacales de los peces fueron: Chironomidae (86.7%), *Oxyethira* (Trichoptera) (39.9%), Trombidiformes (28.5%), *D. laevis* (25.9%) y Thripidae (Thysanoptera) (25.3%). Se encontró una correlación positiva entre la densidad de presas y su frecuencia en los tractos digestivos (Figura 1-3).

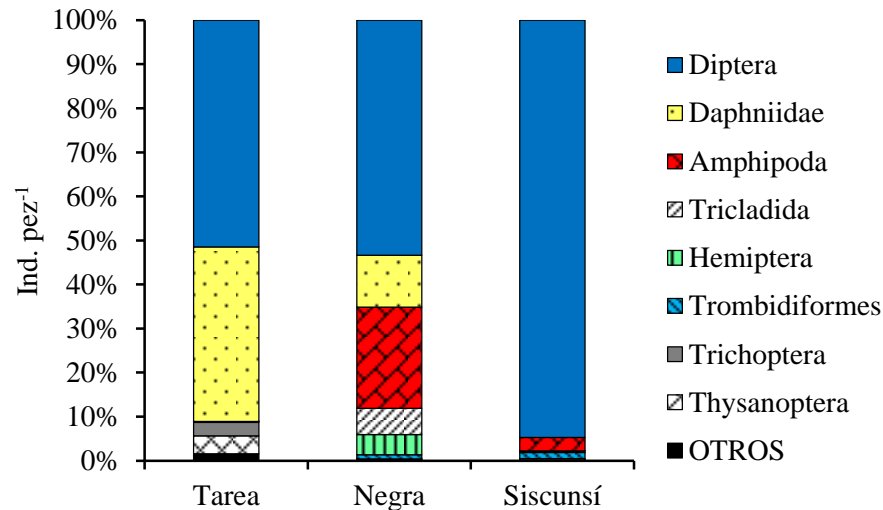


Figura 1-2 Densidad de macroinvertebrados en contenidos estomacales de *Oncorhynchus mykiss* en lagos de la Cordillera Oriental de Colombia.

El espectro trófico de la *O. mykiss* varió en cada lago, al parecer es más amplio en lago Tarea. El índice de nicho trófico (diversidad de Shannon) de las presas fue 2.14, 2.06 y 0.78 nats lago<sup>-1</sup> para Tarea, Negra, y Siscunsi, respectivamente. En Tarea la dieta estuvo compuesta por 45 taxones, 26.7% de origen terrestres. En Negra se identificaron 25 taxones, 16% de origen terrestre. En Siscunsi 24 taxones y 21% terrestres. En el único pez encontrado en el lago Media, se identificaron tres taxones en su dieta, odonatos, quironómidos y Corixidae. Los odonatos fueron los más abundantes.

### 1.3.3 Invertebrados acuáticos en los lagos

La densidad de macroinvertebrados bentónicos se encontró entre 192 y 125744 Ind. m<sup>-2</sup> (Anexo 1-2). En total se identificaron 62 morfotipos de diferente nivel taxonómico. Se observaron entre 6 y 27 taxones por lago. Los lagos con mayor número de taxones fueron Tarea y Negra (27 cada uno), y los de menor riqueza fueron Pedro Palo (9) y Verde Ub (6), ubicados a menos de 2500 msnm.

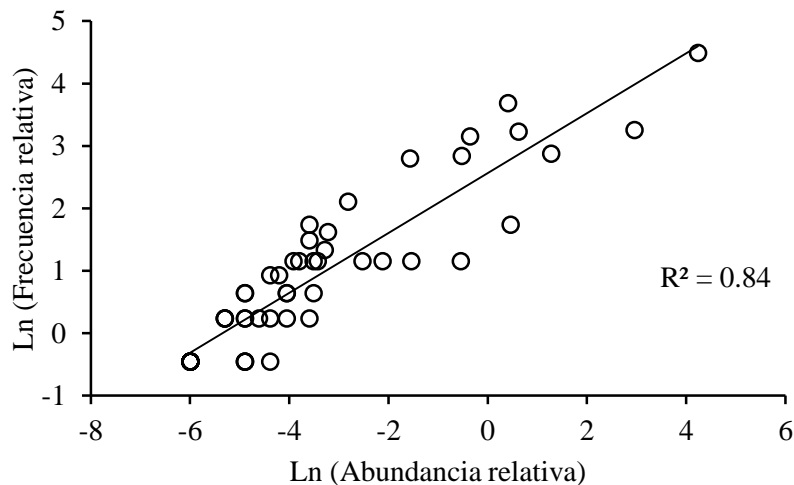


Figura 1-3. Relación entre la abundancia relativa y frecuencia relativa de la presas de *Oncorhynchus mykiss* en lagos de la Cordillera Oriental de Colombia

El lago con mayor densidad de organismos fue San Nicolás (Páramo Mamapacha) y las densidades más bajas se observaron en los lagos de menor altitud, Verde Ub y Pedro Palo (Figura 1-4). Los grupos más abundantes fueron Oribatida, Diptera, oligoquetos (incluido Haplotaxida) y Nematoda, con 40.3, 25.1, 17.8 y 7.4% de la densidad total respectivamente. Las densidades más altas de hirudíneos (Rynchobdellida) se encontraron en los lagos con trucha. En el lago Pedro Palo se encontró una gran abundancia de Ichneumonidae (Hymenoptera), familia que solo fue observada en este lago. En los lagos del páramo de Mamapacha dominaron principalmente los dípteros.

Para la realización del ACC se identificaron las tres variables con mayor peso en la estructura de los macroinvertebrados bentónicos de los lagos, Conductividad (CON), clorofila-a (CLOa) y fósforo inorgánico disuelto (PO4). Los dos primeros ejes canónicos explicaron el 87.5% de la variabilidad de los macroinvertebrados, con relación a las variables ambientales (Tabla 1-4). La probabilidad fue significativa para todos los ejes. En el ACC los macroinvertebrados, a nivel taxonómico de orden, mostraron un patrón en donde los lagos con peces se alejaron de los demás lagos (Figura 1-5). Los lagos sin peces, ubicados a >3000 msnm, forman un grupo más compacto, relacionado con la estructura de macroinvertebrados y su relación con las variables ambientales. El lago Pedro Palo se separó de todos los demás lagos, debido a su alta concentración de clorofila-a, gran abundancia de Hymenoptera y mayor abundancia de Araneae.

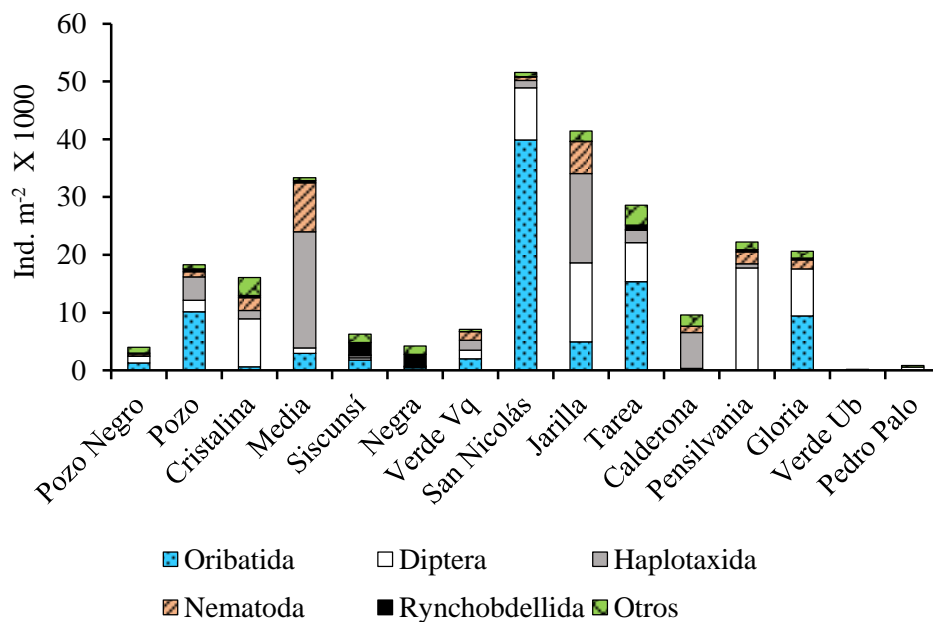


Figura 1-4. Densidad de los principales grupos de macroinvertebrados en los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia.

Tabla 1-4. Resultados del Análisis Canónico de Correspondencia entre los macroinvertebrados bentónicos de los lagos y las variables ambientales.

Eje canónico	Eigenvalor	Porcentaje	Porcentaje acumulado	Probabilidad de la Prueba de permutaciones (999 )
1	0.16106	60.6	60.6	0.04
2	0.07142	26.9	87.5	0.002
3	0.03331	12.53	100	0.005

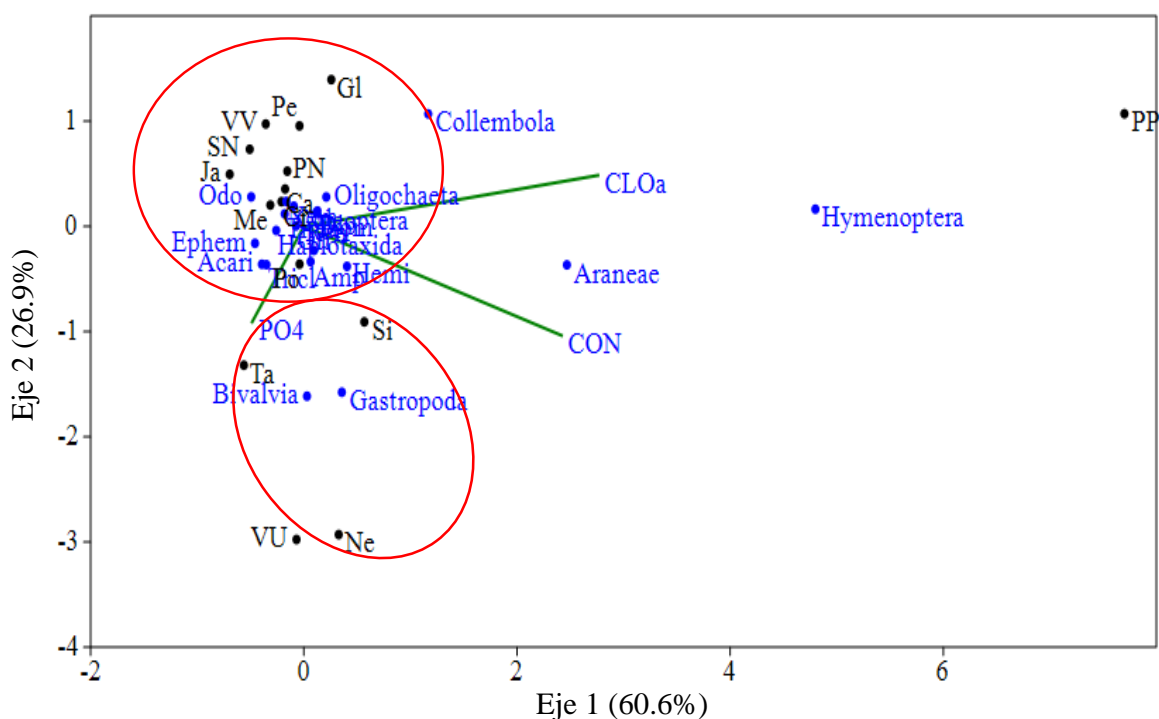


Figura 1-5. Grafica doble de ordenación de variables ambientales y biológicas (macroinvertebrados) del Análisis Canónico de Correspondencia. Datos de 15 lagos de la Cordillera Oriental de Colombia.

Los lagos con trucha, Tarea (Ta), Siscunsi (Si) y Negra (Ne), mostraron una estructura y características ambientales relativamente similares, concentración relativamente alta de  $PO_4$  y conductividad más alta que la encontrada en la mayoría de lagos sin peces. Una característica sobresaliente en estos lagos con trucha, es la presencia, en dos de ellos, de bivalvos y gasterópodos; Rynchobdellida

(hirudíneos) y Oribatida (ácaros), también fueron abundantes. Los lagos ubicados a más de 3000 msnm, y sin presencia de peces, presentaron una estructura de macroinvertebrados muy similar entre ellos. Estos lagos se caracterizaron por su baja conductividad, pH menor de 7.0 y tendencia a concentraciones bajas de clorofila-a (Tabla 1-3). El lago Verde del Municipio de Ubalá (VU), ubicado a 2400 msnm mostró similitud estructural y fisicoquímica con el lago Negra, aun cuando no hay presencia de peces. Este lago está rodeado de pastizales con ganadería. En general, se observó una relación inversa entre la densidad de los macroinvertebrados y la concentración de clorofila (Figura 1-6a). También se identificó una relación directa y significativa ( $r = 0.6$   $p > 0.001$ ) entre el número de taxones de macroinvertebrados y su abundancia en los lagos (Figura 1-6b).

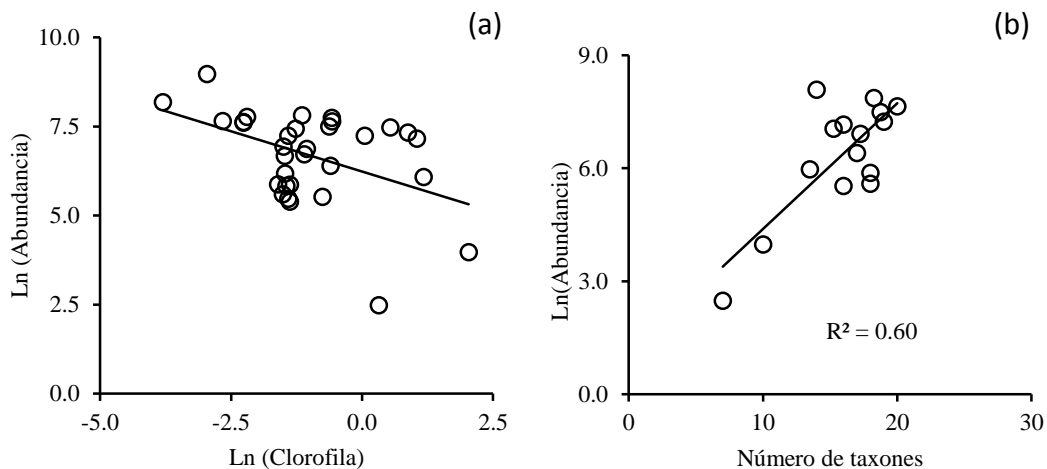


Figura 1-6. Densidad de macroinvertebrados y su relación con la concentración de clorofila-a (a) y el número de taxones (b).

El zooplancton de los lagos está dominado por los calanoideos, sin embargo, en varios de ellos se encontró *Daphnia laevis*. En los lagos con presencia de *D. laevis*, los calanoideos estuvieron prácticamente ausentes (Figura 1-7), sin embargo, en lago Media (macizo Guantiva-La Rusia), se observó la coexistencia de los dos



grupos, con abundancias similares. Al parecer, existe una relación inversa entre estos dos grupos de crustáceos zooplanctónicos (ver capítulo 2). *D. laevis* está presente en lagos relativamente altos y fríos, con y sin peces, como los del páramo de Bijagual y en Siscunsi; pero también se encontró habitando los lagos de menor altura ( $\leq 2400$  msnm).

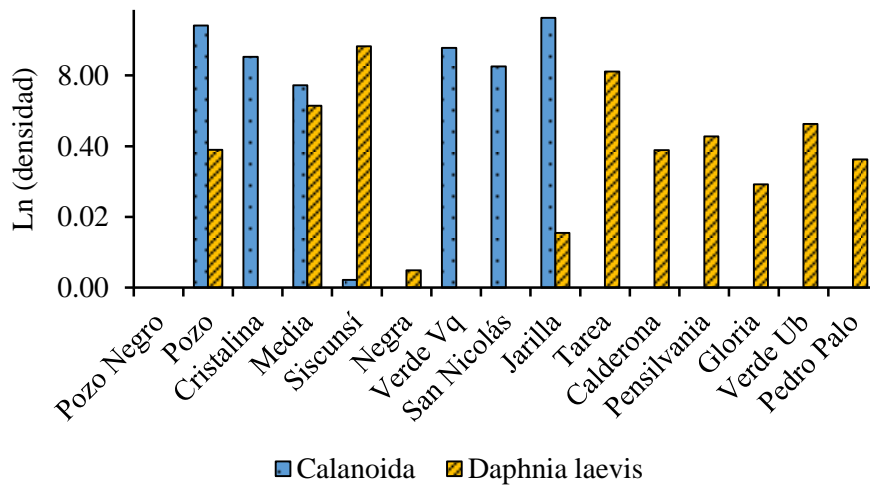


Figura 1-7. Densidad de los dos grupos zooplanctónicos de mayor tamaño en los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia.

Con los datos de los grupos de crustáceos zooplanctónicos más sobresalientes (calanoideos, dáfnidos, bosmínidos y ciclopoideos), y los de macroinvertebrados bentónicos, se realizó el análisis de la estructura de invertebrados de los lagos, utilizando el nMDS (Figura 1-8). Estos grupos de organismos son, potencialmente, los más importantes para la dieta de la trucha, cuando es introducida en los lagos de alta montaña tropical, tradicionalmente sin peces.

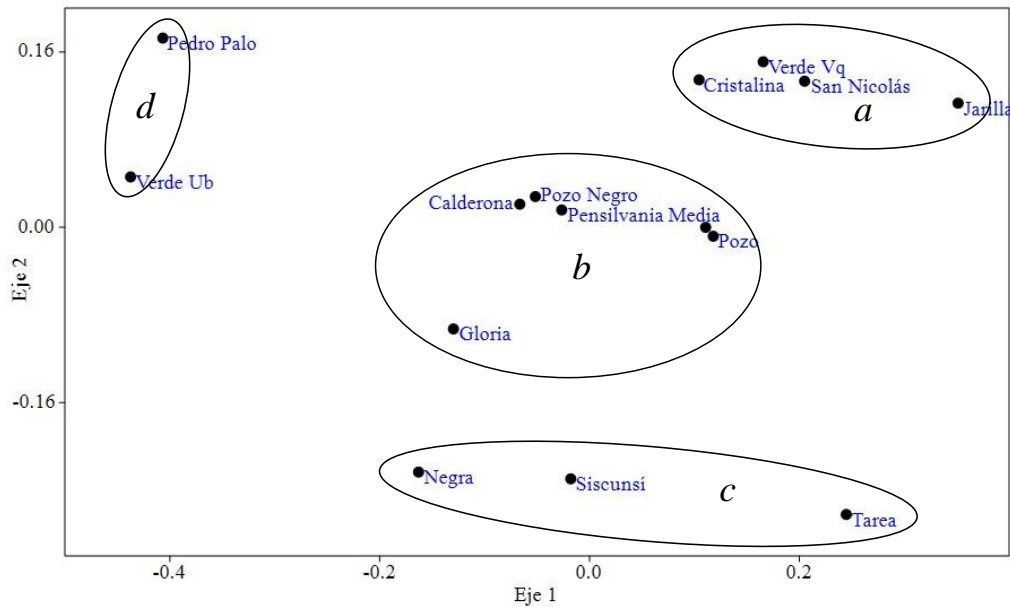


Figura 1-8. Escalamiento Multidimensional No-Métrico (nMDS) de las abundancias de grupos taxonómicos de invertebrados. Estrés 0.16. R<sup>2</sup>: Eje 1 = 72%, eje 2 = 11%. La ordenación se basó en la distancia Manhattan. Grupos de lagos explicados en el texto

Se identificaron cuatro tipos de lagos, de acuerdo con su estructura de invertebrados acuáticos. *Grupo a*: Lagos en donde predominan Oribatida, Diptera, Haplotaxida y Nematoda, en el bentos. El plancton está dominado por calanoideos (92%), con bajas proporciones de bosmínidos y ciclopoideos. *D. laevis* prácticamente no existe. *Grupo b*: La estructura de macroinvertebrados bentónicos es similar a la del grupo anterior, pero, disminuye la abundancia total de organismos. También disminuyen los calanoideos (46%) y se incrementan los bosmínidos (30%) y ciclopoideos (18%); además aparece *D. laevis*, en bajas cantidades. *Grupo c*: Lagos en donde se encontraron truchas. La abundancia total de macroinvertebrados disminuye con relación a la del *grupo a*. Aparecen en gran abundancia los hirudíneos y disminuye la abundancia de Haplotaxida y casi desaparecen los nemátodos. En plancton, desaparecen los calanoideos, y se incrementan fuertemente los bosmínidos. También aumentan ciclopoideos y *D. laevis*. *Grupo d*: Reúne a los dos lagos de menor altura (Pedro Palo y Verde Ub). En este grupo la abundancia de

macroinvertebrados disminuye más de 50 veces, con relación a los lagos del grupo *a*. En estos lagos dominan los dípteros, pero su densidad es muy baja, en comparación con los otros grupos de lagos. La riqueza también disminuye. Caso particular encontrado en el lago Pedro Palo es la presencia de Hymenoptera, un grupo terrestre. No se encuentran Rynchobdellida ni Haplotaxida. En el plancton, desaparecen los calanoideos y dominan los ciclopoideos. Se encuentran bajas abundancias de bosmínidos y *D. laevis*.

### **1.3.4 Selectividad trófica**

El análisis de selectividad trófica, utilizando datos de abundancia de: presas, macroinvertebrados y zooplancton, develó que la trucha cambia su alimentación entre lagos. Al parecer, los taxones mejor seleccionados son aquellos de origen terrestre; que, además, no se encontraron entre los organismos acuáticos bentónicos analizados (Tabla 1-5). De las presas terrestres, sobresale Hymenoptera, ausente del bentos de los lagos estudiados, y solamente encontrado, en gran cantidad, en el lago Pedro Palo, habitado por la carpa. Hymenoptera fue encontrada en contenidos estomacales de los tres lagos con trucha. Entre las presas que tienen mayor selectividad, y gran abundancia en el bentos, se encuentra Díptera, integrada en su mayoría por quironómidos, y los anfípodos. Tricladida y Odonata son poco abundantes en el bentos pero fueron altamente seleccionados; estos dos taxones son de gran tamaño y posiblemente más fáciles de capturar. Un recurso que fue importante para la dieta de la trucha es Daphniidae (integrado exclusivamente por la especie *D. laevis*). Sin embargo su índice de selectividad total fue negativo. Esto se debe a que se encontró en gran abundancia en el plancton de los lagos, especialmente en Siscunsi (Figura 1-7) y, comparando su abundancia en el medio con la encontrada en los tractos digestivos, esta última es relativamente baja. Por esta razón la selectividad, con el índice de Ivlev, es pequeña.

Por lagos, en Tarea *O. mykiss* seleccionó positivamente a Coleoptera, Gastropoda, Odonata, Díptera, *D. laevis* y Hemiptera. En el lago Negra se seleccionaron positivamente a Daphniidae, Odonata, Díptera, Tricladida y Amphipoda, entre los

más representativos. En Siscunsi sobresalen Coleoptera, Díptera, Ephemeroptera y Tricladida.

Tabla 1-5. Índice de selectividad de Ilev de las presas en la dieta de la trucha en lagos de la Cordillera Oriental de Colombia.

Taxón	Origen	Hábitat	Lago			
			Tarea	Negra	Siscunsi	Total
Annelida	Acuático	Bentos	-1.0	-1.0	-1.0	-1.0
Acari	Acuático	Bentos	-1.0	-0.8	-0.5	-0.9
Amphipoda	Acuático	Bentos	-1.0	0.6	0.4	0.5
Coleoptera	Acuático	Bentos	0.9	-0.5	1.0	0.4
Copepoda	Acuático	Plancton	-1.0	-1.0	-1.0	-1.0
Daphniidae	Acuático	Plancton	0.3	1.0	-1.0	-0.6
Diptera	Acuático	Bentos	0.5	0.9	1.0	0.8
Ephemeroptera	Acuático	Bentos	-0.2		1.0	-0.5
Hemiptera	Acuático	Bentos	0.2	0.2	-0.1	0.4
Odonata	Acuático	Bentos	0.8	1.0		0.7
Trichoptera	Acuático	Bentos	-0.1	-0.5	0.6	-0.4
Araneae	Terrestre		1.0		-1.0	-0.4
Hymenoptera	Terrestre		1.0	1.0	1.0	1.0
Phasmida	Terrestre				1.0	1.0
Psocoptera	Terrestre		1.0			1.0
Thysanoptera	Terrestre		1.0	1.0	1.0	1.0
Bivalvia	Acuático	Bentos	-0.6	-1.0		-0.9
Gastropoda	Acuático	Bentos	0.9	-1.0	-0.6	0.0
Tricladida	Acuático	Bentos	-1.0	0.9	1.0	1.0

## 1.4 Discusión

Similar a lo encontrado en otros lagos (Cook & Johnson, 1974), generalmente oligotróficos (Brodersen, Dall, & Lindegaard, 1998; Weatherhead & James, 2001), de alta montaña (de Mendoza & Catalan, 2010; Krno et al., 2006), los oligoquetos y quironómidos son componentes importantes de los invertebrados en los fondos de los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia. Sin embargo, en este estudio, también fueron abundantes los nemátodos y oribátidos, los cuales, no son mencionados comúnmente en la literatura como parte de los macroinvertebrados

bentónicos de los lagos. Otros grupos taxonómicos importantes en el bentos fueron Hirudinea, Amphipoda, Odonata y Trichoptera los cuales se han reportado asociados a macrófitas de lagos (Schramm, Jirka, & Hoyer, 1987). Su presencia en los lagos andinos de la Cordillera Oriental se debe, seguramente, a que encuentran refugio en las macrófitas sumergidas, que se encuentran presentes en 14 de los 15 lagos estudiados.

Se encontraron peces en cinco de los 15 lagos; cuatro con trucha y uno con carpa. Se sabe, por información de la comunidad, que, por lo menos uno, de los tres lagos del páramo de La Rusia estudiados, fue sembrado con trucha en el pasado. Sin embargo, solo se encontró un ejemplar en este páramo, en el lago Media. Este fue el animal de mayor tamaño encontrado durante este estudio. Su tamaño (53 cm LT) indica que su presencia en el lago puede ser mayor a una década. A pesar de esto, el lago no fue considerado como lago con peces, su estructura trófica fue similar a la de lagos sin peces.

Se identificaron cuatro grupos de lagos en relación con su estructura de invertebrados acuáticos (macroinvertebrados bentónicos y crustáceos zooplanctónicos), los cuales también se ajustan a diferencias en las características fisicoquímicas y de concentración de clorofila-a. El análisis de contenidos estomacales y de selectividad alimentaria de los peces, sugieren que la trucha contribuye a la diferenciación en la estructura biótica de los lagos. Esto, unido al gradiente ambiental que establece la variación altitudinal de los lagos.

La morfología de los lagos y sus cuencas, determinan las variaciones ambientales de las características fisicoquímicas de los lagos. Algo similar fue encontrado para la estructura de la biomasa zooplanctónica de estos lagos (ver capítulo 2). Los lagos de los grupos *a* y *b*, se parecen en general, en la estructura de macroinvertebrados y en las características fisicoquímicas. Estos lagos se encuentran por encima de los 3100 msnm, de área menor a 3.3 ha, excepto Calderona (12.5 ha); altamente desmineralizados y con poca biomasa fitoplanctónica (clorofila-a generalmente < 1.0  $\mu\text{g L}^{-1}$ ). Los grupos *a* y *b* se diferencian, principalmente, por la abundancia relativa entre los crustáceos zooplanctónicos. Los lagos del grupo *a* presentan una

dominancia absoluta del calanoideos (92%) y *Daphnia* está casi ausente. Estas relaciones de abundancia son más amplias, si se tiene en cuenta la biomasa. Los calanoideos, junto con *Daphnia*, son los grupos zooplanctónicos de mayor tamaño dentro del zooplancton (ver capítulo 2). En los lagos del grupo *b*, disminuye la dominancia de los calanoideos, situación que, aparentemente, es aprovechada por los bosmínidos y, aunque en menor proporción, también por los ciclopoideos. En estos lagos se hace evidente la presencia de *Daphnia*, pero en muy bajas proporciones. Los cambios en las abundancias de los organismos del plancton pueden estar relacionados con los ciclos de vida. Sin embargo por observaciones previas en estos lagos, grupos como los calanoideos siempre están presentes. Los cladóceros, en cambio, presentan ciclos de vida más cortos. Al parecer, los bosmínidos cambian su abundancia durante el ciclo anual (observaciones realizadas por el autor), y este estudio incluyó solo dos muestreos por lago.

La estructura de los invertebrados en los lagos, al parecer, está relacionada con la presencia de los peces, y con las condiciones ambientales (de Mendoza & Catalan, 2010; Pope & Hannelly, 2013). Los lagos del grupo *c* de la Cordillera Oriental, están habitados por trucha. Estos lagos son de mayor área (6.7 a 13.6 ha) y con amplias zonas profundas, además la profundidad máxima es >4.0 m. Tienden a tener mayor concentración de PO<sub>4</sub>, y valores altos de pH, conductividad y concentración de clorofila. En estos lagos la estructura de los invertebrados se debe, posiblemente, a las características ambientales naturales de los lagos, y a la depredación que realizan los peces. Los lagos con trucha se separaron de los lagos sin peces por la presencia de bivalvos, gasterópodos y menor abundancia total de macroinvertebrados, principalmente en Negra y Siscunsi. También disminuyó la presencia de anélidos y nemátodos, principalmente. La mayor diferencia en los lagos se encuentra en la densidad de los organismos zooplanctónicos. En estos lagos no se encontraron calanoideos. La ausencia de los calanoideos puede ser causada por la presencia de trucha. Los calanoideos son considerados el grupo dominante de los lagos de alta montaña, en Europa (Medina-Sánchez, Villar-Argaiz, Sánchez-Castillo, Cruz-Pizarro, & Carrillo, 1999) y Suramérica, incluida Colombia (Gaviria, 1993; Hurlbert, Loayza, & Moreno, 1986; Monroy, 2003). Hay evidencia de

la desaparición de calanoideos por la introducción de peces (McNaught et al., 1999). El aumento de los bosmínidos (60%) y de *Daphnia* (25%), en los lagos con peces, puede ser un cambio en la estructura del zooplancton ocasionado por la desaparición del zooplancton de mayor tamaño (Brooks & Dodson, 1965). Sin embargo, en el ACC el lago Verde-Ub (sin peces) mostró una estructura biológica más cercana a lagos con peces, y Gloria se alejó de los demás lagos sin peces; debido seguramente, a que las constantes interacciones entre los factores bióticos y abióticos determinan diferentes ensamblajes de macroinvertebrados (Blumenshine, Lodge, & Hodgson, 2000). Se sabe por ejemplo, que el impacto de los peces introducidos puede ser reducido en hábitats más complejos (Pope & Hannelly, 2013). Esta puede ser la razón por la que en Tarea, el lago con mayor cantidad de peces, la biomasa de macroinvertebrados no disminuyera tanto como en Negra y Siscunsi. Tarea es el segundo lago más grande de los estudiados, con una morfología compleja y con la presencia de dos islas de macrófitas que se desarrollaron en zonas de poca profundidad.

El lago Pedro Palo del grupo *d*, habitado por *C. carpio* (carpa), presentó una estructura de macroinvertebrados diferente de los otros grupos de lagos, que se parece mucho más al otro lago de este grupo, Verde Ub, ambos ubicados por debajo de 2500 msnm. En Pedro Palo, además de los dípteros, fueron abundantes los himenópteros, organismos de origen terrestre. Pedro Palo es un lago con tendencia a un estado trófico alto (meso a eutrófico), por su alta concentración de nitrógeno y clorofila *a*. El lago es profundo con baja penetración de luz, por esta razón no se encontraron macrófitas sumergidas y las orillas se encuentran pobladas con *Typha cf. domingensis*.

Al parecer el gradiente altitudinal de los lagos puede afectar su comunidad biótica, por cambios en las condiciones ambientales (de Mendoza & Catalan, 2010). Por un lado el tamaño de los lagos de la Cordillera Oriental tiende a disminuir con la altitud; este sería un factor en contra de que los peces se logren establecer luego de su introducción. El gradiente altitudinal también determina cambios en la temperatura, conductividad y pH. Los lagos son más fríos y tienden a ser poco mineralizados

(baja conductividad) y ácidos con la altitud, condiciones importantes en la estructuración de los invertebrados acuáticos (Evans, 1989).

La dieta de la trucha arcoíris en los lagos de la Cordillera Oriental está compuesta principalmente por macroinvertebrados acuáticos, pero también consume presas terrestres. En los contenidos se observaron algas y musgo; sin embargo, es probable que la vegetación encontrada sea incidental durante el consumo de los invertebrados que se encuentran sobre esta, similar a lo reportado por Dörgeloh (1994). Las presas más abundantes y frecuentes en los contenidos estomacales fueron los dípteros de la familia Chironomidae y los dáfnidos (*D. laevis*). Los resultados de este estudio coinciden con lo reportado para lagos de otras regiones del mundo, en donde los crustáceos y los dípteros son dos de los componentes presa más abundantes de la trucha (Alexander, 1975; Conner, Bronte, Selgeby, & Collins, 1993; Dörgeloh, 1994; Johnston, Stamford, Ashley, & Tsumura, 1999; Lynott, Bryan, Hill, & Duffy, 1995; Negus et al., 2008; Oscoz et al., 2005). Alexander (1975) en un lago de tamaño similar a los estudiados en este trabajo, encontró que los crustáceos componen cerca del 50% de la dieta de la trucha arcoíris y otro 20% estuvo integrado por Díptera. En Tota, el lago natural andino más grande la Cordillera Oriental de Colombia, las presas más abundantes encontradas en los contenidos estomacales de *O. mykiss* fueron crustáceos zooplanctónicos y anfípodos, y los más frecuentes fueron los quironómidos (Mora et al., 1992). Aun cuando *O. mykiss* es un depredador que se alimenta de peces (Blair, Hicks, Pitkethley, & Ling, 2012; Lynott et al., 1995; Oscoz et al., 2005), incluso de su misma especie (Biro, Post, & Parkinson, 2003), en este estudio no se encontraron peces de otras especies en los lagos, ni evidencia de canibalismo por parte de los peces más grandes.

La frecuencia de presas, su correlación con la abundancia en los tractos y los valores de selectividad positiva, indican que las *O. mykiss* se alimentan de la oferta que provee el medio, similar a lo reportado en otros estudios (Angradi & Griffith, 1990; Cada, Loar, & Cox, 1987). Esto se debe a que la trucha arcoíris es una especie con una alta plasticidad alimentaria (Di Prinzio, Omad, Miserendino, & Casaux, 2015) y de comportamiento oportunista (Brown, Bravender, Dubeau, & Lauzier,



1992). La proporción de las presas consumidas por la trucha cambió entre los lagos. En lago Siscunsi no se encontraron dáfnidos en los tractos digestivos y la abundancia de los dípteros fue hasta 7 veces más alta que en los lagos Negra y Tarea. La proporción de presas consumidas en Siscunsi no se atribuye a la oferta del medio, ya que éste lago fue el que mayor abundancia de crustáceos zooplanctónicos presentó, en especial *D. laevis*. Las variaciones en la dieta se atribuyen, en este caso, a que Siscunsi presenta una menor transparencia a la luz, por alta concentración de clorofila, lo que le dificultaría la captura de presas planctónicas como copépodos y dáfnidos. La falta de visibilidad es, posiblemente, la causa que determinó que, en Siscunsi, los peces consumieran una menor diversidad de presas; y que, el espectro trófico en el lago Tarea, fuera mucho más amplio; ya que las truchas pueden modificar su dieta por cambios en la turbidez del agua (Stuart-Smith, Richardson, & White, 2004). La variación en la dieta de los peces, además de la disponibilidad de las presas en el ambiente, también se relaciona con la posibilidad de acceder a ellas (Eggers, 1982; Greenberg, Bergman, & Eklöv, 1997). La posibilidad de cambiar fácilmente de dieta estaría en favor de maximizar el consumo de energía, cambiando hacia presas más fáciles de capturar (Stephens & Krebs, 1986).

Aun cuando los efectos de las especies introducidas son complejos y difíciles de evaluar, éste trabajo, junto con el realizado por Mora et al. (1992), son los primeros que pretenden una aproximación a entender cuál ha sido el efecto de la introducción de *O. mykiss* en los lagos de alta montaña en Colombia. Estos resultados indican que la trucha arcoíris consume una gran cantidad de dípteros, esta puede ser la razón por la cual en los lagos del páramo de Siscunsi-Ocetá fue menor la abundancia de estos insectos. Pero *O. mykiss* no solo afecta a los organismos del fondo de los lagos, también a los crustáceos zooplanctónicos. Aun cuando *Daphnia* fue el zooplanctonte más abundante en los contenidos estomacales también se encontraron algunos copépodos, al parecer ciclopoideos, en los contenidos estomacales. Mora et al. (1992) reportan copépodos calanoideos y ciclopoideos, entre las presas más abundantes en la dieta de la trucha. En varios lagos de la Cordillera Oriental colombiana son abundantes los copépodos calanoideos, sin

embargo en los lagos con presencia de trucha no fueron encontrados. La ausencia de calanoideos en estos lagos se debe, posiblemente, a que fueron reducidos por la depredación de la trucha arcoíris. Se han documentado casos similares en donde los crustáceos planctónicos de mayor tamaño son disminuidos por los peces, incluso hasta su desaparición, en lagos de alta montaña (Schabetsberger, Luger, Drozdowski, & Jagsch, 2009; Tiberti, von Hardenberg, & Bogliani, 2014).

La introducción de peces exóticos en los lagos de alta montaña en Colombia ha tenido efecto sobre la estructura de los invertebrados bentónicos y sobre los crustáceos planctónicos de mayor tamaño. Sin embargo las condiciones ambientales físicas, químicas y biológicas, como tamaño de los lagos, pH, concentración de nutrientes, clorofila y presencia de macrófitas; actúan de manera compleja para configurar la estructura de la comunidad. Los peces, en especial la trucha, tienden a disminuir la densidad de los invertebrados, y posiblemente han tenido efecto sobre la abundancia de copépodos, especialmente los calanoideos, que prácticamente están ausentes de estos lagos con peces. *Daphnia* ha permanecido en lagos con peces, posiblemente, gracias a condiciones como la presencia de macrófitas y al aumento de la turbidez, como en Siscunsi. Los efectos negativos sobre la abundancia de invertebrados, han disminuido la riqueza taxonómica de los organismos bentónicos.

En conclusión la estructura de los invertebrados de los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia ubicados desde los 2000 msnm hacia arriba, está influenciada por el gradiente altitudinal, que determina variaciones en las características físicas y químicas; y por la presencia de peces. En los lagos ubicados por encima de 2500 msnm, la introducción de trucha incide sobre la estructura de los invertebrados. En lagos en donde se han introducido truchas, se encontró evidencia de una alteración de la estructura de los macroinvertebrados bentónicos, y de los crustáceos zooplanctónicos, por efecto de la depredación de los peces. Los peces mostraron capacidad para adaptarse al medio y consumir las presas presentes en cada lago. Se sospecha que, la ausencia de calanoideos, en lagos con peces, puede ser causada por la depredación ejercida por la trucha.

## 1.5 Referencias

- Alexander, G. R. (1975). Survival, growth, production, and diet of hatchery-reared rainbow and brook trout stocked in East Fish Lake, under different stock densities, cropping regimes, and competition levels *Fisheries research report: 1828* (pp. 34). Ann Arbor, Michigan: Michigan Department of Natural Resources, Fisheries Division.
- Angradi, T. R., & Griffith, J. S. (1990). Diel feeding chronology and diet selection of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Henry's Fork of the Snake River, Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *47*(1), 199-209.
- Arroyo, G. A. M., López, E., & Voltolina, D. (2008). Planktonic crustacean assemblages of three reservoirs from the Mexican Central Plateau: relationships with biotic and abiotic factors. *Hidrobiológica*, *18*(1), 75-83.
- Biro, P. A., Post, J. R., & Parkinson, E. A. (2003). Population consequences of a predator-induced habitat shift by trout in whole-lake experiments. *Ecology*, *84*(3), 691-700.
- Bitušík, P., Svitok, M., Kološta, P., & Hubková, M. (2006). Classification of the Tatra Mountain lakes (Slovakia) using chironomids (Diptera, Chironomidae). *Biologia*, *61*(18), S191-S201.
- Blair, J. M., Hicks, B. J., Pitkethley, R., & Ling, N. (2012). Diet of rainbow trout in Lake Rotoiti: an energetic perspective. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, *46*(4), 557-565.
- Blumenshine, S. C., Lodge, D. M., & Hodgson, J. R. (2000). Gradient of fish predation alters body size distributions of lake benthos. *Ecology*, *81*(2), 374-386.
- Bo, T., Cammarata, M., Candiotta, A., & Fenoglio, S. (2012). Trophic preferences of three allochthonous fishes in Bormida River (Alessandria, NW Italy). *Hidrobiológica*, *22*(3), 195-200.
- Brodersen, K. P., Dall, P. C., & Lindegaard, C. (1998). The fauna in the upper stony littoral of Danish lakes: macroinvertebrates as trophic indicators. *Freshwater Biology*, *39*(3), 577-592.
- Brooks, J. L., & Dodson, S. I. (1965). Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, *150*(3692), 28-35.
- Brown, T. G., Bravender, B., Dubeau, P., & Lauzier, R. (1992). Initial survey: Stomach contents of potential fish predators of juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the Nechako River, B. C. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* (pp. 33). Nanaimo, British Columbia: Department of Fisheries and Oceans.

- Buytaert, W., Céleri, R., De Bièvre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J., & Hofstede, R. (2006). Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews*, 79(1–2), 53-72.
- Cada, G. F., Loar, J. M., & Cox, D. K. (1987). Food and feeding preferences of rainbow and brown trout in southern Appalachian streams. *American Midland Naturalist*, 374-385.
- Clesceri, L. S., Greenberg, A. E., & Eaton, A. D. (Eds.). (1998). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater* (20th ed.). Washington, DC: American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA) & Water Environment Federation (WEF).
- Conner, D. J., Bronte, C. R., Selgeby, J. H., & Collins, H. L. (1993). Food of salmonine predators in Lake Superior, 1981-87 *Technical report /Great Lakes fishery Commission* (pp. 21). Ann Arbor: Great Lakes fishery Commission.
- Cook, D. G., & Johnson, M. G. (1974). Benthic Macroinvertebrates of the St. Lawrence Great Lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 31(5), 763-782.
- de Mendoza, G., & Catalan, J. (2010). Lake macroinvertebrates and the altitudinal environmental gradient in the Pyrenees. *Hydrobiologia*, 648(1), 51-72.
- Di Prinzio, C. Y., Omad, G., Miserendino, M. L., & Casaux, Ri. (2015). Selective foraging by non-native rainbow trout on invertebrates in Patagonian streams in Argentina. *Zoological Studies*, 54(1), 29.
- Domínguez, E., & Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y Biología*. Tucumán, Argentina: Fundación Miguel Lillo.
- Dörgeloh, W. G. (1994). Diet and food selection of *Barbus aeneus*, *Clarias gariepinus* and *Oncorhynchus mykiss* in a clear man-made lake, South Africa. *Water SA*, 20(1), 91-98.
- Dray, S., Chessel, D., & Thioulouse, J. (2003). Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, 84(11), 3078-3089.
- Eggers, D. M. (1982). Planktivore preference by prey size. *Ecology*, 63(2), 381-390.
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E., Gutiérrez-Aguirre, M. A., Silva-Briano, M., Granados-Ramírez, J. G., & Garfias-Espejo, T. (2008). *Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México*. México, DF: Universidad nacional Autónoma de México.
- Epanchin, P. N., Knapp, R. A., & Lawler, S. P. (2010). Nonnative trout impact an alpine-nesting bird by altering aquatic-insect subsidies. *Ecology*, 91(8), 2406-2415.
- Evans, R. A. (1989). Response of Limnetic Insect Populations of Two Acidic, Fishless Lakes to Liming and Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(2), 342-351.

- Fenoglio, S., Bo, T., Cucco, M., Mercalli, L., & Malacarne, G. (2010). Effects of global climate change on freshwater biota: A review with special emphasis on the Italian situation. *Italian Journal of Zoology*, 77(4), 374-383.
- Gaviria, S. (1989). The calanoid fauna (Crustacea, Copepoda) of the Cordillera Oriental of the Colombian Andes. *Hydrobiologia*, 178(2), 113-134.
- Gaviria, S. (1993). Zwei Canthocamptidae (Copepoda, Harpacticoida) aus kolumbianischen Andengewässern. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 95-95(B), 361-375.
- Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I., & Copp, G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76(4), 751-786.
- Greenberg, L. A., Bergman, E., & Eklöv, A. G. (1997). Effects of predation and intraspecific interactions on habitat use and foraging by brown trout in artificial streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 6(1), 16-26.
- Hanson, P., Springer, M., & Ramírez, A. (2010). Capítulo 1: Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*, 58, 3-37.
- Herbst, D. B., Silldorff, E. L., & Cooper, S. D. (2009). The influence of introduced trout on the benthic communities of paired headwater streams in the Sierra Nevada of California. *Freshwater Biology*, 54(6), 1324-1342.
- Hessen, D. O., Faafeng, B. A., Smith, V. H., Bakkestuen, V., & Walseng, B. (2006). Extrinsic and intrinsic controls of zooplankton diversity in lakes. *Ecology*, 87(2), 433-443.
- Hurlbert, S. H., Loayza, W., & Moreno, T. (1986). Fish-flamingo-plankton interactions in the Peruvian Andes. *Limnology and Oceanography*, 31(3), 457-468.
- IGAC. (2003). *Atlas de Colombia*. Bogotá D.C.: Instituto Geografico Agustin Codazzi (IGAC).
- Ivlev, V. S. (1961). *Experimental ecology of the feeding of fishes* (D. Scott, Trans.). New Haven: Yale University Press.
- Johnston, N. T., Stamford, M. D., Ashley, K. I., & Tsumura, K. (1999). Responses of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and their prey to inorganic fertilization of an oligotrophic montane lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(6), 1011-1025.
- Jongman, R. H. G., ter Braak, C. J. F., & van Tongeren, O. F. R. (1995). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press.
- Krno, I., Šporka, F., Galas, J., Hamerlík, L., Zaťovičová, Z., & Bitušík, P. (2006). Littoral benthic macroinvertebrates of mountain lakes in the Tatra Mountains (Slovakia, Poland). *Biologia*, 61(18), S147-S166.
- Leunda, P. M., Oscoz, J., Elvira, B., Agorreta, A., Perea, S., & Miranda, R. (2008). Feeding habits of the exotic black bullhead *Ameiurus melas* (Rafinesque) in

- the Iberian Peninsula: first evidence of direct predation on native fish species. *Journal of Fish Biology*, 73(1), 96-114.
- López de Luzuriaga, A., & Olano, J. M. (2006). Con los pies en el suelo: incluyendo la estructura espacial de los datos en los análisis multivariantes. *Revista Ecosistemas*, 15(3), 59-67.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2004). 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo. Una selección del Global Invasive Species Database (pp. 12). Auckland, Nueva Zelanda: UICN.
- Lynott, S. T., Bryan, S. D., Hill, T. D., & Duffy, W. G. (1995). Monthly and Size-Related Changes in the Diet of Rainbow Trout in Lake Oahe, South Dakota. *Journal of Freshwater Ecology*, 10(4), 399-407.
- MacLennan, M. M., & Vinebrooke, R. D. (2016). Effects of non-native trout, higher temperatures and regional biodiversity on zooplankton communities of alpine lakes. *Hydrobiologia*, 770(1), 193-208.
- Marshall, S., & Elliott, M. (1997). A comparison of univariate and multivariate numerical and graphical techniques for determining inter- and intraspecific feeding relationships in estuarine fish. *Journal of Fish Biology*, 51(3), 526-545.
- McNaught, A. S., Schindler, D. W., Parker, B. R., Paul, A. J., Anderson, R. S., Donald, D. B., & Agbeti, M. (1999). Restoration of the food web of an alpine lake following fish stocking. *Limnology and Oceanography*, 44(1), 127-136.
- McQueen, D. J., Johannes, M. R. S., Post, J. R., Stewart, T. J., & Lean, D. R. S. (1989). Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs*, 59(3), 289-309.
- Medina-Sánchez, J. M., Villar-Argaiz, M., Sánchez-Castillo, P., Cruz-Pizarro, L., & Carrillo, P. (1999). Structure changes in a planktonic food web: biotic and abiotic controls. *Journal of Limnology*, 58, 213-222.
- Milardi, M., Siitonen, S., Lappalainen, J., Liljendahl, A., & Weckström, J. (2016). The impact of trout introductions on macro- and micro-invertebrate communities of fishless boreal lakes. *Journal of Paleolimnology*, 55(3), 273-287.
- Monroy, D. (2003). *Variación espaciotemporal de la biomasa de los crustáceos planctónicos del lago de Tota (Boyacá-Colombia)*. (Biólogo), Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja.
- Mora, G., Téllez, L. S., Cala, P., & Guillot, G. (1992). Estudio bioecológico de la ictiofauna del Lago de Tota (Boyacá-Colombia), con énfasis en la trucha arco iris, *Oncorhynchus mykiss*. *Revista De La Academia Colombiana De Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 18(70), 409-422.
- Negus, M. T., Schreiner, D. R., Halpern, T. N., Schram, S. T., Seider, M. J., & Pratt, D. M. (2008). Bioenergetics evaluation of the fish community in the western arm of Lake Superior in 2004. *North American Journal of Fisheries Management*, 28(6), 1649-1667.

- Nusch, E. A. (1980). Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigments determination. *Archiv für Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 14, 14-36.
- Oscóz, J., Leunda, P. M., Campos, F., Escala, M. C., García-Fresca, C., & Miranda, R. (2005). Spring diet composition of Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) in the Urederra River (Spain). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 41(01), 27-34.
- Paggi, J. C. (1977). Aportes al conocimiento de la fauna argentina de cladóceros. I. Sobre *Daphnia laevis* Birge 1878. *Neotropica*, 23(69), 33-37.
- Paggi, J. C. (1979). Revisión de las especies argentinas del género *Bosmina* Baird agrupadas en el subgénero *Neobosmina* Lieder (Crustacea: Cladocera). *Acta Zoológica Lilloana*, 35, 137-162.
- Paggi, J. C. (1995). Crustacea Cladocera. In E. C. Lopretto & G. Tell (Eds.), *Ecosistemas de Aguas Continentales, Metodologías para su estudio* (pp. 909-951). La Plata: Ediciones Sur
- Pešić, V., Chatterjee, T., Herrera-Martínez, Y., & Herrando-Pérez, S. (2010). *Wandesia (Partnuniella) lehmanni* a new water mite species (Acari: Hydrachnidia, Hydryphantidae) from a high-altitude lake in the Colombian Andes. *International Journal of Acarology*, 36(1), 53-58.
- Pope, K. L., & Hannelly, E. C. (2013). Response of benthic macroinvertebrates to whole-lake, non-native fish treatments in mid-elevation lakes of the Trinity Alps, California. *Hydrobiologia*, 714(1), 201-215.
- Reid, J. W. (1985). Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia, Universidade de São Paulo*, 9, 17-143.
- Reissig, M., Trochine, C., Queimaliños, C., Balseiro, E., & Modenutti, B. (2006). Impact of fish introduction on planktonic food webs in lakes of the Patagonian Plateau. *Biological Conservation*, 132(4), 437-447.
- Rice, E. W., Baird, R. B., Eaton, A. D., & Clesceri, L. S. (Eds.). (2012). *Standard methods for the examination of water and wastewater* (22nd ed.). Washington, DC: American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA) & Water Environment Federation (WEF)
- Sartory, D. P., & Grobbelaar, J. U. (1984). Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*, 114(3), 177-187.
- Schabetsberger, R., Luger, M. S., Drozdowski, G., & Jagsch, A. (2009). Only the small survive: monitoring long-term changes in the zooplankton community of an Alpine lake after fish introduction. *Biological Invasions*, 11(6), 1335-1345.

- Schilling, E. G., Loftin, C. S., & Huryn, A. D. (2009). Macroinvertebrates as indicators of fish absence in naturally fishless lakes. *Freshwater Biology*, 54(1), 181-202.
- Schramm, H. L., Jirka, K. J., & Hoyer, M. V. (1987). Epiphytic Macroinvertebrates on Dominant Macrophytes in Two Central Florida Lakes. *Journal of Freshwater Ecology*, 4(2), 151-161.
- Shannon, C. E., & Weaver, W. (1963). *The Mathematical Theory of Communication*. Illinois, UE: University of Illinois Press.
- Simon, K. S., & Townsend, C. R. (2003). Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology*, 48(6), 982-994.
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Stuart-Smith, R. D., Richardson, A. M. M., & White, R. W. G. (2004). Increasing turbidity significantly alters the diet of brown trout: a multi-year longitudinal study. *Journal of Fish Biology*, 65(2), 376-388.
- Thomsen, M., Wernberg, T., Olden, J., Byers, J. E., Bruno, J., Silliman, B., & Schiel, D. (2014). Forty years of experiments on aquatic invasive species: are study biases limiting our understanding of impacts? *NeoBiota*, 22, 1-22.
- Tiberti, R., von Hardenberg, A., & Bogliani, G. (2014). Ecological impact of introduced fish in high altitude lakes: a case of study from the European Alps. *Hydrobiologia*, 724(1), 1-19.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., & Westbrooks, R. (1996). Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84(5), 468-478.
- Weatherhead, M. A., & James, M. R. (2001). Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia*, 462(1), 115-129.



Anexo 1-1. Abundancia total de morfotipos presa identificados en los contenidos digestivos de las truchas en lagos de la COC.

Orden	Morfotipo	Tarea	Negra	Siscunsi	Media	
Lumbriculida	Lumbriculidae	5	0	2	0	
Trombidiformes	Trombidiforme 1	22	19	240	0	
	Trombidiforme 2	7	16	1	0	
Araneae	Araneae 1	2	0	0	0	
	Araneae 2	1	0	0	0	
	Araneae 3	1	0	0	0	
Anomopoda	<i>Daphnia laevis</i>	7256	459	0	0	
Coleoptera	Cerambycidae	1	0	0	0	
	Curculionidae	2	1	2	0	
	Staphylinidae 1	8	0	0	0	
	Staphylinidae 2	1	0	0	0	
	Coleoptera 1	3	0	0	0	
	Coleoptera 2	4	4	3	0	
	Coleoptera 3	2	0	0	0	
	Coleoptera 4	3	0	0	0	
	Diptera	Bachycera 1	1	0	0	0
		Bachycera 2	0	1	6	0
Bachycera 3		3	0	0	0	
Bachycera 4		10	2	0	0	
Bachycera 5		2	1	3	0	
Bachycera 6		5	1	6	0	
Bachycera 7		577	59	0	0	
Bachycera 8		3	0	0	0	
Bachycera 9		0	1	0	0	
Ceratopogonidae		0	9	0	0	
Chironomidae	Chironomidae	8818	1971	17015	2	
	Tipulidae	1	30	1	0	
	Ephemeroptera	Baetidae 1	83	0	1	0
Baetidae 2		1	0	2	0	
Hemiptera	Corixidae 1	1	169	68	0	
	Corixidae 2	1	0	0	1	
	Hemiptera 1	8	0	3	0	
	Hemiptera 2	1	4	0	0	
Hemiptera	Hemiptera 3	0	0	1	0	
	Hemiptera 4	0	5	0	0	
	Hymenoptera	Ichneumonidae	12	1	2	0
		Hymenoptera 1	5	2	0	0
Hymenoptera 2		3	0	0	0	
Hymenoptera 3		1	0	0	0	
Hymenoptera	Hymenoptera 4	8	0	8	0	
	Odonata	Aeshnidae	6	2	0	3
Coenagrionidae		83	3	0	0	
Phasmida	Phasmida	0	0	1	0	
Psocoptera	Psocoptera	3	0	0	0	

*Alteraciones en los invertebrados acuáticos en lagos andinos por efecto de peces introducidos*

<b>Orden</b>	<b>Morfotipo</b>	<b>Tarea</b>	<b>Negra</b>	<b>Siscunsi</b>	<b>Media</b>
Thysanoptera	Thripidae	742	2	2	0
Trichoptera	Hydropsychidae	6	1	6	0
	Oxyethira	546	0	57	0
Amphipoda	<i>Hyalalea sp.</i>	1	894	544	0
Cyclopoida	Cyclopoida	1	0	0	0
Veneroida	Sphaeriidae	4	0	0	0
Basommatophora	Physidae	47	0	1	0
Tricladida	Dugesiidae	0	231	2	0
Indeterminado	Indeterminado	0	1	0	0



## **Capítulo 2. Impacto de la introducción de peces exóticos sobre la estructura de los crustáceos zooplanctónicos en lagos de la Cordillera Oriental de Colombia y sus efectos en cascada trófica**

### **2.1 Introducción**

La introducción de peces en lagos naturalmente libres de peces altera las redes alimentarias, genera cambios en la estructura de la comunidad de un lago y deteriora la calidad del agua (Crawford & Muir, 2008; Schindler & Parker, 2002). Sin embargo, a pesar del tiempo y del gran número de estudios que han abordado el tema en todo el mundo, desde Hrbáček, Dvorakova, Kořínek, & Prochazkova (1961), hasta Otturi, Battini, & Barriga (2016), la zona tropical de alta montaña recién se ha empezado a estudiar en estos aspectos. Trabajos como los de Aguilera, Declerck, De Meester, Maldonado, & Ollevier (2006) y Mora, Téllez, Cala, & Guillot (1992) son casi únicos en esta región; a pesar de que los peces exóticos como la trucha arcoíris, por ejemplo, se introdujo en los lagos andinos colombianos en la década de los años 20 del siglo pasado (Welcomme, 1988). En muchas regiones la introducción de especies foráneas planctófagas ha determinado cambios en la estructura del zooplancton (Hessen, Faafeng, Smith, Bakkestuen, & Walseng, 2006), sobre todo en aquellos lagos naturalmente libres de peces (Sienkiewicz & Gąsiorowski, 2016). Sin embargo, existen controversias sobre si el efecto de especies introducidas es siempre negativo (Gozlan, 2008; Sagoff, 2007). No se puede predecir cuál será el efecto de las especies exóticas sobre la estructura de las comunidades de aquellos ecosistemas que las reciben (Brown & Sax, 2007), debido a que las ensamblajes de organismos, como los crustáceos zooplanctónicos

de los lagos de alta montaña, dependen de numerosos factores, tanto abióticos como bióticos (Bartrons et al., 2015; Hessen et al., 2006; Ternjej & Tomec, 2005).

En este capítulo se busca determinar si la estructura de los ensamblajes de crustáceos planctónicos de los lagos andinos tropicales de la Cordillera Oriental de Colombia, varía en respuesta a gradientes fisicoquímicos altitudinales. También se intenta determinar si la introducción de peces exóticos en esta región del mundo altera la estructura de tamaños del zooplancton y, finalmente, se busca establecer si el impacto por la presencia de peces exóticos tiene algún efecto en cascada hacia el fitoplancton. Con este propósito se estudiaron quince lagos ubicados en la Cordillera Oriental de Colombia.

## **2.2 Métodos**

### **2.2.1 Área de estudio**

Para la realización de este estudio se seleccionaron quince lagos ubicados sobre la zona central de la Cordillera Oriental de Colombia, en los departamentos de Boyacá y Cundinamarca, en un gradiente altitudinal desde 2025 a 4025 msnm. El área de los lagos esta entre 0.8 (Pensilvania) y 18.9 ha (Pedro Palo). El lago más somero fue San Nicolás (0.8 m) en el Páramo de Mamapacha y el más profundo Calderona (33 m) en el Páramo de Bijagual (para más detalles de la morfología de los lagos, ver el capítulo uno). La mayoría de ellos se ubican en zonas de páramos, y los dos de menor altura, se encuentran en laderas de montañas en el piso térmico frío (IGAC, 2003). Los lagos fueron escogidos de acuerdo a su altitud, posibilidades de acceso e información sobre presencia–ausencia de peces. Catorce de los quince lagos tienen vegetación acuática; cuando son someros, la vegetación está enraizada en todo el lago; y en los lagos más profundos se restringe a zonas litorales. En el lago Pedro Palo no se observaron macrófitas sumergidas. Este lago presenta sectores con *Typha domingensis*, una macrófita enraizada emergente presente en lagos con tendencia a la meso-eutrofia. Las características más detalladas de los macizos montañosos de los lagos estudiados se encuentran en la introducción de este trabajo.

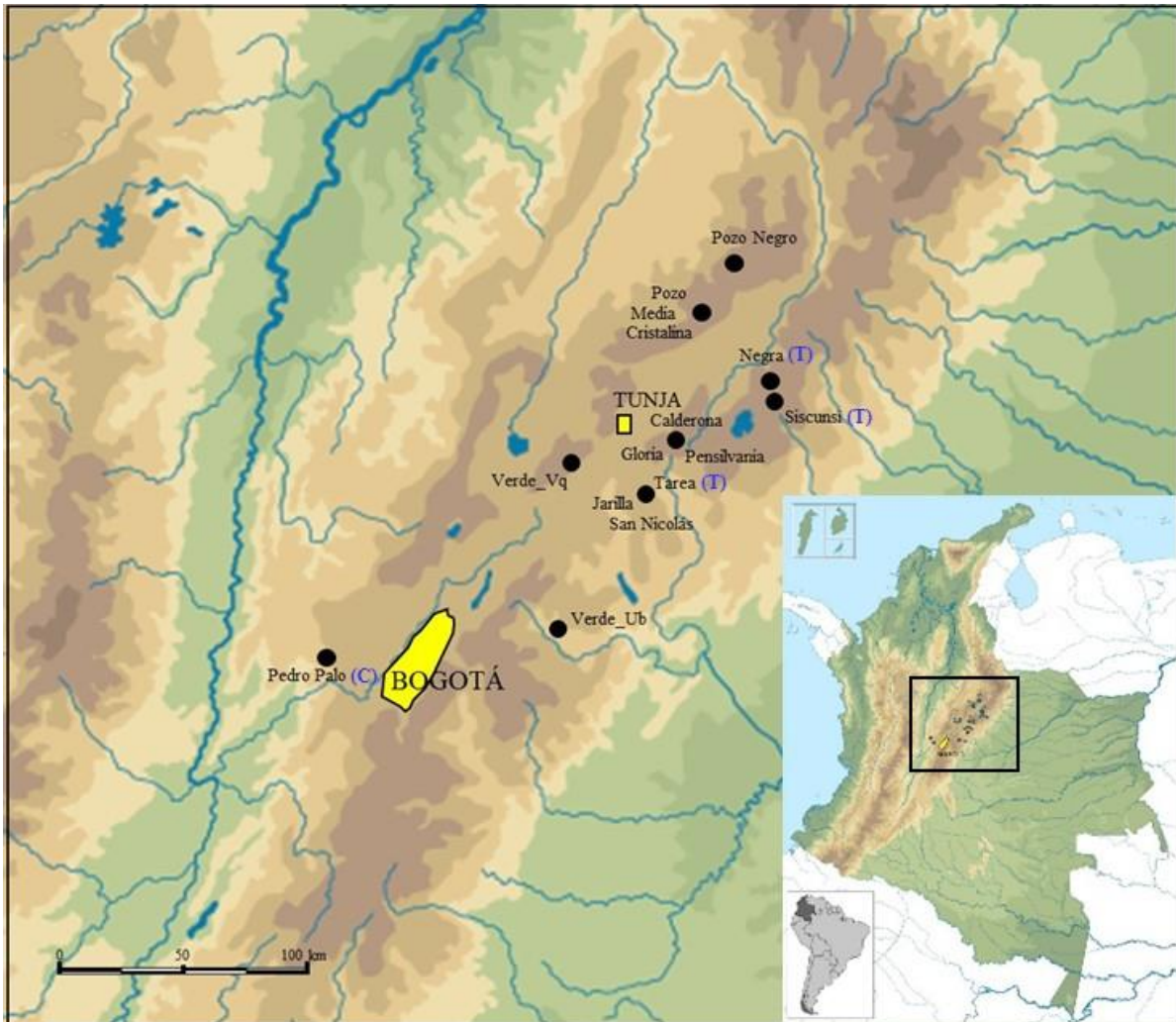


Figura 2-1. Ubicación de los lagos sobre la Cordillera Oriental de Colombia. Lago con carpa (C) y lagos con trucha (T).

El clima de la zona central de la Cordillera Oriental cambia entre las dos vertientes. La precipitación presenta un régimen bimodal en la vertiente occidental y monomodal en la vertiente oriental. La precipitación en la zona central de la Cordillera Oriental, en el área de los lagos estudiados, es menor de 1000 mm al año hacia la vertiente occidental, y cercana a 2000 mm anuales en la vertiente oriental, por esta razón, el clima es más húmedo en los lagos ubicados en los páramos

Siscunsi-Ocetá, Bijagual, Mamapacha y Cuchilla de Ubalá; que aquellos ubicados en los páramos La Rusia y Rabanal, y en el Cerro Las Lomas.

Para el estudio de los lagos se realizó un muestreo extensivo en área geográfica, en donde cada lago fue muestreado una vez al año durante dos años, para analizar zooplancton, fitoplancton y variables fisicoquímicas. La presencia – ausencia de peces se estableció inicialmente por evidencia directa en visitas a la mayoría de los lagos, por información de los pobladores y pescadores de cada región, y por información de los funcionarios de las corporaciones ambientales. Posterior a los muestreos de aguas, la presencia de los peces fue corroborada por instalación de redes en los lagos. Para el estudio de la abundancia relativa de peces, éstos se capturaron durante los muestreos de plancton, o en jornadas adicionales, entre 2010 y 2012 (detalles del calendario para la captura de peces en el capítulo uno).

La mayoría de los lagos fueron visitados durante el segundo semestre de los años 2010 y 2011 para el análisis de plancton y variables ambientales (Tabla 2-1). Las épocas de muestreo, para la vertiente occidental, corresponden a la época seca menor, o en transición hacia el segundo periodo de lluvias del año. En la vertiente oriental, en cambio, el segundo semestre del año corresponde a la época lluviosa, o de transición entre lluviosa y seca. Sin embargo, debido a los efectos del componente niña del fenómeno ENOS que se presentó entre 2010 y 2011, se derrumbaron los caminos de herradura que daban acceso a los lagos del páramo de Mamapacha, por este motivo los lagos San Nicolás, Jarilla y Tarea, no fueron muestreados durante el segundo semestre de 2011; y solo se pudo acceder a ellos entre febrero y marzo de 2012. Para los análisis de plancton y de las variables ambientales en el agua, se colectaron muestras en cuatro puntos del lago, cuando la profundidad de cada lago así lo permitió; un punto en la zona litoral y tres en la zona limnética (zona más profunda de cada lago). En los lagos San Nicolás y Verde de Ventaquemada solo se recogieron a una y dos profundidades, respectivamente, en el centro del lago. En la zona limnética las muestras se recolectaron a tres profundidades, superficie, media profundidad y fondo (aproximadamente 1.0 m por encima del fondo). En cada punto se recolectaron muestras por triplicado para análisis de zooplancton, fitoplancton y variables fisicoquímicas. En total se

analizaron 338 muestras de zooplancton y 339 de fitoplancton para análisis cuantitativo. 30 muestras de zooplancton y 30 de fitoplancton para análisis cualitativo. 339 muestras para análisis fisicoquímicos y 226 muestras para análisis de clorofila-a (solo se analizaron por duplicado).

Tabla 2-1 Ubicación, área y profundidad de los lagos estudiados en la Cordillera Oriental de Colombia, departamentos de Boyacá y Cundinamarca.

Macizo montañoso	Municipio	Lago	Altitud (msnm)	Latitud	Longitud	Área ha	Profundidad máxima (m)	Muestreo			
								Iro	2do		
Guantiva-La Rusia	Belén	Pozo Negro	4010	6°05'49"	72°55'08"	1,1	12	2010/09	Seca menor	2011/08	Seca menor
Guantiva-La Rusia	Duitama	Cristalina	3735	5°57'33"	73°05'05"	1,4	9	2010/08	Seca menor	2011/07	Seca menor
Guantiva-La Rusia	Duitama	Media	3710	5°57'44"	73°05'08"	3,1	6	2010/08	Seca menor	2011/07	Seca menor
Guantiva-La Rusia	Duitama	Pozo	3755	5°57'59"	73°05'05"	1,3	4	2010/08	Seca menor	2011/07	Seca menor
Rabanal	Venta/da	Verde Vq	3310	5°24'46"	73°32'39"	3,3	1.1	2010/08	Seca menor	2011/09	Seca menor
Cerro Las Lomas	Tena	Pedro Palo	2010	4°41'01"	74°23'15"	18,9	21	2010/08	Seca menor	2011/09	Seca menor
Siscunsi-Ocetá	Mongua	Negra	3520	5°42'42"	72°47'20"	6,7	4	2010/08	Lluviosa	2011/08	Lluviosa
Siscunsi-Ocetá	Sogamoso	Siscunsi	3685	5°38'50"	72°47'15"	8,5	5	2010/10	Lluviosa	2011/08	Lluviosa
Bijagual	Ciénega	Calderona	3140	5°23'23"	73°14'40"	12,5	33	2010/08	Lluviosa	2011/08	Lluviosa
Bijagual	Ciénega	Gloria	3110	5°22'53"	73°15'00"	1,3	10	2010/08	Lluviosa	2011/08	Lluviosa
Bijagual	Ciénega	Pensilvania	3115	5°23'01"	73°14'54"	0,8	12	2010/08	Lluviosa	2011/08	Lluviosa
Mamapacha	Chinavita	Jarilla	3295	5°10'59"	73°16'34"	2,0	10	2010/08	Lluviosa	2012/03	Seca
Mamapacha	Chinavita	San Nicolás	3305	5°10'44"	73°16'19"	1,2	0,8	2010/08	Lluviosa	2012/02	Seca
Mamapacha	Chinavita	Tarea	3105	5°11'24"	73°15'47"	13,6	15	2010/08	Lluviosa	2012/03	Seca
Cuchilla de Ubalá	Ubalá	Verde Ub	2410	4°45'20"	73°32'56"	2,8	14	2010/08	Lluviosa	2011/08	Lluviosa

## 2.2.2 Muestreo y análisis de crustáceos zooplanctónicos

Se recogieron muestras para análisis cualitativo y cuantitativo de crustáceos zooplanctónicos. Las muestras para análisis cualitativo se colectaron realizando arrastres con red de 75 µm en la zona litoral y limnética, y/o filtrando abundante cantidad de agua a través de la red, con ayuda de un balde (en los lagos más someros). Para el análisis cuantitativo de zooplancton se recogieron 60 litros de agua por muestra, que se filtraron a través de una red de 75 µm de malla. Las muestras cuantitativas de la zona litoral se colectaron utilizando un balde aforado a 10 litros, y las de la zona limnética utilizando una botella muestreadora tipo Schindler-Patalas con capacidad de 15 litros. Luego de concentrar los organismos, las muestras se preservaron siguiendo un procedimiento modificado de Haney & Hall (1973). Primero, a cada muestra se le adicionó soda para anestésiar a los



organismos y luego, se preservaron con una solución de sacarosa, rosa de bengala y formol al 4% de concentración final.

La identificación taxonómica de los crustáceos zooplanctónicos se realizó siguiendo los procedimientos de análisis descritos por Paggi (1995), y siguiendo las claves taxonómicas para crustáceos planctónicos (Elías-Gutiérrez et al., 2008; Elías-Gutiérrez & Valdez-Moreno, 2008; Elmoor-Loureiro, 1990, 1997; Gaviria, 1989; Paggi, 1972, 1977, 1978, 1979, 1992; Reid, 1985; Smirnov, 1971). Los organismos se identificaron, en lo posible, hasta especie utilizando un microscopio con 400X aumentos. Los conteos de los organismos se realizaron utilizando una cámara tipo Bogorov de 7 ml de capacidad y un estéreo microscopio hasta 100X aumentos, revisando la totalidad de la muestra.

Para determinar el tamaño de los crustáceos zooplanctónicos se midieron entre 7 y 897 especímenes de cada taxón, en total se midieron 3630 individuos. Los copépodos se midieron desde la cabeza hasta la base de las setas caudales. Los cladóceros se midieron desde la cabeza hasta la base de la espina caudal o hasta la parte final del caparazón. Las mediciones se realizaron sobre organismos preservados según lo descrito por McCauley (1984).

La biomasa de cada especie fue estimada a partir de regresiones longitud-peso seco (Dumont, Velde, & Dumont, 1975). La biomasa total de cada taxón se calculó multiplicando el peso seco promedio de cada taxón por su abundancia en cada muestra.

### **2.2.3 Muestreo y análisis de fitoplancton**

Se recolectaron muestras para análisis cualitativo y cuantitativo de fitoplancton. Las muestras para análisis cualitativo se recolectaron en la zona limnética y litoral, filtrando abundante agua a través de una red de 20  $\mu\text{m}$  de malla y se preservaron con solución Transeau (seis partes de agua, tres partes de etanol y una parte de formol). Para el análisis cuantitativo se recolectó un litro de agua por muestra utilizando una botella muestreadora alfa horizontal con capacidad de 2 litros. Las

muestras se preservaron con lugol de Gram en proporción de 1.0 ml por litro de muestra.

Los organismos se identificaron hasta el nivel de mayor resolución taxonómica posible utilizando microscopio invertido y convencional. Los conteos de los organismos fitoplanctónicos se realizaron siguiendo el procedimiento desarrollado por Utermöhl (1958) modificado. Cada muestra de 1.0 litro se homogenizó y se colocaron 100 ml en una cámara de sedimentación. Las muestras con baja abundancia se concentraron utilizando embudos de decantación de 500 ml, de donde se tomaron los 100 ml de agua inferiores, que se transfirieron a las cámaras de sedimentación. Cada cámara permaneció en decantación por 24 horas en oscuridad. Luego se observó en un microscopio invertido a 200X y 400X aumentos, contando las algas hasta encontrar mínimo 300 individuos de la especie más abundante, pero completando el conteo del área total de la cámara de sedimentación. Si en la cámara no se encontraban los 300 individuos, se realizaba el montaje de una segunda cámara, la cual también era examinada completamente.

La biomasa fitoplanctónica se estimó a partir de los datos de biovolumen de figuras geométricas que se aproximaran a las especies encontradas (Hillebrand, Dürselen, Kirschtel, Pollingher, & Zohary, 1999; Sun & Liu, 2003). En total se midieron 30 especímenes de cada taxón o todos los que fueran posibles, en el caso de los taxones menos abundantes. En algunos taxones escasos, no fue posible determinar el biovolumen directamente, se recurrió a trabajos publicados o bases de datos en la web. Los datos de biovolumen se convirtieron, primero a peso húmedo (PH), asumiendo una gravedad específica de  $1.0 \text{ g cm}^{-3}$  (Rott, 1978), y luego a peso seco (PS) con la relación PH:PS de 0.29 (Jeppesen et al., 1994).

#### **2.2.4 Muestreo y análisis de peces**

Los peces se capturaron utilizando anzuelos y redes de enmalle de nylon monofilamento transparente. Las redes estaban compuestas por 5 paños de diferente longitud de apertura de malla (longitud de barra entre 1.5 y 4 cm), de 2 a 2.5 metros de altura. La longitud total de redes instaladas varió con la morfología del lago. En lago Negra se colocaron 95 m de red un día de pesca, en lago Siscunsi

135 m de largo un día de pesca y en Tarea 73 m durante 4.2 días de pesca. Un día de pesca equivale a 12 horas de muestreo. Las redes se instalaron entre las 6:00 pm y las 6:00 am del día siguiente. Los peces capturados se midieron y pesaron. Se le realizaron medidas de Longitud Total (LT) en cm. Se estimó la abundancia relativa de peces en los lagos con trucha, utilizando los datos de pesca con redes para calcular la captura por unidad de esfuerzo (CPUE). Los datos se expresaron en individuos por día en 100 m<sup>2</sup> de red (ind día<sup>-1</sup> 100 m<sup>-2</sup>). Se estimó la densidad por unidad de área con la relación CUEP:Área lago.

### **2.2.5 Variables físicas, químicas e indicadores biológicos**

Las muestras de agua para análisis fisicoquímicos se recolectaron utilizando una botella muestreadora alfa horizontal con capacidad de 2 litros, en los mismos sitios en donde se recogieron las muestras para análisis biológicos cuantitativos. Las muestras se refrigeraron y transportaron al laboratorio para su análisis. *In situ* se midieron temperatura, pH, oxígeno disuelto, conductividad y profundidad del disco Secchi. El pH y la temperatura se midieron con un pH metro WTW modelo pH 3210, la concentración de oxígeno disuelto se midió con un oxímetro modelo YSI-55 y la conductividad con un conductivímetro modelo YSI-30. Con los datos de oxígeno se calculó el porcentaje de saturación de oxígeno del agua (SO<sub>2</sub>). Con los datos del disco Secchi, se calculó el porcentaje de penetración de luz (PPLuz) en la zona más profunda de cada lago.

En laboratorio se analizaron la concentración de fosfatos (FID), nitrito, nitrato, amonio y Clorofila-a (Clora) utilizando un espectrofotómetro UV-Visible Varian CARI-50, con celdas de cuarzo de 5 cm de paso. Las formas de nitrógeno y fósforo inorgánico se determinaron con los métodos estándar de la APHA (Clesceri, Greenberg, & Eaton, 1998; Rice, Baird, Eaton, & Clesceri, 2012). El nitrito se determinó por el método colorimétrico con sulfanilamida (4500 NO<sub>2</sub>- B), nitrato por reducción en columna de cadmio (4500-NO<sub>3</sub> – E), amonio por el método del fenato (4500-NH<sub>3</sub> F) y fosfato con el método de ácido ascórbico (4500-P E). La concentración de ortofosfatos se consideró como el fósforo inorgánico disuelto (FID)

y el nitrógeno inorgánico disuelto (NID) se calculó sumando  $\text{NH}_4 + \text{NO}_3 + \text{NO}_2$ . Se calculó la relación NID:FID para identificar el nutriente limitante.

La Clorofila-a, como indicador del fitoplancton, se determinó por un procedimiento modificado de Nusch (1980) y Sartory & Grobbelaar (1984) filtrando hasta 2.0 litros de agua a través de filtros de fibra de vidrio (GF/C). Los filtros se guardaron a  $-20^\circ\text{C}$  para su análisis posterior. La concentración final de Clorofila-a (Clora) se calculó con la fórmula:

$$\text{Clora} = 29.6 \cdot ((\text{Abs}_{665} - \text{Abs}_{750}) - (\text{Abs}_{665\text{ácida}} - \text{Abs}_{750\text{ácida}})) \cdot (v / (V * L))$$

En donde:  $v$  es el volumen del extracto (10 ml),  $V$  el de la muestra filtrada (en litros),  $A_{665}$  y  $A_{750}$  las absorbancias sin acidificar,  $Aa_{665}$  y  $Aa_{750}$  las absorbancias luego de la acidificación,  $L$  el largo de la cubeta (cm).

Se calculó la relación entre la Biomasa Zooplanctónica (BZ) y la Biomasa Fitoplanctónica (BF) como indicador de la herbivoría en cada lago (BZBF).

## **2.2.6 Análisis estadísticos**

Los datos se transformaron por  $\text{Log}(X+1)$  para homogenizar las varianzas y disminuir las diferencias de magnitud entre los datos. Se realizaron correlaciones utilizando el coeficiente de Correlación de Pearson o de Spearman, dependiendo del análisis de normalidad.

Con el propósito de identificar grupos de lagos con características similares, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) (Hotelling, 1933) con los datos estandarizados físicos, químicos y con la concentración de clorofila-a, utilizando el programa PAST3. El ACP permite encontrar patrones de relaciones entre todas las variables fisicoquímicas incluidas, reduciendo su número a pocas variables hipotéticas (ejes o componentes) que no están correlacionados entre sí y, por lo tanto, se interpretan independientemente (Crisci & López, 1983; McCune, Grace, & Urban, 2002).

Para identificar si las variables ambientales que caracterizan los grupos de lagos definidos, en relación con la presencia-ausencia de peces, y dependiendo de la

especie, se realizó un Análisis Discriminante (AD) utilizando la aplicación RWizard 2.0 para el programa R y utilizando las funciones candisc del paquete candisc (Friendly, 2007) e lda del paquete MASS (Venables & Ripley, 2013). El análisis discriminante es un método que ayuda a separar dos o más grupos de datos previamente identificados, de acuerdo con algunas variables. Este método ya ha sido utilizado en estudios de zooplancton (Guisande, Bartumeus, Ventura, & Catalan, 2003; Yurista, Kelly, & Miller, 2006).

Se analizó la similitud de las estructuras de los crustáceos zooplanctónicos en los lagos realizando un análisis de Escalamiento Multidimensional No-Métrico (nMDS, por sus siglas en inglés), utilizando el programa R, a través de R-Wizard 2.0. La ordenación se basó en una matriz de disimilitud de Bray-Curtis.

Las variables zooplanctónicas y ambientales (físicas, químicas e índices bióticos) se correlacionaron a través del Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) (ter Braak, 1986), utilizando el programa PAST3. El ACC permite establecer relaciones entre las abundancias de especies y las variables ambientales (McCune et al., 2002; ter Braak, 1986), ignorando cualquier estructura, que tengan los datos de composición biótica, que no esté relacionada con las variables ambientales (McCune et al., 2002). El ACC parte de dos premisas, que las respuestas de las especies a factores ambientales son unimodales, y las variables ambientales involucradas son importantes en la estructura de los organismos. El ACC es un análisis de gradiente directo en donde el gradiente ambiental es determinado, *a priori*, con las variables físicas y químicas, y las abundancias de los grupos bióticos (ej. especies) son las respuesta al gradiente (Hammer, 2016). Para realizar el ACC se agruparon los datos de biomasa teniendo en cuenta la taxonomía, el tamaño y la abundancia. Se definieron siete variables biológicas: *Bosmina*, Chydoridae, *Ceriodaphnia*, Daphniidae, Calanoida, Cyclopoida y Otros (incluye los grupos menos abundantes: Macrothricidae, Sididae y Harpacticoidea).

## 2.3 Resultados

### 2.3.1 Peces

En cuatro de los 15 lagos andinos de la Cordillera Oriental de Colombia estudiados, se encontraron peces introducidos; trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) en los lagos Tarea, Siscunsi y Negra; y carpa común (*Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758) en Pedro Palo (Cundinamarca). De los lagos que presentan peces, solo se realizaron capturas en aquellas con trucha (Tabla 2-2); en el lago Pedro Palo no se permitió la captura. En el lago Media se capturó un único ejemplar de 53 cm LT y 1818 g de peso, sin embargo éste no se incluyó en el análisis, debido a que no se encontraron más peces durante el estudio. Se considera que este era el remanente de la siembra de peces que se realizó en este lago en el pasado. En total se capturaron 177 truchas en los lagos Negra, Siscunsi y Tarea, de las cuales 24 se atraparon con anzuelo. La CPUE fue similar en Negra y Siscunsi pero mucho menor que la del lago Tarea. Sin embargo, el factor de densidad, utilizado como un indicador de la abundancia por unidad de área, muestra una densidad relativamente similar entre todos los lagos. En promedio los peces son más pequeños en el lago Siscunsi y de mayor tamaño en Tarea.

Tabla 2-2. Número, tamaño y Abundancia relativa de truchas capturadas en los lagos Negra, Siscunsi y Tarea.

Macizo	Lago	Peces capturados	LT (cm)	CPUE (ind día <sup>-1</sup> 100m <sup>-2</sup> )	Factor de densidad (CPUE:Area)
Siscunsi-Ocetá	Negra	21	25.63±4.5	8.85	1.3
Siscunsi-Ocetá	Siscunsi	31	18.54±5.3	9.04	1.1
Mamapacha	Tarea	125	22.47±5.82	17.62	1.3

### 2.3.2 Características ambientales

Las variables físicas, químicas y la concentración de clorofila de los lagos estudiados se resumen en el Anexo 2-1 y en la Figura 2-2. La temperatura del agua

varió entre 8.7 y 19.8 °C y está relacionada con la posición altitudinal de los lagos. En la mayoría de los lagos, la luz llega hasta el fondo; solamente en la zona limnética de los lagos más profundos, o con concentraciones relativamente altas de Clora, el PPLuz fue menor. La mayoría de los lagos son ácidos, pero los que presentan mayor concentración de nutrientes y Clora, tienden a pH neutro. En general los lagos estudiados están poco mineralizados. Las concentraciones de FID, NID y Clora (Figura 2-2) tienden a ser más altas en los lagos en donde se han introducido peces (Si, Ne y Ta). La mayoría de los lagos estudiados se consideran oligotróficos, debido a los valores de FID  $<15 \mu\text{g L}^{-1}$ , NID  $<100 \mu\text{g L}^{-1}$ , PPLuz alto, Clora  $<1.0 \mu\text{g L}^{-1}$ . Sin embargo lagos con presencia de peces mostraron tendencia a un estado trófico más avanzado, como Pedro Palo, Tarea, Siscunsi y Negra. NID, FID, pH y Clora se correlacionaron positiva y significativamente con la conductividad (0.64, 0.55, 0.65 y 0.57 con  $P<0.001$ ). El área de los lagos se correlacionó con Clora, conductividad y FID (0.54, 0.57 y 0.57,  $P<0.03$ ).

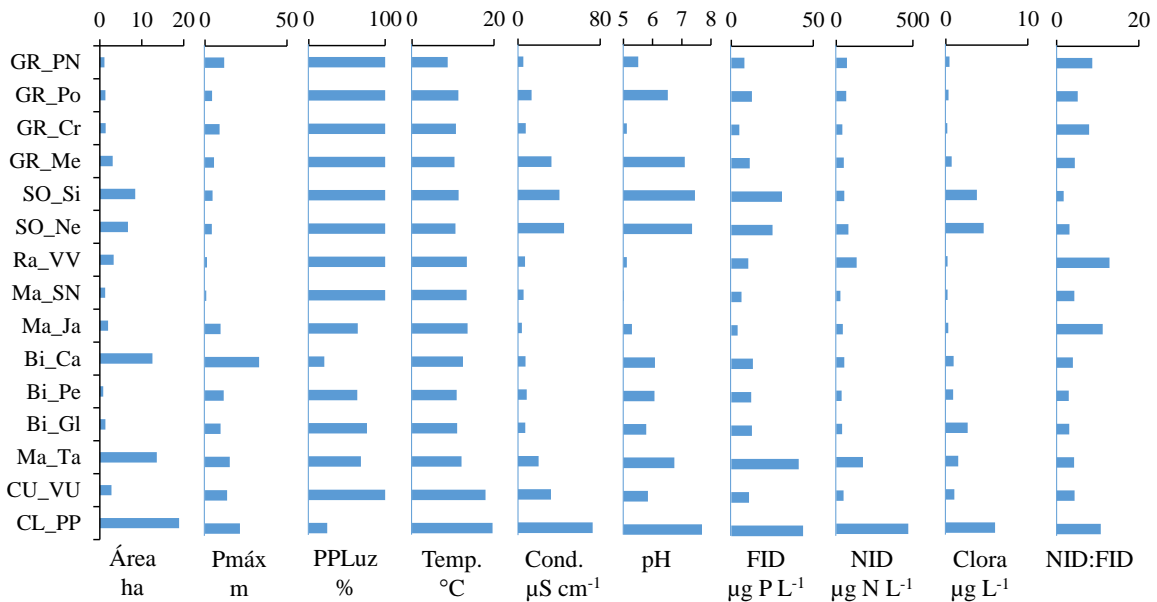


Figura 2-2. Variables ambientales en el gradiente altitudinal de los lagos andinos de la Cordillera Oriental de Colombia. Área, profundidad máxima (Pmáx), porcentaje de penetración de luz (PPLuz), temperatura (Temp), Conductividad (Cond), pH, fósforo inorgánico disuelto (FID), nitrógeno inorgánico disuelto (NID), clorofila-a (Clora) y relación NID:FID.

Los resultados del ACP mostraron que los tres primeros componentes (C1, C2 y C3) explicaron el 74.4% (42.1%, 18.2% y 14.1%, respectivamente) de la variabilidad de los datos (Figura 2-3). El componente C1 se correlacionó con casi todas las variables ( $>\pm 0.5$ ), excepto con saturación de oxígeno ( $SO_2$ ) y fósforo inorgánico disuelto (FID). El componente C2 mostró correlaciones altas ( $>\pm 0.5$ ) con la profundidad máxima del lago (Pmax), pH, saturación de oxígeno ( $SO_2$ ) y Clora.

El Análisis de Componentes Principales mostró que los lagos se pueden agrupar en relación con las características físicas, químicas y concentración de clorofila.

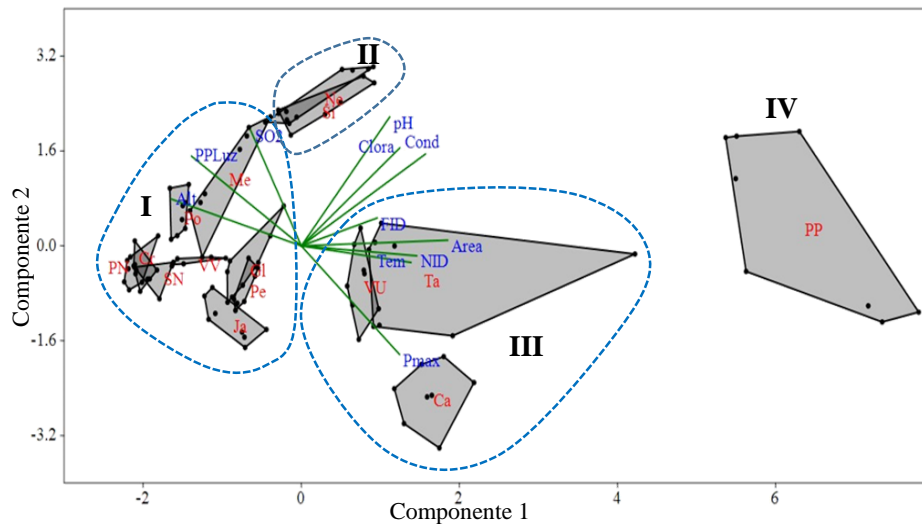


Figura 2-3. Análisis de componentes principales de las variables físicas, químicas y clorofila a (clora). Los polígonos representan las muestras por lagos (identificados con dos letras) en relación con las variables.

Se identificaron cuatro grupos de lagos. El grupo I está integrado por lagos pequeños ( $\leq 3.3$  ha) ubicados a más de 3000 msnm poco mineralizados; la mayoría con concentración de nitrógeno inorgánico (NID)  $< 70 \mu\text{g-N.L}^{-1}$ , FID  $< 12.6 \mu\text{g-P.L}^{-1}$ , y conductividad (Cond)  $< 15 \mu\text{S.cm}^{-1}$  (excepto para el lago Media). El grupo II une a los lagos Siscunsi y Negra, ambos ubicados en el macizo de Siscunsi-Ocetá a más



de 3500 msnm. Estos lagos son de tamaño intermedio (entre 6 y 9 ha), con concentraciones de FID entre 25 y 31  $\mu\text{g-P.L}^{-1}$  y concentración de Clora alta (3.8 a 4.6  $\mu\text{g.L}^{-1}$ ). Estos dos lagos poseen trucha. El grupo III reúne tres lagos con características diversas. Entre ellos, Calderona y Tarea son lagos con área entre 12.5 y 13.6 ha, y Verde-Ub pequeño (2.8 ha) pero los tres son profundos, lo que determina  $\text{SO}_2$  promedio por lago  $<70\%$ . Por último, el grupo IV está conformado solo por el lago Pedro Palo, con características ambientales particulares. Pedro Palo es el lago estudiado de mayor tamaño (18.9 ha) y ubicado a menor altitud (2010 msnm), con valores altos de temperatura, NID y Clora (19.6°C, 470.4  $\mu\text{g-N.L}^{-1}$  y 6.0  $\mu\text{g.L}^{-1}$ , respectivamente). Pedro Palo tiene baja penetración de luz en la columna del agua (24%) y  $\text{SO}_2$  promedio  $<70\%$ .

El Análisis Discriminante mostró que se pueden describir significativamente las características de los lagos en relación con tres grupos, predefinidos con base en la presencia-ausencia de peces: Carpa (lago con *C. carpio*), Trucha (lagos con *O. mykiss*) y Sin peces (Figura 2-4). El primer eje canónico (CAN 1) del AD explica más del 85% de las variables que describen los tres grupos de lagos. El CAN 1 separa los grupos de lagos principalmente en relación con el área y las variables conductividad, Clora, pH y NID. Con menor peso, pero también importantes en el análisis, están temperatura, altitud y FID. El lago Pedro Palo (grupo Carpa) se encuentra a baja altura, presenta la temperatura media más alta y se encuentra altamente mineralizado. Los lagos con trucha arcoíris (grupo Trucha) se encuentran a mayor altura, tienen mayor área que los lagos que no tienen peces, y presentan un estado intermedio de temperatura y mineralización. Los lagos sin peces presentan mayor porcentaje de penetración de luz (PPLuz) y tienden a ubicarse a mayor altura, su área tiende a ser pequeña y presentan un grado bajo de mineralización. El porcentaje de casos correctamente clasificados en la validación cruzada, reubicó el 100% de las muestras en los mismos grupos en que fueron clasificados previamente. Esto demuestra que, a pesar de la variabilidad de las condiciones ambientales de los lagos, dependientes de factores como la altitud, existen características fisicoquímicas y biológicas (clorofila a) que pueden definir a

cada uno de los grupos de lagos en relación con la presencia de trucha. El segundo eje canónico ayudó a diferenciar más entre lagos con peces.

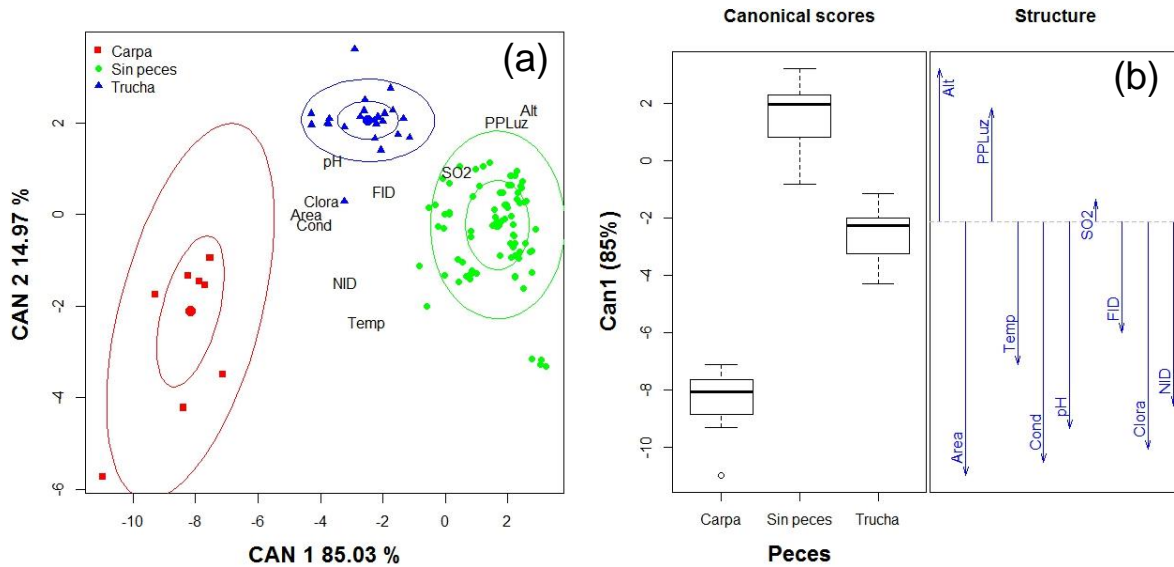


Figura 2-4. Dos primeras variables canónicas (CAN), obtenido a partir de análisis de función discriminante lineal. (a) Se incluyen las variables ambientales que separaron las muestras de los tres grupos: lago con Carpa, lagos con Trucha y lagos sin peces, que fueron significativamente diferentes. (b) Muestra la intensidad de la correlación entre las variables fisicoquímicas y la primera variable canónica.

### 2.3.3 Zooplancton

En total se identificaron 26 morfotipos de crustáceos zooplanctónicos, la mayoría identificados hasta especie (Anexo 2-1). Las especies con mayor densidad de organismos por litro en los lagos fueron el cladóceros *Bosmina cf. chilensis*, y los copépodos calanoideos *Colombodiatomus brandorffi* y *Boeckella gracilis* (Anexo 2-2). Las especies presentaron tamaños promedio entre 420 y 1314  $\mu\text{m}$  de longitud total. Se establecieron tres tamaños de crustáceos zooplanctónicos para los lagos de la Cordillera Oriental,  $\leq 500 \mu\text{m}$ , entre 500 y 800  $\mu\text{m}$  y  $> 800 \mu\text{m}$  (Figura 2-5). *D. laevis*, los calanoideos y tres especies de ciclopoideos presentaron tamaños

mayores de 800  $\mu\text{m}$ . Las especies de *Bosmina* fueron los crustáceos representativos del zooplancton pequeño. El zooplancton de tamaño medio estuvo representado, únicamente, por dos especies, *Ceriodaphnia cf. quadrangula* y *Tropocyclops prasinus*. Los macrotrícidos, al igual que *Diaphanosoma birgei*, se encontraron en el límite de tamaño mayor de 800  $\mu\text{m}$ , sin embargo estos grupos representaron el 0.6 y 0.1% de la biomasa total.

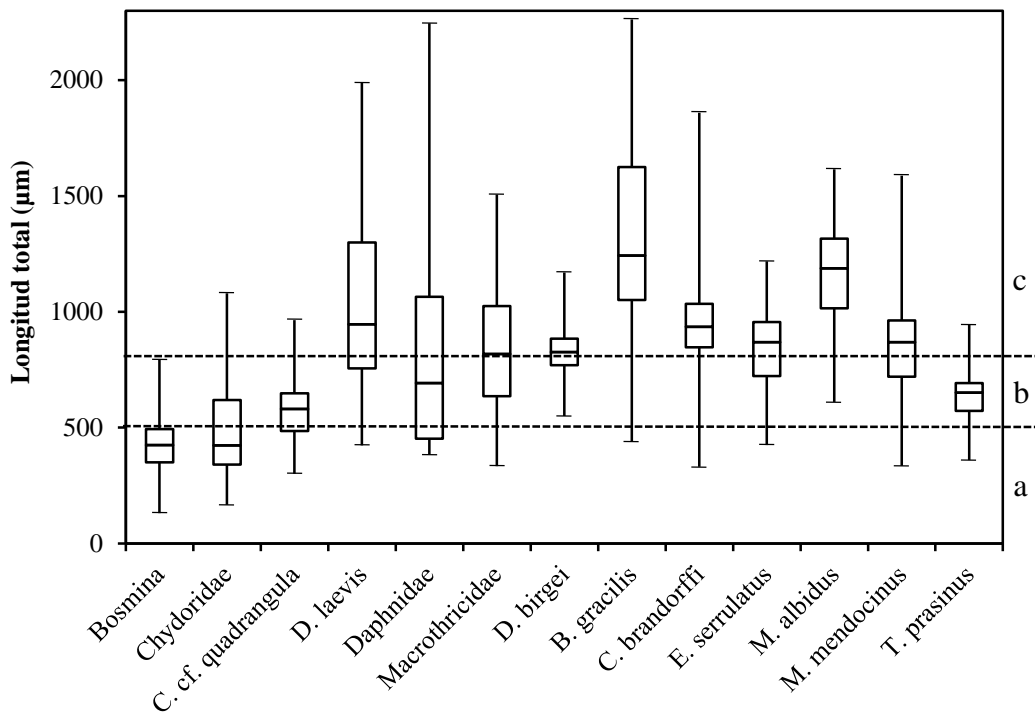


Figura 2-5. Longitud media del zooplancton de los lagos andinos de la Cordillera Oriental de Colombia. a: zooplancton  $\leq 500 \mu\text{m}$ , b: zooplancton entre 500 y 800  $\mu\text{m}$  y c: zooplancton  $> 800 \mu\text{m}$ .

Las especies con el mayor aporte en biomasa, en su orden, fueron *B. gracilis* (40%), *C. brandorffi* (30%), *B. cf. chilensis* (aprox. 10%) y *Daphnia laevis* (aprox. 10%). El zooplancton de los lagos estuvo dominado por los calanoideos *C. brandorffi* y *B. gracilis*, juntos representaron más del 70% de la biomasa total. Lagos pequeños y someros, como los ubicados en los páramos de Mamapacha y La Rusia, estuvieron dominados por calanoideos. En los lagos con trucha dominaron *D. laevis* y los

ciclopoideos, *Daphnia laevis* y *Bosmina*, o *Bosmina* y ciclopoideos (Figura 2-6). En el lago con carpa común dominaron dáfnidos y ciclopoideos. Los macrotrícidos y sídidos (*D. birgei*) presentaron biomasa muy bajas en todos los lagos. La biomasa de los calanoideos fue inversamente proporcional a la biomasa de *D. laevis* (Figura 2-7).

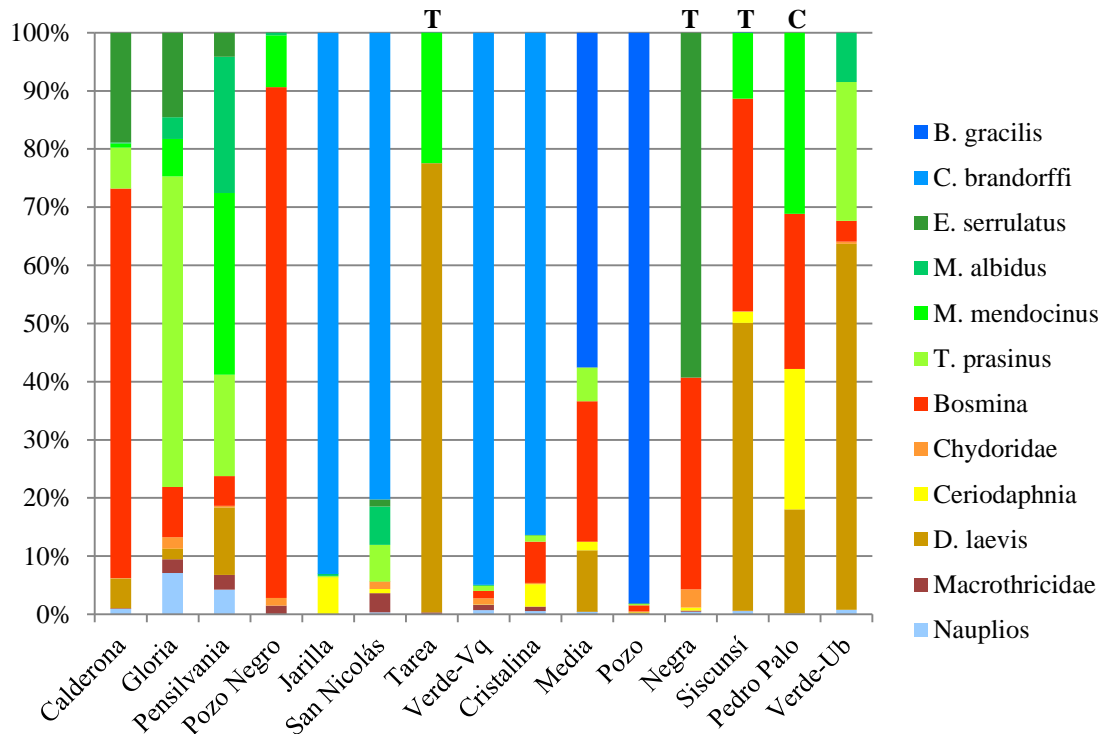


Figura 2-6. Abundancia relativa de las especies y grupos zooplanctónicos. T: lagos con trucha, C: lago con carpa. Los demás sin peces.

Con relación al gradiente altitudinal, se observó que la riqueza de especies zooplanctónicas aumentó con la altura. Esto, debido a que los lagos por encima de 3000 msnm presentaron mayor número de especies que los dos lagos ubicados por debajo de esta altura (Figura 2-8).

El análisis NMDs muestra una gran dispersión de las muestras, en relación con la biomasa de los grupos de crustáceos zooplanctónicos. Sin embargo, los lagos con

peces, mostraron abundancia de bosmínidos y cladóceros grandes, y baja o nula abundancia de calanoideos (Figura 2-10). Los ciclopoideos medianos también tienden a estar ausentes de lagos con peces.

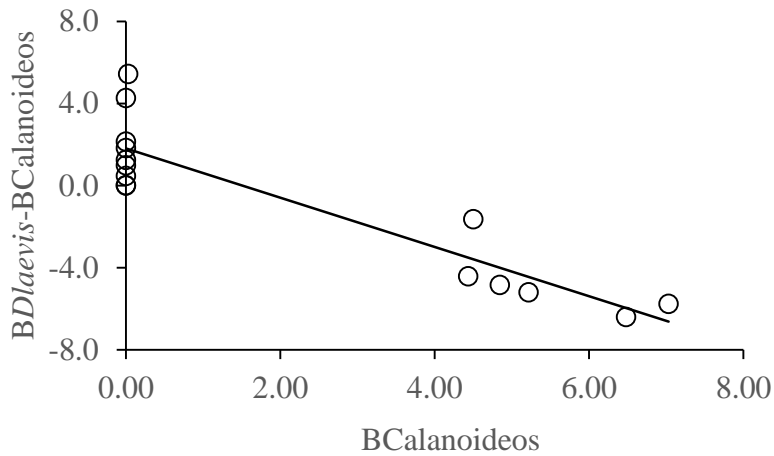


Figura 2-7. Relación entre la biomasa de *calanoideos* y la diferencia entre la biomasa de *D. laevis* y biomasa de calanoideos (BDlaevis-BCalanoideos). Datos transformados por Ln+1. Los datos positivos de BDlaevis-BCalanoideos indican un aumento relativo de la biomasa de *D. laevis*.

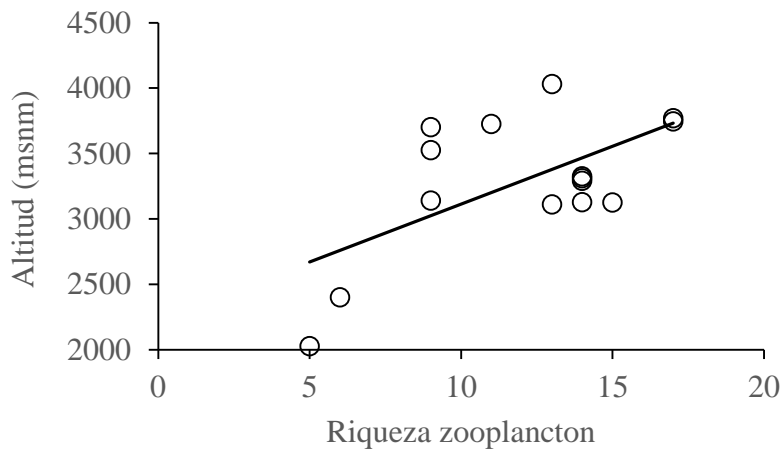


Figura 2-8. Relación entre el número de especies zooplanctónicas y la altitud en los 15 lagos.

### 2.3.4 Fitoplancton

Se identificaron 98 géneros de algas fitoplanctónicas, agrupados en 32 órdenes de 12 clases. Los géneros *Staurastrum* (Desmidiales), *Peridinium* (Peridinales) y *Trachelomonas* (Euglenales) aportaron el 27%, 21% y 17%, respectivamente, de la biomasa fitoplanctónica total de los lagos. También fueron importantes *Mallomonas* (Synurales), *Staurodesmus* (Desmidiales), *Chlorococcum* (Chlamydomonadales) y *Eunotia* (Eunotiales), con aportes de biomasa entre 3 y 7%. La composición de la biomasa fitoplanctónica por órdenes y clases taxonómicas varió ampliamente entre lagos (Figura 2-9).

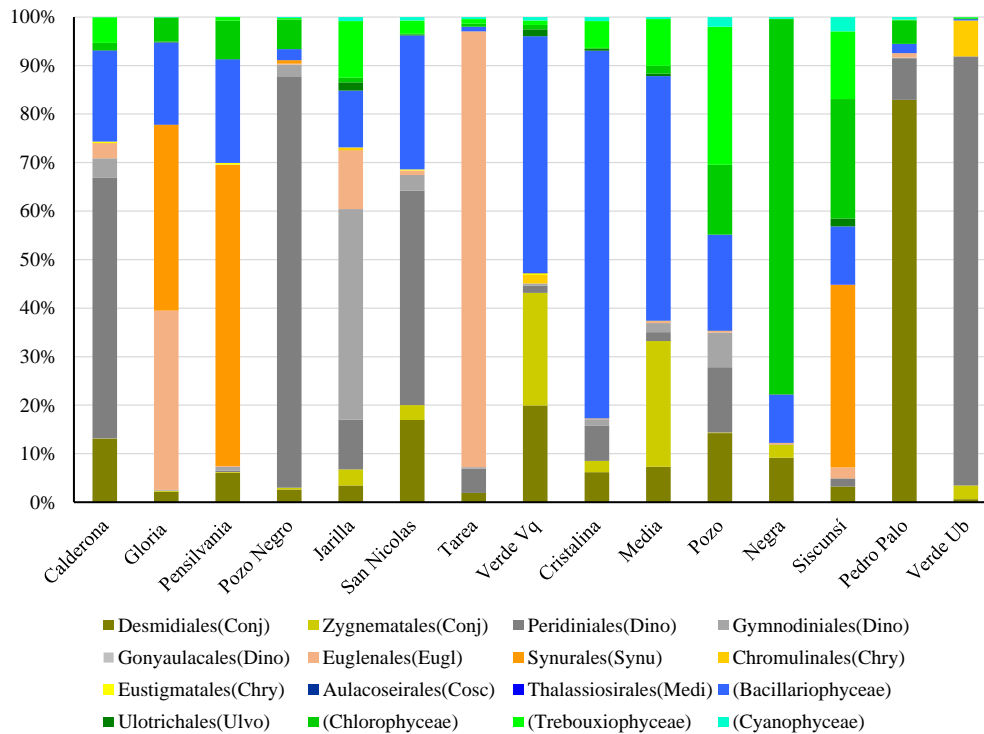


Figura 2-9. Biomasa de los órdenes y clases taxonómicas de fitoplancton en los lagos andinos tropicales de la Cordillera Oriental de Colombia. Entre paréntesis aparece la clase. Conj: Conjugatophyceae, Dino: Dinophyceae, Eugl: Euglenophyceae, Synu: Synurophyceae, Chry: Chrysophyceae, Cos: Coscinodiscophyceae, Medi: Mediophyceae y Ulvo: Ulvophyceae.

El ordenamiento nMDS mostró que la estructura del fitoplancton presenta una mayor resistencia a ser alterada, en relación con la presencia de peces (Figura 2-10). A pesar de esto, los dinoflagelados, Zygnematales y Chrysophyceae (CHRY) tienden a disminuir en presencia de peces. Las Bacillariophyceae (BACI), Euglenophyceae (EUGL), Desmidiaceae (Desm) y Chlorophyceae (CHLO), al parecer, no se ven afectadas por los peces.

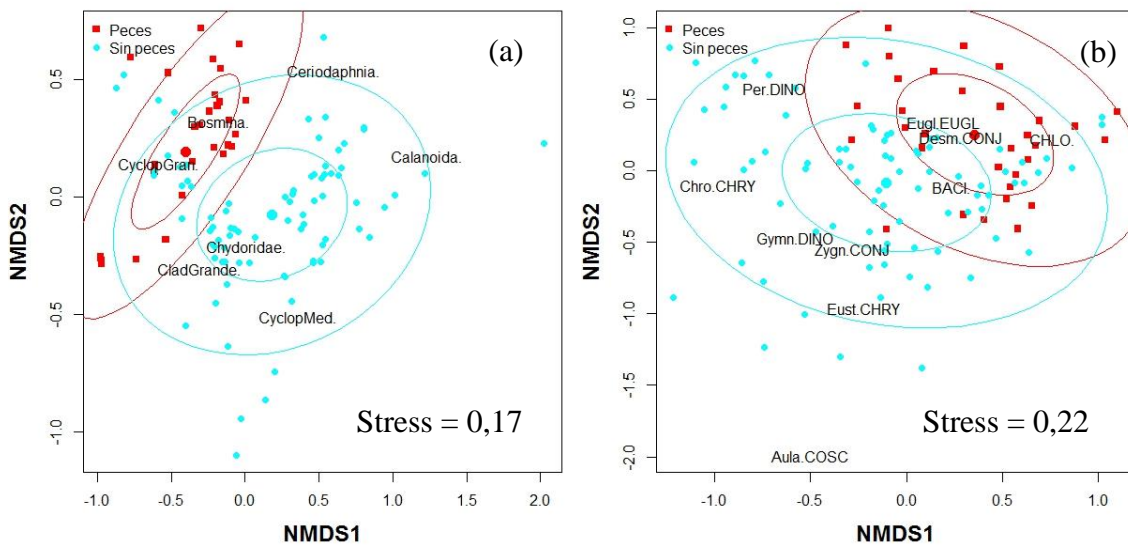


Figura 2-10. Escalamiento Multidimensional No-Métrico (nMDS), de las muestras de 15 lagos. Los cuadros representan las muestras de lagos con peces y los círculos muestras de lagos sin peces. (a) nMDS para los crustáceos zooplanctónicos y (b) nMDS con los principales órdenes (Clase) del fitoplancton. CladGrande: cladóceros grandes, CyclopGran: ciclopoideos grandes, CyclopPep: ciclopoideos pequeños. BACI: Bacillariophyceae, Aula.COSC: Aulacoseirales (Cosc), Desm.CONJ: Desmidiaceae (Conj), Zygn.CONJ: Zygnematales (Conj), CHLO: Chlorophyceae, Eugl.EUGL: Euglenales (Eugl), Gymn.DINO: Gymnodiniales (Dino), Per.DINO: Peridinales (Dino), Chro.CHRY: Chromulinales (Chry) y Eust.CHRY: Eustigmatales (Chry).

### 2.3.5 Relación entre las variables ambientales y la estructura del zooplancton

Los tres primeros ejes del ACC explicaron el 97.1% de la variabilidad del zooplancton con relación a las variables ambientales (Tabla 2-3). La prueba de permutación fue significativa para los tres primeros ejes canónicos. Las variables más correlacionadas con el eje 1 fueron Pmáx (-0.68), Clora (-0.68) y BZBF (0.71), sin embargo la mayoría de las variables presentaron valores  $\geq \pm 0,42$ . La variable más correlacionada con el eje 2 fue Cond (0.52).

Tabla 2-3. Resultados del Análisis Canónico de Correspondencia entre las variables zooplanctónicas y ambientales.

Eje canónico	Eigenvalor	Porcentaje	Porcentaje acumulado	Probabilidad de la Prueba de permutaciones (999)
1	0.17291	67.8	67.8	0.001
2	0.054465	21.4	89.2	0.001
3	0.020152	7.9	97.1	0.008
4	0.0049401	1.94	99.1	0.388
5	0.0012908	0.51	99.6	0.593
6	0.0011406	0.45	100	0.04

El diagrama de ordenamiento del ACC mostró que, la variación en la composición de zooplancton, puede ser explicada por las variables ambientales de los lagos (Figura 2-11). Las puntuaciones factoriales (scores del ACC) mostraron valores más altos, en su orden, para Calanoidea, Daphniidae (integrado principalmente por *Daphnia*), Ceriodaph (*Ceriodaphnina*), Cyclopoida y *Bosmina*. Se distinguen cuatro grupos de lagos. *Grupo a*: Lagos ubicados en los páramos La Rusia (Pozo, Media, Cristalina), Mamapacha (Jarilla y San Nicolás) y Rabanal (Verde Vq), desde los 3300 msnm hacia arriba. Someros, o con una zona profunda restringida a un área menor que la zona poco profunda (Cristalina), pequeños, ácidos y desmineralizados. Estos lagos mostraron tasas de herbivoría (BZBF) alta, con baja concentración de Clora. La biomasa zooplanctónica es alta ( $0.41 \text{ mg L}^{-1}$ ), y la



riqueza tiende a ser mayor que en los otros grupos de lagos, entre 11 y 17 especies. Allí predominaron los copépodos calanoideos, los quidóridos, y otras especies poco abundantes, pero que no se encuentran en otros lagos, por ejemplo *Alonella clathratula*.

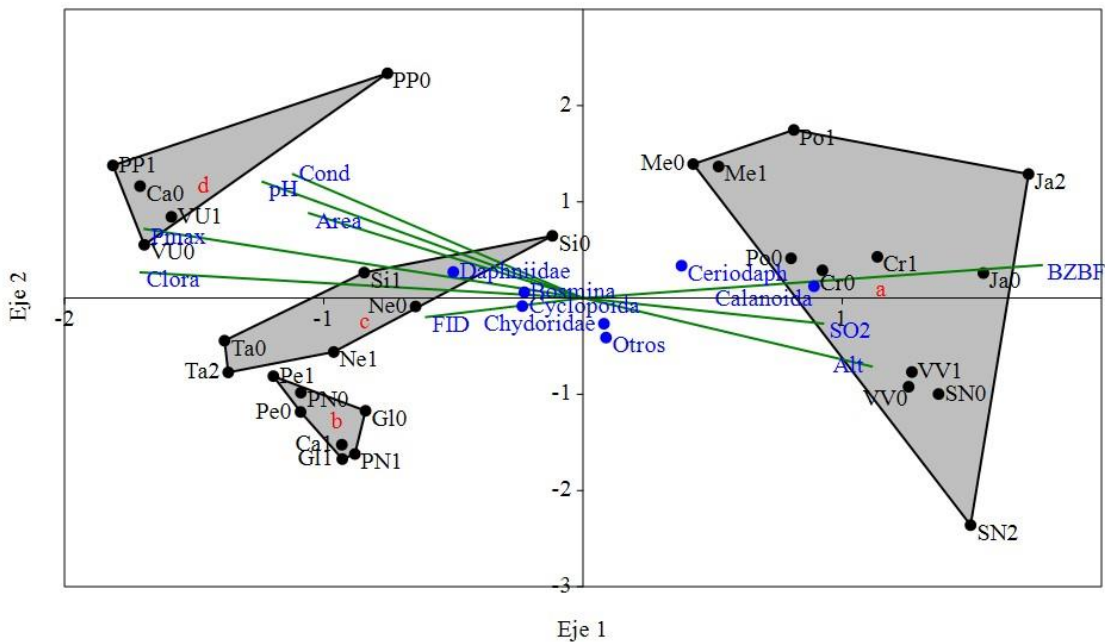


Figura 2-11. Análisis Canónico de Correspondencia entre las variables zooplanctónicas y ambientales. Se presentan los grupos de lagos de acuerdo a la presencia y ausencia de peces. Grupo a: lagos someros poco mineralizados en donde dominan calanoideos y *Ceriodaphnia*. Grupo b: Lagos profundos ligeramente mineralizados en donde predominan ciclopoideos y *Bosmina*. Grupo c: Lagos grandes, profundos, de mineralización intermedia, dominados por dáfnidos y *Bosmina* con presencia importante de ciclopoideos pero no *Tropocyclops prasinus*. Grupo d: lagos profundos de baja altura con mayor mineralización y con abundancias relativamente similares de *Bosmina*, dáfnidos y ciclopoideos. Identificación de los lagos: Ne: Negra, Si: Siscunsi, Ca: Calderona, Gl: Gloria, Pe: Pensilvania, Ja: Jarilla, SN: San Nicolás, Ta: Tarea, VU: Verde de Ubalá, Cr: Cristalina, Me: Media, Po: Pozo, PN: Pozo Negro, VV: Verde de Ventaquemada y PP: Pedro Palo. Los números 0, 1 y 2 que acompañan la identificación de los lagos corresponden al año de muestreo.

*Grupo b:* Incluye los lagos del páramo de Bijagual (Pensilvania, Gloria y Calderona) y el lago Pozo Negro del Páramo del Consuelo (Complejo Guantiva-La Rusia). Estos son más profundos que los anteriores y poco mineralizados. La biomasa zooplanctónica total es baja ( $0.04 \text{ mg L}^{-1}$ ) y la riqueza se encuentra entre 9 y 15 especies. Dominan ciclopoideos y *Bosmina*.

*Grupo c:* Reúne a los lagos del macizo de Siscunsi-Ocetá (Siscunsi y Negra) y al lago Tarea del páramo de Mamapacha. Lagos de tamaño medio a alto (6.7 a 13.6 ha), relativamente profundos ( $>4 \text{ m}$ ), conductividad media, alta concentración de FID y Clora, pH neutro. La biomasa zooplanctónica es intermedia ( $0.20 \text{ mg L}^{-1}$ ), no se encuentran calanoideos ni *Tropocyclops prasinus*. Estos lagos poseen trucha.

*Grupo d:* Incluye a los lagos Pedro Palo y Verde de Ubalá, ambos ubicados por debajo de 2500 msnm. Profundos con temperatura mayor de  $18^{\circ}\text{C}$  y conductividad media. La tasa de herbivoría es muy baja y la biomasa zooplanctónica también ( $0.02 \text{ mg L}^{-1}$ ). El zooplancton está dominado por tres grupos en proporciones relativamente similares *Bosmina*, *Daphnia* y ciclopoideos, sin embargo la riqueza es muy baja, 5.5 especies en promedio por lago.

Se observó una correlación significativa entre la biomasa zooplanctónica (BZ) y la concentración de clorofila (Figura 2-12).

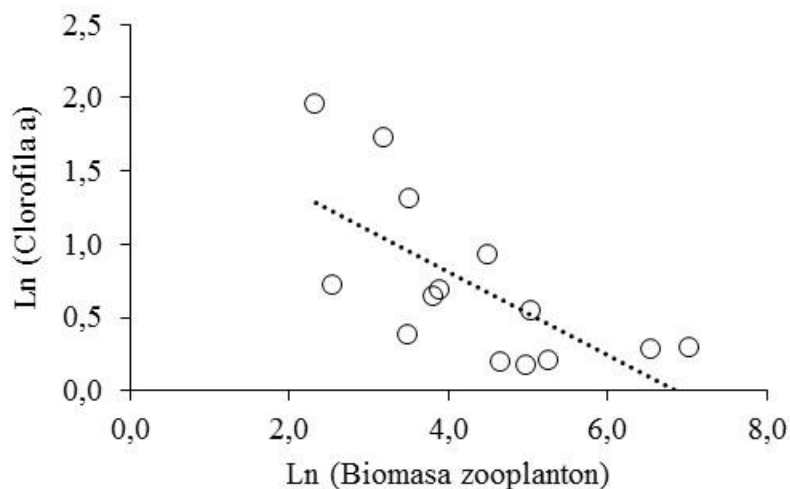


Figura 2-12. Relación entre la biomasa zooplanctónica (BZ) y la clorofila-a en 14 lagos.

## **2.4 Discusión**

El efecto de la depredación sobre la estructura del zooplancton, en especial en lagos que naturalmente carecían de peces, es un tema que ha sido ampliamente estudiado. Sin embargo, siempre ha existido el debate sobre si la depredación que realizan los peces es suficiente para llegar, incluso, hasta la extirpación de especies zooplanctónicas de los lagos de montaña, como se ha demostrado en algunos estudios (McNaught et al., 1999; Parker, Schindler, Donald, & Anderson, 2001). También ha sido objeto de debate, si el impacto que ejercen los depredadores introducidos puede ser transmitido en cascada sobre el fitoplancton y con qué intensidad. Los estudios mencionan que uno de los factores que determina el impacto en cascada sobre las redes alimentarias de los lagos está relacionado con el estado trófico, y que en lagos oligotróficos, las interacciones zooplancton-fitoplancton son importantes (McQueen, Post, & Mills, 1986).

Los análisis realizados en este estudio sugieren que, los lagos andinos de la Cordillera Oriental, se pueden clasificar de acuerdo a sus características ambientales y su estructura de crustáceos zooplanctónicos; e indican que están influenciados por la presencia de peces introducidos. Este trabajo también sugiere posibles consecuencias en cascada sobre el fitoplancton, por la presencia de peces.

En general, los lagos de alta montaña de la Cordillera Oriental son oligotróficos, sin embargo, se observó un incremento en la productividad relacionado con el tamaño de los lagos (correlación Área-Clora). Este incremento puede tener dos orígenes, naturales, relacionados con la ubicación y tamaño de la cuenca, y antrópicos, como agricultura, ganadería e introducción de peces. Los lagos más grandes tienen cuencas más grandes, que les permite captar mayor cantidad de materia orgánica y de nutrientes. A su vez, cuencas de mayor tamaño permiten mayor desarrollo de actividades humanas, entre estos, la posibilidad de introducir peces. Los resultados mostraron que, en lagos con peces, los indicadores de estado trófico tienden a aumentar (Clora, FID, Cond). La presencia de peces puede contribuir al incremento

de fósforo. Por ejemplo, hay evidencia que el metabolismo de los peces aporta fósforo a lagos de alta montaña (Magnea, Sciascia, Paparella, Tiberti, & Provenziale, 2013) y, posiblemente, también nitrógeno. El incremento de los nutrientes, contribuye a aumentar la producción biológica, expresada en el aumento en la concentración de clorofila, desplazando el pH de los lagos de alta montaña, que generalmente es ácido, hacia un pH más alto.

Los peces, al parecer, también alteran la estructura en cuanto a composición y tamaños, de los crustáceos zooplanctónicos. Los análisis nMDS y ACC indican que, en los lagos estudiados, las especies más grandes, como los calanoideos, no están presentes cuando hay peces; además tienden a aumentar especies pequeñas como *Bosmina* y organismos de tamaño medio como los ciclopoideos. Esta respuesta también ha sido reportada en lagos alpinos de alta montaña, en donde se compararon lagos naturales sin peces y lagos en donde los peces fueron introducidos y disminuyeron la abundancia de las especies de mayor tamaño (Knapp, Matthews, & Sarnelle, 2001; Tiberti, von Hardenberg, & Bogliani, 2014), favoreciendo especies más pequeñas como los quidóridos (Schabetsberger, Luger, Drozdowski, & Jagsch, 2009; Tiberti et al., 2014). En la zona templada de los Andes la presencia de peces redujo el espectro de tamaños del zooplancton por desaparición de *Daphnia* y calanoideos (Reissig, Trochine, Queimaliños, Balseiro, & Modenutti, 2006). Los resultados del ACC mostraron correlaciones entre la estructura ambiental de los lagos y la estructura de los crustáceos zooplanctónicos. Al parecer, la estructura de los lagos andinos de la Cordillera Oriental entre 2000 y 4000 msnm, está relacionada con el gradiente altitudinal y con la presencia de peces. La hipótesis inicial de este estudio sugería que, además del efecto de los peces sobre el zooplancton, la altitud tendría efectos negativos sobre el zooplancton, debido a las bajas temperaturas y reducido contenido en nutrientes, lo que limitaría la abundancia y riqueza de las especies. Esto ha sido reportado para otras regiones del mundo (Hessen et al., 2006; Jersabek, Brancelj, Stoch, & Schabetsberger, 2001; Larson, Hoffman, McIntire, Lienkaemper, & Samora, 2009; Patalas, 1964). Sin embargo, la riqueza de especies de los lagos estudiados se relacionó positivamente con el incremento en la altitud, indicando que, en la zona

tropical, intervienen otros factores sobre la diversidad. Estos resultados también se contraponen a los hallazgos de Messner, MacLennan, & Vinebrooke (2013), en donde la presencia de trucha en lagos más cálidos aumento la diversidad.

La ausencia de calanoideos en lagos con peces, se explica debido a que estos copépodos son los organismos zooplanctónicos de mayor tamaño en los lagos andinos de la Cordillera Oriental de Colombia y, las truchas, que son depredadores visuales, prefieren consumir presas de mayor tamaño (Knapp et al., 2001; Reissig et al., 2006). El cambio en la estructura de especies zooplanctónicas, además de ser causado por la depredación (Keast, 1980), también puede estar influenciado por la disponibilidad y competencia por los recursos (DeMott, 1989; Lampert, Fleckner, Rai, & Taylor, 1986). Tal vez, además de la depredación, la estructura de los crustáceos zooplanctónicos de los lagos tropicales de la Cordillera Oriental también es una respuesta a la competencia entre las especies filtradoras de mayor tamaño, como *Daphnia*, calanoideos y ciclopoideos. Posiblemente, por este motivo, la biomasa de los calanoideos disminuyó sinérgicamente cuando aumentó la biomasa de *D. Laevis*. Entre los factores ambientales, con efecto sobre las especies, se encuentra el pH. *Daphnia* es un género que tiene poca tolerancia al pH ácido (Brehm & Meijering, 1982), por esta razón probablemente no se encuentra en lagos ácidos sin peces.

Al parecer, la capacidad de los lagos andinos para resistir la introducción de peces, está relacionada con sus características ambientales, resumidas en los grupos de lagos identificados. El *grupo a*, muestra evidencias de poseer capacidad de resistir la introducción de peces. El *grupo b* muestra que es vulnerable a la presencia de los peces, aun cuando, al parecer, aún no han sembrado truchas en ellos. El *grupo c* son los lagos en donde la trucha ya está instalada. Finalmente, el *grupo d*, lagos en donde no es posible la presencia de trucha, por sus características de clima templado, pero si es posible la presencia de especies de clima más cálido. Es el caso de la carpa, que se encuentra en uno de estos lagos.

Lagos como los del *grupo a*, pueden estar resistiendo la introducción de la trucha debido a que son pequeños, oligotróficos y, posiblemente, sus cuencas no

presentan las condiciones que requieren los peces, como la trucha, para su reproducción. Se sabe que en muchos lagos de la Cordillera Oriental se ha sembrado trucha, pero no en todos logra subsistir. El lago Media del páramo La Rusia, es un ejemplo de este caso. En Media se sembraron alevinos de trucha en el pasado, sin embargo, durante este estudio, solo se encontró un ejemplar que, por el tamaño (53 cm LT), se supone que habitaba el lago desde hace muchos años, posiblemente más de una década. La trucha capturada, posiblemente, era el último ejemplar. Este lago está dominado por calanoideos, lo que indica que no hay muchos peces. Sin embargo, la abundancia total de calanoideos es menor que en los dos lagos adyacentes. Este lago es el de menor riqueza zooplanctónica dentro del grupo *grupo a*; y no se descarta que la causa esté relacionada con la presencia de la trucha. Otra causa puede ser la competencia con otras especies. En este lago se encontró *Daphnia* y su presencia se explica por el pH neutro.

Se observó un efecto débil de los peces sobre la estructura del fitoplancton pero, al parecer, es más fuerte sobre la productividad del lago, a través del zooplancton. El nMDS mostró que hay cambios en la composición relativa de los taxones fitoplanctónicos, pero no determinó agrupaciones particulares, con reemplazo de grupos taxonómicos, que separen fuerte (bajo nivel de estrés) y contundentemente grupos taxonómicos particulares, de acuerdo con la presencia de peces y/o composición zooplanctónica. Esto podría estar relacionado con una baja selectividad del zooplancton para alimentarse; sin embargo, es necesario profundizar en las relaciones zooplancton-fitoplancton para tratar de identificar patrones encriptados. En el capítulo tres de este trabajo se muestran evidencias de alteraciones, a nivel de estructura de tamaños de fitoplancton, por efecto en cascada desde los peces. La compleja red de variables que intervienen en la estructuración de los grupos tróficos de los lagos, hace que sea difícil identificar relaciones causa efecto. Se observó una relación inversa entre la biomasa zooplanctónica y la concentración de clorofila. Es decir que los peces pueden estar afectando la biomasa total del fitoplancton, a través de la biomasa zooplanctónica, consumiendo crustáceos grandes, que tienen tasas de filtración más altas. La biomasa

zooplanctónica total de los lagos con peces, es menor que la de los lagos más pequeños (*grupo a*).

Se concluye que, con base en las características ambientales, la presencia de peces y la estructura de los crustáceos zooplanctónicos, se pueden identificar cuatro grupos de lagos de la Cordillera Oriental de Colombia. Al parecer, las características ambientales y la presencia de peces están relacionadas entre sí, y con el gradiente altitudinal. Además, ambas, características ambientales y presencia de peces, determinan la estructura del zooplancton. Aparentemente existe una relación débil entre la presencia de peces y la estructura fitoplanctónica, pero sí se observa una relación entre la biomasa zooplanctónica y la concentración de clorofila. Es decir que los peces pueden estar afectando la biomasa total del fitoplancton a través del zooplancton. Los peces, posiblemente, también están relacionados débil y directamente con el fitoplancton, aportando a la mineralización de los lagos por actividad metabólica.

A pesar de que gran cantidad de los lagos de alta montaña en Colombia son utilizados como “estanques” de peces, en donde se siembran alevinos de trucha para que se alimenten de forma natural; son pocos los lagos en donde se han logrado establecer y reproducirse. El gradiente altitudinal de los lagos andinos y las características de la cuenca, funcionan como mecanismo de protección contra el establecimiento de los peces. A mayor altura, los lagos tienden a presentar menor área y, en general, las cuencas aportantes son más pequeñas y las corrientes de agua que ingresan a los lagos suelen ser pequeñas y temporales, de acuerdo con la época climática. Además, estos lagos de mayor altitud, son más fríos y poco mineralizados. Todo esto determina condiciones que son hostiles para los alevinos, organismos que son frágiles y no pueden subsistir fácilmente. La baja productividad de estos lagos no permite el sostenimiento de poblaciones grandes de peces de forma natural. Sin embargo en los lagos en donde logran subsistir alteran la estructura del zooplancton, consumiendo especies grandes como los calanoideos.

## 2.5 Referencias

- Aguilera, X., Declerck, S., De Meester, L., Maldonado, M., & Ollevier, F. (2006). Tropical high Andes lakes: A limnological survey and an assessment of exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Limnologica*, 36(4), 258-268.
- Bartrons, M., Einarsson, Á., Nobre, R. L. G., Herren, C. M., Webert, K. C., Brucet, S., . . . Ives, A. R. (2015). Spatial patterns reveal strong abiotic and biotic drivers of zooplankton community composition in Lake Mývatn, Iceland. *Ecosphere*, 6(6), art105.
- Brehm, J., & Meijering, M. P. D. (1982). Zur Säure-Empfindlichkeit ausgewählter Süßwasserkrebse (*Daphnia* und *Gammarus*, Crustacea). On the sensitivity to low pH of some selected crustaceans (*Daphnia* and *Gammarus*, Crustacea). *Archiv für Hydrobiologie*, 95(1/4), 17-27.
- Brown, J. H., & Sax, D. F. (2007). Do biological invasions decrease biodiversity? *Conservation Magazine*, 8, 16–17.
- Clesceri, L. S., Greenberg, A. E., & Eaton, A. D. (Eds.). (1998). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater* (20th ed.). Washington, DC: American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA) & Water Environment Federation (WEF).
- Crawford, S. S., & Muir, A. M. (2008). Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*: 1870–2007. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(3), 313-344.
- Crisci, J V, & López, M F. (1983). *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Washington DC: OEA.
- DeMott, W. R. (1989). The Role of Competition in Zooplankton Succession. In U. Sommer (Ed.), *Plankton Ecology* (pp. 195-252). Berlin: Springer
- Dumont, H. J., Velde, I., & Dumont, S. (1975). The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19(1), 75-97.
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E., Gutiérrez-Aguirre, M. A., Silva-Briano, M., Granados-Ramírez, J. G., & Garfias-Espejo, T. (2008). *Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México*. México, DF: Universidad nacional Autónoma de México.
- Elías–Gutiérrez, M, & Valdez-Moreno, M. (2008). A new cryptic species of *Leberis* Smirnov, 1989 (Crustacea, Cladocera, Chydoridae) from the Mexican semi-desert region, highlighted by DNA barcoding. *Hidrobiológica*, 18(1), 63-74.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. (1990). *Diaphanosoma birgei* e *Diaphanosoma brachyurum*: possível necessidade de revisão das identificações no Brasil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 3(2), 757-767.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. (1997). *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Brasília: Editora Universa.



- Friendly, Michael. (2007). HE plots for multivariate linear models. *Journal of Computational and Graphical Statistics*.
- Gaviria, S. (1989). The calanoid fauna (Crustacea, Copepoda) of the Cordillera Oriental of the Colombian Andes. *Hydrobiologia*, 178(2), 113-134.
- Gozlan, R. E. (2008). Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? *Fish and Fisheries*, 9(1), 106-115.
- Guisande, C., Bartumeus, F., Ventura, M., & Catalan, J. (2003). Role of food partitioning in structuring the zooplankton community in mountain lakes. *Oecologia*, 136(4), 627-634.
- Hammer, Ø. (2016). *PAST Paleontological Statistics Version 3.14: Reference Manual*. Oslo: University of Oslo.
- Haney, J. F., & Hall, D. J. (1973). Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera. *Limnology and Oceanography*, 18(2), 331-333.
- Hessen, D. O., Faafeng, B. A., Smith, V. H., Bakkestuen, V., & Walseng, B. (2006). Extrinsic and intrinsic controls of zooplankton diversity in lakes. *Ecology*, 87(2), 433-443.
- Hillebrand, H., Dürselen, C. D., Kirschtel, D., Pollinger, U., & Zohary, T. (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35(2), 403-424.
- Hotelling, H. (1933). Analysis of a complex the statistical variables into principal components. *Journal of Experimental Psychology*, 24, 417-441, 493-520.
- Hrbáček, J., Dvorakova, M., Kořínek, V., & Prochazkova, L. (1961). Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. *Mitteilungen Internationale Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie*, 14, 192-195.
- IGAC. (2003). *Atlas de Colombia*. Bogotá D.C.: Instituto Geografico Agustin Codazzi (IGAC).
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Kanstrup, E., Petersen, B., Eriksen, R. B., Hammershøj, M., . . . Have, A. (1994). Does the impact of nutrients on the biological structure and function of brackish and freshwater lakes differ? *Hydrobiologia*, 275(1), 15-30.
- Jersabek, C D, Brancelj, A, Stoch, F, & Schabetsberger, R. (2001). Distribution and ecology of copepods in mountainous regions of the Eastern Alps. *Hydrobiologia*, 453-454(1), 309-324.
- Keast, A. (1980). Food and feeding relationships of young fish in the first weeks after the beginning of exogenous feeding in Lake Opinicon, Ontario. *Environmental Biology of Fishes*, 5(4), 305-314.

- Knapp, R. A., Matthews, K. R., & Sarnelle, O. (2001). Resistance and resilience of alpine lake fauna to fish introductions. *Ecological Monographs*, 71(3), 401-421.
- Lampert, W., Fleckner, W., Rai, H., & Taylor, B. E. (1986). Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 31(3), 478-490.
- Larson, G. L., Hoffman, R., McIntire, C. D., Lienkaemper, G., & Samora, B. (2009). Zooplankton assemblages in montane lakes and ponds of Mount Rainier National Park, Washington State, USA. *Journal of Plankton Research*, 31(3), 273-285.
- Magnea, U., Sciascia, R., Paparella, F., Tiberti, R., & Provenzale, A. (2013). A model for high-altitude alpine lake ecosystems and the effect of introduced fish. *Ecological Modelling*, 251(0), 211-220.
- McCauley, E. (1984). The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. In J. A. Downing & F. H. Rigler (Eds.), *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. (pp. 228–265). Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications.
- McCune, B., Grace, J. B., & Urban, D. L. (2002). *Analysis of ecological communities*. Glenden Beach, Oregon: MJM Software Design
- McNaught, A. S., Schindler, D. W., Parker, B. R., Paul, A. J., Anderson, R. S., Donald, D. B., & Agbeti, M. (1999). Restoration of the food web of an alpine lake following fish stocking. *Limnology and Oceanography*, 44(1), 127-136.
- McQueen, D. J., Post, J. R., & Mills, E. L. (1986). Trophic Relationships in Freshwater Pelagic Ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(8), 1571-1581.
- Messner, J. S., MacLennan, M. M., & Vinebrooke, R. D. (2013). Higher temperatures enhance the effects of invasive sportfish on mountain zooplankton communities. *Freshwater Biology*, 58(2), 354-364.
- Mora, G., Téllez, L. S., Cala, P., & Guillot, G. (1992). Estudio bioecológico de la ictiofauna del Lago de Tota (Boyacá-Colombia), con énfasis en la trucha arco iris, *Oncorhynchus mykiss*. *Revista De La Academia Colombiana De Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 18(70), 409-422.
- Nusch, E. A. (1980). Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigments determination. *Archiv für Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 14, 14-36.
- Otturi, María Gabriela, Battini, Miguel Ángel, & Barriga, Juan Pablo. (2016). The effects of invasive rainbow trout on habitat use and diel locomotor activity in the South American Creole perch: an experimental approach. *Hydrobiologia*, 1-12. doi: 10.1007/s10750-016-2792-9
- Paggi, J. C. (1972). Nota sistemática acerca de algunos Cladóceros del género *Chydorus* Leach 1843, de la República Argentina. *Physis*, 31(82), 223-236.

- Paggi, J. C. (1977). Aportes al conocimiento de la fauna argentina de cladóceros. I. Sobre *Daphnia laevis* Birge 1878. *Neotropica*, 23(69), 33-37.
- Paggi, J. C. (1978). Revisión de las especies argentinas del género *Diaphanosoma* Fischer (Crustacea, Cladocera). *Acta Zoológica Lilloana*, 33(1), 43-65.
- Paggi, J. C. (1979). Revisión de las especies argentinas del género *Bosmina* Baird agrupadas en el subgénero *Neobosmina* Lieder (Crustacea: Cladocera). *Acta Zoológica Lilloana*, 35, 137-162.
- Paggi, J. C. (1992). A new species of *Ilyocryptus* (Anomopoda: Macrothricidae) from Argentina. *Hydrobiologia*, 231(3), 141-151.
- Paggi, J. C. (1995). Crustacea Cladocera. In E. C. Lopretto & G. Tell (Eds.), *Ecosistemas de Aguas Continentales, Metodologías para su estudio* (pp. 909-951). La Plata: Ediciones Sur
- Parker, B R, Schindler, D W, Donald, D B, & Anderson, R S. (2001). The effects of stocking and removal of a nonnative salmonid on the plankton of an alpine lake. *Ecosystems*, 4(4), 334-345.
- Patalas, K. (1964). The crustacean plankton communities in 52 lakes of different altitudinal zones of Northern Colorado. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung fur theoretische und angewandte Limnologie*, 15, 719-726.
- Reid, J. W. (1985). Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia, Universidade de São Paulo*, 9, 17-143.
- Reissig, M., Trochine, C., Queimaliños, C., Balseiro, E., & Modenutti, B. (2006). Impact of fish introduction on planktonic food webs in lakes of the Patagonian Plateau. *Biological Conservation*, 132(4), 437-447.
- Rice, E. W., Baird, R. B., Eaton, A. D., & Clesceri, L. S. (Eds.). (2012). *Standard methods for the examination of water and wastewater* (22nd ed.). Washington, DC: American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA) & Water Environment Federation (WEF)
- Rott, E. (1978). Chlorophyll-a-Konzentration und Zellvolumen als Parameter der Phytoplanktonbiomasse. *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck*, 65, 11-21.
- Sagoff, M. (2007). Are nonnative species harmful. *Conservation Magazine*, 8, 20–21.
- Sartory, D. P., & Grobbelaar, J. U. (1984). Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*, 114(3), 177-187.
- Schabetsberger, R., Luger, M. S., Drozdowski, G., & Jagsch, A. (2009). Only the small survive: monitoring long-term changes in the zooplankton community of an Alpine lake after fish introduction. *Biological Invasions*, 11(6), 1335-1345.

- Schindler, D W, & Parker, B R. (2002). Biological pollutants: alien fishes in mountain lakes. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus*, 2(2), 379-397.
- Sienkiewicz, Elwira, & Gąsiorowski, Michał. (2016). The effect of fish stocking on mountain lake plankton communities identified using palaeobiological analyses of bottom sediment cores. *Journal of Paleolimnology*, 55(2), 129-150. doi: 10.1007/s10933-015-9870-2
- Smirnov, N. N. (1971). Chydoridae of the world' fauna. Fauna of USSR. Crustacea 1(2), New Series No. 101 (In Russian). (English Translation of keys by J.P. Harding -1973). *FBA Traslation (New Series)*, 65, 52 pg.
- Sun, J., & Liu, D. (2003). Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 25(11), 1331-1346.
- ter Braak, C. J. F. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5), 1167-1179.
- Ternjej, I, & Tomec, M. (2005). Plankton community and related environmental factors in the oligotrophic Lake Vrana. *Periodicum Biologorum*, 107(3), 321-328.
- Tiberti, R., von Hardenberg, A., & Bogliani, G. (2014). Ecological impact of introduced fish in high altitude lakes: a case of study from the European Alps. *Hydrobiologia*, 724(1), 1-19.
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2013). *Modern applied statistics with S-PLUS*: Springer Science & Business Media.
- Welcomme, R. L. (1988). *International introductions of inland aquatic species*: Fisheries Department FAO.
- Yurista, Peder M., Kelly, John R., & Miller, Samuel E. (2006). Comparisons of zooplankton community size structure in the Great Lakes. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 111(C05), C05S08:01-12. doi: 10.1029/2005JC002971

Anexo 2-1. Especies de crustáceos zooplanctónicos identificados en los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia.

ORDEN	FAMILIA	SUBFAMILIA	TAXÓN/ESPECIE	
Anomopoda	Bosminidae		<i>Bosmina cf. chilense</i>	
			<i>Bosmina longirostris</i>	
	Chydoridae	Aloninae		<i>Acroperus harpae</i>
				<i>Alona cf. guttata</i>
				<i>Alona cf. ossiani</i>
				<i>Leydigia sp.</i>
			Chydorinae	<i>Alonella clathratula</i>
				<i>Paralona pigra</i>
				<i>Chydorus cf. sphaericus</i>
	Daphniidae			<i>Ceriodaphnia cf. quadrangula</i>
			<i>Daphnia laevis</i>	
			<i>Scapholeberis cf. mucronata</i>	
			<i>Simocephalus sp.</i>	
Ilyocryptidae			<i>Ilyocryptus cf. spinifer</i>	
			<i>Ilyocryptus sp.</i>	
Macrothricidae			Macrothricidae ind.	
			<i>Macrothrix cf. laticornis</i>	
			<i>Streblocerus serricaudatus</i>	
Ctenopoda	Sididae		<i>Diaphanosoma birgei</i>	
Calanoida	Centropagidae		<i>Boeckella gracilis</i>	
	Diaptomidae		<i>Colombodiaptomus brandorffi</i>	
Cyclopoida	Cyclopidae	Cyclopinae	<i>Metacyclops mendocinus</i>	
		Eucyclopinae	<i>Eucyclops serrulatus</i>	
			<i>Macrocyclops albidus</i>	
			<i>Tropocyclops prasinus</i>	
Harpacticoida			Harpacticoida	

















Anexo 2-3. Primera parte. Abundancia de fitoplancton, a nivel de orden, en los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia. cel L<sup>-1</sup>.

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Cosc	Frag	Frag	Frag	Medi	Conj	Conj
					Bacillariales	Cocconeidales	Cymbellales	Eunotioidales	Naviculales	Rhopaloidiales	Surirellales	Thalassiosiphysales	Aulacoseirales	Fragilariiales	Licmophorales	Tabellariales	Thalassiosiriales	Desmidiiales	Zygnematales
1	0	Negra	Lm	S	0	0	43	151	404	0	0	0	0	0	0	179	0	12	151
2	0	Negra	Lm	S	0	32	112	216	1128	0	0	0	0	0	0	800	0	144	240
3	0	Negra	Lm	S	0	0	88	16	588	0	0	0	0	0	0	408	0	336	336
4	0	Negra	Lm	M	0	0	96	16	360	0	0	0	0	0	0	264	0	72	120
5	0	Negra	Lm	M	0	0	80	16	480	0	0	0	0	0	0	96	0	208	64
6	0	Negra	Lm	M	8	0	88	80	624	8	0	0	0	0	0	80	0	80	0
7	0	Negra	Lm	F	0	8	152	0	416	24	0	0	0	0	16	336	0	1240	128
8	0	Negra	Lm	F	0	8	144	8	384	0	0	0	0	0	8	352	0	184	88
9	0	Negra	Lm	F	0	16	192	32	304	8	0	0	0	16	0	440	0	488	160
11	0	Negra	Lt	L	184	0	256	8	408	32	0	0	0	8	0	2392	0	696	72
12	0	Negra	Lt	L	80	8	256	16	240	16	0	8	0	112	0	1376	0	200	88
13	0	Negra	Lt	L	0	0	1464	68	140	416	0	68	0	68	0	11756	0	3968	3060
14	0	Cristalina	Lm	S	0	0	4	0	35	496	0	0	0	0	16	23	0	12	0
15	0	Cristalina	Lm	S	0	0	48	1104	208	0	0	0	0	0	48	72	0	16	0
16	0	Cristalina	Lm	S	0	0	0	904	120	0	0	0	0	0	8	0	0	24	0
17	0	Cristalina	Lm	M	0	0	0	64	32	0	0	0	0	0	0	56	0	8	8
18	0	Cristalina	Lm	M	0	0	8	120	96	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0
19	0	Cristalina	Lm	M	0	0	8	168	32	0	0	0	0	0	0	32	0	8	0
20	0	Cristalina	Lm	F	0	0	0	312	8	0	0	0	0	0	8	0	0	16	0
21	0	Cristalina	Lm	F	0	0	0	256	16	0	8	0	0	0	0	0	0	24	8
22	0	Cristalina	Lm	F	0	0	0	368	64	0	24	0	0	0	0	32	0	0	0
24	0	Cristalina	Lt	L	0	0	0	9448	488	0	0	0	0	0	0	0	0	96	144
25	0	Cristalina	Lt	L	0	0	32	7880	632	0	0	0	0	0	0	16	0	200	0
26	0	Cristalina	Lt	L	0	0	8	4392	576	0	0	0	0	0	0	0	0	176	32
28	0	Media	Lm	S	0	0	72	224	184	0	0	0	0	0	0	120	0	80	0
29	0	Media	Lm	S	0	0	112	440	480	0	0	0	0	0	0	424	0	176	0
30	0	Media	Lm	S	0	8	104	112	576	0	0	0	0	8	0	136	0	176	0
31	0	Media	Lm	M	0	0	32	72	560	0	0	0	0	8	0	168	0	184	0
32	0	Media	Lm	M	0	8	8	32	352	0	0	0	0	0	0	224	0	144	0
33	0	Media	Lm	M	0	8	24	40	312	0	0	0	0	8	0	248	0	168	0
34	0	Media	Lm	F	0	0	16	40	136	0	0	0	24	0	0	176	0	280	8
35	0	Media	Lm	F	0	0	8	24	176	0	0	0	0	0	0	176	0	136	0
36	0	Media	Lm	F	0	0	32	16	216	0	0	0	0	0	0	200	0	328	0
38	0	Media	Lt	L	0	0	1104	552	1504	0	8	0	0	8	24	5632	0	872	1288

Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Cosc	Frag	Frag	Frag	Medi	Conj	Conj
					Bacillariales	Cocconeidales	Cymbellales	Eunotiales	Naviculales	Rhopalodiales	Surireales	Thaassioophysales	Aulacoseirales	Fragilariales	Licmophorales	Tabellariales	Thalassiosirales	Desmidiates	Zygnematales
39	0	Media	Lt	L	0	0	720	112	872	0	0	0	0	0	0	1400	0	616	872
40	0	Media	Lt	L	0	8	3464	200	2128	0	0	0	0	16	0	7336	0	1792	2416
42	0	Pozo	Lm	S	0	0	24	440	96	0	0	0	0	0	0	136	0	176	0
43	0	Pozo	Lm	S	0	0	24	112	280	0	0	0	0	0	0	8	0	232	0
44	0	Pozo	Lm	S	0	0	96	2080	1696	0	0	0	0	0	0	32	0	1472	0
45	0	Pozo	Lm	M	0	0	16	104	96	0	0	0	0	0	0	16	0	32	0
46	0	Pozo	Lm	M	0	0	8	192	328	0	0	0	0	0	0	184	0	72	0
47	0	Pozo	Lm	M	0	0	48	176	248	0	0	0	0	0	0	32	0	48	0
48	0	Pozo	Lm	F	0	0	8	136	184	0	0	0	0	0	0	8	0	24	0
49	0	Pozo	Lm	F	0	0	16	64	120	0	0	0	0	0	0	40	0	248	0
50	0	Pozo	Lm	F	0	0	8	48	136	0	0	0	0	0	0	0	0	48	0
52	0	Pozo	Lt	L	0	0	296	216	360	0	0	0	0	0	0	16	0	200	0
53	0	Pozo	Lt	L	0	0	16	208	448	0	0	0	0	0	0	16	0	128	0
54	0	Pozo	Lt	L	0	0	0	168	232	0	0	0	0	0	0	8	0	152	0
56	0	Verde_Ub	Lm	S	0	0	28	0	36	0	0	0	0	0	0	0	0	32	0
57	0	Verde_Ub	Lm	S	0	0	0	32	60	0	0	0	0	0	0	0	0	92	0
58	0	Verde_Ub	Lm	S	0	0	0	80	392	0	0	0	0	0	0	0	0	544	156
59	0	Verde_Ub	Lm	M	0	0	0	0	252	0	0	0	0	0	0	0	0	64	0
60	0	Verde_Ub	Lm	M	0	0	0	0	104	0	0	0	0	0	0	0	0	112	16
61	0	Verde_Ub	Lm	M	0	0	48	24	200	0	0	0	0	0	0	0	0	144	0
62	0	Verde_Ub	Lm	F	0	0	0	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	92	0
63	0	Verde_Ub	Lm	F	0	0	0	8	124	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
64	0	Verde_Ub	Lm	F	0	0	40	40	80	0	0	0	0	0	0	0	0	408	0
66	0	Verde_Ub	Lt	L	0	0	36	80	488	0	0	0	0	0	0	0	0	600	0
67	0	Verde_Ub	Lt	L	0	0	16	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0	48	0
68	0	Verde_Ub	Lt	L	0	0	0	12	48	0	0	0	0	0	0	0	0	24	4
70	0	Pedro Palo	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	162284	0
71	0	Pedro Palo	Lm	S	0	0	1188	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	138536	0
72	0	Pedro Palo	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	89600	0
73	0	Pedro Palo	Lm	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	192380	0
74	0	Pedro Palo	Lm	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	152308	0
75	0	Pedro Palo	Lm	M	0	0	0	484	0	0	0	0	0	0	0	0	0	197352	0
76	0	Pedro Palo	Lm	F	0	0	724	928	208	0	0	0	0	208	0	0	0	508	0
77	0	Pedro Palo	Lm	F	0	0	0	104	208	0	0	0	0	0	0	0	0	23328	0
78	0	Pedro Palo	Lm	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	43284	0
80	0	Pedro Palo	Lt	L	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	231048	0
81	0	Pedro Palo	Lt	L	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	166888	0
82	0	Pedro Palo	Lt	L	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	53596	0
84	0	Verde_Vq	Lm	S	0	0	0	64	96	0	0	0	0	408	0	0	0	56	1856
85	0	Verde_Vq	Lm	S	0	0	0	72	24	0	0	0	32	176	0	168	0	16	192

*Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica*

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Cosc	Frag	Frag	Frag	Medi	Conj	Conj
					Bacillariates	Cocconeidales	Cymbellales	Eunotiales	Naviculales	Rhopalodiales	Suriretales	Thaassiohyphales	Aulacoseirales	Fragilariates	Licmophorales	Tabellariates	Thalassiosirales	Desmidiates	Zygnematales
86	0	Verde_Vq	Lm	S	0	0	0	128	152	0	0	0	0	936	0	32	0	96	1064
87	0	Verde_Vq	Lm	M	0	0	0	312	112	0	0	0	0	416	0	184	0	648	1088
88	0	Verde_Vq	Lm	M	0	0	8	680	328	0	8	0	32	928	0	144	0	144	4168
89	0	Verde_Vq	Lm	M	0	0	8	904	568	80	8	0	0	1584	0	64	0	408	1944
91	0	Verde_Vq	Lt	L	0	0	16	4720	2848	632	8	0	0	2576	0	264	0	3592	1336
92	0	Verde_Vq	Lt	L	0	0	0	12000	3256	400	40	0	0	944	0	240	0	3848	904
93	0	Verde_Vq	Lt	L	0	0	0	19736	4928	548	60	0	0	764	0	228	0	6892	556
95	0	Calderona	Lm	S	0	0	0	520	344	120	0	0	0	256	0	1296	0	168	0
96	0	Calderona	Lm	S	0	0	0	3008	784	104	0	0	0	624	0	2608	0	552	40
97	0	Calderona	Lm	S	0	0	40	1168	176	32	0	0	0	256	0	2672	0	728	0
98	0	Calderona	Lm	M	0	0	40	600	184	40	0	0	0	256	0	5304	0	1568	0
99	0	Calderona	Lm	M	0	0	0	776	64	8	0	0	0	200	0	2920	0	544	0
100	0	Calderona	Lm	M	0	0	56	648	200	32	0	0	0	320	0	5312	0	1520	0
101	0	Calderona	Lm	F	0	0	32	624	88	16	0	0	0	128	0	1176	0	1056	0
102	0	Calderona	Lm	F	0	0	0	328	64	24	0	0	0	40	0	344	0	152	0
103	0	Calderona	Lm	F	0	0	0	344	24	0	0	0	0	64	0	368	0	648	0
105	0	Calderona	Lt	L	0	0	0	104	88	8	0	0	0	16	0	7696	0	1416	0
106	0	Calderona	Lt	L	0	0	0	96	24	0	0	0	0	16	0	3496	0	1024	0
107	0	Calderona	Lt	L	0	0	8	16	256	0	0	0	0	8	0	7328	0	1144	0
109	0	Pensilvania	Lm	S	0	0	0	568	104	0	0	0	0	8	0	16	0	312	0
110	0	Pensilvania	Lm	S	0	0	16	176	184	0	0	0	0	16	0	1744	0	1328	0
111	0	Pensilvania	Lm	S	0	0	32	720	88	8	0	0	0	24	0	96	0	616	0
112	0	Pensilvania	Lm	M	0	0	112	1764	544	0	0	0	0	64	0	36	0	332	0
113	0	Pensilvania	Lm	M	0	0	0	376	16	0	0	0	0	16	0	16	0	88	0
114	0	Pensilvania	Lm	M	0	0	16	576	40	0	0	0	0	8	0	24	0	264	0
115	0	Pensilvania	Lm	F	0	0	24	576	128	0	0	0	0	0	0	24	0	88	0
116	0	Pensilvania	Lm	F	0	0	0	160	32	0	0	0	0	8	0	40	0	136	0
117	0	Pensilvania	Lm	F	0	0	16	120	68	0	0	0	0	0	0	16	0	52	0
119	0	Pensilvania	Lt	L	0	0	132	1356	1120	0	0	0	0	0	0	416	0	912	0
120	0	Pensilvania	Lt	L	0	0	776	10860	6544	48	0	0	0	0	0	1068	0	728	0
121	0	Pensilvania	Lt	L	0	0	396	3044	1108	0	0	0	0	0	0	276	0	516	0
123	0	Gloria	Lm	S	0	0	116	3812	1448	76	0	0	0	0	0	456	0	992	304
124	0	Gloria	Lm	S	0	0	64	3388	816	0	0	0	0	0	0	124	0	440	60
125	0	Gloria	Lm	S	0	0	0	2600	532	32	0	0	0	0	0	100	0	336	0
126	0	Gloria	Lm	M	0	0	112	2132	2416	0	0	0	0	0	0	280	0	728	0
127	0	Gloria	Lm	M	0	0	0	684	340	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0
128	0	Gloria	Lm	M	0	0	0	88	24	0	0	0	0	0	0	0	0	48	0
129	0	Gloria	Lm	F	0	0	0	116	0	0	0	0	0	0	0	192	136	20	0
130	0	Gloria	Lm	F	0	0	0	680	68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
131	0	Gloria	Lm	F	0	0	0	1240	652	0	0	0	0	0	0	64	0	260	132

*Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica*

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Cosc	Frag	Frag	Frag	Medi	Conj	Conj
					Bacillariates	Cocconeidales	Cymbellales	Eunotiales	Naviculales	Rhopalodiales	Suriretales	Thaassiohyphales	Aulacoseirales	Fragilariates	Licmophorales	Tabellariates	Thalassiosirales	Desmidiates	Zygnematales
133	0	Gloria	Lt	L	0	0	1424	64888	2488	176	0	0	0	0	0	1068	0	1244	0
134	0	Gloria	Lt	L	0	0	5028	314976	7308	0	0	0	0	0	0	10056	0	8696	460
135	0	Gloria	Lt	L	0	0	1108	104276	2784	0	0	0	0	0	0	1256	0	1600	0
137	0	Tarea	Lm	S	0	0	80	8	204	0	0	0	0	80	0	0	0	248	0
138	0	Tarea	Lm	S	0	0	68	160	292	0	0	0	0	500	0	44	0	48	0
139	0	Tarea	Lm	S	0	0	228	196	392	0	0	0	0	192	0	0	0	324	0
140	0	Tarea	Lm	M	0	0	0	44	204	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
141	0	Tarea	Lm	M	0	0	0	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	260	0
142	0	Tarea	Lm	M	0	0	0	0	44	0	0	0	0	68	0	0	0	44	0
143	0	Tarea	Lm	F	0	0	40	200	260	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
144	0	Tarea	Lm	F	0	0	376	716	112	0	0	0	0	0	0	0	0	68	0
145	0	Tarea	Lm	F	0	0	36	36	80	0	0	0	0	80	0	0	0	776	0
147	0	Tarea	Lt	L	0	0	740	736	728	0	0	0	0	288	0	0	0	160	0
148	0	Tarea	Lt	L	0	0	72	80	224	0	0	0	0	0	0	0	0	588	0
149	0	Tarea	Lt	L	0	0	628	136	1172	0	0	0	0	0	0	0	0	1416	0
151	0	Jarilla	Lm	S	0	0	40	512	168	0	0	0	0	0	0	8	0	24	0
152	0	Jarilla	Lm	S	0	0	0	336	64	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0
153	0	Jarilla	Lm	S	0	0	24	136	80	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0
154	0	Jarilla	Lm	M	0	0	0	48	32	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0
155	0	Jarilla	Lm	M	0	0	0	184	56	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0
156	0	Jarilla	Lm	M	0	0	0	168	144	0	0	0	0	0	0	0	0	32	0
157	0	Jarilla	Lm	F	0	0	0	904	224	0	0	0	0	0	0	8	0	88	8
158	0	Jarilla	Lm	F	0	0	8	528	104	0	0	0	0	16	0	0	0	32	0
159	0	Jarilla	Lm	F	0	0	0	280	72	0	0	0	0	8	0	0	0	32	0
161	0	Jarilla	Lt	L	0	0	0	3056	372	0	0	0	0	0	0	0	0	140	0
162	0	Jarilla	Lt	L	0	0	36	1920	264	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
163	0	Jarilla	Lt	L	0	0	0	8144	580	0	0	0	0	0	0	0	0	360	0
165	0	San Nicolas	Lm	S	0	0	8	208	96	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
166	0	San Nicolas	Lm	S	0	0	0	576	128	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0
167	0	San Nicolas	Lm	S	0	0	0	208	136	0	0	0	0	0	0	0	0	64	0
169	0	San Nicolas	Lt	L	0	224	220	9876	1856	88	36	0	0	0	0	712	0	580	0
170	0	San Nicolas	Lt	L	0	0	0	34140	11880	0	0	0	0	0	0	0	0	2212	0
171	0	San Nicolas	Lt	L	0	0	0	19372	3628	0	0	0	0	0	0	0	0	1672	0
173	0	Pozo Negro	Lm	S	0	0	0	8	192	0	0	0	0	72	0	0	0	8	0
174	0	Pozo Negro	Lm	S	0	0	16	52	40	0	0	0	0	4	0	0	0	16	0
175	0	Pozo Negro	Lm	S	0	0	28	84	268	0	0	0	0	148	0	0	0	0	0
176	0	Pozo Negro	Lm	M	0	0	232	340	108	0	0	0	0	72	0	0	0	20	8
177	0	Pozo Negro	Lm	M	0	0	4	60	48	0	0	0	0	28	0	0	0	12	0
178	0	Pozo Negro	Lm	M	0	0	64	200	68	0	0	0	0	32	0	0	0	4	0
179	0	Pozo Negro	Lm	F	0	0	4	120	48	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0



*Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica*

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Cosc	Frag	Frag	Frag	Medi	Conj	Conj
					Bacillariales	Cocconeidales	Cymbellales	Eunotiales	Naviculales	Rhopalodiales	Suriretales	Thaassiohyphales	Aulacoseirales	Fragiliales	Licmophorales	Tabellariales	Thalassiosirales	Desmidiates	Zygnematales
180	0	Pozo Negro	Lm	F	0	0	0	20	4	0	0	0	0	12	0	0	0	4	0
181	0	Pozo Negro	Lm	F	0	0	4	136	76	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0
183	0	Pozo Negro	Lt	L	0	0	588	2848	1612	0	0	0	0	448	0	0	0	36	0
184	0	Pozo Negro	Lt	L	0	0	24	324	176	0	0	0	0	96	0	4	0	24	0
185	0	Pozo Negro	Lt	L	0	0	8	132	4	0	0	0	0	0	0	0	0	2180	4
187	0	Siscunsi	Lm	S	0	0	0	36	364	0	0	0	0	0	0	0	0	228	0
188	0	Siscunsi	Lm	S	0	0	0	0	128	0	0	0	0	0	0	0	0	384	0
189	0	Siscunsi	Lm	S	0	0	92	0	364	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0
190	0	Siscunsi	Lm	M	0	0	0	44	52	0	0	0	0	0	0	0	0	136	0
191	0	Siscunsi	Lm	M	0	0	0	20	24	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0
192	0	Siscunsi	Lm	M	0	0	0	12	108	0	0	0	0	0	0	0	0	60	0
193	0	Siscunsi	Lm	F	0	0	0	0	216	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
194	0	Siscunsi	Lm	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
195	0	Siscunsi	Lm	F	0	0	8	0	16	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
197	0	Siscunsi	Lt	L	0	0	0	0	4296	0	0	0	0	0	0	0	1556	2424	0
198	0	Siscunsi	Lt	L	0	0	0	0	4596	0	0	0	0	0	0	0	672	348	0
199	0	Siscunsi	Lt	L	0	0	668	532	7924	132	0	0	0	0	0	0	1364	1012	0
201	1	Cristalina	Lm	S	0	0	8	120	64	0	0	0	0	16	0	0	0	8	0
202	1	Cristalina	Lm	S	0	0	0	208	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
203	1	Cristalina	Lm	S	0	0	0	144	48	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0
204	1	Cristalina	Lm	M	0	0	32	96	40	0	0	0	0	24	0	24	0	0	0
205	1	Cristalina	Lm	M	0	0	16	168	104	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0
206	1	Cristalina	Lm	M	0	0	0	304	64	0	0	0	0	48	0	0	0	8	0
207	1	Cristalina	Lm	F	0	0	0	56	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
208	1	Cristalina	Lm	F	0	0	32	136	40	0	0	0	0	8	0	32	0	24	0
209	1	Cristalina	Lm	F	0	0	16	264	224	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
211	1	Cristalina	Lt	L	0	0	0	4976	1448	0	0	0	0	0	0	600	0	76	0
212	1	Cristalina	Lt	L	0	0	0	1792	1600	0	0	0	0	0	0	684	0	228	0
213	1	Cristalina	Lt	L	0	0	0	14296	10668	0	0	0	0	0	0	428	0	1596	0
215	1	Media	Lm	S	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0
216	1	Media	Lm	S	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0
217	1	Media	Lm	S	0	0	312	56	280	0	0	0	0	0	16	224	0	304	0
218	1	Media	Lm	M	0	0	16	8	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
219	1	Media	Lm	M	0	0	16	0	40	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0
220	1	Media	Lm	M	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0
221	1	Media	Lm	F	0	0	96	16	208	0	0	0	0	0	0	80	0	40	0
222	1	Media	Lm	F	0	0	48	8	56	0	0	0	0	0	0	20	0	8	0
223	1	Media	Lm	F	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	8	0	8	24
225	1	Media	Lt	L	0	0	400	0	648	0	0	0	0	8	0	352	0	176	0
226	1	Media	Lt	L	0	0	372	32	924	0	0	0	0	32	0	432	0	336	0

*Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica*

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Cosc	Frag	Frag	Frag	Medi	Conj	Conj
					Bacillariales	Cocconeidales	Cymbellales	Eunotiales	Naviculales	Rhopalodiales	Suriretales	Thaassiohyssales	Aulacoseirales	Fragiliales	Licmophorales	Tabellariales	Thalassiosirales	Desmidiates	Zygnematales
227	1	Media	Lt	L	0	0	2132	0	3496	0	0	0	0	84	0	2220	0	856	0
229	1	Pozo	Lm	S	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
230	1	Pozo	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
231	1	Pozo	Lm	S	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
232	1	Pozo	Lm	M	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
233	1	Pozo	Lm	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	624	0
234	1	Pozo	Lm	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	176	0
235	1	Pozo	Lm	F	0	0	0	84	5156	0	0	0	0	0	0	0	0	28	0
236	1	Pozo	Lm	F	0	0	0	40	184	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
237	1	Pozo	Lm	F	0	0	0	0	0	0	0	48	0	0	0	0	0	1128	24
239	1	Pozo	Lt	L	0	0	0	16	88	0	0	0	0	0	0	0	0	408	0
240	1	Pozo	Lt	L	0	0	0	120	256	0	0	0	0	0	0	0	0	832	0
241	1	Pozo	Lt	L	0	0	0	32	16	0	0	0	0	24	0	0	0	16	0
243	1	Calderona	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24216	0	0	0	512	0
244	1	Calderona	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	105940	0	0	0	1428	0
245	1	Calderona	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0	8	0
246	1	Calderona	Lm	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2472	0	0	0	32	0
247	1	Calderona	Lm	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6920	0	0	0	260	0
248	1	Calderona	Lm	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1648	0	0	0	40	0
249	1	Calderona	Lm	F	0	0	0	8	16	0	0	0	0	5032	0	0	0	48	0
250	1	Calderona	Lm	F	0	0	0	0	24	0	0	0	0	8616	0	0	0	144	0
251	1	Calderona	Lm	F	0	0	0	20	12	0	0	0	0	10496	0	0	0	224	0
253	1	Calderona	Lt	L	0	0	0	20	0	0	0	0	0	30144	0	0	0	72	0
254	1	Calderona	Lt	L	0	0	0	16	16	0	0	0	0	20528	0	0	0	208	0
255	1	Calderona	Lt	L	0	0	0	28	0	0	0	0	0	13208	0	0	0	668	0
257	1	Pensilvania	Lm	S	0	0	16	40	0	0	0	0	0	48	0	24	0	92	0
258	1	Pensilvania	Lm	S	0	0	16	48	120	0	0	0	0	104	0	128	0	168	0
259	1	Pensilvania	Lm	S	0	0	0	52	16	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0
260	1	Pensilvania	Lm	M	0	0	0	24	32	0	0	0	0	48	0	0	0	16	0
261	1	Pensilvania	Lm	M	0	0	16	48	40	0	0	0	0	200	0	48	0	96	0
262	1	Pensilvania	Lm	M	0	0	24	48	32	0	0	0	0	56	0	0	0	32	0
263	1	Pensilvania	Lm	F	0	0	24	80	88	0	0	0	0	120	0	56	0	104	0
264	1	Pensilvania	Lm	F	0	0	16	72	40	0	0	0	0	104	0	64	0	164	0
265	1	Pensilvania	Lm	F	0	0	104	56	144	0	0	0	0	192	0	120	0	148	0
267	1	Pensilvania	Lt	L	0	0	24	176	48	8	0	0	0	208	0	104	0	120	8
268	1	Pensilvania	Lt	L	0	0	32	440	264	0	0	0	0	184	0	208	0	184	0
269	1	Pensilvania	Lt	L	0	0	8	272	184	0	0	0	0	144	0	112	0	224	96
271	1	Gloria	Lm	S	0	0	8	64	208	0	0	0	0	136	0	16	0	0	0
272	1	Gloria	Lm	S	0	0	0	32	120	0	0	0	0	16	0	0	0	88	0
273	1	Gloria	Lm	S	0	0	8	80	156	0	0	0	0	72	0	64	0	76	72

*Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica*

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Cosc	Frag	Frag	Frag	Medi	Conj	Conj
					Bacillariates	Cocconeidales	Cymbellales	Eunotiales	Naviculales	Rhopalodiales	Suriretales	Thaassioiphyseales	Aulacoseirales	Fragilariates	Licmophorales	Tabellariates	Thalassiosirales	Desmidiates	Zygnematales
274	1	Gloria	Lm	M	0	0	0	8	32	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0
275	1	Gloria	Lm	M	0	0	0	24	32	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0
276	1	Gloria	Lm	M	0	0	0	128	264	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
277	1	Gloria	Lm	F	0	0	0	52	168	0	0	0	0	0	0	4	0	28	0
278	1	Gloria	Lm	F	0	0	0	72	240	0	0	0	0	8	0	4	0	112	0
279	1	Gloria	Lm	F	0	0	0	52	56	0	0	0	0	28	0	0	0	4	0
281	1	Gloria	Lt	L	0	0	0	752	2356	0	0	0	0	376	0	92	0	752	4
282	1	Gloria	Lt	L	0	0	0	104	48	0	0	0	0	72	0	64	0	72	0
283	1	Gloria	Lt	L	0	0	12	232	696	0	0	0	0	112	0	32	0	232	0
285	1	Pozo Negro	Lm	S	0	0	0	0	8	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0
286	1	Pozo Negro	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	16
287	1	Pozo Negro	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
288	1	Pozo Negro	Lm	M	0	0	0	12	8	0	0	0	0	36	0	0	0	16	8
289	1	Pozo Negro	Lm	M	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
290	1	Pozo Negro	Lm	M	0	0	0	24	416	0	0	0	0	88	0	0	0	8	16
291	1	Pozo Negro	Lm	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0	152	0	0	0
292	1	Pozo Negro	Lm	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	8
293	1	Pozo Negro	Lm	F	0	0	0	0	48	0	0	0	0	0	0	24	0	4	0
295	1	Pozo Negro	Lt	L	0	0	0	8	8	0	0	0	0	192	0	48	0	4	0
296	1	Pozo Negro	Lt	L	0	0	0	28	128	0	0	0	0	88	0	0	0	0	0
297	1	Pozo Negro	Lt	L	0	0	8	208	124	0	0	0	0	524	0	4	0	56	0
299	1	Siscunsi	Lm	S	0	0	0	32	16	0	0	0	0	0	0	256	0	16	0
300	1	Siscunsi	Lm	S	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
301	1	Siscunsi	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0
302	1	Siscunsi	Lm	M	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0
303	1	Siscunsi	Lm	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
304	1	Siscunsi	Lm	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0
305	1	Siscunsi	Lm	F	0	0	8	0	0	0	28	0	0	0	0	0	0	0	0
306	1	Siscunsi	Lm	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
307	1	Siscunsi	Lm	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
309	1	Siscunsi	Lt	L	8	0	0	0	64	0	0	0	0	0	0	64	0	0	0
310	1	Siscunsi	Lt	L	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
311	1	Siscunsi	Lt	L	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
313	1	Verde_Ub	Lm	S	0	0	0	4	800	0	0	0	0	0	0	0	0	536	532
314	1	Verde_Ub	Lm	S	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0	132	100
315	1	Verde_Ub	Lm	S	0	0	0	0	400	0	0	0	0	0	0	0	0	40	280
316	1	Verde_Ub	Lm	M	0	0	0	0	420	0	0	40	0	0	0	0	0	84	168
317	1	Verde_Ub	Lm	M	0	0	0	72	436	0	0	0	0	0	0	0	0	292	72
318	1	Verde_Ub	Lm	M	0	0	0	24	168	0	24	0	0	0	0	0	0	0	96
319	1	Verde_Ub	Lm	F	0	0	16	164	560	40	0	0	0	0	0	0	0	24	612

*Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica*

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Cosc	Frag	Frag	Frag	Medi	Conj	Conj
					Bacillariates	Cocconeidales	Cymbellales	Eunotiales	Naviculales	Rhopalodiales	Suriretales	Thaassiohyphales	Aulacoseirales	Fragilariates	Licmophorales	Tabellariates	Thalassiosirales	Desmidiates	Zygnematales
320	1	Verde_Ub	Lm	F	0	0	0	0	88	0	0	0	0	0	0	0	0	8	56
321	1	Verde_Ub	Lm	F	0	0	0	48	144	8	0	0	0	0	0	0	0	24	168
323	1	Verde_Ub	Lt	L	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	928
324	1	Verde_Ub	Lt	L	0	0	0	96	188	0	0	0	0	0	0	0	0	284	10916
325	1	Verde_Ub	Lt	L	0	0	8	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1008
327	1	Negra	Lm	S	0	0	32	32	216	0	0	0	0	0	0	0	0	72	0
328	1	Negra	Lm	S	0	0	0	8	592	0	0	0	0	0	0	0	0	208	200
329	1	Negra	Lm	S	0	0	96	28	216	0	0	0	0	0	0	172	0	44	0
330	1	Negra	Lm	M	0	0	28	28	144	0	0	0	0	0	0	168	0	152	0
331	1	Negra	Lm	M	0	0	0	0	192	0	0	0	0	0	0	620	96	96	0
332	1	Negra	Lm	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
333	1	Negra	Lm	F	0	0	8	0	16	0	0	0	0	0	0	32	0	456	0
334	1	Negra	Lm	F	0	0	4	36	128	8	0	0	0	0	0	80	0	64	40
335	1	Negra	Lm	F	80	0	552	1184	1736	316	0	0	0	0	0	472	0	792	0
337	1	Negra	Lt	L	0	0	2052	312	2052	1368	156	0	0	0	0	620	0	228	0
338	1	Negra	Lt	L	0	0	1732	0	1816	820	44	0	0	0	0	604	0	820	0
339	1	Negra	Lt	L	0	0	272	0	368	192	24	0	0	0	0	112	0	224	0
341	1	Pedro Palo	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18988	0	0	0	4872	0
342	1	Pedro Palo	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	45132	0	0	0	69848	0
343	1	Pedro Palo	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	205600	0
344	1	Pedro Palo	Lm	M	0	0	48	0	48	0	0	0	0	4108	0	0	0	5256	0
345	1	Pedro Palo	Lm	M	0	0	0	0	424	0	0	0	0	1328	0	0	0	1024	0
346	1	Pedro Palo	Lm	M	0	0	32	0	32	0	0	0	0	720	0	0	0	4276	0
347	1	Pedro Palo	Lm	F	0	0	0	0	126932	3200	0	0	0	0	0	0	0	1324	0
348	1	Pedro Palo	Lm	F	0	0	0	0	11033	0	0	0	0	7367	0	0	0	23000	0
349	1	Pedro Palo	Lm	F	0	0	400	0	0	0	0	0	0	4100	0	0	0	25033	0
351	1	Pedro Palo	Lt	L	0	0	32	0	0	0	0	0	0	90668	0	0	0	1000	0
352	1	Pedro Palo	Lt	L	0	0	0	0	8	112	0	0	0	192000	0	0	0	224	0
353	1	Pedro Palo	Lt	L	0	0	0	0	0	0	0	0	0	114560	0	0	0	384	0
355	1	Verde_Vq	Lm	S	0	0	0	20	8	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0
356	1	Verde_Vq	Lm	S	0	0	0	8	8	4	0	0	0	0	0	72	0	4	0
357	1	Verde_Vq	Lm	S	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0	20	0	8	0
359	1	Verde_Vq	Lt	L	0	0	0	1912	684	380	8	0	0	0	0	228	1144	228	152
360	1	Verde_Vq	Lt	L	0	0	0	23744	14732	1524	0	0	0	0	0	4264	7620	1068	2440
361	1	Verde_Vq	Lt	L	0	0	0	3968	3736	888	0	0	0	0	0	6400	2192	6820	1008
363	2	San Nicolas	Lm	S	0	0	0	1232	728	0	0	0	0	44	0	0	0	272	0
364	2	San Nicolas	Lm	S	0	0	0	1816	444	0	0	0	0	0	0	0	0	320	40
365	2	San Nicolas	Lm	S	0	0	0	8484	3756	0	0	0	0	48	0	0	0	1572	232
367	2	San Nicolas	Lt	L	0	0	0	6744	3640	0	0	0	0	0	0	0	0	1204	172
368	2	San Nicolas	Lt	L	0	0	0	4280	1392	0	0	0	0	0	0	0	0	1112	40

*Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica*

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Baci	Cosc	Frag	Frag	Frag	Medi	Conj	Conj
					Bacillariates	Cocconeidales	Cymbellales	Eunotiales	Naviculales	Rhopalodiales	Suriretales	Thaassioophysales	Aulacoseirales	Fragilariates	Licmophorales	Tabellariates	Thalassiosirales	Desmidiates	Zygnematales
369	2	San Nicolas	Lt	L	0	0	0	1400	544	0	0	0	0	0	0	0	0	216	32
371	2	Jarilla	Lm	S	0	0	80	200	44	0	0	0	0	4	0	0	0	64	0
372	2	Jarilla	Lm	S	0	0	0	628	312	0	0	0	0	0	0	0	0	56	0
373	2	Jarilla	Lm	S	0	0	16	68	72	0	0	0	0	0	0	0	0	80	0
374	2	Jarilla	Lm	M	0	0	4	12	20	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0
375	2	Jarilla	Lm	M	0	0	0	2712	144	0	0	0	0	0	0	12	0	340	0
376	2	Jarilla	Lm	M	0	0	0	112	16	0	0	0	0	0	0	8	0	40	0
377	2	Jarilla	Lm	F	0	0	236	72	28	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0
378	2	Jarilla	Lm	F	0	0	8	216	64	0	0	0	0	0	0	0	0	36	0
379	2	Jarilla	Lm	F	0	0	0	360	480	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
381	2	Jarilla	Lt	L	0	0	32	8	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
382	2	Jarilla	Lt	L	0	0	3448	1200	532	0	0	0	0	0	0	0	0	456	64
383	2	Jarilla	Lt	L	0	0	696	1652	1288	0	0	0	0	0	0	0	0	316	0
385	2	Tarea	Lm	S	0	0	1220	456	760	0	0	0	0	0	0	0	0	1064	0
386	2	Tarea	Lm	S	0	0	0	116	1600	0	0	0	0	0	0	0	0	1260	0
387	2	Tarea	Lm	S	0	0	764	0	28	0	0	0	0	0	0	0	0	520	0
388	2	Tarea	Lm	M	0	0	68	276	240	0	0	0	0	0	0	0	0	216	0
389	2	Tarea	Lm	M	0	0	696	932	580	0	0	0	0	0	0	0	0	872	0
390	2	Tarea	Lm	M	0	0	0	252	376	0	0	0	0	0	0	0	0	80	0
391	2	Tarea	Lm	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0
392	2	Tarea	Lm	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
393	2	Tarea	Lm	F	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0
395	2	Tarea	Lt	L	0	0	1724	492	1968	0	0	0	0	0	0	0	0	6400	0
396	2	Tarea	Lt	L	0	0	400	48	8	0	0	0	0	0	0	0	0	360	0
397	2	Tarea	Lt	L	0	0	888	24	176	0	0	0	0	0	0	16	0	248	0

Anexo 2-3. Segunda parte. Abundancia de fitoplancton, a nivel de orden, en los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia. cel L<sup>-1</sup>.

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Chlo	Chlo	Chlo	Treb	Treb	Treb	Ulvo	Dino	Dino	Dino	Eugl	Chry	Eust	Synu	Cyan	Cyan	Cyan	Cyan
					Chlamydomonadales	Oedogoniales	Sphaeropleales	Chlorellales	Cocystales	Trebouxiales	Ulotrichales	Gonyaulacales	Gymnodinales	Peridinales	Euglenales	Chromulinales	Eustigmatales	Synurales	Citrococcales	Nostocales	Oscillatoriales	Synechococcales
1	0	Negra	Lm	S	13464	0	272	0	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1406	394	159	676
2	0	Negra	Lm	S	36240	104	136	200	32	0	0	0	0	0	16	0	0	0	1872	3640	280	504
3	0	Negra	Lm	S	9968	336	344	0	0	0	0	0	0	0	8	8	0	0	1576	752	2224	496
4	0	Negra	Lm	M	29528	0	32	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	96	48	0	48
5	0	Negra	Lm	M	12368	168	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	216	184	1240	664
6	0	Negra	Lm	M	1280	0	192	0	0	0	56	0	0	0	8	40	0	0	0	0	0	456
7	0	Negra	Lm	F	11360	0	296	0	0	0	104	0	0	0	128	0	0	0	0	4632	2576	16
8	0	Negra	Lm	F	11432	0	104	0	0	0	0	0	8	0	120	0	0	0	0	0	1800	0
9	0	Negra	Lm	F	1696	184	112	0	32	0	48	0	0	0	672	0	0	0	0	400	2520	32
11	0	Negra	Lt	L	129640	2176	272	0	72	0	1040	0	0	0	8	0	0	16	0	128	0	352
12	0	Negra	Lt	L	28432	3008	104	192	16	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	104
13	0	Negra	Lt	L	582192	5356	59828	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1740	2364	0	4452
14	0	Cristalina	Lm	S	810	0	23	0	8	814	0	0	0	39	0	0	0	0	527	0	0	446
15	0	Cristalina	Lm	S	0	440	336	0	0	1000	0	0	0	24	0	24	0	0	424	16	0	1680
16	0	Cristalina	Lm	S	416	0	0	0	0	904	0	0	0	48	0	8	0	0	0	104	0	1264
17	0	Cristalina	Lm	M	680	0	160	0	0	424	0	0	0	16	0	0	0	0	48	304	0	0
18	0	Cristalina	Lm	M	4008	16	32	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	152	0	360
19	0	Cristalina	Lm	M	2936	0	96	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	64
20	0	Cristalina	Lm	F	448	0	0	0	0	2176	0	0	0	16	0	0	0	0	1240	0	0	0
21	0	Cristalina	Lm	F	4248	152	0	0	0	584	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	64
22	0	Cristalina	Lm	F	2264	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	0	Cristalina	Lt	L	0	0	0	0	216	0	744	0	8	0	0	0	0	0	0	288	0	7376
25	0	Cristalina	Lt	L	448	0	160	0	0	1800	0	0	48	0	0	0	0	0	0	328	0	16832
26	0	Cristalina	Lt	L	32	0	0	0	72	464	64	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0	15184
28	0	Media	Lm	S	0	0	152	0	8	0	0	0	16	8	24	0	0	0	0	0	0	296
29	0	Media	Lm	S	72	0	568	0	8	416	0	0	32	0	0	0	0	0	0	0	280	128
30	0	Media	Lm	S	1176	56	408	0	136	144	0	0	48	8	0	0	0	0	0	0	0	0
31	0	Media	Lm	M	14120	0	448	0	56	16	0	0	32	16	0	0	0	0	0	0	0	0
32	0	Media	Lm	M	4280	32	256	0	48	48	72	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	0	Media	Lm	M	8560	64	256	0	56	128	144	0	40	8	0	16	0	0	17024	0	0	0
34	0	Media	Lm	F	2992	0	168	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	64	0	64
35	0	Media	Lm	F	7968	0	208	0	112	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	184	0	360
36	0	Media	Lm	F	0	0	240	0	0	0	48	0	24	0	472	40	0	0	0	784	232	9384
38	0	Media	Lt	L	296	0	2896	0	152	0	312	0	0	0	16	0	8	0	0	0	0	392

Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Chlo	Chlo	Chlo	Treb	Treb	Treb	Ulvo	Dino	Dino	Dino	Eugl	Chry	Eust	Synu	Cyan	Cyan	Cyan	Cyan
					Chlamydomonadales	Oedogoniales	Sphaeropleales	Chlorellales	Oocystales	Trebouxiales	Ulotrichales	Gonyaulacales	Gymnodiniales	Peridinales	Euglenales	Chromuliniales	Eustigmatales	Synurales	Chroococcales	Nostocales	Oscillatoriales	Synechococcales
39	0	Media	Lt	L	23896	0	1288	0	32	0	0	0	0	0	24	24	0	0	0	0	0	1072
40	0	Media	Lt	L	168	24	4048	184	680	272	520	0	8	0	0	120	0	0	1152	0	152	1752
42	0	Pozo	Lm	S	904	0	4792	0	80	0	0	8	0	8	0	0	0	0	0	56	0	0
43	0	Pozo	Lm	S	50408	0	6000	0	0	224	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	392
44	0	Pozo	Lm	S	10368	0	29280	0	96	0	0	160	224	0	0	0	0	0	0	2080	0	0
45	0	Pozo	Lm	M	400	0	1936	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	192	0	0
46	0	Pozo	Lm	M	496	0	3416	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	488	0	64	0
47	0	Pozo	Lm	M	2616	0	1392	0	32	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	112	2344	0
48	0	Pozo	Lm	F	496	0	2312	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49	0	Pozo	Lm	F	792	0	1880	0	0	112	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	0	Pozo	Lm	F	376	0	3024	0	64	120	0	0	0	0	8	8	0	0	0	0	0	3368
52	0	Pozo	Lt	L	1920	0	3064	0	0	96	0	0	0	24	24	0	0	0	0	64	1168	248
53	0	Pozo	Lt	L	1104	0	7064	0	104	0	0	64	8	16	8	0	0	0	0	576	0	0
54	0	Pozo	Lt	L	2664	0	3584	0	168	0	0	72	8	8	0	0	0	0	0	536	304	0
56	0	Verde_Ub	Lm	S	0	0	0	0	0	572	0	0	2624	0	32	0	0	0	0	0	0	0
57	0	Verde_Ub	Lm	S	0	0	0	0	0	1800	0	0	2716	0	96	0	0	0	0	0	0	0
58	0	Verde_Ub	Lm	S	0	0	0	0	0	12128	0	0	7844	0	2572	0	0	0	620	0	0	0
59	0	Verde_Ub	Lm	M	0	0	0	0	0	2196	0	0	2132	0	316	0	0	0	800	0	0	0
60	0	Verde_Ub	Lm	M	0	0	0	0	0	144	0	0	2352	0	96	0	0	0	576	0	0	0
61	0	Verde_Ub	Lm	M	0	0	292	0	0	8048	0	0	6048	0	772	0	0	0	780	0	0	0
62	0	Verde_Ub	Lm	F	0	0	0	0	0	11788	0	0	608	48	0	0	0	0	0	0	0	0
63	0	Verde_Ub	Lm	F	0	0	248	0	0	7804	0	0	800	0	60	0	0	0	1720	0	0	0
64	0	Verde_Ub	Lm	F	0	0	0	0	0	6076	0	0	984	124	0	0	0	0	0	0	0	0
66	0	Verde_Ub	Lt	L	0	0	0	0	1012	3724	0	0	7968	0	1164	0	0	0	4216	0	0	1204
67	0	Verde_Ub	Lt	L	0	0	16	0	0	512	0	0	328	0	32	0	0	0	616	0	0	0
68	0	Verde_Ub	Lt	L	0	0	0	0	0	264	0	0	296	0	16	0	0	0	64	0	0	0
70	0	Pedro Palo	Lm	S	0	0	11684	0	0	0	0	0	336	1176	0	0	0	0	0	0	0	0
71	0	Pedro Palo	Lm	S	0	0	9172	0	0	26396	0	0	0	136	0	0	0	0	0	0	0	0
72	0	Pedro Palo	Lm	S	0	0	16212	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0
73	0	Pedro Palo	Lm	M	0	0	42132	0	0	0	136	0	2132	6428	0	0	0	0	0	0	0	0
74	0	Pedro Palo	Lm	M	0	0	4492	0	0	5248	0	0	0	4328	0	0	0	0	0	3192	0	0
75	0	Pedro Palo	Lm	M	3840	0	28120	0	0	8200	0	0	4848	26132	0	0	0	0	0	3396	0	0
76	0	Pedro Palo	Lm	F	21272	0	420	0	0	0	0	0	412	308	0	0	0	0	0	0	0	14452
77	0	Pedro Palo	Lm	F	27352	0	11460	0	0	9808	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19820	0	0
78	0	Pedro Palo	Lm	F	3200	0	0	0	0	0	0	0	84	0	0	0	0	0	1348	592	0	0
80	0	Pedro Palo	Lt	L	0	0	11928	0	0	16572	0	872	5440	972	0	0	0	0	0	47708	0	0
81	0	Pedro Palo	Lt	L	9588	0	1616	0	0	6404	0	1280	3732	0	0	0	0	0	0	0	0	0
82	0	Pedro Palo	Lt	L	0	0	2796	0	0	17544	0	396	0	0	0	0	0	0	0	30360	0	0
84	0	Verde_Vq	Lm	S	4144	0	80	0	104	80	0	24	16	0	536	0	0	0	0	0	0	0
85	0	Verde_Vq	Lm	S	48	0	8	0	152	176	48	0	0	24	8	120	0	0	16	0	0	64

Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Chlo	Chlo	Chlo	Treb	Treb	Treb	Ulvo	Dino	Dino	Dino	Eugl	Chry	Eust	Synu	Cyan	Cyan	Cyan	Cyan
					Chlamydomonadales	Oedogoniales	Sphaeropleales	Chlorellales	Oocystales	Trebouxiales	Ulotrichales	Gonyaulacales	Gymnodiniales	Peridinales	Euglenales	Chromuliniales	Eustigmatales	Synurales	Chroococcales	Nostocales	Oscillatoriales	Synechococcales
86	0	Verde_Vq	Lm	S	8	0	32	0	56	360	64	0	0	0	0	936	0	0	0	1008	0	0
87	0	Verde_Vq	Lm	M	0	0	56	0	56	0	120	0	0	0	0	424	0	0	0	0	432	0
88	0	Verde_Vq	Lm	M	184	1176	64	0	608	0	2200	0	16	72	0	1888	0	0	0	600	0	0
89	0	Verde_Vq	Lm	M	0	528	56	0	360	0	0	0	0	16	0	1640	0	0	0	1200	912	192
91	0	Verde_Vq	Lt	L	1648	280	16	0	704	0	0	0	48	16	0	432	0	0	0	9816	3784	144
92	0	Verde_Vq	Lt	L	0	0	0	0	328	0	2584	0	0	8	88	856	8	0	0	7856	216	0
93	0	Verde_Vq	Lt	L	464	380	0	0	548	0	4572	12	12	32	0	548	0	0	40	548	4356	208
95	0	Calderona	Lm	S	0	88	168	0	24	0	0	0	16	352	0	8	0	0	48	96	0	0
96	0	Calderona	Lm	S	0	0	1136	0	24	0	0	0	48	304	0	32	16	0	0	0	0	0
97	0	Calderona	Lm	S	328	0	112	0	8	1136	0	0	8	2920	0	0	0	0	0	0	0	128
98	0	Calderona	Lm	M	0	0	328	0	56	784	0	0	48	640	0	16	40	0	0	0	0	0
99	0	Calderona	Lm	M	240	0	208	0	24	384	0	0	24	208	0	0	56	0	0	0	0	0
100	0	Calderona	Lm	M	224	0	240	0	176	1280	0	0	0	360	0	24	48	0	0	0	0	0
101	0	Calderona	Lm	F	1664	0	800	0	928	0	0	0	24	240	0	0	0	0	0	0	0	0
102	0	Calderona	Lm	F	2944	0	80	0	656	0	0	0	0	56	0	0	0	0	0	0	0	0
103	0	Calderona	Lm	F	1176	0	96	0	800	0	0	0	24	16	0	0	0	0	0	0	0	3192
105	0	Calderona	Lt	L	2680	0	144	0	144	968	0	0	64	16	0	0	40	0	0	896	0	0
106	0	Calderona	Lt	L	1920	0	8	0	1056	5680	0	0	8	72	0	8	16	0	0	0	0	0
107	0	Calderona	Lt	L	1992	328	0	0	128	3264	128	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
109	0	Pensilvania	Lm	S	4032	0	8	0	64	0	0	0	0	8	0	8	0	6096	0	0	0	0
110	0	Pensilvania	Lm	S	1192	0	8	0	64	2040	0	0	32	0	0	8	0	8032	0	0	0	0
111	0	Pensilvania	Lm	S	8304	0	96	0	32	104	0	0	0	0	0	8	0	4048	0	0	0	0
112	0	Pensilvania	Lm	M	4560	0	148	0	0	480	0	0	36	0	40	0	0	30456	0	0	0	0
113	0	Pensilvania	Lm	M	5704	0	24	2000	0	120	0	0	0	0	0	0	0	3656	0	0	0	0
114	0	Pensilvania	Lm	M	2400	0	40	288	0	0	0	0	8	0	0	0	0	4240	0	0	0	0
115	0	Pensilvania	Lm	F	5680	0	128	88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6552	0	0	728	0
116	0	Pensilvania	Lm	F	1920	0	72	232	0	0	0	0	0	0	0	8	0	2216	0	0	0	0
117	0	Pensilvania	Lm	F	13196	0	0	2064	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4492	0	0	0	0
119	0	Pensilvania	Lt	L	3668	208	1820	7312	0	0	0	0	0	0	0	0	28	6948	0	0	0	0
120	0	Pensilvania	Lt	L	8048	96	3976	7612	0	0	0	0	0	0	340	48	192	20220	0	0	0	0
121	0	Pensilvania	Lt	L	0	0	7704	16908	0	0	0	0	40	0	0	0	0	2332	0	0	0	0
123	0	Gloria	Lm	S	22552	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0	152	0	9904	0	456	0	2896
124	0	Gloria	Lm	S	1692	0	188	0	0	0	0	0	0	0	0	188	0	43984	0	4080	0	0
125	0	Gloria	Lm	S	15268	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0	200	0	16632	0	0	0	0
126	0	Gloria	Lm	M	8364	0	224	0	0	0	0	0	224	0	0	112	0	35144	0	168	0	0
127	0	Gloria	Lm	M	8280	0	560	0	0	0	488	0	0	0	24	0	0	26088	0	0	0	0
128	0	Gloria	Lm	M	200	0	1928	0	32	0	0	0	0	0	2880	0	0	7824	904	0	0	0
129	0	Gloria	Lm	F	13400	0	13712	0	0	0	0	0	0	0	10920	0	0	5296	3316	0	0	0
130	0	Gloria	Lm	F	12324	0	31456	0	0	0	0	0	0	0	3268	0	0	51472	408	0	0	1908
131	0	Gloria	Lm	F	45584	0	11948	0	0	0	0	0	0	0	260	0	0	54728	132	0	0	0



Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Chlo	Chlo	Chlo	Treb	Treb	Treb	Ulvo	Dino	Dino	Dino	Eugl	Chry	Eust	Synu	Cyan	Cyan	Cyan	Cyan
					Chlamydomonadales	Oedogoniales	Sphaeropleales	Chlorellales	Cocystales	Trebouxiales	Ulotrichales	Gonyaulacales	Gymnodiniales	Peridinales	Euglenales	Chromuliniales	Eustigmatales	Synurales	Chroococcales	Nostocales	Oscillatoriales	Synechococcales
133	0	Gloria	Lt	L	7552	1244	214756	0	0	0	0	0	0	0	131376	0	0	5332	0	0	0	95644
134	0	Gloria	Lt	L	0	0	135308	0	0	0	5028	0	0	0	293484	0	0	10516	0	0	0	0
135	0	Gloria	Lt	L	0	0	25184	0	0	0	0	0	0	0	183860	0	0	1392	0	764	0	2228
137	0	Tarea	Lm	S	0	0	572	0	0	0	0	0	0	492	4192	0	0	0	2216	0	0	820
138	0	Tarea	Lm	S	1028	0	680	0	0	792	0	0	0	0	636	0	0	0	0	0	0	0
139	0	Tarea	Lm	S	0	0	1244	0	0	0	0	0	0	260	2388	0	0	0	0	0	0	132
140	0	Tarea	Lm	M	0	0	5580	0	0	0	0	0	0	0	1188	0	0	0	0	0	0	0
141	0	Tarea	Lm	M	0	0	2760	304	0	0	0	0	0	172	15932	0	0	0	152	0	0	0
142	0	Tarea	Lm	M	1032	0	1532	0	0	0	0	0	0	24	4360	0	0	0	0	0	0	92
143	0	Tarea	Lm	F	0	0	3492	128	0	0	0	0	0	0	236	0	0	0	0	0	0	0
144	0	Tarea	Lm	F	0	0	1200	0	264	0	0	0	0	80	1060	0	0	0	0	0	0	0
145	0	Tarea	Lm	F	0	0	4892	0	0	0	0	0	0	0	1912	0	0	0	0	0	0	0
147	0	Tarea	Lt	L	0	0	1692	0	0	1580	0	0	0	476	1792	0	0	0	0	0	0	0
148	0	Tarea	Lt	L	0	0	33756	10036	0	1016	0	0	0	0	1168	0	0	0	0	0	0	0
149	0	Tarea	Lt	L	376	0	4592	360	0	1624	0	0	0	180	856	0	0	0	0	0	0	0
151	0	Jarilla	Lm	S	0	0	264	0	0	56	40	0	72	0	7896	24	0	16	0	280	0	0
152	0	Jarilla	Lm	S	0	0	168	0	0	0	0	0	0	0	1584	0	0	0	0	840	0	0
153	0	Jarilla	Lm	S	344	0	8	0	0	104	0	0	80	8	0	24	0	0	0	0	0	0
154	0	Jarilla	Lm	M	24	0	16	0	0	704	72	0	0	0	0	0	0	0	0	88	0	376
155	0	Jarilla	Lm	M	552	0	0	0	0	464	0	0	5000	8	0	0	8	0	0	344	0	112
156	0	Jarilla	Lm	M	200	0	0	0	0	1728	0	0	8	0	0	32	0	0	0	48	0	144
157	0	Jarilla	Lm	F	400	0	8	0	0	1472	0	0	0	8	0	32	0	0	0	568	80	376
158	0	Jarilla	Lm	F	0	0	24	2184	0	2592	0	0	0	0	48	8	0	0	0	792	0	576
159	0	Jarilla	Lm	F	0	0	16	6000	0	1800	0	0	0	288	0	0	0	0	48	152	0	560
161	0	Jarilla	Lt	L	12944	0	13636	4744	0	28796	1972	0	0	0	828	400	0	0	56	0	260	5116
162	0	Jarilla	Lt	L	11860	0	152	1620	0	19164	76	0	0	224	0	76	0	0	0	604	0	0
163	0	Jarilla	Lt	L	12872	0	0	0	0	100360	4292	0	0	144	0	732	0	0	436	0	0	292
165	0	San Nicolas	Lm	S	0	0	0	0	32	1120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
166	0	San Nicolas	Lm	S	264	0	32	0	8	1048	0	0	56	0	0	72	0	0	1416	1576	0	184
167	0	San Nicolas	Lm	S	0	0	0	0	32	360	0	0	272	0	16	8	0	0	2152	304	0	2280
169	0	San Nicolas	Lt	L	712	0	0	0	52	18356	312	0	140	44	0	0	0	0	0	444	0	184
170	0	San Nicolas	Lt	L	992	0	0	0	3352	22476	0	0	0	2284	1076	0	0	0	380	0	0	2472
171	0	San Nicolas	Lt	L	0	0	0	0	1664	17792	980	0	0	2048	684	0	0	0	0	0	0	1708
173	0	Pozo Negro	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1280	0	0	0	0	0	48	0	64
174	0	Pozo Negro	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	256	112	0	0	0	0	0	0	0
175	0	Pozo Negro	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1812	0	0	0	0	0	0	0	116
176	0	Pozo Negro	Lm	M	0	0	8	0	12	1084	0	0	0	936	88	0	0	0	0	0	0	0
177	0	Pozo Negro	Lm	M	0	0	8	0	0	276	0	0	376	0	144	0	0	0	56	0	0	0
178	0	Pozo Negro	Lm	M	0	0	4	0	4	556	0	0	0	112	24	0	0	0	0	36	0	0
179	0	Pozo Negro	Lm	F	0	0	8	0	0	212	0	0	144	0	0	0	0	0	112	0	0	0

Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Chlo	Chlo	Chlo	Treb	Treb	Treb	Ulvo	Dino	Dino	Dino	Eugl	Chry	Eust	Synu	Cyan	Cyan	Cyan	Cyan
					Chlamydomonadales	Oedogoniales	Sphaeropleales	Chlorellales	Cocystales	Trebouxiales	Ulotrichales	Gonyaulacales	Gymnodiniales	Peridinales	Euglenales	Chromuliniales	Eustigmatales	Synurales	Chroococcales	Nostocales	Oscillatoriales	Synechococcales
180	0	Pozo Negro	Lm	F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	72	12	0	0	0	0	0	0	0
181	0	Pozo Negro	Lm	F	0	0	4	0	0	0	0	0	0	144	12	0	0	0	24	176	0	80
183	0	Pozo Negro	Lt	L	1420	0	100	0	0	900	0	0	0	452	244	0	0	0	764	0	0	0
184	0	Pozo Negro	Lt	L	0	0	0	0	0	984	0	0	0	0	20	0	0	0	0	2312	0	0
185	0	Pozo Negro	Lt	L	0	0	0	0	0	2304	0	0	8	0	0	0	0	0	3352	0	0	184
187	0	Siscunsi	Lm	S	0	0	16592	0	0	0	0	0	0	0	180	0	0	0	0	0	0	8364
188	0	Siscunsi	Lm	S	1152	0	9784	0	0	1236	0	0	0	0	684	0	0	0	8660	0	0	0
189	0	Siscunsi	Lm	S	0	0	6068	0	0	0	0	0	0	0	284	0	0	0	0	0	0	228
190	0	Siscunsi	Lm	M	868	0	140	0	0	0	0	0	0	0	1372	0	0	0	1828	4800	0	732
191	0	Siscunsi	Lm	M	256	0	1968	0	0	0	0	0	0	0	484	0	0	0	108	3360	0	392
192	0	Siscunsi	Lm	M	656	0	1920	0	0	0	0	0	0	0	296	0	0	0	0	3460	0	696
193	0	Siscunsi	Lm	F	13076	0	84020	0	0	1828	0	0	0	0	504	0	0	0	0	3156	0	0
194	0	Siscunsi	Lm	F	0	0	10852	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0
195	0	Siscunsi	Lm	F	0	0	9480	0	0	0	0	0	0	128	16	0	0	0	0	40	0	64
197	0	Siscunsi	Lt	L	184	0	904	0	0	0	0	0	0	0	44	0	0	0	0	0	8064	504
198	0	Siscunsi	Lt	L	244	0	448	0	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	3380	136
199	0	Siscunsi	Lt	L	500	0	140716	0	0	0	2532	0	0	0	260	0	0	0	0	6376	2152	2468
201	1	Cristalina	Lm	S	0	0	0	0	0	456	0	0	0	0	16	0	0	0	0	80	0	0
202	1	Cristalina	Lm	S	0	0	40	0	0	264	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0
203	1	Cristalina	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	16	328	0	0
204	1	Cristalina	Lm	M	0	0	0	0	0	552	16	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0
205	1	Cristalina	Lm	M	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	928	0	160
206	1	Cristalina	Lm	M	0	0	144	0	0	1640	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0
207	1	Cristalina	Lm	F	0	0	208	0	0	2144	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	184
208	1	Cristalina	Lm	F	0	0	32	0	0	928	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
209	1	Cristalina	Lm	F	0	0	8	0	0	1832	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0
211	1	Cristalina	Lt	L	0	0	96	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
212	1	Cristalina	Lt	L	0	0	56	0	0	4056	0	0	0	0	56	0	0	0	0	0	0	7200
213	1	Cristalina	Lt	L	0	0	108	0	428	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
215	1	Media	Lm	S	0	0	96	0	32	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	128	0	0
216	1	Media	Lm	S	0	0	0	0	0	960	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	128
217	1	Media	Lm	S	0	0	64	0	40	272	0	0	0	8	32	0	0	0	0	0	0	0
218	1	Media	Lm	M	0	0	56	0	128	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
219	1	Media	Lm	M	0	0	264	0	1248	712	0	0	0	0	40	0	0	0	424	0	0	0
220	1	Media	Lm	M	0	0	1128	0	2048	1872	0	0	0	0	16	0	0	0	0	400	96	0
221	1	Media	Lm	F	0	0	144	0	352	832	0	0	0	0	72	0	0	0	1712	0	0	0
222	1	Media	Lm	F	0	0	256	0	256	1200	0	0	0	8	4	0	0	0	64	0	0	112
223	1	Media	Lm	F	0	0	712	0	96	464	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
225	1	Media	Lt	L	0	0	96	0	64	312	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	48
226	1	Media	Lt	L	0	0	520	0	4308	400	0	0	0	0	0	0	0	0	124	0	0	0

Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Chlo	Chlo	Chlo	Treb	Treb	Treb	Ulvo	Dino	Dino	Dino	Eugl	Chry	Eust	Synu	Cyan	Cyan	Cyan	Cyan
					Chlamydomonadales	Oedogoniales	Sphaeropleales	Chlorellales	Oocystales	Trebouxiales	Ulotrichales	Gonyaulacales	Gymnodiniales	Peridinales	Euglenales	Chromuliniales	Eustigmatales	Synurales	Chroococcales	Nostocales	Oscillatoriales	Synechococcales
227	1	Media	Lt	L	0	0	8104	0	19116	11092	1024	0	0	84	0	0	0	0	1196	0	0	0
229	1	Pozo	Lm	S	0	0	896	0	3168	632	0	0	0	0	0	0	0	0	144	232	0	0
230	1	Pozo	Lm	S	0	0	80	0	32	288	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32
231	1	Pozo	Lm	S	0	0	200	168	288	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	96
232	1	Pozo	Lm	M	0	0	24	0	292	412	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
233	1	Pozo	Lm	M	0	0	96	0	576	160	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
234	1	Pozo	Lm	M	0	0	596	0	812	88	0	0	0	0	0	0	0	0	928	0	0	0
235	1	Pozo	Lm	F	0	0	5936	0	4772	0	0	0	0	0	56	0	0	0	5220	1908	0	0
236	1	Pozo	Lm	F	0	0	112	0	496	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
237	1	Pozo	Lm	F	0	0	36	0	16	64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
239	1	Pozo	Lt	L	0	0	168	0	96	64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	56	0	0
240	1	Pozo	Lt	L	0	0	656	96	352	336	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0
241	1	Pozo	Lt	L	0	0	80	0	256	208	0	0	0	0	0	0	0	0	64	0	0	0
243	1	Calderona	Lm	S	0	0	0	0	16580	312	0	0	0	72	72	0	0	0	0	0	0	0
244	1	Calderona	Lm	S	0	0	0	0	17704	216	0	0	84	68	7080	0	0	0	0	0	0	0
245	1	Calderona	Lm	S	0	0	0	0	3840	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0
246	1	Calderona	Lm	M	0	0	60	0	27048	0	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0	0
247	1	Calderona	Lm	M	0	0	0	0	49328	0	0	0	0	52	0	0	0	0	0	0	0	0
248	1	Calderona	Lm	M	0	0	96	0	1504	312	0	0	16	16	48	0	0	0	0	0	0	0
249	1	Calderona	Lm	F	0	0	0	0	7456	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0
250	1	Calderona	Lm	F	0	0	8	0	15680	0	0	0	0	4	0	0	0	16	0	0	0	80
251	1	Calderona	Lm	F	0	0	0	0	984	480	0	0	0	56	48	0	0	20	0	0	0	0
253	1	Calderona	Lt	L	0	0	0	0	64	0	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0
254	1	Calderona	Lt	L	0	0	32	0	5104	220	0	0	0	0	0	0	0	0	48	0	0	0
255	1	Calderona	Lt	L	0	0	0	0	464	7884	0	0	376	0	0	0	0	0	0	0	0	0
257	1	Pensilvania	Lm	S	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1040	0	0	0	0
258	1	Pensilvania	Lm	S	0	0	216	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	984	0	0	0	0
259	1	Pensilvania	Lm	S	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	584	0	0	0	0
260	1	Pensilvania	Lm	M	0	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	448	0	0	0	0
261	1	Pensilvania	Lm	M	0	0	224	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1816	1048	0	0	0
262	1	Pensilvania	Lm	M	0	0	944	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	384	0	0	0	0
263	1	Pensilvania	Lm	F	2544	0	208	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1200	0	0	0	928
264	1	Pensilvania	Lm	F	0	0	0	0	0	216	0	0	0	0	0	0	0	488	0	0	0	0
265	1	Pensilvania	Lm	F	0	0	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1928	0	0	0	0
267	1	Pensilvania	Lt	L	0	0	96	0	0	0	44	0	0	0	8	0	0	1024	0	0	0	0
268	1	Pensilvania	Lt	L	0	0	64	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	744	0	0	0	0
269	1	Pensilvania	Lt	L	0	0	208	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	576	0	0	0	192
271	1	Gloria	Lm	S	0	0	264	0	0	0	288	0	0	0	0	0	0	1608	0	0	0	0
272	1	Gloria	Lm	S	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	2072	0	0	0	0
273	1	Gloria	Lm	S	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4520	0	0	0	0

Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Chlo	Chlo	Chlo	Treb	Treb	Treb	Ulvo	Dino	Dino	Dino	Eugl	Chry	Eust	Synu	Cyan	Cyan	Cyan	Cyan
					Chlamydomonadales	Oedogoniales	Sphaeropterales	Chlorellales	Cocystales	Trebouxiales	Ulotrichales	Gonyaulacales	Gymnodiniales	Peridinales	Euglenales	Chromuliniales	Eustigmatales	Synurales	Chroococcales	Nostocales	Oscillatoriales	Synechococcales
274	1	Gloria	Lm	M	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	66476	0	0	0	0
275	1	Gloria	Lm	M	0	0	148	0	0	592	0	0	0	0	0	0	0	38388	0	0	0	528
276	1	Gloria	Lm	M	1280	0	10880	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57856	0	0	0	320
277	1	Gloria	Lm	F	0	0	608	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38300	2620	0	0	432
278	1	Gloria	Lm	F	0	0	436	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38036	0	0	0	0
279	1	Gloria	Lm	F	0	0	0	0	0	200	0	0	0	0	8	0	0	12052	0	0	0	0
281	1	Gloria	Lt	L	0	0	752	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40188	0	0	0	0
282	1	Gloria	Lt	L	0	0	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3928	0	0	0	0
283	1	Gloria	Lt	L	0	0	56	0	0	768	0	0	0	0	24	0	0	1528	0	0	0	0
285	1	Pozo Negro	Lm	S	0	0	0	0	0	0	0	0	868	0	0	0	0	0	0	0	0	0
286	1	Pozo Negro	Lm	S	0	0	0	0	0	48	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
287	1	Pozo Negro	Lm	S	0	0	0	0	0	216	0	0	116	0	0	0	0	0	0	0	0	0
288	1	Pozo Negro	Lm	M	0	0	0	0	0	592	0	0	672	0	0	0	0	0	0	0	0	240
289	1	Pozo Negro	Lm	M	70884	0	0	0	0	148	0	0	388	0	0	0	0	0	0	0	0	0
290	1	Pozo Negro	Lm	M	0	0	8	0	0	424	0	0	2016	0	0	0	0	0	0	0	0	0
291	1	Pozo Negro	Lm	F	0	0	0	0	8	440	0	0	224	0	0	0	1712	0	0	0	0	0
292	1	Pozo Negro	Lm	F	0	0	32	0	72	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
293	1	Pozo Negro	Lm	F	0	16	0	0	8	0	0	0	136	0	0	0	0	0	0	0	0	0
295	1	Pozo Negro	Lt	L	0	0	0	0	0	0	0	0	488	0	0	0	0	0	0	0	0	0
296	1	Pozo Negro	Lt	L	0	0	0	0	4	644	0	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0	0
297	1	Pozo Negro	Lt	L	0	88	56	0	20	32	0	0	304	0	0	0	0	0	0	32	0	0
299	1	Siscunsi	Lm	S	0	0	32	80	0	0	0	0	0	56	0	0	1264	0	0	0	0	0
300	1	Siscunsi	Lm	S	0	0	624	0	0	0	0	0	0	8	0	0	3616	0	0	0	0	0
301	1	Siscunsi	Lm	S	0	0	128	1536	128	0	848	0	0	0	0	0	3728	0	0	0	0	0
302	1	Siscunsi	Lm	M	240	0	160	0	0	0	4088	0	0	0	0	0	6520	40	0	0	0	0
303	1	Siscunsi	Lm	M	0	0	768	1536	0	0	0	0	0	0	0	0	45152	0	0	0	0	0
304	1	Siscunsi	Lm	M	0	0	528	0	16	0	0	0	0	0	0	0	2288	2920	0	0	0	0
305	1	Siscunsi	Lm	F	38816	0	3496	0	556	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
306	1	Siscunsi	Lm	F	6740	0	0	0	10008	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	96
307	1	Siscunsi	Lm	F	0	0	1788	0	65184	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30576	11376
309	1	Siscunsi	Lt	L	2120	0	688	0	0	0	80	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
310	1	Siscunsi	Lt	L	2384	0	1744	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
311	1	Siscunsi	Lt	L	1504	0	1864	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	88	0
313	1	Verde_Ub	Lm	S	0	0	6148	0	0	76	0	0	14932	0	93600	0	0	0	0	0	0	11200
314	1	Verde_Ub	Lm	S	0	0	2432	0	0	0	0	0	1132	0	11232	0	0	0	0	0	0	4032
315	1	Verde_Ub	Lm	S	0	0	440	0	0	80	0	0	2760	0	17360	0	0	0	0	0	0	1240
316	1	Verde_Ub	Lm	M	0	0	18400	0	84	0	104	0	1852	0	17600	0	0	0	0	0	0	0
317	1	Verde_Ub	Lm	M	0	0	72	0	0	0	0	0	5600	0	32580	0	0	0	0	0	0	4216
318	1	Verde_Ub	Lm	M	0	0	2036	0	0	0	296	0	3468	0	6448	0	0	0	0	0	0	292
319	1	Verde_Ub	Lm	F	488	0	616	0	0	0	0	0	504	0	56	0	0	0	0	0	0	0

Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Chlo	Chlo	Chlo	Treb	Treb	Treb	Ulvo	Dino	Dino	Dino	Eugl	Chry	Eust	Synu	Cyan	Cyan	Cyan	Cyan
					Chlamydomonadales	Oedogoniales	Sphaeropleales	Chlorellales	Cocystales	Trebouxiales	Ulotrichales	Gonyaulacales	Gymnodiniales	Peridinales	Euglenales	Chromuliniales	Eustigmatales	Synurales	Chroococcales	Nostocales	Oscillatoriales	Synechococcales
320	1	Verde_Ub	Lm	F	0	0	88	0	88	0	0	0	0	432	0	384	0	0	0	0	0	1088
321	1	Verde_Ub	Lm	F	0	0	304	0	0	0	0	0	0	464	0	496	0	0	0	0	0	600
323	1	Verde_Ub	Lt	L	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	1192	0	0	0	0	0	352
324	1	Verde_Ub	Lt	L	0	0	6228	0	0	0	0	0	0	6496	0	40752	0	0	0	0	0	19672
325	1	Verde_Ub	Lt	L	0	0	736	0	0	0	0	0	0	232	0	2640	0	0	0	0	0	96
327	1	Negra	Lm	S	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	16	0	0	0	0	0	0
328	1	Negra	Lm	S	0	0	320	0	0	0	0	0	0	8	88	0	0	0	0	0	0	0
329	1	Negra	Lm	S	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	56	0	0	0	0	0	0	124
330	1	Negra	Lm	M	0	0	244	0	0	0	0	0	0	0	24	36	0	0	0	0	0	0
331	1	Negra	Lm	M	3724	0	24404	0	0	0	0	0	0	0	288	48	0	0	0	0	11844	0
332	1	Negra	Lm	M	292000	0	132400	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14400	0	0	0
333	1	Negra	Lm	F	46172	0	63088	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0
334	1	Negra	Lm	F	584	0	524	384	0	0	0	0	0	0	16	128	0	0	0	0	2984	0
335	1	Negra	Lm	F	4964	2600	1688	632	0	0	0	0	0	0	472	0	0	0	0	0	0	0
337	1	Negra	Lt	L	0	0	312	436	0	0	0	0	0	0	64	0	0	0	0	0	0	0
338	1	Negra	Lt	L	0	0	564	1124	0	0	0	0	0	0	88	0	0	0	0	0	0	0
339	1	Negra	Lt	L	0	0	76	88	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0
341	1	Pedro Palo	Lm	S	4480	0	7572	0	0	248	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	176
342	1	Pedro Palo	Lm	S	9380	0	6288	0	552	0	0	0	0	1104	0	0	0	0	0	0	0	0
343	1	Pedro Palo	Lm	S	7200	0	11600	0	0	0	0	0	0	0	800	0	0	0	0	0	0	0
344	1	Pedro Palo	Lm	M	5588	0	2008	0	764	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
345	1	Pedro Palo	Lm	M	1508	0	10212	0	5616	0	0	0	0	0	180	0	0	0	22884	16240	0	0
346	1	Pedro Palo	Lm	M	5976	0	3888	0	1568	0	0	0	0	0	164	0	0	0	784	0	0	524
347	1	Pedro Palo	Lm	F	93868	0	9300	0	1664	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1664	0	0	354132
348	1	Pedro Palo	Lm	F	551733	0	86433	0	14700	0	0	0	0	0	0	0	0	0	62533	0	0	0
349	1	Pedro Palo	Lm	F	20933	0	8200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	833	0	0	0
351	1	Pedro Palo	Lt	L	18348	0	32664	0	0	1708	0	0	0	0	1136	0	0	0	0	0	0	0
352	1	Pedro Palo	Lt	L	11588	0	20084	0	0	3420	0	0	0	0	552	0	0	0	0	0	0	3088
353	1	Pedro Palo	Lt	L	256	0	4096	0	0	0	0	0	0	0	128	0	0	0	0	0	0	0
355	1	Verde_Vq	Lm	S	0	0	0	0	36	104	0	0	0	0	0	276	0	0	0	0	0	0
356	1	Verde_Vq	Lm	S	0	0	4	0	52	68	0	0	0	0	0	156	0	0	432	36	0	128
357	1	Verde_Vq	Lm	S	0	0	16	0	8	0	0	0	0	0	0	424	0	0	0	1048	0	0
359	1	Verde_Vq	Lt	L	0	0	380	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
360	1	Verde_Vq	Lt	L	5792	0	10208	0	0	2896	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1824
361	1	Verde_Vq	Lt	L	236	0	5512	0	472	1424	0	0	0	0	0	0	296	0	0	0	0	828
363	2	San Nicolas	Lm	S	0	0	10744	0	0	4616	0	0	0	44	0	0	0	0	0	2744	0	2516
364	2	San Nicolas	Lm	S	0	0	16180	0	80	1128	0	0	0	0	0	0	160	0	0	3472	0	808
365	2	San Nicolas	Lm	S	0	0	4036	0	0	3848	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2644	0	744
367	2	San Nicolas	Lt	L	0	0	7884	0	52	0	0	0	120	60	284	0	0	0	0	4912	0	3568
368	2	San Nicolas	Lt	L	0	0	4880	0	0	4040	0	0	0	0	44	0	0	0	0	960	0	0

*Impacto de la introducción de peces exóticos sobre los crustáceos zooplanctónicos y sus posibles efectos en cascada trófica*

Mtra	Año	Lago	Zona	Prof.	Chlo	Chlo	Chlo	Treb	Treb	Treb	Ulvo	Dino	Dino	Dino	Eugl	Chry	Eust	Synu	Cyan	Cyan	Cyan	Cyan
					Chlamydomonadales	Oedogoniales	Sphaeropterales	Chlorellales	Cocystales	Trebouxiales	Ulotrichales	Gonyaulacales	Gymnodiniales	Peridinales	Euglenales	Chromuliniales	Eustigmatales	Synurales	Chroococcales	Nostocales	Oscillatoriales	Synechococcales
369	2	San Nicolas	Lt	L	0	0	8	0	16	336	0	0	0	0	0	0	0	0	0	784	0	496
371	2	Jarilla	Lm	S	0	0	116	0	20	504	0	0	0	0	128	0	0	0	0	240	0	356
372	2	Jarilla	Lm	S	0	0	540	0	0	1716	0	0	0	0	6628	0	0	0	0	0	0	972
373	2	Jarilla	Lm	S	0	0	916	0	0	1528	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	368
374	2	Jarilla	Lm	M	0	0	1560	0	0	536	0	0	0	0	0	16	0	0	0	140	0	224
375	2	Jarilla	Lm	M	0	0	16140	0	140	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3896	0	14540
376	2	Jarilla	Lm	M	0	0	896	0	16	552	0	0	0	0	960	0	0	0	0	88	0	0
377	2	Jarilla	Lm	F	0	0	608	0	0	612	0	0	0	0	56	0	0	0	0	136	0	0
378	2	Jarilla	Lm	F	0	0	1008	0	0	588	0	0	0	8	32	0	0	0	0	108	0	256
379	2	Jarilla	Lm	F	0	0	16	0	0	2480	0	0	0	0	0	0	0	0	0	272	0	32
381	2	Jarilla	Lt	L	0	0	280	0	8	288	0	0	0	0	176	0	0	0	0	192	0	288
382	2	Jarilla	Lt	L	0	0	5852	0	64	3428	0	0	64	0	260	0	0	0	0	3400	0	1828
383	2	Jarilla	Lt	L	0	0	5728	0	76	1432	0	0	0	0	160	0	0	0	0	1188	0	1164
385	2	Tarea	Lm	S	0	0	45712	0	0	65524	0	0	0	608	5332	0	0	0	0	19808	4568	14172
386	2	Tarea	Lm	S	0	0	25484	20344	228	4116	0	0	0	116	17600	0	0	0	0	41144	0	31656
387	2	Tarea	Lm	S	0	0	12484	39020	104	56980	0	0	412	0	4952	0	0	0	0	0	0	2168
388	2	Tarea	Lm	M	0	0	10908	0	448	7432	0	0	0	240	259192	0	0	0	0	2340	0	1480
389	2	Tarea	Lm	M	0	0	21760	0	176	4132	0	0	0	524	622348	0	0	0	0	4188	0	0
390	2	Tarea	Lm	M	0	0	3912	672	672	800	0	0	0	128	481600	0	0	0	0	884	0	0
391	2	Tarea	Lm	F	0	0	24	0	0	0	0	0	0	8	232	0	0	0	0	0	160	64
392	2	Tarea	Lm	F	0	0	280	0	0	456	0	0	0	0	1512	0	0	0	0	280	0	316
393	2	Tarea	Lm	F	0	0	72	0	0	672	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	32
395	2	Tarea	Lt	L	0	0	14276	0	0	42460	0	0	0	124	1968	0	0	0	0	6524	0	0
396	2	Tarea	Lt	L	0	0	1440	0	0	6592	0	0	0	8	44	0	0	0	0	72	0	0
397	2	Tarea	Lt	L	0	0	768	0	0	3712	0	0	8	0	64	0	0	0	0	0	0	0

### **Capítulo 3. Cascading effect of exotic fish fry on plankton community in a tropical Andean high mountain lake: a mesocosm experiment**

#### **Abstract**

Fishless Andean high mountain lakes may be vulnerable to fish invasion because they tend to be small, oligotrophic and contain low zooplankton diversity. During the first decades of the twentieth century, rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, were introduced in South America, and stocking of juvenile stages (fry) in lakes continues today. However, their effect on plankton in these lakes has been little studied. We performed a mesocosms experiment to assess effects of trout of different ontogenetic stages on zooplankton and phytoplankton in a tropical-Andean high mountain lake. The presence of trout fry resulted in declines in several large zooplankton taxa, increases in chlorophyll a and DIN. Our results showed that small fry consume large copepods (*Colombodiatomus brandorffi*) at a faster rate than larger fry, and also consumed medium sized copepods (*Tropocyclops prasinus*) that are not affected by the larger trout fry. Fish of both sizes consumed *Ceriodaphnia quadrangula*, a midsize cladoceran. Fish predation had weak effect on the phytoplankton biomass, but we found a correlation between zooplankton biomass and phytoplankton richness, and significantly larger cell of the alga *Peridinium* in the presence of fish. Our results indicate that trout introduction produces cascading ecological and phenotypic effects on the plankton communities of tropical mountain lakes, similar to those observed in temperate latitudes.

### **3.1 Introduction**

Most lakes of tropical high mountain lakes in South America are small, oligotrophic and either fishless, or containing any of the few endemic glacial relict fish species with restricted geographical ranges. Among these endemic species is *Rhizosomichthys totae*, Miles (1942), considered to be extinct due to introduction of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum 1792) in Lake Tota (Acero, 1977; Hernández, Ortiz, Walschburger, & Hurtado, 1992; Mora, Téllez, Cala, & Guillot, 1992). *O. mykiss* was introduced in Colombia in the second decade of the last century (Welcomme, 1988). The introduction of non-native species occupying higher trophic levels can cause impacts through predation, competition, hybridization, diseases and habitat degradation (Davis, 2003; Gallardo, Clavero, Sánchez, & Vilà, 2015; Hickley & Chare, 2004; Pace, Cole, Carpenter, & Kitchell, 1999). Introduced salmonids exert strong control over lake food webs and water quality (Crawford & Muir, 2008; Strayer, 2010), leading to loss of biodiversity in the lakes (Donald, Anderson, & Mayhood, 1994; Gliwicz & Rowan, 1984; Sarnelle & Knapp, 2004). *O. mykiss* has spread widely across all continents (Crawford & Muir, 2008) and is considered one of the hundred most harmful introduced species globally (Lowe, Browne, Boudjelas, & De Poorter, 2000). Introduction of *O. mykiss* has been shown to cause strong declines in amphibian populations in mountain lakes of North America, as well as cascading effects on zooplankton, phytoplankton, benthic invertebrates and nutrient cycling (Knapp, Corn, & Schindler, 2001; Schindler, Knapp, & Leavitt, 2001). Studies on the effect of exotic fish such as rainbow trout in tropical high mountain lakes of South America are scarce. Mora et al. (1992) found that the diet of *O. mykiss* on Lake Tota in Colombia is dominated by a characid fish and Daphnid cladocerans. However, consequences of fish introduction for Andean lake ecosystem structure and function are largely unknown.

The cascading effects of fish predation on primary producers via zooplankton, as demonstrated from the pioneering works of Hrbáček, Dvorakova, Kořínek, and Prochazkova (1961) and Brooks and Dodson (1965), has become one of the dominant paradigms of aquatic ecology (M. T. Brett & Goldman, 1996; MacLennan,



Dings-Avery, & Vinebrooke, 2015). However, the effects of fish vary among lake ecosystems and geographic regions depending on factors such as differences in life history of fish (Post, Palkovacs, Schielke, & Dodson, 2008), ontogenetic changes (Balon, 1984; Blair, Hicks, Pitkethley, & Ling, 2012; Mehner & Thiel, 1999; Modenutti, Balseiro, & Cervellini, 1993), biotic structure of ecosystems (Pujoni, Maia-Barbosa, Barbosa, Fragoso Jr, & van Nes, 2016; Werner & Gilliam, 1984), and climate (Kratina, Greig, Thompson, Carvalho-Pereira, & Shurin, 2012). For example, the diet of rainbow trout in the Andean lakes of Argentinean Patagonia varied in relation to the biotic composition of each lake (Juncos, Milano, Macchi, Alonso, & Vigliano, 2011; Ribeiro Guevara et al., 2006). The study of Aguilera, Declerck, De Meester, Maldonado, and Ollevier (2006) conducted in the tropical high Andes, suggested that trout have a "top-down" effect on plankton, but raised the need for experimental work to assess the impact of trout in the lakes of this region.

The relationship between length and weight in fish is allometric, and the growth rate tends to be higher in younger organisms; In addition, the morphological and physiological characteristics of the fish change with ontogenic development (Blair et al., 2012; Sánchez-Hernández, 2009; Steingrímsson & Gíslason, 2002). *O. mykiss* varies in diet depending on their stage of development (Oscoz et al., 2005; Werner & Gilliam, 1984). These changes appear to be more evident at short intervals in the early stages of development, due to factors such as gastric evacuation rates (Fänge & Grove, 1979), satiety (J. R. Brett, 1971; Hopher, 1993; Ivlev, 1961), digestive tract development (Rosado, com. Per.) And food consumption rates (Sotiropoulos, Nislow, & Ross, 2006). Modenutti et al. (1993) found a relationship between the first stages of fish development and the size of the prey in a lake south of the Andes; Larvae preferred copepod nauplii and selected cladoceran juveniles. However most studies on the diet of rainbow trout in lakes have been conducted mainly on fish which are caught with gill nets (Budy, Haddix, & Schneidervin, 2005; Buktenica, Girdner, Larson, & McIntire, 2007; Mora et al., 1992) which rarely catch fish <150 mm. The diets of juvenile and larval fish in South American lakes are therefore unknown. *O. mykiss* enter lakes from streams in the juvenile stage at younger ages than other salmonids (Graynoth, 1999). Therefore the effect of juvenile trout on

plankton can be greater than that of adults, as shown by (Ban, Makino, Sakano, Haruna, & Ueda, 2013).

The environmental characteristics of high mountain lakes may provide low resistance to the introduction of alien species (Boavida & Gliwicz, 1996; Cavalli, Miquelis, & Chappaz, 2001; Knapp, Matthews, & Sarnelle, 2001). Many naturally fishless tropical Andean lakes are used as aquaculture ponds for trout which are not supplied supplementary food. Introduced fish reproduce in some of these lakes, maintaining stable populations for decades. In this study, we sought to determine the effect of two sizes of *O. mykiss* fry on zooplankton in a tropical Andean high mountain lake. Our goal was to determine the relationship between the size of fry and that of their prey, and whether the impact of predation is cascade transmitted to phytoplankton and nutrient concentrations. For this purpose, nine experimental mesocosms were installed in a natural fishless lake. We imposed three experimental treatments (control, large fry, small fry) and measured the composition of the phytoplankton and zooplankton communities over 20 days.

## **3.2 Methods**

### **3.2.1 Study area and experimental design**

The outdoor experiments were carried out in mesocosms built in the fishless lake Cristalina of 0.014 km<sup>2</sup> (5°57'N, 73°05'E), located in the páramo La Rusia at 3740 m.a.s.l. This páramo, along with those of Consuelo and Guantiva, form a continuum of about 56 km in length (Arellano & Rangel, 2008) which is part of Corridor Iguaque - La Rusia - Guantiva, a mountainous subsystem in the Eastern Cordillera Colombia. The páramo La Rusia is considered semi-wet (Rangel & Aguilar, 1995) and the area around the Lake Cristalina is dominated by grasses of *Calamagrostis effusa* Kunth, which is mixed with low shrubs and frailejones as *Espeletia guacharaca* Díaz (Cuatrecasas, 1996; Díaz-Piedrahita & Rodríguez-Cabeza, 2008).

Cristalina is part of a group of three interconnected lakes, in one of them Lake Media (also called the Princes), located 200 meters from Cristalina, was caught a single fish of 53 cm in length with gill nets. Apparently this fish is the remnant of a fish

stocked made in this lake in the past. According to the residents of the region the Media Lake in the Páramo La Rusia was supplied with trout around the year 1985. However, Cristalina Lake was selected because we conducted a sampling with gill nets in this lake, previous to the beginning of the experiments, and we did not find any fish. In addition to the Cristalina lake had adequate depth for the installation of the experiments.

Before installing the mesocosms, in the deepest part of the lake (approximately 9 m) a platform was installed, near the centre of the lake to provide support for the mesocosms and conditioning cages. The platform (width = 1.0 m, length = 4.0 m), was built of wood and supported on sealed plastic tanks and anchored with steel cables to four poles buried in shallow waters. The mesocosms were fabricated with low-density clear polyethylene (LDPE). We constructed bags of 1.6 m in diameter and 1.8 m long, open on both sides, which were placed in the lake for three months, before the start of the experiments, with the purpose of removing any harmful substance adhered to LDPE. The bags were washed with lake water to remove particles and organisms attached. With the bags we build nine mesocosms of about 3.0 m<sup>3</sup>, 1.5 m deep, closed bottom; supported by floating rings made from tube polyvinyl chloride (PVC) and expanded polystyrene (EPS).

We built nine hexagonal PVC and HDPE cages of 1.6 m height and 1.4 m in diameter with holes of approximately 6 mm in diameter, within the mesocosms were placed in order to contain and control the fish. The mesocosms were filled with lake water filtered through a 75 µm mesh plankton net to remove zooplankton using a pump from a boat. Mesocosms were acclimatized for one day before starting the experiment. We collected the lake zooplankton with a net (75-µm mesh, 30 cm diameter) by vertical and horizontal hauls. The zooplankton were put in a plastic container, homogenized and distributed in equal amounts among the nine mesocosms. The trout fry were obtained from the fish farm "Truchas de la Sierra" located in Guasca (Cundinamarca, Colombia), which imports eggs of rainbow trout (*O. mykiss*) from the United States.

We performed a one-factor experiment with three treatments where we manipulated the size of the predator. All three treatments were: Control without fish fry (control), large trout fry (LTF) and small trout fry (STF). Each treatment was replicated three times. In the LTF we placed 25 trout of 4.6 cm of average standard length and in STF 75 trout of 3.7 cm of average standard length, with an average biomass between 50 - 60 g per mesocosm (Tabla 3-1).

The experiment was conducted for 20 days between 22 February and 13 March 2013. During this period, the mesocosms were examined twice daily to make sure they were in good condition. The mesocosms were sampled for physico-chemical and biological analysis on days 1, 4, 8, 13 and 20. All mesocosms were sampled at T0, immediately before introducing fish. Before taking samples, mesocosms were mixed for 5 minutes with a paddle. At the end of the experiment, the cages were carefully removed from the mesocosms and all fish were extracted from the cages and counted. We checked that all the fish were recovered. Then we removed the mesocosmos from the water.

Tabla 3-1. Experimental design to determine the relationship between the size of the trout fry and their cascading effect on the plankton. Number of trout juveniles per replicate of each treatment. Large trout fry (LTF) and small trout fry (STF).

Treatments	Time				
	T0	T1	T2	T3	T4
LTF	R1=25	R1=25	R1=25	R1=25	R1=25
	R2=25	R2=25	R2=25	R2=25	R2=25
	R3=25	R3=25	R3=25	R3=25	R3=25
STF	R1=75	R1=75	R1=75	R1=75	R1=75
	R2=75	R2=75	R2=75	R2=75	R2=75
	R3=75	R3=75	R3=75	R3=75	R3=75
Control	R1=0	R1=0	R1=0	R1=0	R1=0
	R2=0	R2=0	R2=0	R2=0	R2=0
	R3=0	R3=0	R3=0	R3=0	R3=0

### **3.2.2 Sampling and analysis of crustacean zooplankton**

Crustacean zooplankton were sampled by vertical hauls from the bottom to the surface of the mesocosms with a plankton net (75- $\mu$ m mesh, 30 cm diameter) and preserved following a procedure modified from Haney and Hall (1973). Soda water was added to each sample to narcotize the organisms and preserved in 4% formalin with Rose Bengal stain. Specimens were identified to species when possible using a microscope light at 400x magnification based on the guides of Smirnov (1971), Reid (1985), Gáviria (1989), Paggi (1995), Elmoor-Loureiro (1997) and Elías-Gutiérrez et al. (2008). Samples were counted in their entirety. Crustacean zooplankton were counted using a 7.0-ml-capacity Bogorov chamber under stereo microscope at 10x and 100x magnification. The chamber Bogorov was made with Poly-methyl methacrylate (dimensions 9 x 11.5 x 0.6 cm) with 40-cm sinuosity-long and 0.5-cm wide. The total lengths of 40 specimens of each abundant taxon were measured, while all specimens found were measured for the scarce taxa. Biomass of each taxon was estimated using length-mass regressions (Dumont, Velde, & Dumont, 1975).

### **3.2.3 Sampling and analysis of phytoplankton**

Water samples of 1.0-liter for phytoplankton were taken with a vertical sampler from the bottom to the surface of each mesocosm. The vertical sampler was made with 4.0-m transparent PVC hose of 1.8 cm-diameter with a foot valve at the bottom and a removable cap at the top. The samples were fixed with Lugol's Iodine solution and phytoplankton cells were identified to genus, and morphotypes within each genus were differentiated when possible. Counts were performed according to Utermöhl (1958). Each sample was placed in a sedimentation chamber for at least 24 hours and then enumerated at 200x and 400x magnification using an inverted microscope. 30 cells of each algal morphotype were measured and the biovolume was estimated using the geometric formulas of Hillebrand, Dürselen, Kirschtel, Pollinger, and Zohary (1999) and Sun and Liu (2003). To calculate phytoplankton biomass, algal biovolume was converted to wet weight (WW) assuming a specific gravity of 1.0 g cm<sup>-3</sup> (Rott, 1978), and dry weight (DW) was calculated using DW:WW ratio of 0.29

(Jeppesen et al., 1994). The mean greatest axial linear dimension (GALD) of each phytoplankton taxon was determined and the fraction of biomass for algae with  $GALD \leq 30 \mu m$  and  $GALD > 30 \mu m$  were calculated for each sample. The ratio of zooplankton biomass to phytoplankton biomass (BZ:BP) was used as an indicator for the herbivory pressure of the zooplankton on the phytoplankton (MacLennan et al., 2015; Vijverberg, Dejen, Getahun, & Nagelkerke, 2014).

### **3.2.4 Physical and chemical analysis**

Water samples of 1.0 L were taken with the vertical sampler for physico-chemical analysis. Temperature (TEM), pH, oxygen saturation (SO<sub>2</sub>), conductivity (CON) and alkalinity (ALC) were measured *in situ*. TEM and pH were measured with a pH meter WTW-3210, SO<sub>2</sub> with a YSI-55 meter and conductivity with a YSI-30 meter. ALC was calculated with a method based on the function of Gran (1950) and using the Alcagran program developed by Carmouze (1994). The water samples were analyzed for dissolved inorganic nitrogen (DIN: NH<sub>4</sub>-N + NO<sub>3</sub>-N + NO<sub>2</sub>-N), dissolved reactive phosphorus (DRP: PO<sub>4</sub>-P), organic matter and chlorophyll *a*. NH<sub>4</sub>, NO<sub>3</sub>, NO<sub>2</sub> and PO<sub>4</sub> according to standard methods (Clesceri, Greenberg, & Eaton, 1998; Rice, Baird, Eaton, & Clesceri, 2012). Organic matter was determined by oxidation with potassium permanganate (KMnO<sub>4</sub>) (Rodier, 1990; Rodier, Legube, & Merlet, 2011). Chlorophyll *a* was analyzed using a modified procedure from Nusch (1980) and Sartory and Grobbelaar (1984). Between 250 and 2000 ml water were filtered through glass fiber filters (GF/C) which were kept in aluminium foil and were stored at -20 °C. Subsequently, each filter was placed in a test tube with 5 ml of hot 95% ethanol, heated at 75 °C in a water bath for 2.5 minutes, and then remained for 24 hours in the dark at room temperature. Each filter was drained and 5 ml of 95% ethanol was added to the extract. The extract was centrifuged at 5000 rpm for 15 minutes and the absorbance was measured at 665 and 750 nm, then 0.1 N HCl was added and the absorbance was measured again. The final concentration of chlorophyll *a* was calculated using the formula:

$$[\text{Chlorophyll } a] = 29.6 ((A_{665} - A_{750}) - (A_{a665} - A_{a750})) (v / (V * L))$$

Where:  $v$  is the volume of the extract (10-ml),  $V$  the volume of the filtered sample (in liters),  $A_{665}$  and  $A_{750}$  absorbance unacidified,  $Aa_{750}$  and  $Aa_{665}$  absorbance after acidification, and  $L$  the length of the quartz cuvette (cm).

### **3.2.5 Data processing**

Biological data were transformed by  $\log_{10}(X+1)$  to homogenize the variances. When the variables were found to be significantly skewed or heterogeneity of variance was evident after transformation, non-parametric tests for treatment effects were used. The significance of differences in the zooplankton biomass among treatments was assessed with ANOVA for repeated measures using the RWizard 1.1 application (Guisande, Vaamonde, Barreiro, & Heine, 2014) based on the program R. The repeated measures analysis was applied to observe responses in time of correlated data and comply with the assumption of equal variances between each two levels of the factor of repeated measurements, that is the variance-covariance matrix is spherical (Huynh & Feldt, 1970). To determine the sphericity was used Mauchly's test (Mauchly, 1940). When the sphericity hypothesis was rejected, indicating that the  $F$  reason statistic of the ANOVA was biased (Box, 1954a, 1954b), the degrees of freedom were corrected using the correction factor epsilon ( $\mathcal{E}$ ) (Box, 1954a) and a new probability was calculated. Two estimates of  $\mathcal{E}$  were made (Greenhouse & Geisser, 1959; Huynh & Feldt, 1970), selecting the highest value.

The correlations between variables were examined using the Pearson correlation coefficient ( $r$ ) and the Spearman rank coefficient ( $r_s$ ) depending on the normality of the data. The GALD of *Peridinium* (the most abundant phytoplankton taxon) at T0 y T4 in the three treatments were compared with the Kruskal-Wallis ANOVA (Kruskal & Wallis, 1952) and Wilcoxon–Mann–Whitney test using the functions `kruskal.test` and `wilcox.test`, respectively, for R with RWizard 1.1 (Guisande, Vaamonde, Barreiro, & Heine, 2014).

## 3.3 Results

### 3.3.1 Environmental variables

During the course of the experiment the water was acidic (pH 4.8 to 5.3), heavily demineralized (conductivity 8.3 to 9.1  $\mu\text{S cm}^{-1}$  and alkaline -19.3 to 3.2  $\mu\text{Eq L}^{-1}$ ) and with low concentrations of DRP (0.0 to 32.0  $\mu\text{g P cm}^{-1}$ ) and DIN (0.0 to 42.2  $\mu\text{g N cm}^{-1}$ ). The DIN:DRP ratio at the beginning of the experiment showed nitrogen deficiency in relation to the phosphorus because the NID was not detected. However, the presence of trout apparently increased NID concentration between T0 and T2 and then decreased between T2 and T4 (Table 2-1, Figure 2-1). Daytime water temperature was between 11.5 to 13.6 °C, with high oxygen saturation (72.8 - 93.6%) and chlorophyll *a* from 0.0 to 10.7  $\text{mg L}^{-1}$ . All environmental variables varied over time (ANOVA  $p < 0.01$ ) in all treatments (Tabla 3-2, Figura 3-1).

Chlorophyll *a* increased in both treatments with fry (LTF and STF) but not in the control treatments (Tabla 3-2, Figura 3-1), and was correlated negatively with the biomass of *Colombodiatomus brandorffii* Gaviria (1989) ( $r = -0.79$ ,  $p < 0.001$ ). The presence of fish had a positive effect (ANOVA  $p < 0.005$ ) on concentrations of DIN and chlorophyll *a*; however the decrease of DIN in the mesocosms with fishes at the end of the experiment was possibly caused by algal uptake, reflected in the increased chlorophyll *a*. Other water chemistry variables showed no differences between treatments. No differences in environmental variables were found between the two treatments with trout fry (Tabla 3-2, Figura 3-1).

### 3.3.2 Zooplankton

We found ten species of crustacean zooplankton in the Lake Cristalina. The calanoid *Colombodiatomus brandorffii* was the largest (LT 908  $\mu\text{m}$ ) and most abundant species, contributing 97% of the total average biomass at the beginning of the experiment. Two medium-sized species, the cladoceran *Ceriodaphnia quadrangula* s.l. (Müller, 1785) (LT 587  $\mu\text{m}$ ) and the cyclopoid copepod *Tropocyclops prasinus* s.l. (Fischer, 1860) (LT 647  $\mu\text{m}$ ) accounted for 1.2 and 0.8% respectively of the initial biomass. Small cladocerans (mainly *Bosmina* and Chydoridae with TL < 500 microns)



and nauplii, each represented less than 0.1% of the biomass. Throughout the course of the experiment the biomass of *C. brandorffi* and *C. quadrangula* decreased significantly in the fish treatments (STF and LTF), but not in the control treatments (ANOVA  $p < 0.001$ ) (Tabla 3-2), likely as a result of trout fry predation on these two species of crustaceans (Figura 3-2). However, the STF reduced the biomass of *C. brandorffi* faster than the LTF, indicating higher rates of consumption by smaller fish (Figure 2-2). *T. prasinus* biomass decreased in mesocosms with STF (ANOVA  $p < 0.005$ ), but not in LTF and showed no clear trend in the control (Tabla 3-2, Figura 3-2). Small cladocerans and nauplii were not affected by predation (Tabla 3-2). *C. quadrangula* was the only species to increase in controls (Figura 3-2).

Tabla 3-2. Probability values ( $p$ ) of repeated measures ANOVA of environmental variables and zooplankton and phytoplankton biomass in treatments. LTF: large trout fry, STF: small trout fry and Control: without fish. CRUS: Total zooplankton crustaceans, Cbran: *C. Brandorffi*, Cquad: *C. quadrangula*, SClad: small cladocerans, Nauplii: nauplii of copepods, PHYTO: Total phytoplankton. Bold data with  $p < 0.01$  and  $p < 0.05$ . Tre: Treatment, T: time. The sign (+ or -) indicates whether the biomass increased or decreased.

	LTF -STF - control			Tre	LTF -STF			LTF	STF	Control
	Tre	T	Tre X T		Tre	T	Tre X T			
Environmental variables										
DIN	<b>0.003+</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.002+</b>	0.122	<b>&lt;0.001</b>	0.198				
CLORa	<b>0.003+</b>	<b>0.001+</b>	<b>0.034+</b>	0.291	<b>0.004+</b>	0.533				
MO	0.051	<b>&lt;0.001-</b>	0.666							
CON	0.066	<b>&lt;0.001-</b>	<b>&lt;0.001-</b>							
pH	0.210	<b>&lt;0.001-</b>	0.946							
TEM	0.736	<b>&lt;0.001-</b>	<b>&lt;0.001-</b>							
SO2	0.756	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.033</b>							
DRP	0.793	<b>0.002-</b>	0.257							
ALC	0.995	<b>0.002</b>	0.515							
Zooplankton										
CRUS	<b>&lt;0.001-</b>	<b>&lt;0.001-</b>	<b>&lt;0.001-</b>							
<i>Cbran</i>	<b>0.001-</b>	<b>&lt;0.001-</b>	<b>&lt;0.001-</b>	0.079	<b>&lt;0.001-</b>	0.011				
<i>Tpras</i>	<b>0.001-</b>	0.062	<b>0.005-</b>	0.141	0.230	0.014	0.833	<b>0.001-</b>	<b>0.018</b>	
<i>Cquad</i>	<b>&lt;0.001-</b>	<b>&lt;0.001+</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.219	<b>&lt;0.001-</b>	0.053				
SClad	0.135	<b>0.010-</b>	<b>0.013-</b>							
Nauplii	0.533	<b>0.007</b>	0.367							
Phytoplankton										
PHYTO	0.222	<b>&lt;0.001+</b>	0.848							
GALD>30	0.218	<b>&lt;0.001+</b>	0.857							
GALD≤30	0.401	<b>0.003-</b>	0.764							
Richness	0.456	<b>0.006-</b>	0.463							

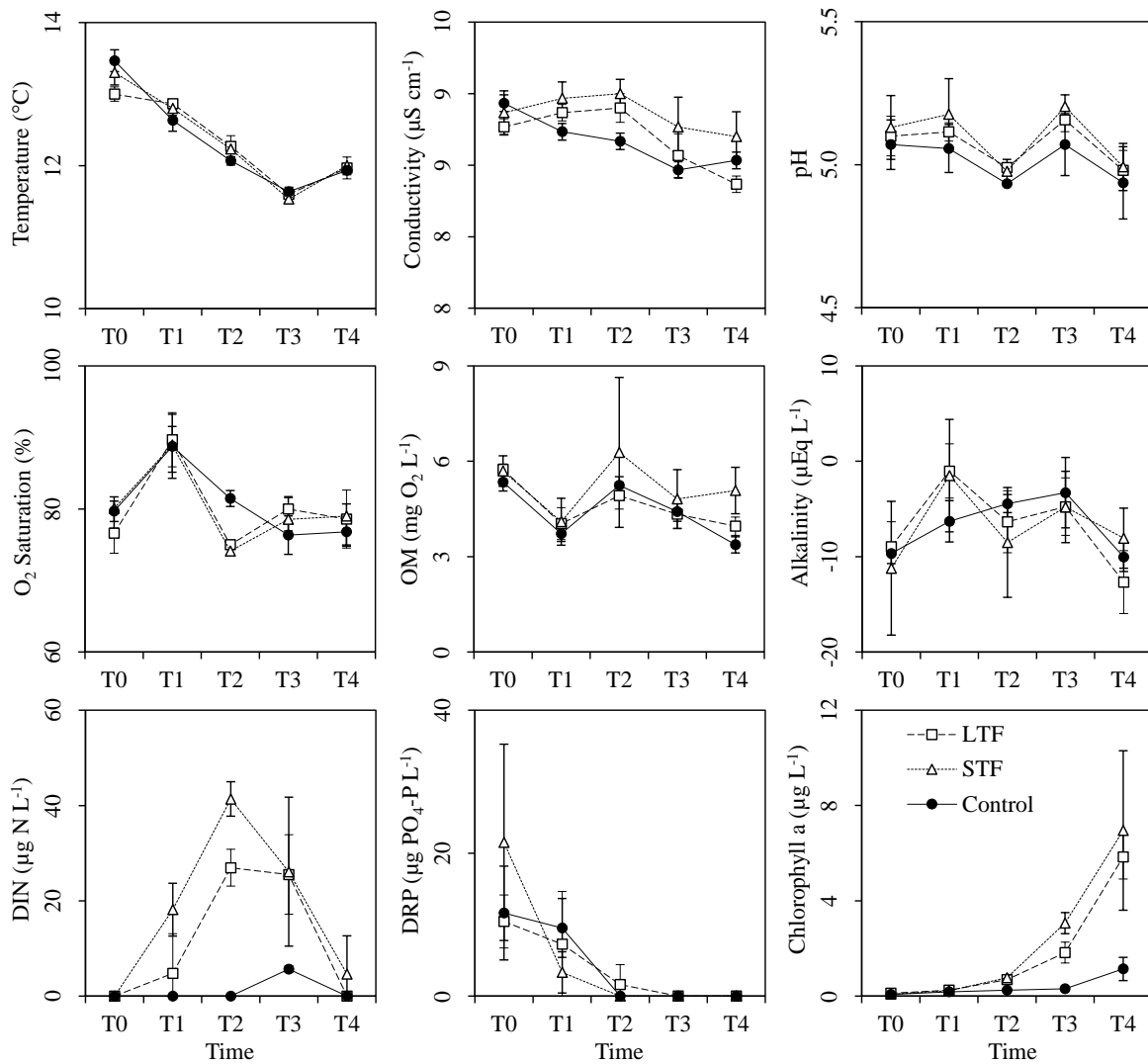


Figura 3-1. Changes in environmental variables in the mesocosms with large (LTF) and small trout fry (STF) and control without fishes.

### 3.3.3 Phytoplankton

Large algae with  $GALD > 30 \mu\text{m}$  dominated the phytoplankton biomass and *Peridinium* was the most abundant genus, both at the beginning of the experiment, at T0 (57.7% of the biomass) and throughout the experiment (90.4% of the total biomass). Biomass with  $GALD > 30 \mu\text{m}$  increased and biomass with  $GALD \leq 30 \mu\text{m}$  decreased in all treatments. However, the increase of  $GALD > 30 \mu\text{m}$  was greater in

treatments with trout fry, and not significantly different between LTF and STF (although greater on average in LTF, Figura 3-3, Tabla 3-2).

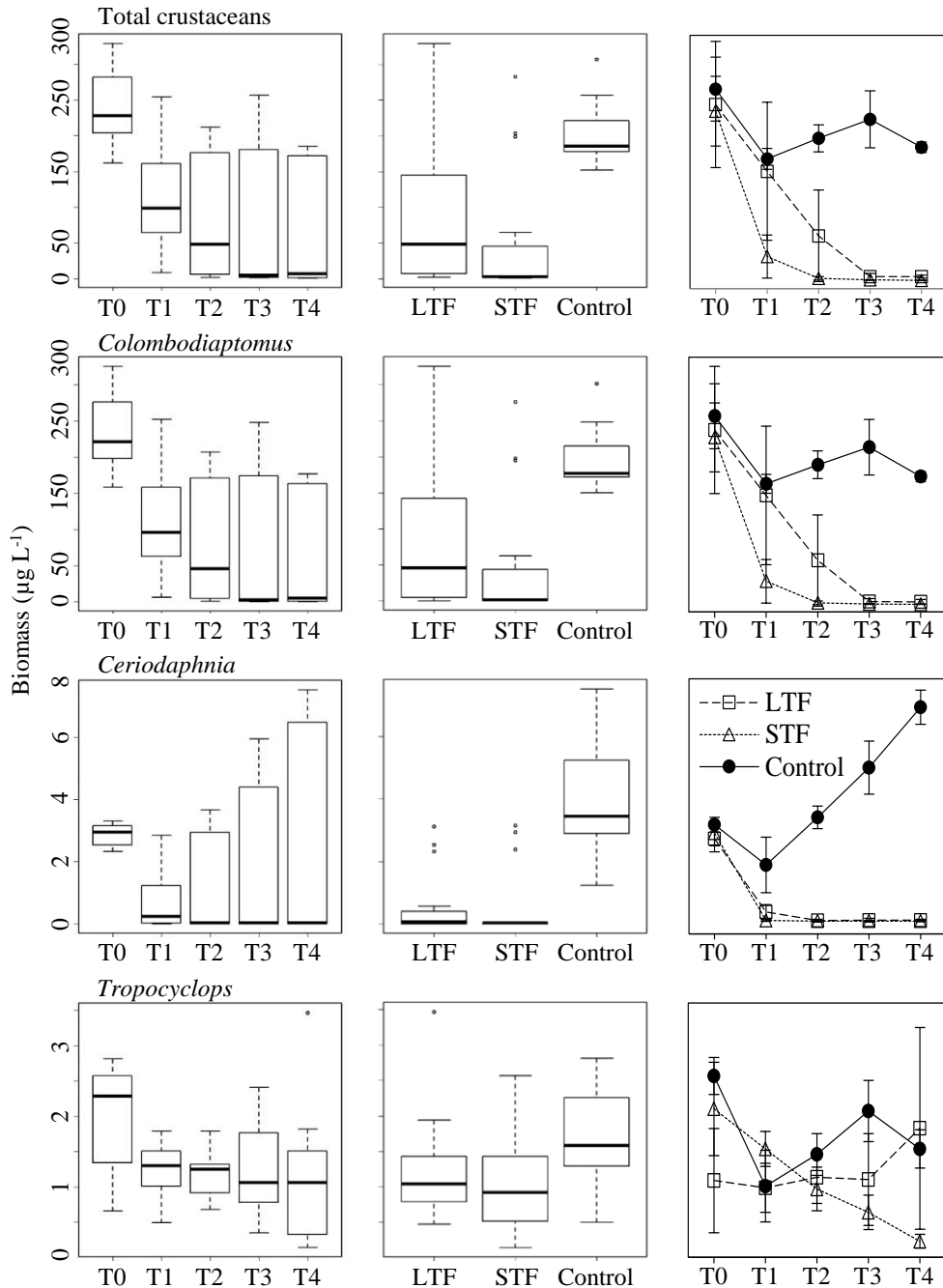


Figura 3-2. Changes in crustacean zooplankton biomass in mesocosms with large (LTF) and small trout fry (STF) and controls fishless.

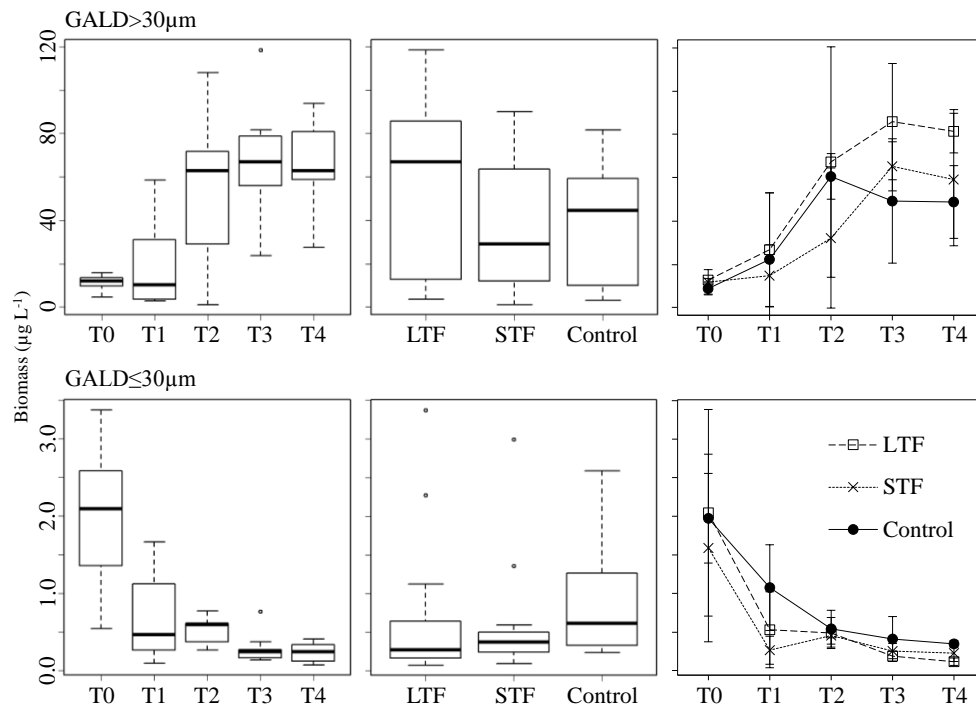


Figura 3-3. Changes in phytoplankton biomass in mesocosms with large (LTF) and small trout fry (STF) and controls fishless.

Phytoplankton biomass, including those with GALD > 30 μm, showed a positive correlation with chlorophyll *a* (0.51 and 0.52 respectively,  $p < 0.001$ ). Biomass of phytoplankton with GALD > 30 μm showed negative correlation with *C. brandorffi* ( $= -0.39$ ,  $p < 0.001$ ) and DRP ( $-0.57$ ,  $p < 0.001$ ).

We identified 75 algal morphotypes belonging to 43 genera of eight taxonomic orders. No significant differences in species richness were found between treatments but were found in time (Tabla 3-2). The diversity decreased over time in LTF and STF treatments and remained almost constant in control (Figura 3-4). Phytoplankton taxonomic richness decreased when GALD > 30 μm increased ( $-0.54$ ,  $p < 0.001$ ) and zooplankton biomass decreased ( $0.43$ ,  $p = 0.004$ ). At the beginning of the experiment (T0) we found 32(43), 36(46) and 27(39) phytoplankton genera (morphotypes) into LTF, STF and control respectively; and at the end of the

experiment (T4) 24(31), 28(38) and 27(39) genera (morphotypes) were observed into LTF, STF and control.

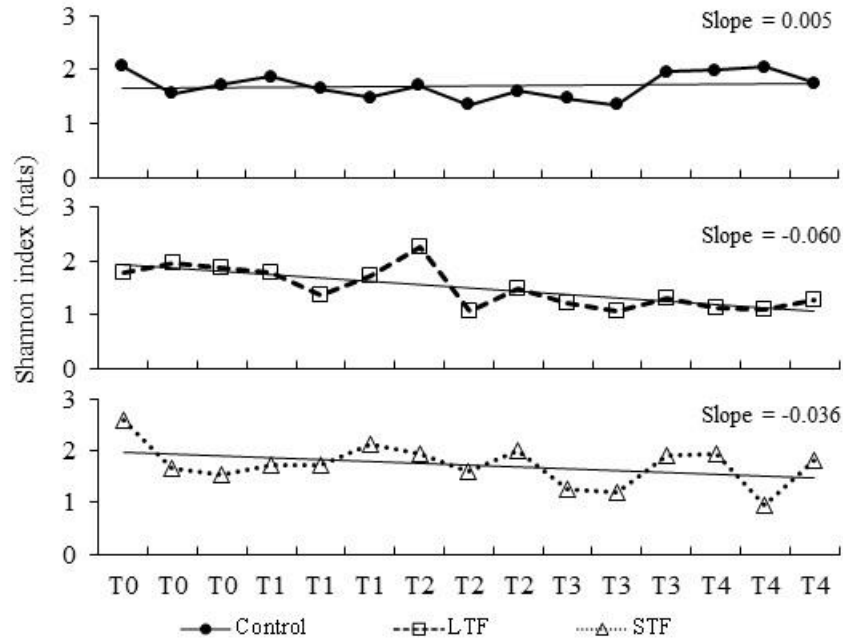


Figura 3-4. Changes in phytoplankton diversity in mesocosmos with large (LTF) and small (STF) trout fry and in controls fishless over time.

The presence of trout reduced the mean size of phytoplankton with  $GALD > 30 \mu m$ . The mean size of *Peridinium* showed no significant difference between treatments at the beginning of the experiments (T0) and between the beginning (T0) and the end of experiments (T4) in controls; but it decreased significantly ( $p < 0.0001$ ) in the treatments with fish (Figure 2-4). This indicated that large crustacean zooplankton (*C. brandorffi*) grazed on the most abundant algae ( $GALD > 30 \mu m$ ) but selected the smaller cells, increasing the mean size of algae as *Peridinium*. When fish fry were introduced, it decreased herbivory pressure on phytoplankton (correlation between BZ:BP and phytoplankton biomass, 0.84,  $p < 0.001$ ), reducing the average size of *Peridinium* (Figura 3-5).

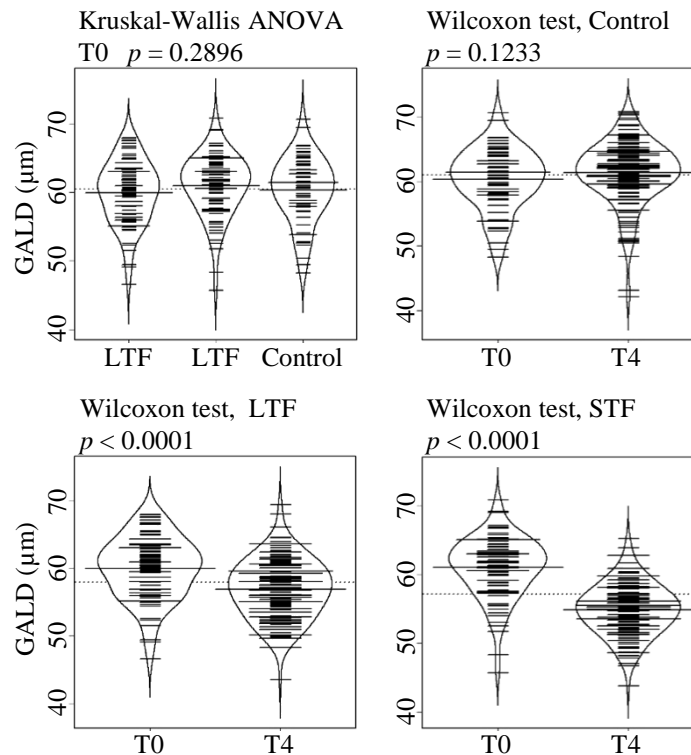


Figura 3-5. Kruskal-Wallis ANOVA and Wilcoxon test for size data (GALD) of *Peridinium*.

### 3.4 Discussion

Our experimental results in Lake Cristalina supported the hypothesis that juvenile fish have strong effects on the structure of plankton communities that vary depending on the size of both fish and their prey. These results show that young trout preyed heavily on the largest and most abundant zooplankton species (*C. brandorffi*), similar to that found by other authors (Hall, Threlkeld, Burns, & Crowley, 1976; Schabetsberger, Luger, Drozdowski, & Jagsch, 2009; Tiberti, von Hardenberg, & Bogliani, 2014). However, we also found that small crustaceans such as *Ceriodaphnia* and cyclopoid copepods were preyed upon by trout, in contrast with some other studies (Knapp, Matthews, et al., 2001; MacLennan et al., 2015; Schabetsberger et al., 2009). The diets of smaller juvenile fish have not previously been characterized as they are usually not caught by gear such as gill nets. Fry can

have a distinct impact on the zooplankton compared to larger fish because they are often very numerous and prey on smaller zooplankton (Ban et al., 2013; Walls, Kortelainen, & Sarvala, 1990). Our results indicate that the feeding behaviour of the fish changed in relation to the size (stage of development) of fish. The ability of the planktivorous fish to detect and capture prey depends on factors like abundance, size and mobility of the prey (Brooks & Dodson, 1965; Reiriz, Nicieza, & Braña, 1998; Sánchez-Hernández, Servia, Vieira-Lanero, & Cobo, 2012). In our study the trout fry preferred largest and most abundant zooplankton species according to the size selectivity hypothesis (Brooks & Dodson, 1965; O'Brien, Slade, & Vinyard, 1976; Werner & Hall, 1974). However, *C. quadrangula*, a smaller but slower crustacean, was also subject to fish predation. Indirect interactions among zooplankton, for instance intraguild predation by copepods on cladocerans, may also explain some of the effects of fish predation on smaller zooplankton taxa. Our data indicate strong cascading effects of juvenile stages of trout on zooplankton in tropical mountain lakes.

Fish predation triggered a trophic cascade effect on chlorophyll *a* concentration and on the diversity and size structure of phytoplankton, but less evident on algal biomass in Cristalina Lake. The correlation between phytoplankton biomass, calculated from biovolume, and chlorophyll *a* was weak, likely because the chlorophyll content per volume of phytoplankton are highly variable (Felip & Catalan, 2000; Kalchev, Beshkova, Boumbarova, Tsvetkova, & Sais, 1996; Rott, 1978).

*C. brandorffi* grazing on phytoplankton with GALD>30µm was reduced by fish fry; nevertheless the algal biomass did not increase significantly in fish treatments compared to the control treatments. The intensity with which zooplankton reduce phytoplankton biomass varies in relation to different factors such as lake trophic status and pelagic food web structure (Vadeboncoeur, Vander Zanden, & Lodge, 2002). Phytoplankton biomass is also regulated by nutrient concentrations (Jeppesen et al., 2005), mainly phosphorus (Gorman et al., 2014) and this was quickly depleted during development of the experiments. The presence of fish had a negative effect on the phytoplankton diversity, reducing the number of taxa, and who most contributed to diversity were small algae (GALD≤30µm). Other authors

have also documented cascading effects on phytoplankton composition (Duggan, Wood, & West, 2015; Ellis et al., 2011; Reissig, Trochine, Queimaliños, Balseiro, & Modenutti, 2006). Our results indicate shifts in chlorophyll concentration and effect on phytoplankton biomass and species richness.

The results of this study showed that the Cristalina Lake zooplankton feed mainly on phytoplankton with GALD>30µm. The abundance of herbivores, mainly *C. brandorffi*, the largest and most abundant zooplankter, decreased in trout fry treatments, causing a reduction in grazing pressure and of average size of *Peridinium* (Figure 2-4). These results are consistent with the size-efficiency hypothesis (SEH), which postulates that the minimum and maximum size of the food particles ingested by zooplankton depends on body size, and that the larger organisms consume a wider size range of particles (Cyr & Curtis, 1999; Hall et al., 1976; Humphries, 2007). However, our results conflict with other research where algae with GALD>30µm are considered less vulnerable or inedible for herbivorous zooplankton (Attayde & Hansson, 2001; Benndorf, Boing, Koop, & Neubauer, 2002; Zhao, Sun, & Han, 2016). One reason may be that studies on the size of algae consumed by zooplankton include large cladocerans such as *Daphnia* (Elser & Goldman, 1991; Zhao, Sun, Lin, & Han, 2013), and Cristalina Lake, a tropical oligotrophic high mountain lake, is dominated by a calanoid copepod. The size structure of phytoplankton depends on the species composition of the zooplankton assemblages (Bergquist, Carpenter, & Latino, 1985) Our results indicate that copepods can consume food particles larger than those consumed by cladocerans (Bern, 1994; Peters & Downing, 1984). A high abundance of algae with GALD>30µm may reflect high herbivore pressure on smaller algae (Litchman, de Tezanos Pinto, Klausmeier, Thomas, & Yoshiyama, 2010) We expected, but did not observe, increased biomass of smaller algae in treatments with trout fry (Figure 2-3).

Although the effect of fish may be strong on zooplankton and weak on phytoplankton in oligotrophic lakes (Jeppesen et al., 2010; Magnea, Sciascia, Paparella, Tiberti, & Provenzale, 2013), our results indicate strong cascading effects on chlorophyll and appreciable on biomass and diversity. Cascading effects were observed even though the keystone grazer *Daphnia* was absent from Cristalina lake, and potentially



omnivorous copepods dominated the zooplankton assemblage. In addition, although nutrient limitation likely constrains primary productivity under such oligotrophic conditions, indirect effects of fish predators on phytoplankton mediated by grazers are also important. Fish also increased concentrations of dissolved inorganic nitrogen, indicating that nutrient excretion may be another mechanism for their effects on phytoplankton.

Our results indicate that rainbow trout fry have cascading effects on tropical mountain lakes ecosystems despite the absence of large herbivorous zooplankton such as *Daphnia*. *Daphnia*'s absence from the zooplankton of tropical Andean mountain lakes such as Lake Cristalina may be due to low pH. Our study showed that small changes in the size of trout fry lead to ontogenetic diet shifts with effects on the structure of zooplankton. The younger and newly hatched fishes had stronger effects on zooplankton than slightly larger fishes, and also prey on highly mobile species like *T. prasinus*. Our results revealed a cascading effect by trout predation on size structure of phytoplankton, and inverse correlations between large zooplankton and chlorophyll *a*, large phytoplankton and richness of algae. These results highlight that the fish introductions, especially juvenile fish, in oligotrophic fishless lakes have strong effects on tropical lake ecosystems, comparable to those observed in temperate lakes.

### **3.5 References**

- Acero, A. (1977). Informe sobre la pesca continental y la piscicultura en Colombia. *Informes de Pesca*, 3(159), 19-36.
- Aguilera, X., Declerck, S., De Meester, L., Maldonado, M., & Ollevier, F. (2006). Tropical high Andes lakes: A limnological survey and an assessment of exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Limnologica*, 36(4), 258-268.
- Attayde, J. L., & Hansson, L. A. (2001). The relative importance of fish predation and excretion effects on planktonic communities. *Limnology and Oceanography*, 46(5), 1001-1012.
- Balon, E. K. (1984). Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113(2), 178-185.

- Ban, S., Makino, W., Sakano, H., Haruna, H., & Ueda, H. (2013). Annual variation in biomass and the community structure of crustacean zooplankton over 5 years in Lake Toya, Japan. *Limnology*, 14(1), 59-70.
- Benndorf, J. U., Boing, W., Koop, J., & Neubauer, I. (2002). Top-down control of phytoplankton: the role of time scale, lake depth and trophic state. *Freshwater Biology*, 47(12), 2282-2295.
- Bergquist, A. M., Carpenter, S. R., & Latino, J. C. (1985). Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. *Limnology and Oceanography*, 30(5), 1037-1045.
- Bern, L. (1994). Particle selection over a broad size range by crustacean zooplankton. *Freshwater Biology*, 32(1), 105-112.
- Blair, J. M., Hicks, B. J., Pitkethley, R., & Ling, N. (2012). Diet of rainbow trout in Lake Rotoiti: an energetic perspective. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 46(4), 557-565.
- Boavida, M. J., & Gliwicz, Z. M. (1996). Limnological and biological characteristics of the Alpine lakes of Portugal. *Limnetica*, 12(2), 39-45.
- Box, G. E. P. (1954a). Some theorems on quadratic forms applied in the study of analysis of variance problems, I. Effect of inequality of variance in the one-way classification. *Annals of Mathematical Statistics*, 25(2), 290-302.
- Box, G. E. P. (1954b). Some theorems on quadratic forms applied in the study of analysis of variance problems, II. Effects of inequality of variance and of correlation between errors in the two-way classification. *Annals of Mathematical Statistics*, 25(3), 484-498.
- Brett, J. R. (1971). Satiation Time, Appetite, and Maximum Food Intake of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 28(3), 409-415.
- Brett, M. T., & Goldman, C. R. (1996). A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(15), 7723-7726.
- Brooks, J. L., & Dodson, S. I. (1965). Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150(3692), 28-35.
- Budy, P., Haddix, T., & Schneidervin, R. (2005). Zooplankton Size Selection Relative to Gill Raker Spacing in Rainbow Trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, 134(5), 1228-1235.
- Buktenica, M. W., Girdner, S. F., Larson, G. L., & McIntire, C. D. (2007). Variability of kokanee and rainbow trout food habits, distribution, and population dynamics, in an ultraoligotrophic lake with no manipulative management. *Hydrobiologia*, 574(1), 235-264.
- Carmouze, J. P. (1994). *O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas*: Edgard Blucher - FAPESP.

- Cavalli, L., Miquelis, A., & Chappaz, R. (2001). Combined effects of environmental factors and predator–prey interactions on zooplankton assemblages in five high alpine lakes. *Hydrobiologia*, 455(1), 127-135.
- Clesceri, L. S., Greenberg, A. E., & Eaton, A. D. (Eds.). (1998). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater* (20th ed.). Washington, DC: American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA) & Water Environment Federation (WEF).
- Crawford, S. S., & Muir, A. M. (2008). Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*: 1870–2007. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(3), 313-344.
- Cuatrecasas, J. (1996). Clave provisional de las especies del género *Espeletiopsis* Cuatrec. (Espeletiinae, Compositae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 54(1), 370-377.
- Cyr, H., & Curtis, J. M. (1999). Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia*, 118(3), 306-315.
- Davis, M. A. (2003). Biotic globalization: does competition from Introduced species threaten biodiversity? *BioScience*, 53(5), 481-489.
- Díaz-Piedrahita, S., & Rodríguez-Cabeza, B. V. (2008). Novedades en los géneros *Espeletia* Mutis ex Humb. & Bonpl. y *Espeletiopsis* Cuatrec. (Asteraceae, Heliantheae, Espeletiinae). *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 32(125), 455-464.
- Donald, D. B., Anderson, R. S., & Mayhood, D. W. (1994). Coexistence of fish and large *Hesperodiaptomus* species (Crustacea: Calanoida) in subalpine and alpine lakes. *Canadian Journal of Zoology*, 72(2), 259-261.
- Duggan, I. C., Wood, S. A., & West, D. W. (2015). Brown trout (*Salmo trutta*) removal by rotenone alters zooplankton and phytoplankton community composition in a shallow mesotrophic reservoir. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 49(3), 356-365.
- Dumont, H. J., Velde, I., & Dumont, S. (1975). The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19(1), 75-97.
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E., Gutiérrez-Aguirre, M. A., Silva-Briano, M., Granados-Ramírez, J. G., & Garfias-Espejo, T. (2008). *Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México*. México, DF: Universidad nacional Autónoma de México.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. (1997). *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Brasília: Editora Universa.
- Elser, J. J., & Goldman, C. R. (1991). Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. *Limnology and Oceanography*, 36(1), 64-90.

- Ellis, B. K., Stanford, J. A., Goodman, D., Stafford, C. P., Gustafson, D. L., Beauchamp, D. A., . . . Carpenter, S. R. (2011). Long-term effects of a trophic cascade in a large lake ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, 108(3), 1070-1075.
- Fänge, R., & Grove, D. (1979). Digestion. In W. S. Hoar, D. J. Randall & J. R. Brett (Eds.), *Fish Physiology. Volume VIII. Bioenergetics and Growth* (Vol. Volume 8, pp. 161-260). New York: Academic Press.
- Felip, M., & Catalan, J. (2000). The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. *Journal of Plankton Research*, 22(1), 91-106.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. I., & Vilà, M. (2015). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/gcb.13004. doi: 10.1111/gcb.13004
- Gaviria, S. (1989). The calanoid fauna (Crustacea, Copepoda) of the Cordillera Oriental of the Colombian Andes. *Hydrobiologia*, 178(2), 113-134.
- Gliwicz, Z. M., & Rowan, M. G. (1984). Survival of *Cyclops abyssorum taticus* (Copepoda, Crustacea) in alpine lakes stocked with planktivorous fish1. *Limnology and Oceanography*, 29(6), 1290-1299.
- Gorman, M. W., Zimmer, K. D., Herwig, B. R., Hanson, M. A., Wright, R. G., Vaughn, S. R., & Younk, J. A. (2014). Relative importance of phosphorus, fish biomass, and watershed land use as drivers of phytoplankton abundance in shallow lakes. *Science of The Total Environment*, 466–467, 849-855.
- Gran, G. (1950). Determination of the equivalent point in potentiometric titrations. *Acta Chemica Scandinavica*, 4(1), 559-577.
- Graynoth, E. (1999). Recruitment and distribution of juvenile salmonids in Lake Coleridge, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 33(2), 205-219.
- Greenhouse, S. W., & Geisser, S. (1959). On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika*, 24(2), 95-112.
- Guisande, C., Vaamonde, A., Barreiro, A., & Heine, J. (2014). RWizard Software. <http://www.ipez.es/RWizard> (Version 1.1). Vigo, Spain: University of Vigo.
- Hall, D. J., Threlkeld, S. T., Burns, C. W., & Crowley, P. H. (1976). The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7(1), 177-208.
- Hepher, B. (1993). *Nutrición de peces comerciales en estanques*. México: Editorial Limusa.
- Hernández, J., Ortiz, R., Walschburger, T., & Hurtado, A. (1992). Centros de endemismo en Colombia. In G. Halffter (Ed.), *La diversidad biológica de iberoamérica I* (Vol. 1, pp. 175–190). Xalapa, México: Instituto de Ecología, A.C.

- Hickley, P., & Chare, S. (2004). Fisheries for non-native species in England and Wales: angling or the environment? *Fisheries Management and Ecology*, 11(3-4), 203-212.
- Hillebrand, H., Dürselen, C. D., Kirschtel, D., Pollinger, U., & Zohary, T. (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35(2), 403-424.
- Hrbáček, J., Dvorakova, M., Kořínek, V., & Prochazkova, L. (1961). Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 14, 192-195.
- Humphries, S. (2007). Body size and suspension feeding. In A. G. Hildrew, D. G. Raffaelli & R. Edmonds-Brown (Eds.), *Body size-the structure and function of aquatic ecosystems* (pp. 16-32). Cambridge: Cambridge University Press.
- Huynh, H., & Feldt, L. S. (1970). Conditions under which mean square ratios in repeated measurements designs have exact F-distributions. *Journal of the American Statistical Association*, 65(332), 1582-1589.
- Ivlev, V. S. (1961). *Experimental ecology of the feeding of fishes* (D. Scott, Trans.). New Haven: Yale University Press.
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S. A. J., . . . Lazzaro, X. (2010). Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*, 646(1), 73-90.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J.P., Havens, K. E., Anneville, O., Carvalho, L., . . . Winder, M. (2005). Lake responses to reduced nutrient loading- an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*, 50(10), 1747-1771.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Kanstrup, E., Petersen, B., Eriksen, R. B., Hammershøj, M., . . . Have, A. (1994). Does the impact of nutrients on the biological structure and function of brackish and freshwater lakes differ? *Hydrobiologia*, 275(1), 15-30.
- Juncos, R., Milano, D., Macchi, P. J., Alonso, M. F., & Vigliano, P. H. (2011). Response of Rainbow Trout to Different Food Web Structures in Northern Patagonia: Implications for Growth, Bioenergetics, and Invasiveness. *Transactions of the American Fisheries Society*, 140(2), 415-428.
- Kalchev, R. K., Beshkova, M. B., Boumbarova, C. S., Tsvetkova, R. L., & Sais, D. (1996). Some allometric and non-allometric relationships between chlorophyll-a and abundance variables of phytoplankton. *Hydrobiologia*, 341(3), 235-245.
- Knapp, R. A., Corn, S. P., & Schindler, D. E. (2001). The Introduction of Nonnative Fish into Wilderness Lakes: Good Intentions, Conflicting Mandates, and Unintended Consequences. *Ecosystems*, 4(4), 275-278.

- Knapp, R. A., Matthews, K. R., & Sarnelle, O. (2001). Resistance and resilience of alpine lake fauna to fish introductions. *Ecological Monographs*, 71(3), 401-421.
- Kratina, P., Greig, H. S., Thompson, P. L., Carvalho-Pereira, T. S. A., & Shurin, J. B. (2012). Warming modifies trophic cascades and eutrophication in experimental freshwater communities. *Ecology*, 93(6), 1421-1430.
- Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47(260), 583-621.
- Litchman, E., de Tezanos Pinto, P., Klausmeier, C. A., Thomas, M. K., & Yoshiyama, K. (2010). Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton. *Hydrobiologia*, 653(1), 15-28.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). *100 of the world's worst invasive alien species a selection from the global invasive species database* Vol. 12. (pp. 12).
- MacLennan, M. M., Dings-Avery, C., & Vinebrooke, R. D. (2015). Invasive trout increase the climatic sensitivity of zooplankton communities in naturally fishless lakes. *Freshwater Biology*, 60(8), 1502-1513.
- Magnea, U., Sciascia, R., Paparella, F., Tiberti, R., & Provenzale, A. (2013). A model for high-altitude alpine lake ecosystems and the effect of introduced fish. *Ecological Modelling*, 251(0), 211-220.
- Mauchly, J. W. (1940). Significance test for sphericity of a normal n-variate distribution. *Annals of Mathematical Statistics*, 11(2), 204-209.
- Mehner, T., & Thiel, R. (1999). A Review of Predation Impact by 0+ Fish on Zooplankton in Fresh and Brackish Waters of the Temperate Northern Hemisphere. *Environmental Biology of Fishes*, 56(1-2), 169-181.
- Miles, C. (1942). Descripción sistemática del "pez graso" del Lago de Tota (Boyacá). *Caldasia*, 5, 55-58.
- Modenutti, B. E., Balseiro, E. G., & Cervellini, P. M. (1993). Effect of the selective feeding of *Galaxias maculatus* (Salmoniformes, Galaxiidae) on zooplankton of a South Andes lake. *Aquatic Sciences*, 55(1), 65-75.
- Mora, G., Téllez, L. S., Cala, P., & Guillot, G. (1992). Estudio bioecológico de la ictiofauna del Lago de Tota (Boyacá-Colombia), con énfasis en la trucha arco iris, *Oncorhynchus mykiss*. *Revista De La Academia Colombiana De Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 18(70), 409-422.
- Nusch, E. A. (1980). Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigments determination. *Archiv für Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 14, 14-36.
- O'Brien, W. J., Slade, N. A., & Vinyard, G. L. (1976). Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, 57(6), 1304-1310.

- Oscoz, J., Leunda, P. M., Campos, F., Escala, M. C., García-Fresca, C., & Miranda, R. (2005). Spring diet composition of Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) in the Urederra River (Spain). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 41(01), 27-34.
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R., & Kitchell, J. F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(12), 483-488.
- Paggi, J. C. (1995). Crustacea Cladocera. In E. C. Lopretto & G. Tell (Eds.), *Ecosistemas de Aguas Continentales, Metodologías para su estudio* (pp. 909-951). La Plata: Ediciones Sur
- Peters, R. H., & Downing, J. A. (1984). Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. *Limnology and Oceanography*, 29(4), 763-784.
- Post, D. M., Palkovacs, E. P., Schielke, E. G., & Dodson, S. I. (2008). Intraspecific variation in a predator affects community structure and cascading trophic interactions. *Ecology*, 89(7), 2019-2032.
- Pujoni, D. G. F., Maia-Barbosa, P. M., Barbosa, F. A. R., Fragoso Jr, C. R., & van Nes, E. H. (2016). Effects of food web complexity on top-down control in tropical lakes. *Ecological Modelling*, 320, 358-365.
- Reid, J. W. (1985). Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia, Universidade de São Paulo*, 9, 17-143.
- Reiriz, L., Nicieza, A. G., & Braña, F. (1998). Prey selection by experienced and naive juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 53(1), 100-114.
- Reissig, M., Trochine, C., Queimaliños, C., Balseiro, E., & Modenutti, B. (2006). Impact of fish introduction on planktonic food webs in lakes of the Patagonian Plateau. *Biological Conservation*, 132(4), 437-447.
- Ribeiro Guevara, S., Bubach, D., Macchi, P. J., Vigliano, P., Arribére, M., & Colombo, J. C. (2006). Rb-Cs ratio as an indicator of fish diet in lakes of the Patagonia, Argentina. *Biological Trace Element Research*, 111(1-3), 97-119.
- Rice, E. W., Baird, R. B., Eaton, A. D., & Clesceri, L. S. (Eds.). (2012). *Standard methods for the examination of water and wastewater* (22nd ed.). Washington, DC: American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA) & Water Environment Federation (WEF)
- Rodier, J. (1990). *Análisis de las aguas. Aguas naturales, aguas residuales, aguas de mar*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Rodier, J., Legube, B., & Merlet, N. (2011). *Análisis de Aguas*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Rott, E. (1978). Chlorophyll-a-Konzentration und Zellvolumen als Parameter der Phytoplanktonbiomasse. *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck*, 65, 11-21.

- Sánchez-Hernández, J. (2009). *Biología de la alimentación de la trucha común (Salmo trutta Linné, 1758) en los ríos de Galicia*. (Doctor), Universidade de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela.
- Sánchez-Hernández, J., Servia, M. J., Vieira-Lanero, R., & Cobo, F. (2012). Ontogenetic dietary shifts in a predatory freshwater fish species: the brown trout as an example of a dynamic fish species. In H. Türker (Ed.), *New advances and contributions to fish biology* (pp. 271-298): InTech.
- Sarnelle, O., & Knapp, R. A. (2004). Zooplankton recovery after fish removal: limitations of the egg bank. *Limnology and Oceanography*, 49(4-2), 1382-1392.
- Sartory, D. P., & Grobbelaar, J. U. (1984). Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*, 114(3), 177-187.
- Schabetsberger, R., Luger, M. S., Drozdowski, G., & Jagsch, A. (2009). Only the small survive: monitoring long-term changes in the zooplankton community of an Alpine lake after fish introduction. *Biological Invasions*, 11(6), 1335-1345.
- Schindler, D. E., Knapp, R. A., & Leavitt, P. R. (2001). Alteration of nutrient cycles and algal production resulting from fish introductions into mountain lakes. *Ecosystems*, 4(4), 308-321.
- Smirnov, N. N. (1971). Chydoridae of the world's fauna. Fauna of USSR. Crustacea 1(2), New Series No. 101 (In Russian). (English Translation of keys by J.P. Harding -1973). *FBA Translation (New Series)*, 65, 52 pg.
- Sotiropoulos, J. C., Nislow, K. H., & Ross, M. R. (2006). Brook trout, *Salvelinus fontinalis*, microhabitat selection and diet under low summer stream flows. *Fisheries Management and Ecology*, 13(3), 149-155.
- Steingrímsson, S. Ó., & Gíslason, G. M. (2002). Body Size, Diet and Growth of Landlocked Brown Trout, *Salmo trutta*, in the Subarctic River Laxá, North-East Iceland. *Environmental Biology of Fishes*, 63(4), 417-426.
- Strayer, D. L. (2010). Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, 55(1), 152-174.
- Sun, J., & Liu, D. (2003). Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 25(11), 1331-1346.
- Tiberti, R., von Hardenberg, A., & Bogliani, G. (2014). Ecological impact of introduced fish in high altitude lakes: a case of study from the European Alps. *Hydrobiologia*, 724(1), 1-19.
- Vadeboncoeur, Y., Vander Zanden, M. J., & Lodge, D. M. (2002). Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. *BioScience*, 52(1), 44-54.



- Vijverberg, J., Dejen, E., Getahun, A., & Nagelkerke, L. A. J. (2014). Zooplankton, fish communities and the role of planktivory in nine Ethiopian lakes. *Hydrobiologia*, 722(1), 45-60.
- Walls, M., Kortelainen, I., & Sarvala, J. (1990). Prey responses to fish predation in freshwater communities. *Annales Zoologici Fennici*, 27(2), 183-199.
- Welcomme, R. L. (1988). *International introductions of inland aquatic species*: Fisheries Department FAO.
- Werner, E. E., & Gilliam, J. F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1), 393-425.
- Werner, E. E., & Hall, D. J. (1974). Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis Macrochirus*). *Ecology*, 55(5), 1042-1052.
- Zhao, S.-Y., Sun, Y.-P., & Han, B.-P. (2016). Top-down effects of bighead carp (*Aristichthys nobilis*) and *Leptodora richardi* (Haplopoda, Leptodoridae) in a subtropical reservoir during the winter–spring transition: a mesocosm experiment. *Hydrobiologia*, 765(1), 43-54.
- Zhao, S.-Y., Sun, Y.-P., Lin, Q.-Q., & Han, B.-P. (2013). Effects of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and nutrients on the plankton community of a deep, tropical reservoir: an enclosure experiment. *Freshwater Biology*, 58(1), 100-113.

## Capítulo 4. Análisis integral de las relaciones tróficas en lagos de la Cordillera Oriental de Colombia

### 4.1 Invertebrados

El zooplancton de los lagos andinos de la Cordillera Oriental de Colombia (COC) está integrado, en su mayoría, por crustáceos. Se identificaron 26 taxones, la mayoría hasta especie: dos calanoideos, cuatro ciclopoideos, un harpacticideo (no identificado), dos bosmínidos, siete quidóridos, cuatro dáfnidos, un iliocriptido (*Ilyocryptus cf. spinifer*), cuatro macrotrícidos y un sídido (*Diaphanosoma birgei*). Nuestros resultados indican que el zooplancton de los lagos de alta montaña tropical está poco diversificado y generalmente presenta pocas especies de crustáceos.

Los calanoideos representan cerca del 70% de la biomasa total de los crustáceos. Los otros tres grupos de mayor biomasa, en los lagos andinos de la COC, son bosminas (10%), *Daphnia laevis* (10%) y ciclopoideos (6 %). Los copépodos fueron el grupo más abundante en número, en la mayoría de los lagos, acompañados por abundancias importantes de bosminas. Las bosminas aumentaron en aquellos lagos en donde disminuyeron los copépodos. Los dáfnidos aumentaron en los lagos sin calanoideos. *D. laevis* no fue encontrada en lagos con pH menor de 5. La presencia de *Daphnia*, al parecer está relacionada con el pH, éste género tiene poca tolerancia a la acidez (Brehm & Meijering, 1982). La estructura del zooplancton de la COC es similar a la encontrada en otros lagos de los Andes (Casallas & Gunkel, 2001; Dejoux & Ittis, 1991; S. Gaviria, 1993; Hurlbert, Loayza, & Moreno, 1986; Monroy, Aranguren, & Gaviria, 2004), en donde tienden a dominar los calanoideos.

El bentos de los lagos de la COC está dominado por Oribatida (aprox. 40%), Diptera (25%), Oligochaeta (18%) y Nematoda (aprox. 7.5%); similar a lo encontrado para el páramo de Frontino, en la Cordillera Occidental de Colombia (Posada-García,

Abril-Ramírez, & Parra-Sánchez, 2008); sin embargo, difiere de la composición encontrada en humedales de la sabana de Bogotá a 2700 msnm, en donde los grupos dominantes fueron los hirudinos (*Rynchobdellida*) y la familia *Hyalloidea* (Rivera-Usme, Pinilla, & Rangel-Ch, 2013). En los Lagos de la COC, contemplados en este estudio, *Hyalloidea* representó el 2% de la abundancia total. Los *Rynchobdellida* solo fueron dominantes en los lagos del macizo Siscunsi-Ocetá (Negra y Siscunsi). En el lago Pedro Palo se encontró una gran abundancia de *Ichneumonidae* (Hymenoptera), familia que solo fue observada en este lago. En los lagos del páramo de Mamapacha dominan, principalmente, los dípteros. Similar a lo encontrado para lagos, generalmente oligotróficos, de la zona templada (Brodersen, Dall, & Lindegaard, 1998; de Mendoza & Catalan, 2010; Krno et al., 2006; Weatherhead & James, 2001), los oligoquetos (principalmente *Naididae*) y quironómidos, son grupos importantes entre los invertebrados bentónicos de los lagos de la COC. Al parecer, la familia *Naididae* es dominante en lagos y embalse de esta cordillera (E. A. Gaviria, 1993). Sin embargo, en la COC, también son abundantes los nemátodos y oribátidos, los cuales, no son mencionados comúnmente en la literatura como parte de los macroinvertebrados bentónicos de los lagos. Otros grupos taxonómicos, que también se encontraron en el bentos de los lagos tropicales de alta montaña son, *Hirudinea*, *Amphipoda*, *Odonata* y *Trichoptera*; los cuales se han reportado asociados a macrófitas de lagos (Schramm, Jirka, & Hoyer, 1987). Su presencia en los lagos andinos de la COC se debe, seguramente, a que encuentran refugio en las macrófitas sumergidas, que se encuentran presentes en 14 de los 15 lagos estudiados.

Al parecer, el gradiente altitudinal de los lagos andinos tropicales, puede afectar la estructura de organismos bentónicos, por cambios en las condiciones ambientales (de Mendoza & Catalan, 2010). Variables como temperatura, conductividad y pH, cambian con el gradiente altitudinal en los lagos de la COC. Lagos a mayor altitud son más fríos y tienden a ser poco mineralizados (baja conductividad) y ácidos; condiciones importantes en la estructuración de los invertebrados acuáticos (Evans, 1989). Se encontró una correlación inversa de la temperatura con sanguijuelas (*Rynchobdellida*) y oligoquetos (-0.64 y -0.58  $p < 0.05$ ), estos dos grupos tienden a

ser menos abundantes en los lagos de mayor altitud. Dípteros, tricópteros y odonatos, mostraron correlación inversa con la conductividad (-0.59, -0.59 y -0.55, respectivamente,  $p < 0.05$ ). Los oligoquetos, principalmente la familia Naididae, mostraron una correlación alta con variables bióticas, directa con la biomasa zooplanctónica, e inversa con clorofila-a y biomasa fitoplanctónica.

## 4.2 Peces

La trucha está presente en tres de los lagos estudiados y la carpa en uno de ellos. Al parecer, por lo menos uno de los tres lagos del páramo de La Rusia estudiados, fue sembrado con trucha en el pasado. Sin embargo, solo se encontró un pez. Su gran tamaño, para las truchas encontradas en los otros lagos, hace suponer que los peces se introdujeron hace más de una década. A pesar de la presencia de esta trucha, la especie, aparentemente, no logró establecerse en el lago Media del Páramo de La Rusia.

La trucha arcoíris, introducida en la COC, se alimenta principalmente de invertebrados acuáticos y terrestres; sin embargo, su dieta cambió entre los lagos, dependiendo de la estructura de invertebrados encontrada en cada uno de ellos. Este comportamiento se ha observado en otros estudios (Angradi & Griffith, 1990; Cada, Loar, & Cox, 1987), y confirma la plasticidad alimentaria y comportamiento oportunista, de la especie (Brown, Bravender, Dubeau, & Lauzier, 1992; Di Prinzio, Omad, Miserendino, & Casaux, 2015), para adaptarse a los sitios en donde es introducida. Las presas más abundantes y frecuentes en los contenidos estomacales fueron los dípteros de la familia Chironomidae y *D. laevis*. Estos dos tipos de presas, crustáceos y dípteros, se encuentran entre las más abundantes en la dieta de la trucha (Alexander, 1975; Conner, Bronte, Selgeby, & Collins, 1993; Dörgeloh, 1994; Johnston, Stamford, Ashley, & Tsumura, 1999; Lynott, Bryan, Hill, & Duffy, 1995; Negus et al., 2008; Oscoz et al., 2005). Aun cuando, en este estudio, no se encontraron peces en los contenidos estomacales, no se descarta el canibalismo de los peces grandes sobre los más pequeños, para lograr subsistir.

Los resultados de este estudio sugieren que la depredación de la trucha está afectada por la transparencia del agua, como ha sido reportado para *Salmo trutta* (Stuart-Smith, Richardson, & White, 2004). En lago Siscunsi, no se encontró a *D. laevis* en los contenidos estomacales de la trucha, y la selectividad sobre las especies de invertebrados acuáticos más abundantes del lago, fue menor que en los otros lagos. Siscunsi presenta una menor transparencia a la luz, por alta concentración de clorofila, esto posiblemente dificulta la captura de presas planctónicas como copépodos y dáfnidos, y también de las especies bentónicas. La variación en la dieta de los peces, se relaciona con la posibilidad de acceder a ellas (Eggers, 1982; Greenberg, Bergman, & Eklöv, 1997); de tal manera que seleccionar presas más fáciles de capturar, le permite maximizar el consumo de energía (Stephens & Krebs, 1986).

Al parecer en muchos lagos de la COC se ha intentado la siembra de truchas. Sin embargo no en todos logra establecerse. El gradiente altitudinal de los lagos andinos, y las características de la cuenca, funcionan como un mecanismo de protección contra el establecimiento de los peces. Los tamaños de los lagos y sus cuencas, disminuyen con la altitud. En pequeñas cuencas, las corrientes de agua que ingresan a los lagos, suelen ser de caudal variable, y relacionados con los ciclos de lluvias. Además, estos lagos de mayor altitud, son más fríos, poco mineralizados, ácidos y con baja producción primaria (oligotróficos). Estas condiciones son difíciles para los alevinos de trucha (generalmente en los lagos se incorporan peces muy pequeños). La baja productividad de estos lagos, posiblemente, limita la supervivencia de poblaciones grandes de peces de forma natural.

### **4.3 Efecto de los peces sobre los invertebrados**

El efecto de la depredación sobre la estructura de los invertebrados acuáticos, en especial en lagos que naturalmente carecían de peces, es un tema que ha sido ampliamente estudiado. Sin embargo, siempre ha existido el debate sobre si la depredación que realizan los peces es suficiente para llegar, incluso, hasta la extirpación de especies de invertebrados, como se ha demostrado en algunos estudios (McNaught et al., 1999; Parker, Schindler, Donald, & Anderson, 2001).

La trucha es un depredador visual, por tal motivo selecciona las presas de mayor tamaño. En los lagos de la COC, se alimenta principalmente de quironómidos y *D. laevis* y, en menor proporción, de los demás grupos taxonómicos. Aun cuando *Daphnia* fue el zooplanctonte más abundante en los contenidos estomacales, también se encontraron copépodos, posiblemente ciclopoideos, en los contenidos estomacales. Mora et al. (1992) también encontraron que, en el lago de Tota, la trucha se alimenta de copépodos calanoideos y ciclopoideos.

En varios de los lagos de la COC estudiados, son abundantes los copépodos calanoideos, sin embargo, en los lagos con presencia de trucha, no se encontraron. Posiblemente, la presión de depredación de la trucha, unida a otros factores, como la competencia, es responsable por la ausencia de los calanoideos, organismos zooplanctónicos de mayor tamaño en los lagos estudiados. Los experimentos realizados demuestran que las truchas, especialmente los alevinos, depredan activamente a los calanoideos. Se han documentado casos similares en donde los calanoideos, prácticamente han desaparecido, por la introducción de peces en lagos de alta montaña (Schabetsberger, Luger, Drozdowski, & Jagsch, 2009); y, las especies zooplanctónicas de mayor tamaño, son las más afectadas por la depredación (Tiberti, von Hardenberg, & Bogliani, 2014). Posiblemente, el consumo de zooplancton, es uno de las principales fuentes de alimento para la trucha, debido a las condiciones de transparencia de los lagos; sin embargo, la depredación sobre macroinvertebrados, puede ser igualmente importante. Los análisis realizados sugieren que la estructura de los invertebrados (crustáceos zooplanctónicos y macroinvertebrados bentónicos) de los lagos de la COC estudiados, está influenciada por la depredación. La composición taxonómica y abundancias de invertebrados, en lagos con peces, es muy similar; y tiende a diferenciarse de otros grupos de lagos. En los lagos con trucha, no se encuentran calanoideos, tienden a aumentar los ciclopoideos y las bosminas, y se encuentra *Daphnia*. También tiende a disminuir la abundancia total de macroinvertebrados, principalmente Nematoda y Diptera; y predominan Rynchobdellida y Oribatida.

La depredación, tanto de los estados juveniles, como de los peces adultos que habitan los lagos de la COC, al parecer, tiene efecto sobre la estructura de tamaños

de los crustáceos zooplanctónicos. Ambos grupos de peces, consumen organismos zooplanctónicos de gran tamaño. Las truchas juveniles, posiblemente, se alimentan de crustáceos zooplanctónicos grandes y pequeños; en tanto que los peces más grandes, al parecer, seleccionan organismos de mayor tamaño como calanoideos y dáfnidos, principalmente, ignorando, grupos más pequeños, como los bosmínidos (Figura 4-1).

Los peces juveniles redujeron dramáticamente la biomasa zooplanctónica durante los experimentos realizados en un lago natural sin peces, depredando sobre los crustáceos más grandes, pero también, sobre crustáceos de tamaño intermedio. Los juveniles, depredaron también especies zooplanctónicas de tamaño medio, como *Ceriodaphnia*. La dieta de trucha cambia con el desarrollo ontogénico (Blair, Hicks, Pitkethley, & Ling, 2012; Sánchez-Hernández, 2009) y a medida que aumenta el tamaño del pez, cambia el tipo de presas (Steingrímsson & Gíslason, 2002) y también aumenta el nivel de saciedad (Hepher, 1993). En los primeros estados de desarrollo los peces tienen una tasa de evacuación gástrica alta (Fänge & Grove, 1979) debido al bajo contenido energético de las presas consumidas (Elliott & Persson, 1978; Hepher, 1993) y al estado de desarrollo del tracto digestivo (Rosado, com. per.), lo que disminuye el nivel de saciedad (Brett, 1971; Hepher, 1993), aumentando la sensación de hambre (Ivlev, 1961). Esta es la razón por la cual, posiblemente, los alevinos fueron menos selectivos que las truchas de mayor tamaño encontradas en los lagos de COC.

En conclusión, la trucha, especie introducida en lagos de la COC, tienden a disminuir la abundancia de los invertebrados bentónicos y planctónicos. Su presencia, posiblemente, ha tenido efecto sobre la estructura de tamaños del zooplancton, reduciendo la abundancia de copépodos, especialmente los calanoideos, que prácticamente están ausentes de estos lagos con peces. *Daphnia* ha permanecido en lagos con peces, posiblemente, gracias a condiciones como la presencia de macrófitas y al aumento de la turbidez, como en Siscunsi. Los efectos negativos sobre la abundancia de invertebrados, incluyen probablemente, disminución de la riqueza taxonómica (ver capítulos uno y dos).

## 4.4 Cascada trófica

El impacto que ejercen los depredadores introducidos, puede ser transmitido en cascada sobre varios niveles tróficos, con diferente intensidad. Uno de los factores que condiciona el impacto en cascada en los lagos, es el estado trófico. Al parecer, en lagos oligotróficos, las interacciones zooplancton-fitoplancton son relevantes (McQueen, Post, & Mills, 1986). En este estudio se observó un efecto en cascada “top-down” de los peces sobre la biomasa fitoplanctónica, a través del zooplancton, tanto en los experimentos *in situ*, como en los demás lagos de la COC. Sin embargo, es posible que los lagos también experimenten un efecto en cascada “bottom-up”, desde los nutrientes; y que estos, a su vez, reciban alguna contribución desde los peces (Figura 4-1).

La biomasa fitoplanctónica, de los lagos de la COC, disminuyó cuando la biomasa zooplanctónica aumentó, y los peces juveniles redujeron dramáticamente la biomasa zooplanctónica de Cristalina, un lago sin peces, durante los experimentos. Los peces juveniles depredaron sobre los crustáceos más grandes, pero también, sobre crustáceos de tamaño intermedio, como *Ceriodaphnia*. La dieta de trucha cambia con el desarrollo ontogénico (Blair et al., 2012; Sánchez-Hernández, 2009) y a medida que aumenta el tamaño del pez, cambia el tipo de presas (Steingrímsson & Gíslason, 2002). Esta es la razón por la cual, posiblemente, los alevinos fueron menos selectivos que las truchas de mayor tamaño, encontradas en los lagos de COC.

La alteración en la biomasa total y en la estructura de tamaños de las especies del zooplancton, por efecto de la depredación de alevinos, determinaron un aumento en la biomasa fitoplanctónica (estimada por biovolumen) y en la concentración de clorofila; y una disminución de la diversidad y en el tamaño medio de *Peridinium*, el alga más abundante durante los experimentos en el lago Cristalina.

La mayor parte de la biomasa vegetal planctónica del lago Cristalina es aportada por las algas grandes (GALD>30µm). La disminución en la biomasa zooplanctónica, sobre todo de *C. brandorffi*, desencadenó el aumento en la clorofila-a y en la biomasa fitoplanctónica con GALD>30µm. Esto indica que, las algas grandes,



principalmente *Peridinium*, son una fuente de alimento importante para *C. brandorffi*. Cuando la trucha estuvo presente, el tamaño corporal medio de *Peridinium* disminuyó. Estos resultados indican que, posiblemente, los organismos zooplanctónicos grandes, como *C. brandorffi*, se alimentan de algas grandes, pero seleccionan las de menor tamaño. Las algas pequeñas ( $GALD \leq 30\mu m$ ) aportaron más que las grandes, a la diversidad fitoplanctónica. En presencia de trucha, la diversidad fitoplanctónica mostró una tendencia a disminuir. Posiblemente, el aumento de la biomasa fitoplanctónica, que favoreció a las algas grandes, desplazó a las pequeñas por competencia. Sin embargo, es necesario realizar más estudios para comprobar esta hipótesis.

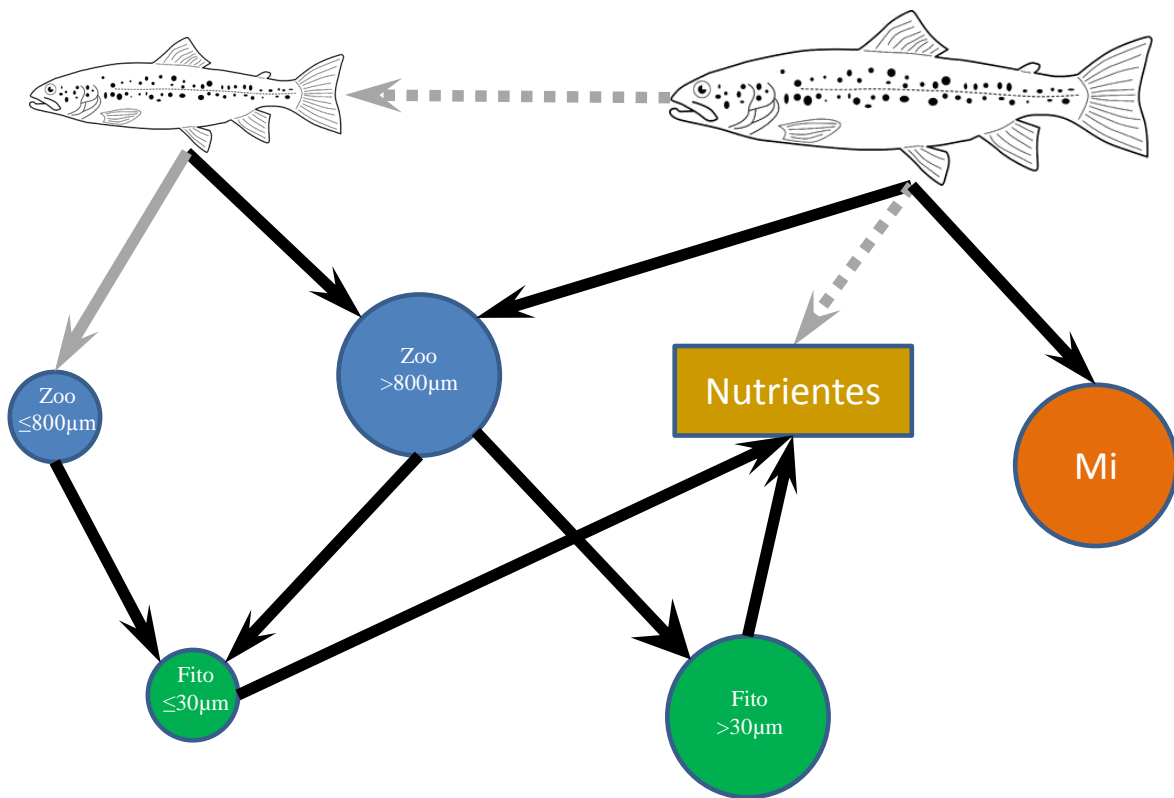


Figura 4-1. Relaciones tróficas en los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia. Relaciones más frecuentes (flechas negras continuas), relaciones menos frecuentes (flechas grises continuas). Relaciones posibles (flechas grises discontinuas).

El fitoplancton también puede ser controlado por otros factores, como la disponibilidad de nutrientes, se sabe, por ejemplo, que el incremento de nutrientes puede cambiar la estructura del fitoplancton (Poxleitner, Trommer, Lorenz, & Stibor, 2016). Los efectos de los peces sobre el fitoplancton, a través de los nutrientes, son difíciles de predecir y cuantificar. Las correlaciones positivas de fósforo inorgánico, con clorofila y biomasa fitoplanctónica, junto con las relaciones NID:FID, que fueron, en la mayoría de los lagos,  $<10$ ; indican que, posiblemente, el fósforo es limitante de la productividad. Al parecer, es probable que también se presente un efecto en cascada “bottom-up”, y que, incrementos en la biomasa fitoplanctónica tengan algún efecto sobre la biomasa zooplanctónica de los lagos (Figura 4-2).

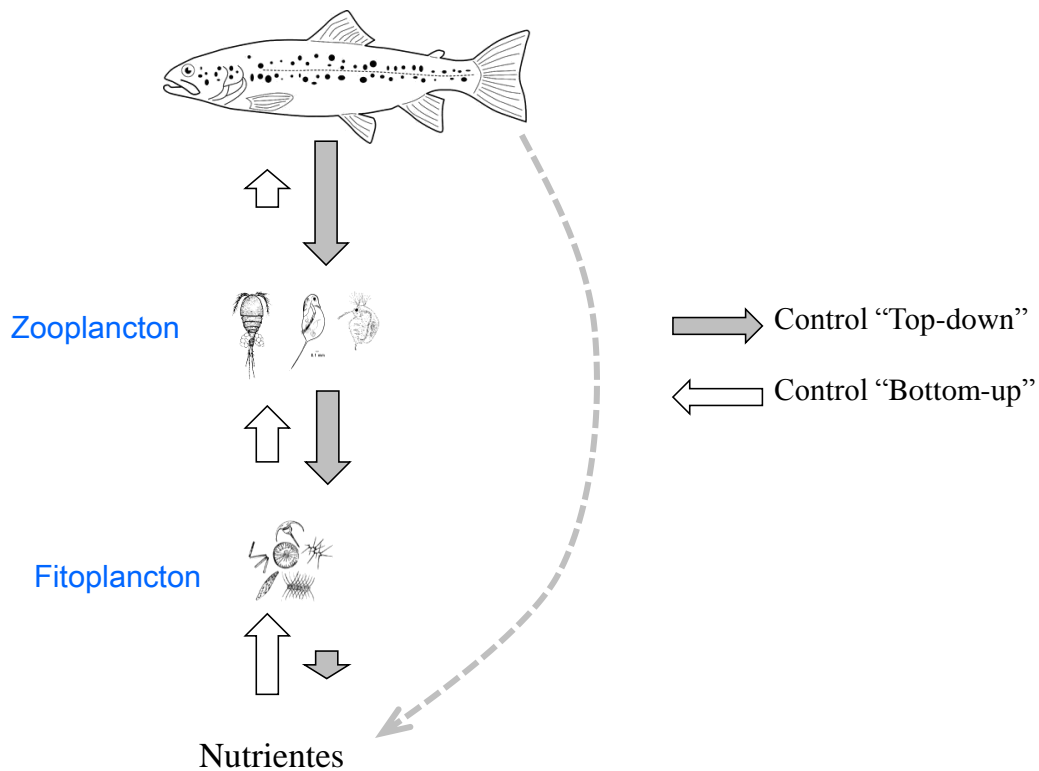


Figura 4-2. Control “top-down” y “bottom-up” en los lagos de la Cordillera Oriental de Colombia. La longitud de las flecha indica la posible intensidad de las relaciones.

Se concluye que, en los lagos oligotróficos de la COC, existe un control, “top-down” del zooplancton sobre el fitoplancton, que puede ser alterado por la introducción de peces exóticos. Los peces, al parecer, pueden afectar la estructura de especies, tamaños y biomasa del zooplancton; y estos a su vez, tener algún efecto sobre la estructura del fitoplancton. Sin embargo, también existe una correlación positiva entre nutrientes e indicadores de fitoplancton (biomasa y clorofila), lo que sugiere un efecto “bottom-up” desde los nutrientes.

## 4.5 Conclusiones

Los resultados mostraron diferencias en la dieta de la trucha, dependiendo de la disponibilidad de presas en los lagos. Un componente importante de la dieta de la trucha en los lagos de la COC es *Daphnia*.

La estructura de tamaños y especies de los crustáceos zooplanctónicos entre lagos con peces y sin peces fue diferente; en lagos con trucha no se encontraron calanoideos ni *Tropocyclops prasinus*, y se observó una tendencia al aumento de *Daphnia* y bosmínidos. Al parecer, tanto juveniles como adultos de trucha, consumen organismos zooplanctónicos de gran tamaño; sin embargo los peces juveniles también depredan zooplancton de tamaño intermedio. Es probable que las truchas prefieran calanoideos y dáfnidos, sobre otros grupos más pequeños, como los bosmínidos. La presencia de la trucha puede ser uno de los factores que contribuye a la ausencia de calanoideos en algunos lagos y, seguramente, también altera la biomasa total de otros grupos, por ejemplo *Daphnia*.

Se encontró evidencia de efecto “top-down” en cascada de los peces sobre el fitoplancton. La correlación negativa inversa entre las biomásas de zooplancton y fitoplancton, y el efecto de los peces sobre la estructura de tamaños de los crustáceos; son indicios de que los peces reducen la herbivoría del zooplancton. Probablemente la presencia de peces también puede favorecer el efecto “bottom-up” de los nutrientes sobre el fitoplancton; se encontraron correlaciones positivas de los nutrientes con la clorofila y biomasa fitoplanctónica. Los resultados indican que

la introducción de peces en los lagos de la COC ha tenido efectos negativos sobre la estructura trófica y la calidad del agua de los lagos.

## 4.6 Referencias

- Alexander, G. R. (1975). Survival, growth, production, and diet of hatchery-reared rainbow and brook trout stocked in East Fish Lake, under different stock densities, cropping regimes, and competition levels *Fisheries research report: 1828* (pp. 34). Ann Arbor, Michigan: Michigan Department of Natural Resources, Fisheries Division.
- Angradi, T. R., & Griffith, J. S. (1990). Diel feeding chronology and diet selection of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Henry's Fork of the Snake River, Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(1), 199-209.
- Blair, J. M., Hicks, B. J., Pitkethley, R., & Ling, N. (2012). Diet of rainbow trout in Lake Rotoiti: an energetic perspective. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 46(4), 557-565.
- Brehm, J., & Meijering, M. P. D. (1982). Zur Säure-Empfindlichkeit ausgewählter Süßwasserkrebse (*Daphnia* und *Gammarus*, Crustacea). On the sensitivity to low pH of some selected crustaceans (*Daphnia* and *Gammarus*, Crustacea). *Archiv für Hydrobiologie*, 95(1/4), 17-27.
- Brett, J. R. (1971). Satiation Time, Appetite, and Maximum Food Intake of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 28(3), 409-415.
- Brodersen, K. P., Dall, P. C., & Lindegaard, C. (1998). The fauna in the upper stony littoral of Danish lakes: macroinvertebrates as trophic indicators. *Freshwater Biology*, 39(3), 577-592.
- Brown, T. G., Bravender, B., Dubeau, P., & Lauzier, R. (1992). Initial survey: Stomach contents of potential fish predators of juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the Nechako River, B. C. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* (pp. 33). Nanaimo, British Columbia: Department of Fisheries and Oceans.
- Cada, G. F., Loar, J. M., & Cox, D. K. (1987). Food and feeding preferences of rainbow and brown trout in southern Appalachian streams. *American Midland Naturalist*, 374-385.
- Casallas, J. E., & Gunkel, G. (2001). Algunos aspectos limnológicos de un lago altoandino, el Lago San Pablo, Ecuador. *Limnetica*, 20(2), 215-232.

- Conner, D. J., Bronte, C. R., Selgeby, J. H., & Collins, H. L. (1993). Food of salmonine predators in Lake Superior, 1981-87 *Technical report /Great Lakes fishery Commission* (pp. 21). Ann Arbor: Great Lakes fishery Commission.
- de Mendoza, G., & Catalan, J. (2010). Lake macroinvertebrates and the altitudinal environmental gradient in the Pyrenees. *Hydrobiologia*, 648(1), 51-72.
- Dejoux, C., & Iltis, A. (1991). *Lago Titicaca: Sintesis del Conocimiento Limnológico Actual*. La Paz, Bolivia: Orstom & Hisbol.
- Di Prinzio, C. Y., Omad, G., Miserendino, M. L., & Casaux, Ri. (2015). Selective foraging by non-native rainbow trout on invertebrates in Patagonian streams in Argentina. *Zoological Studies*, 54(1), 29.
- Dörgeloh, W. G. (1994). Diet and food selection of *Barbus aeneus*, *Clarias gariepinus* and *Oncorhynchus mykiss* in a clear man-made lake, South Africa. *Water SA*, 20(1), 91-98.
- Eggers, D. M. (1982). Planktivore preference by prey size. *Ecology*, 63(2), 381-390.
- Elliott, J. M., & Persson, L. (1978). The Estimation of Daily Rates of Food Consumption for Fish. *Journal of Animal Ecology*, 47(3), 977-991.
- Evans, R. A. (1989). Response of Limnetic Insect Populations of Two Acidic, Fishless Lakes to Liming and Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(2), 342-351.
- Fänge, R., & Grove, D. (1979). Digestion. In W. S. Hoar, D. J. Randall & J. R. Brett (Eds.), *Fish Physiology. Volume VIII. Bioenergetics and Growth* (Vol. Volume 8, pp. 161-260). New York: Academic Press.
- Gaviria, E. A. (1993). Claves para las especies colombianas de las familias Naididae y Tubificidae (Oligochaeta, Annelida). *Caldasia*, 17(2(81)), 237-248.
- Gaviria, S. (1993). Crustacean plankton of a high altitude tropical lake: Laguna de Chingaza, Colombia. *Colombia. Verh. Internat. Verein Limnol*, 25, 906-911.
- Greenberg, L. A., Bergman, E., & Eklöv, A. G. (1997). Effects of predation and intraspecific interactions on habitat use and foraging by brown trout in artificial streams. *Ecology of Freshwater Fish*, 6(1), 16-26.
- Hepher, B. (1993). *Nutrición de peces comerciales en estanques*. México: Editorial Limusa.
- Hurlbert, S. H., Loayza, W., & Moreno, T. (1986). Fish-flamingo-plankton interactions in the Peruvian Andes. *Limnology and Oceanography*, 31(3), 457-468.
- Ivlev, V. S. (1961). *Experimental ecology of the feeding of fishes* (D. Scott, Trans.). New Haven: Yale University Press.
- Johnston, N. T., Stamford, M. D., Ashley, K. I., & Tsumura, K. (1999). Responses of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and their prey to inorganic fertilization of an oligotrophic montane lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(6), 1011-1025.

- Krno, I., Šporka, F., Galas, J., Hamerlík, L., Zaťovičová, Z., & Bitušík, P. (2006). Littoral benthic macroinvertebrates of mountain lakes in the Tatra Mountains (Slovakia, Poland). *Biologia*, 61(18), S147-S166.
- Lynott, S. T., Bryan, S. D., Hill, T. D., & Duffy, W. G. (1995). Monthly and Size-Related Changes in the Diet of Rainbow Trout in Lake Oahe, South Dakota. *Journal of Freshwater Ecology*, 10(4), 399-407.
- McNaught, A. S., Schindler, D. W., Parker, B. R., Paul, A. J., Anderson, R. S., Donald, D. B., & Agbeti, M. (1999). Restoration of the food web of an alpine lake following fish stocking. *Limnology and Oceanography*, 44(1), 127-136.
- McQueen, D. J., Post, J. R., & Mills, E. L. (1986). Trophic Relationships in Freshwater Pelagic Ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(8), 1571-1581.
- Monroy, D., Aranguren, N., & Gaviria, S. (2004). Los crustáceos planctónicos del lago de Tota (Boyacá, Colombia). *Ciencia en desarrollo*, 1(2), 64-81.
- Negus, M. T., Schreiner, D. R., Halpern, T. N., Schram, S. T., Seider, M. J., & Pratt, D. M. (2008). Bioenergetics evaluation of the fish community in the western arm of Lake Superior in 2004. *North American Journal of Fisheries Management*, 28(6), 1649-1667.
- Oscoz, J., Leunda, P. M., Campos, F., Escala, M. C., García-Fresca, C., & Miranda, R. (2005). Spring diet composition of Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) in the Urederra River (Spain). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 41(01), 27-34.
- Parker, B R, Schindler, D W, Donald, D B, & Anderson, R S. (2001). The effects of stocking and removal of a nonnative salmonid on the plankton of an alpine lake. *Ecosystems*, 4(4), 334-345.
- Posada-García, J. A., Abril-Ramírez, G., & Parra-Sánchez, L. N. (2008). Diversidad de los macroinvertebrados acuáticos del páramo de Frontino (Antioquia, Colombia). *Caldasia*, 30(2). Retrieved from <http://www.scielo.unal.edu.co/scielo> website:
- Poxleitner, M., Trommer, G., Lorenz, P., & Stibor, H. (2016). The effect of increased nitrogen load on phytoplankton in a phosphorus-limited lake. *Freshwater Biology*, 61(11), 1966-1980.
- Rivera-Usme, J. J., Pinilla, G. A., & Rangel-Ch, J. O. (2013). Ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos y su relación con las variables físicas y químicas en el humedal de Jaboque-Colombia. *Caldasia*, 35(2), 389-408.
- Sánchez-Hernández, J. (2009). *Biología de la alimentación de la trucha común (Salmo trutta Linné, 1758) en los ríos de Galicia*. (Doctor), Universidade de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela.
- Schabetsberger, R., Luger, M. S., Drozdowski, G., & Jagsch, A. (2009). Only the small survive: monitoring long-term changes in the zooplankton community of an Alpine lake after fish introduction. *Biological Invasions*, 11(6), 1335-1345.

- Schramm, H. L., Jirka, K. J., & Hoyer, M. V. (1987). Epiphytic Macroinvertebrates on Dominant Macrophytes in Two Central Florida Lakes. *Journal of Freshwater Ecology*, 4(2), 151-161.
- Steingrímsson, S. Ó., & Gíslason, G. M. (2002). Body Size, Diet and Growth of Landlocked Brown Trout, *Salmo trutta*, in the Subarctic River Laxá, North-East Iceland. *Environmental Biology of Fishes*, 63(4), 417-426.
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Stuart-Smith, R. D., Richardson, A. M. M., & White, R. W. G. (2004). Increasing turbidity significantly alters the diet of brown trout: a multi-year longitudinal study. *Journal of Fish Biology*, 65(2), 376-388.
- Tiberti, R., von Hardenberg, A., & Bogliani, G. (2014). Ecological impact of introduced fish in high altitude lakes: a case of study from the European Alps. *Hydrobiologia*, 724(1), 1-19.
- Weatherhead, M. A., & James, M. R. (2001). Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia*, 462(1), 115-129.