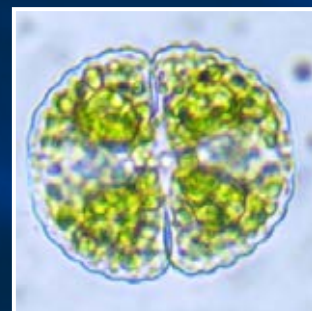


Cambios y tendencias en la limnología de un sistema de embalses andino

10 años de estudio de los ecosistemas del complejo Punchiná–San Lorenzo–Calderas

María Isabel Ríos–Pulgarín,
Carlos Augusto Benjumea–Hoyos, Silvia Lucía Villabona–González

Editores académicos



Cambios y tendencias en la limnología de un sistema de embalses andino

10 años de estudio de los ecosistemas
del complejo Punchiná–San Lorenzo–Calderas



2020

Proyecto

Estudio del comportamiento histórico del sistema Punchiná – San Lorenzo – Calderas
y los cambios que se han generado en las comunidades hidrobiológicas y las
variables fisicoquímicas entre los años 2010 y 2018

Convenio n.º 47/742



P. Elkin de Jesús Narváez
Rector



Camilo Marulanda López
Gerente

Equipo técnico

Grupo de investigación en Limnología y Recursos Hídricos
Unidad de Gestión Ambiental
Universidad Católica de Oriente

Mag. María Cecilia Arango Jaramillo – Calidad del agua
Mag. Isabel Cristina Gil Guarín – Fitoplancton y ficoperifiton
Biol. Yuri Catalina López – Zooplancton
Mag. Luisa Fernanda Álvarez Arango – Macroinvertebrados
Ing. Esteban Peláez Sánchez – Macroinvertebrados
Juan Guillermo Ospina Pabón – Fauna íctica
Ing. Dora Patricia Gómez Hoyos – Profesional de apoyo

CATALOGACIÓN EN LA FUENTE

Ríos Pulgarín, María Isabel (Ed.)

Cambios y tendencias en la limnología de un sistema de embalses andino : 10 años de estudio de los ecosistemas del complejo Punchiná–San Lorenzo–Calderas / María Isabel Ríos Pulgarín, Carlos Augusto Benjumea Hoyos y Silvia Lucía Villabona González, editores académicos.– Rionegro; Medellín : Fondo Editorial Universidad Católica de Oriente; Isagén, 2020.

ISBN: 978-958-5518-40-7 (digital).
312 p.; il.; 27 × 21 cm.

1. Agua dulce. 2. Limnología. 3. Ecosistema acuático. 4. Embalses. I. Ríos Pulgarín, María Isabel. II. Benjumea Hoyos, Carlos Augusto. III. Villabona González, Silvia Lucía. IV. Título.

551.48 CDD 21.ª ed.

© Isagén S. A. E. S. P.

© Universidad Católica de Oriente

ISBN: 978-958-5518-40-7 (digital)

Primera edición: septiembre de 2020

Autores

María Isabel Ríos Pulgarín
Carlos Augusto Benjumea Hoyos
Carlos Eduardo Giraldo
James Londoño Valencia
Valeria Henao Lopera
María Andrea Henao Henao
Ana María Cardoso Gaviria
Silvia Lucía Villabona González

Fotografías

Grupo de Limnología y Recursos Hídricos
© Universidad Católica de Oriente

Diseño y diagramación

Silvia Giraldo
Fondo Editorial Universidad Católica de Oriente



Editado por

Fondo Editorial Universidad Católica de Oriente
Sector 3, Carrera 46 n.º 40B-50
Rionegro–Antioquia
fondo.editorial@uco.edu.co

Hecho en Colombia – Made in Colombia

Se permite la reproducción parcial de la obra, siempre y cuando se haga reconocimiento de los autores, de la Universidad Católica de Oriente y de Isagén S. A. E. S. P.

Contenido

PRÓLOGO	11
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	13
CONDICIONES AMBIENTALES Y COMUNIDADES ACUÁTICAS DE LOS RÍOS AFLUENTES AL SISTEMA DE EMBALSES PUNCHINÁ-SAN LORENZO-CALDERAS....	16
1. INTRODUCCIÓN	19
2. MÉTODOS DE EVALUACIÓN Y MONITOREO EN RÍOS	21
2.1. Tratamiento de los datos	26
3. CORRIENTES DEL SISTEMA CALDERAS	27
3.1. Físicoquímica	30
3.2. Algas	31
3.3. Macroinvertebrados	43
3.4. Peces	57
4. AFLUENTES DEL EMBALSE PUNCHINÁ.....	67
4.1. Físicoquímica	69
4.2. Ficoperifiton	81
4.3. Macroinvertebrados	96
4.4. Peces	144
5. AFLUENTES DEL EMBALSE SAN LORENZO	124
3 5.1. Físicoquímicos	126
3 5.2. Ficoperifiton	134
3 5.3. Macroinvertebrados	146
3 5.4. Peces	161

ESTADO LIMNOLÓGICO E HIDROBIOLÓGICO DE LOS EMBALSES PUNCHINÁ Y SAN LORENZO	172
1. INTRODUCCIÓN	175
2. MÉTODOS DE EVALUACIÓN Y MONITOREO	176
2.1 Muestreo tipo perfil in situ y toma de muestras físicoquímicas	176
2.2 Modelo de eutrofización	177
2.3. Medición de variables hidrobiológicas en el embalse	177
3. EMBALSE PUNCHINÁ	182
3.1. Físicoquímica	183
3.2. Fitoplancton	194
3.3. Zooplancton	205
4. EMBALSE SAN LORENZO	216
4.1. Físicoquímica	217
4.2. Fitoplancton	231
4.3. Zooplancton	240
5. DISCUSIÓN ASPECTOS QUÍMICOS Y FÍSICOS DE LOS EMBALSES PUNCHINÁ Y SAN LORENZO	249

ANÁLISIS GENERAL DE TENDENCIAS EN EL COMPORTAMIENTO LIMNOLOGICO DE LOS RÍOS Y EMBALSES DEL SISTEMA CALDERAS-PUNCHINÁ-SAN LORENZO	256
1. INTRODUCCIÓN	259
2. PATRONES Y TENDENCIAS	260
2.1. Análisis espacial de tendencias para el sistema Calderas	260
2.2. Análisis de tendencias para el sistema Punchiná-San Lorenzo	264
3. CONCLUSIONES GENERALES	279
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	281

Autores

María Isabel Ríos-Pulgarín

Doctora en Ecología, Universidad Nacional de Colombia (Medellín, Colombia). Magíster en Biología (línea Limnología), Universidad de Antioquía (Medellín, Colombia). Bióloga, Universidad de Antioquía (Medellín, Colombia). Docente de tiempo completo, Universidad Católica de Oriente (Rionegro, Antioquia, Colombia); grupo de investigación en Limnología y Recursos Hídricos.

ORCID: 0000-0002-4543-6989;
correo electrónico: mrios@uco.edu.co.

Carlos Augusto Benjumea-Hoyos

Magíster en Ingeniería, Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia). Ingeniero sanitario, Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia). Docente asociado, Universidad Católica de Oriente (Rionegro, Antioquia, Colombia); grupo de investigación en Limnología y Recursos Hídricos.

ORCID: 0000-0002-3702-4300.
Correos: cbenjumea@uco.edu.co; carlosbenju@gmail.com.

Carlos Eduardo Giraldo

Doctor en Biología, Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia). Magíster en Biología, Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia). Ingeniero agrónomo, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín (Colombia). Docente de tiempo completo, Universidad Ca-

tólica de Oriente (Rionegro, Antioquia, Colombia); grupo de investigación de Sanidad Vegetal.

ORCID: 0000-0001-6651-3819;
correo electrónico: csanchez@uco.edu.co.

James Londoño Valencia

Magíster en Ingeniería, Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia); ingeniero sanitario, Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia); coordinador del programa de Ingeniería Ambiental, Universidad Católica de Oriente; grupo de investigación en Limnología y Recursos Hídricos.

ORCID: 0000-0003-3387-1665;
correo electrónico: jlondono@uco.edu.co.

Valeria Henao Lopera

Estudiante de Ingeniería Ambiental, Universidad Católica de Oriente (Rionegro, Antioquia, Colombia).

María Andrea Henao Henao

Estudiante de Ingeniería Ambiental, Universidad Católica de Oriente (Rionegro, Antioquia, Colombia).

Ana María Cardoso Gaviria

Estudiante de Ingeniería Ambiental, Universidad Católica de Oriente (Rionegro, Antioquia, Colombia).

Silvia Lucía Villabona-González

Doctora en Biología, Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia). Magíster en Biología, Universidad de Antioquia (Medellín, Colombia). Bióloga, Universidad Industrial de Santander (Bucaramanga, Colombia). Docente de tiempo completo, Universidad Católica de Oriente (Rionegro, Antioquia, Colombia); grupo de investigación en Limnología y Recursos Hídricos.

ORCID: 0000-0002-6136-4495;
correo electrónico: svillabona@uco.edu.co.

Prólogo

Los embalses son uno de los ecosistemas contruidos que, para su entendimiento y manejo, demandan la integración del conocimiento de una multiplicidad de expertos, que incluyen la ingeniería, la administración, la ecología, entre otras áreas disciplinares. Son considerados intuitivamente como sistemas lénticos (ambientes acuáticos de aguas quietas), pero en muchos aspectos son más cercanos al funcionamiento de un río (sistema lótico). Sin embargo, los embalses deben ser considerados como un sistema completamente singular, que comparte algunas características de lagos y ríos, pero que requiere una aproximación distinta. Para su comprensión, se pueden subdividir en zonas que varían por su afinidad a condiciones más ribereñas o a condiciones más lacustres. La zona ribereña, generalmente conocida como *la cola*, continúa funcionando como un río, es decir, como un sistema procesador de la materia orgánica arrastrada desde la cuenca. Por el contrario, la zona lacustre retiene una gran cantidad de materia orgánica y depende en gran medida de su organización vertical física. No obstante, en la mayor parte de sistemas, esta zonificación longitudinal es además alterada por el flujo del afluente principal a lo largo del embalse. Una buena parte del agua del río puede correr por diferentes niveles de la columna de agua y comportarse como masas de agua distintas. Adicionalmente, el control hidráulico es dependiente de la hidrología, pero, sobre todo, del manejo del embalse para su operación. Por último, la alta tasa de renovación hídrica —y al mismo tiempo de retención de materiales— facilita una rápida progresión trófica y una rápida evolución ontogénica al colmatarse rápidamente. Todos estos factores convierten a los embalses en sistemas complejos de entender bajo el punto de vista ecológico.

Durante los últimos años, en Colombia se construyeron grandes embalses como parte del desarrollo de nuevos proyectos hidroeléctricos. Estos nuevos sistemas llamaron la atención por las implicaciones ambientales de su construcción y manejo. Pese a que la mayor parte de los embalses del país fueron contruidos hace más de 50 años, la información sobre su funcionamiento y cambios temporales es muy escasa. El monitoreo no suele ser constante y su estudio se suele realizar en momentos con eventos climáticos extremos o cuando se observan cambios bruscos en la calidad del agua. De alguna manera, se desaprovechó el

potencial de los primeros embalses del país; haber estudiado su funcionamiento durante 60 años pudo haber ayudado a planificar los futuros proyectos. El entendimiento de los embalses de Colombia se ha basado en investigaciones realizadas en zonas templadas y en Brasil. No obstante, muchos de los construidos en ese país tienen un contexto distinto a nuestros sistemas andinos: la singularidad tropical andina plantea una combinación que requiere el desarrollo de una aproximación regional de su ecología.

Las particularidades de los embalses definen una complejidad que tiene implicaciones no solo en su funcionamiento, sino en la manera como pueden ser estudiados. La selección de los sitios de muestreo, la frecuencia del muestreo, las variables a analizar y la integración con el comportamiento de los afluentes y el efluente son aspectos críticos para el estudio de los embalses. La limnología, como ciencia integradora que estudia los ecosistemas acuáticos epicontinentales, ofrece un marco conceptual que permite estudiar de manera holística estos ambientes. Este libro sigue este abordaje e integra diferentes componentes físicos y bióticos para construir un detallado análisis del complejo de los embalses Puchiná-San Lorenzo-Calderas.

El seguimiento limnológico provee una base de conocimiento sólida para entender los cambios temporales en sistemas tan dinámicos como estos. Lamentablemente, en Colombia son escasas las publicaciones que presentan seguimientos a largo plazo, por ende, esta obra constituye un material de referencia valioso, que de forma detallada demuestra los resultados de diez años de seguimiento en un sistema de embalses tropical de montaña. Esta investigación integra resultados de la caracterización física y química de las comunidades bénticas y planctónicas y de las poblaciones de peces.

El trabajo brinda una visión rigurosa sobre el funcionamiento de los afluentes y del complejo de los embalses Puchiná-San Lorenzo-Calderas y analiza la respuesta del sistema no solo ante su manejo, sino con evidencias de sus respuestas ante oscilaciones climáticas. También provee información sobre la resiliencia de los embalses ante la variación en las entradas de nutrientes. Todos estos aspectos son de gran valor tanto para los manejadores del sistema como para ampliar la comprensión del funcionamiento de nuestros ecosistemas acuáticos tropicales. Este estudio, por tanto, es una invitación para que se planteen programas de monitoreo a largo plazo en embalses y para que se promueva su publicación. Estoy seguro de que el esfuerzo realizado por los autores y los financiadores al publicar esta obra fortalecerá el conocimiento de los embalses y permitirá plantear estrategias de manejo para reducir el potencial impacto del cambio climático en los ecosistemas acuáticos de Colombia y los Andes tropicales.

Carlos A. Rivera-Rondón

Profesor Asociado

Departamento de Biología

Pontificia Universidad Javeriana

Introducción general

El Oriente antioqueño, ubicado en la zona andina colombiana, es el epicentro del sistema eléctrico y energético de Colombia debido a su riqueza hídrica, pluviosidad y topografía (Jaramillo-Montoya y Suárez-Marín, 2019). En esta zona existen seis embalses y cinco centrales hidroeléctricas que generan aproximadamente el 30 % de la energía del país y un 73 % de la del departamento de Antioquia (Bejarano *et al.*, 2009).

Dentro de estos se encuentran los embalses Punchiná, San Lorenzo y Calderas, que forman parte del aprovechamiento hidroeléctrico de los ríos Guatapé, San Carlos, Nare, Calderas y Tafetanes, respectivamente (figura 1). Punchiná tiene 3,4 km² y capacidad de almacenamiento de 62 millones de m³. La presa Punchiná es del tipo gravedad en tierra con 70 m de altura y 800 m de longitud y la central San Carlos es la de mayor capacidad instalada en el país, con 1240 MW. San Lorenzo tiene 10,6 km² de extensión y una capacidad de 185,5 millones de m³. La presa Guillermo Cano sobre el río Nare, un kilómetro aguas abajo de la confluencia con el río San Lorenzo, consiste en una estructura del tipo gravedad en tierra con 63 m de altura y 580 m de longitud en la cresta. La central Jaguas tiene una capacidad instalada de 170 MW. La presa construida sobre el río Calderas es una estructura del tipo gravedad en concreto, con 25 m de altura y una capacidad de almacenamiento de 330 000 m³. Sus aguas son descargadas al río San Carlos, que alimenta el embalse Punchiná, e incrementa la producción de la central San Carlos. Tiene una capacidad instalada de 26 MW (ISAGÉN, 2020).

La Universidad Católica de Oriente (UCO), a través del Grupo de Investigación en Limnología y Recursos Hídricos, participó en la realización de los monitoreos limnológicos de los embalses Punchiná, San Lorenzo, Calderas y sus ríos asociados, de manera continua entre los años 2010 y 2018. Lo anterior acredita la confiabilidad de la información que sistemáticamente se recopiló durante este período, con constancia tanto en las metodologías de muestreo como en el personal que participó en ellos. Así mismo, el seguimiento sistemático permitió disponer de una base de datos de gran calidad para los análisis estadísticos, debido a la continuidad en la temporalidad de la información, sitios de muestreo y técnicas analíticas de las variables.

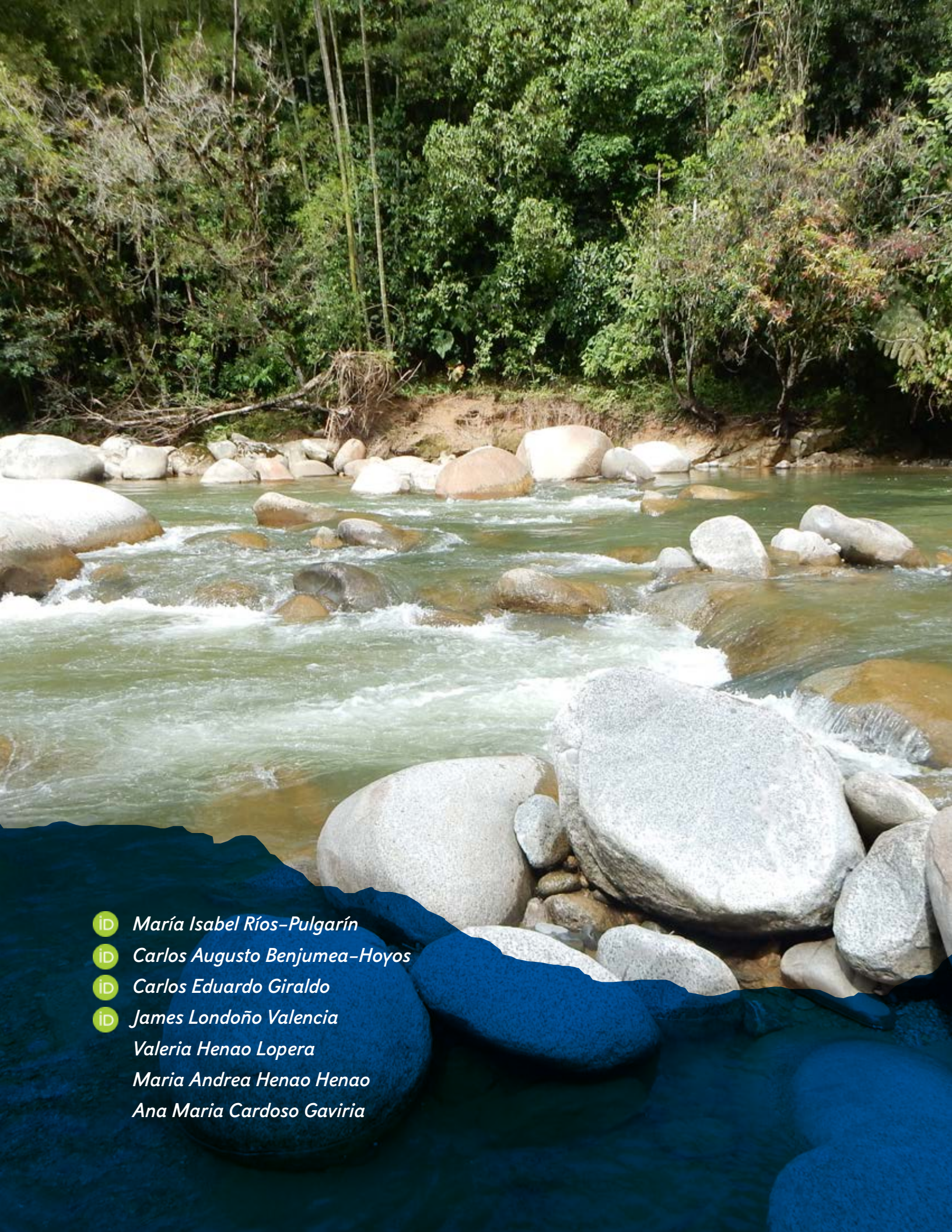
variables fisicoquímicas entre los años 2010 y 2018. Para ello, se analizaron tres aspectos del sistema de embalses que corresponden con los capítulos de esta publicación:





- El estado de las corrientes asociadas a cada uno de los tres sistemas, construido a partir de variables fisicoquímicas, medidas entre 2010 y 2018, así como los patrones de variación multianual de las comunidades hidrobiológicas (peces, macroinvertebrados, ficoperifiton) y su dependencia de la variabilidad ambiental (relaciones de causalidad).
- Evolución limnológica de los embalses Punchiná y San Lorenzo a partir de la información de los perfiles fisicoquímicos en diferentes secciones del embalse y la estructura de las comunidades planctónicas.
- Identificación de tendencias del estado de calidad del agua de los embalses y sus tributarios, y sus relaciones con los cambios en las comunidades biológicas durante el período evaluado.

En la figura 2 se presenta el modelo general del diseño para análisis de la información. La metodología para cada una de las variables contempladas en el estudio será detallada en los capítulos correspondientes.



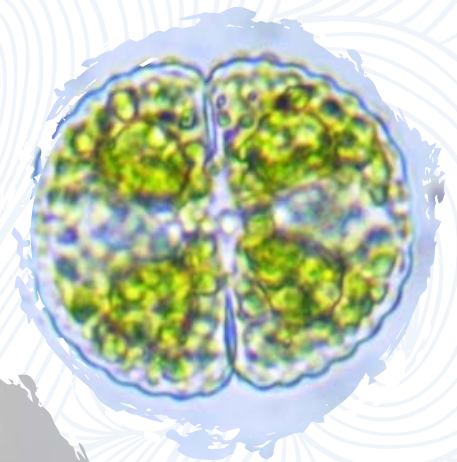
Figura 2. Esquema del diseño de análisis global de información.



-  *María Isabel Ríos-Pulgarín*
-  *Carlos Augusto Benjumea-Hoyos*
-  *Carlos Eduardo Giraldo*
-  *James Londoño Valencia*
- Valeria Henao Lopera*
- María Andrea Henao Henao*
- Ana María Cardoso Gaviria*



Condiciones ambientales y comunidades acuáticas de los ríos afluentes al sistema de embalses Punchiná-San Lorenzo-Calderas





1. Introducción

La diversidad biológica es un parámetro relacionado tanto con el estado de conservación como con la capacidad de resiliencia de un ecosistema a las perturbaciones. En el caso de los ríos, la presencia, abundancia o dominancia de especies de una comunidad refleja los rangos de las variables de calidad del agua y los límites de tolerancia de los organismos (Jiménez-Segura *et al.*, 2014). Por tanto, evaluar los patrones de diversidad de una comunidad acuática es una buena manera de evaluar el grado de alteración de un río.

Entre las comunidades acuáticas que permiten esta valoración se encuentra el ficope-rifiton, definido como un conjunto de algas conformado por un ensamble o biopelícula que se encuentra adherido a un sustrato en el lecho del río (Gordillo-Guerra, 2014). Por su valor nutritivo, se considera una fuente alimenticia principal para organismos del zooplankton, como cladóceros, copépodos, así como para larvas de insectos y peces (Montoya-Moreno y Aguirre, 2013), e incluso para macroinvertebrados y peces con hábitos raspadores. Además, juegan un papel importante en el proceso de oxigenación del agua, particularmente en sistemas con poca corriente.

La dinámica de dicha comunidad es controlada por la interacción entre factores como la luz, la velocidad de la corriente, el tipo de sustrato y las características químicas del agua y la herbivoría, lo cual hace que en un sistema tan fluctuante como un río sea difícil determinar cuál es el factor limitante en su crecimiento (Guerra *et al.*, 2017). Sin embargo, se sabe que esta comunidad se desarrolla mejor en sustratos donde la velocidad de corriente es moderada, puesto que evita el lavado de los sustratos y ofrece estabilidad (López-Muños y Pérez-Gallego, 2014). Además, sus ciclos de vida cortos hacen de esta comunidad algal una indicadora adecuada para impactos a corto plazo (Peña-Salamanca *et al.*, 2005).

Otra de las comunidades acuáticas más diversa son los macroinvertebrados. Esta asociación de especies incluye numerosos grupos, en su mayoría insectos, que habitan los ecosistemas acuáticos durante parte o la totalidad de su ciclo de vida. En general, constituyen el segundo eslabón en las redes tróficas de los ecosistemas lóticos y son considerados uno de los más importantes indicadores de calidad ecológica del sistema por su estrecha relación con las condiciones del hábitat y su movilidad restringida, que limita sus posibilidades de evasión frente a los disturbios ambientales (Ríos-Pulgarín *et al.*, 2016a).

Este es probablemente el grupo más estudiado en Colombia por su utilidad como bioindicadores, bien sea a nivel taxonómico (Forero *et al.*, 2014; Lozano, 2005; Roldán, 1996; 2003; Roldán y Ramírez, 2008) o a partir de grupos funcionales tróficos (Chará-Serna *et al.*, 2010; Gutiérrez, 2006; Rodríguez-Barríos *et al.*, 2011). Su respuesta a las alteraciones hidrológicas y climáticas en la región andina son menos conocidas y en este ámbito se destacan los estudios de Blanco (2003), Longo *et al.* (2010) y Ríos Pulgarín *et al.* (2016a, 2016b).

En tercer lugar está la ictiofauna, de gran importancia porque los peces constituyen oferta directa de recursos para las poblaciones humanas y hacen parte de los consumidores tanto primarios como de segundo y tercer orden en las redes tróficas acuáticas. Estos organismos, ampliamente estudiados por su sensibilidad a los cambios de conectividad en los ríos, son de especial interés en ambientes regulados, donde los cambios de caudal tendrían potenciales efectos sobre la estructura de los hábitats de desove y crecimiento, así como en los ciclos reproductivos de las especies. En años recientes, los estudios sobre alteraciones de la ictiofauna debido a la regulación de los caudales han ganado importancia tanto en el mundo (Grill *et al.*, 2019; Nilsson *et al.*, 2005) como en Colombia (Angarita *et al.*, 2018; Carvajal-Quintero *et al.*, 2017; Jiménez-Segura *et al.*, 2014).

A partir de estos estudios se ha concluido que el régimen hidrológico natural, el uso del suelo o cualquier regulación que se realice sobre los caudales circulantes o la carga de materiales (sedimentos) tiene un efecto directo sobre las comunidades acuáticas que habitan el sistema, debido a que el hábitat acuático en los ríos es el resultado de la interacción entre el sustrato, la hidrología y el ecosistema terrestre aledaño. Varios estudios sugieren que la heterogeneidad del hábitat y la variabilidad hidrológica determinarían la estructura y dinámica de la asociación de especies acuáticas (Lake, 2000; Ríos-Pulgarín *et al.*, 2016b; Tomanova y Usseglio-Polatera, 2007; Townsend y Hildrew, 1994; Winemiller *et al.*, 2010), de manera que los organismos bentónicos son recurrentemente sometidos a crecientes que barren el lecho y eliminan de forma selectiva a los organismos —que posteriormente recolonizan—, mientras que los peces responden diferencialmente al disturbio hidrológico mediante tolerancia o desplazamiento, de acuerdo con sus adaptaciones y sus ciclos reproductivos. Pero ¿qué pasa en los sistemas regulados en los cuales se reduce la estacionalidad de los caudales durante períodos prolongados?

Existe un creciente interés en evaluar las respuestas de las comunidades biológicas a la variabilidad hidrológica en sistemas regulados para la generación de energía. Más aún cuando la regulación ocurre simultáneamente con extremos climáticos como los fenómenos ENSO y con otras alteraciones como la pérdida de coberturas vegetales. Llama la atención en particular el notable efecto del ENSO en la región andina (García *et al.*, 2012), el cual también opera manteniendo condiciones prolongadas de caudales bajos o altos, es decir, reduciendo la estacionalidad, con importantes efectos en la composición de especies bentónicas y su abundancia (Blanco, 2003; Ríos-Pulgarín *et al.*, 2016b). Un potencial efecto aditivo entre el ENSO y la regulación probablemente amplificaría los efectos sobre las comunidades acuáti-

cas, con consecuencias que aún no son claras. Esto también se cumple para los peces, cuyos rangos de distribución y períodos de reproducción se verían afectados

En el caso particular del Oriente antioqueño, considerado como una de las regiones con mayor riqueza hídrica de Colombia, es interesante evaluar el efecto relativo de la regulación y los fenómenos ENSO e incluso los potenciales efectos aditivos de ambos, puesto que presentan varios sistemas de generación hidroeléctrica en cascada interconectados y favorece la discontinuidad y la regulación de los caudales en las corrientes intervenidas.

Adicionalmente, los eventos macroclimáticos y la variabilidad hidrológica influyen de manera relevante en las características fisicoquímicas de las corrientes acuáticas, debido al transporte de material autóctono y alóctono que modifica estas condiciones en espacio y tiempo. Es evidente que la calidad física y química del agua está relacionada con los eventos que ocurren en la cuenca y depende en gran medida del uso del suelo, del tratamiento de los efluentes de aguas servidas y del control de la erosión, entre otros factores (Benjumea Hoyos *et al.*, 2018).

El entendimiento de las variaciones en las concentraciones de nutrientes, sólidos, oxígeno disuelto (OD) y demás variables de interés ambiental en torno al recurso hídrico son de gran interés, más aún por tratarse de sistemas que alimentan embalses de importancia nacional, cuya calidad es el reflejo de los procesos que ocurren en la cuenca (Stewart *et al.*, 2000) y la calidad del agua de los afluentes (Ryding y Rast, 1989), lo cual determina las condiciones de desarrollo de las diferentes comunidades que los habitan.

2. Métodos de evaluación y monitoreo en ríos

La metodología aplicada para recolectar los datos ambientales y biológicos incluyó métodos estandarizados para toma de muestras fisicoquímicas, bacteriológicas y recolección de muestras de comunidades acuáticas como ficoperifiton, macroinvertebrados y peces de los ríos asociados a los embalses Punchiná (San Carlos [RSC1] y Guatapé [RG2]), San Lorenzo (Nare [ACNARE], Nusito [AECNUSI] y San Lorenzo [ACSLOR]) y Calderas (ríos Tafetanes [S1-S2], Calderas [S3-S4] y quebrada La Arenosa [S5-S6]) (figura 1). Los muestreos fueron realizados en momentos contrastantes del ciclo hidrológico (sequía, lluvias y transición). En total se llevarán a cabo 3 jornadas de campo durante cada año entre 2010 y 2018 en el caso de Punchiná y San Lorenzo y 4 jornadas por año, entre 2016 y 2018, en el sistema Calderas. Los períodos de muestreo fueron categorizados respecto a las condiciones reinantes de los fenómenos ENSO, de acuerdo con la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica y los Centros Nacionales para la Predicción Ambiental (NOAA-NCEP, por sus siglas en inglés, 2019) e Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM, 2019).

El detalle de los métodos para obtener las muestras fisicoquímicas y biológicas se muestran en las figuras 3, 4, 5 y 6.



Figura 3. Variables fisicoquímicas y métodos de medición *in situ* y *ex situ*.

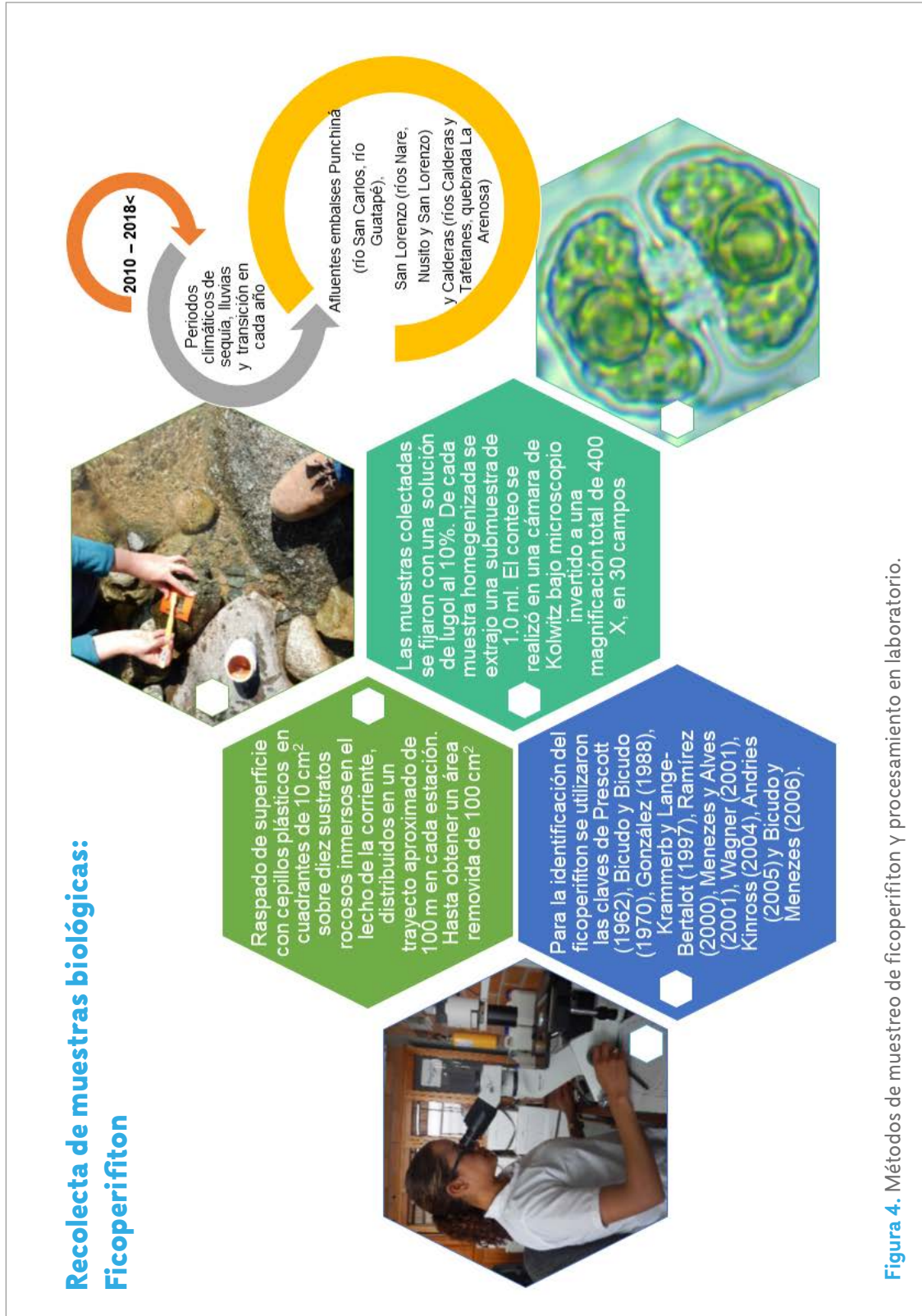


Figura 4. Métodos de muestreo de ficoperifiton y procesamiento en laboratorio.



Figura 6. Métodos de muestreo de fauna íctica y procesamiento en laboratorio.

2.1. Tratamiento de los datos

El tratamiento de la información recolectada en campo y laboratorio involucró una serie de procesos realizados independientemente con los sets de datos de cada comunidad biológica y los parámetros ambientales. Como variables biológicas se usaron la abundancia o densidad, diversidad efectiva Q_0 (riqueza), Q_1 (equivalente de especies comunes), Q_2 (equivalente de especies dominantes) (Moreno *et al.*, 2011). Así mismo, se usó la abundancia de especies de los grupos representativos como indicadores de calidad ambiental, particularmente en el caso de macroinvertebrados y algas perifíticas.

La razón del uso de la diversidad Q es que esta se establece a partir de la diversidad de Shannon y la dominancia de Simpson, pero es de fácil interpretación y permite hacer las comparaciones en términos de equivalentes de especies. Entre los índices de diversidad no paramétricos, el de Shannon-Wiener ha sido el más usado para medir la diversidad de la entomofauna (Zuccaro y Bulla, 1985), pero sus interpretaciones deben ser cuidadosas, puesto que en los métodos utilizados para capturar grupos como los macroinvertebrados existe una gran aleatoriedad en cuanto al número de individuos y especies capturadas, lo cual afecta la cuantificación de la diversidad. Es posible eliminar el sesgo muestral y la aleatoriedad, como en este caso, realizando muestreos exhaustivos y estandarizados en el espacio y tiempo o, mucho más práctico, utilizando una medida que se vea poco afectada por la variación fortuita en el número de especies raras capturadas, para evitar el cambio de su valor al agregar o eliminar especies raras (Segnini, 1995).

Posteriormente, se realizaron análisis multivariados, que evidencian los patrones de relación entre las variables ambientales y biológicas. Para ello, se realizó el diagrama abundancia/frecuencias de Olmstead-Tukey (Sokal y Rholf, 1981), con el fin de jerarquizar la participación de las especies dentro del ensamble de cada comunidad, como dominantes, frecuentes, ocasionales y raras (Magurran, 2005). Las contribuciones de los diferentes grupos biológicos y las variables ambientales en los análisis multivariados se representaron gráficamente como vectores, cuya longitud es proporcional a la contribución de cada variable a la explicación de la varianza por el primer eje canónico.

Finalmente, se realizaron análisis de tendencias para los parámetros que mostraron variabilidad. Los análisis fueron realizados usando el *software* especializado R-Project, versión 3.6.1 (R Team Core, 2013), PAST 3.2 (Hammer *et al.*, 2001) y Biodiversity Pro (McAleece *et al.*, 1997). En la figura 7 se presenta la descripción general del proceso de análisis estadístico con los diferentes tratamientos utilizados.

Tratamiento de datos

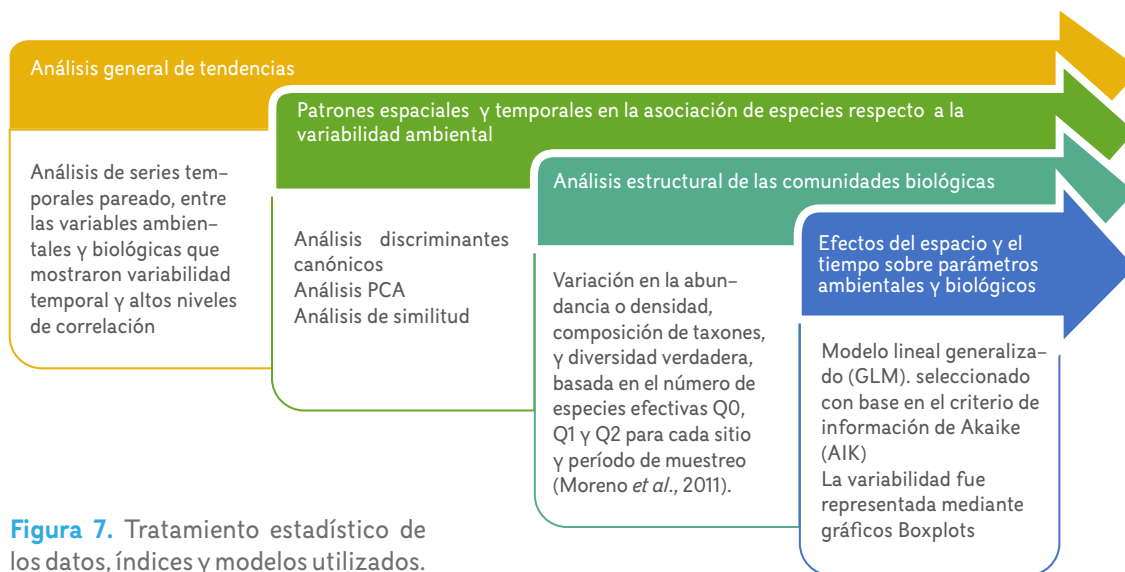


Figura 7. Tratamiento estadístico de los datos, índices y modelos utilizados.

3. Corrientes del sistema Calderas

En el caso del sistema Calderas, por tratarse de un sistema de embalses y trasvases en serie, las estaciones sobre las corrientes fueron localizadas consecutivamente antes y después de cada embalse, así: S1 y S2 correspondientes al río Tafetanes antes y después del embalse Tafetanes; aguas abajo estuvo S3 y S4, correspondientes al río Calderas antes y después del embalse Calderas; y por último, S5 y S6, correspondientes a la quebrada La Arenosa antes y después de la descarga del embalse Calderas.

La zona donde se llevó a cabo el monitoreo se encuentra ubicada en la cuenca del río Calderas, región natural denominada Oriente antioqueño, en un sector donde convergen los límites municipales de Guatapé, Granada y San Carlos. Las cuencas que hacen parte de la vertiente occidental del río Magdalena, como el lugar de estudio, se caracterizan por ser torrenciales, de aguas muy claras y con muy poca planicie aluvial, pues las estribaciones de la cordillera se extienden casi hasta el borde del río Magdalena (Mojica *et al.*, 2006).

En general, la topografía de los sitios de muestreo está conformada por laderas, cuyas pendientes son cóncavas. Algunas de las laderas se observaron desprotegidas de vegetación, puesto que no hay un manejo racional de los recursos naturales renovables y no renovables, necesario para el desarrollo económico sostenible. En el área de interés se observaron pequeños núcleos de plantaciones forestales, en su mayoría de especies nativas, y los sectores de menores pendientes se han transformado en potreros o áreas de cultivos.

Los usos predominantes del suelo son potreros en gramas naturales para la ganadería y algunos cultivos de caña de azúcar, frijol y maíz. La vegetación a lo largo de los sistemas acuáticos está compuesta por vegetación arbustiva y algunos parches de bosques intervenidos.

En cuanto a la estructura de la corriente, en S1 y S3 predominan las secuencias de deslizaderos, chorros y remansos asociados a una velocidad y profundidad moderadas, pero sujetas a torrencialidad. En S2 y S4, correspondientes al lecho seco aguas abajo de la presa, predominan remansos y grandes barras centrales y laterales de rocas y arenas, relacionados con flujo lento y caudal reducido. En general, el ancho del cauce en los ríos Tafetanes y Calderas en este tramo es de aproximadamente 50 m. S5 (quebrada La Arenosa antes de la descarga) presenta un caudal relativamente bajo y sustrato predominantemente arenoso, mientras que S6, localizado en la misma quebrada, pero después de la descarga, presenta mayor caudal, velocidad y turbulencia debido al ingreso de las aguas turbinadas del embalse Calderas, así como mayor proporción de sustrato rocoso. En ambos sitios, el ancho del canal es de aproximadamente 10 m. En la figura 8 se representa la distribución de los sitios de muestreo y en la figura 9, su registro fotográfico.

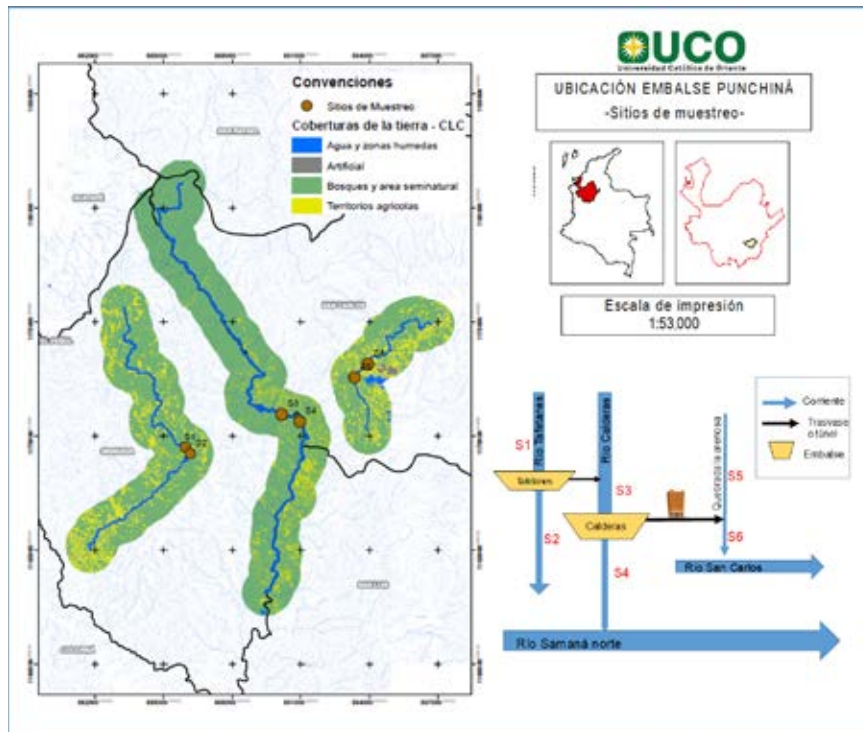


Figura 8. Distribución de estaciones de muestreo en el sistema de embalses y trasvases Calderas.



S1: Río Tafetanes, aproximadamente 50 m aguas arriba de la cola del embalse Tafetanes



S2: Río Tafetanes aguas abajo de la presa



S3: Río Calderas, 200 m aguas arriba de la cola del embalse



S4: Río Calderas, aproximadamente 5 m aguas abajo de la presa del embalse



S5: – Quebrada La Arenosa, antes de la descarga de la central Calderas, 100 m aguas arriba de la descarga de casa de máquinas



S6: – Quebrada La Arenosa, después de la descarga de la central Calderas, 100 m aguas abajo de la descarga de casa de máquinas

Figura 9. Sitios de muestreo sobre los ríos Tafetanes, Calderas y quebrada La Arenosa en el sistema Calderas.

3.1. Fisicoquímica

En los resultados del conjunto de parámetros fisicoquímicos para el sistema Calderas se presentó poca variabilidad en el tiempo comprendido entre los años 2016 y 2018, principalmente en las medidas *in situ* y algunos parámetros analizados en laboratorio. En cuanto a temperatura del agua, OD, pH y conductividad eléctrica, las tres fuentes superficiales presentaron valores muy similares tanto antes y después de la regulación. Se notó un aumento leve en la temperatura y la conductividad a medida que los sitios de monitoreo se ubicaron a menor altitud. El grupo de parámetros relacionados con la fracción sólida en el agua se caracterizó por mantener concentraciones muy bajas tanto en la turbidez como en los sólidos suspendidos, disueltos y totales; las fuentes reguladas asociadas en este estudio son fuentes superficiales de alta montaña, encañonadas y con laderas de alta pendiente, donde el arrastre de material sólido hacia el cauce se presenta continuamente. Los sólidos disueltos presentaron mayores concentraciones que los suspendidos en todos los sitios, y guardaron relación con la conductividad eléctrica registrada.

Los nitratos y fosfatos también fueron medidos durante el período de análisis. Se encontraron concentraciones bajas y, en repetidas ocasiones, por debajo de límite de cuantificación del laboratorio (durante el período de estudio dicho límite fue 1,4 mg NO₃-N/L y 0,031 mg PO₄-P/L, respectivamente). En general, se trataron de quebradas poco intervenidas, por lo menos a la altura de los sitios de monitoreo. La carga orgánica encontrada tanto antes como después de la regulación fue baja, puesto que mantuvo concentraciones de 25 mg/l y una concentración máxima de demanda química de oxígeno (DQO) de 72,7 mg/l para la quebrada Tafetanes en el sitio antes de la regulación (S1) y asociado a un evento puntual de lluvia. Por otro lado, la DBO₅ medida nunca sobrepasó los 2 mg/l.

Durante el período comprendido entre 2016 y 2018, las variables ambientales mostraron que predominaron las diferencias espaciales sobre las temporales y algunos parámetros como los nutrientes fósforo y nitrógenos presentaron valores bajos, que en la mayoría de los casos estuvieron por debajo del límite de detección del método. Las mayores diferencias se observaron en el sitio 5, debido a la temperatura y los sólidos disueltos. En la aplicación del modelo lineal generalizado (GLM) a las variables fisicoquímicas se utilizaron las funciones enlace inverso y logarítmico y las distribuciones poblacionales gaussianas y gamma.

El sitio S5 tuvo un efecto positivo significativo sobre la temperatura del agua ($p=0,0012$) y sólidos disueltos totales ($p = 3,66e^{-4}$), mientras que los otros sitios tuvieron efectos significativos negativos sobre la temperatura. El oxígeno disuelto y los sólidos suspendidos totales también presentaron diferencias significativas de acuerdo con la ubicación o sitio de monitoreo ($p= 0,021$ y $p= 0,037$, respectivamente). No se evidenció variación significativa de las variables fisicoquímicas con los factores ENSO y estacionalidad (figura 10 y figura 11).

3.2. Algas

Durante los monitoreos comprendidos entre 2016 y 2018 fueron recolectados 3 004 630,5 individuos/cm² de la comunidad ficoperifítica y se registró un total de 81 taxones. El 2017 fue el año con menores densidades. A nivel espacial se encontró mayor densidad en los sitios antes de la regulación, excepto en el río Calderas, en donde la mayor densidad se observó en S4 (lecho seco, aguas abajo del embalse Calderas). En general, se consideró que la comunidad perifítica fue abundante y los grupos más importantes fueron *Bacillariophyta* (diatomeas) con 62 % y *Cyanobacteria* (algas verdeazules) con 36 %, respectivamente; seguidas por *Charophyta* y *Chlorophyta* (algas verdes) con menos del 2 %, mientras que otras divisiones como *Euglenophyta*, *Dinophyta* y *Cryptophyta* fueron representadas por uno o dos taxones. Estos últimos tienen un hábito planctónico, es decir, se desarrollan en suspensión en la zona fótica de sistemas lénticos, de manera que su presencia en el ficoperifiton es accidental, debido probablemente a la descarga de los embalses como en el caso de la *Dinophyta* y *Cryptophyta* que estuvieron presentes en el sitio S6 (aguas abajo de la descarga de Calderas).

La importancia de los *Bacillariophyta* y *Cyanobacteria* radica en que morfológicamente son muy variados y pueden desarrollarse en un amplio rango de condiciones, además, son algas plásticas y soportan gradientes muy marcados. Las algas que componen la división *Bacillariophyta* se caracterizan también por estrategias de crecimiento que les permiten desarrollarse en sistemas con un régimen hidrológico marcado, como los ríos regulados. En particular, fueron importantes los géneros de las diatomeas *Cymbella*, *Achnanthes*, *Ulnaria* y *Navicula*, y de las cianobacterias *Oscillatoria* y *Lyngbya*, cada uno con aproximadamente el 6 % de la densidad. Es decir, de los 81 taxones, casi el 40 % de la densidad correspondió a estos organismos.

Todos presentan dotaciones morfológicas para adherirse a los sustratos y soportar fluctuaciones en el caudal, siempre y cuando estas se encuentren dentro de su límite de tolerancia (Passy, 2007). Esas formas de crecimiento incluyen el desarrollo de abundantes matrices mucilaginosas que permiten la adhesión cuando aumenta el caudal y protegen las células reproductivas cuando esta variable disminuye al punto de que los sustratos se resequen.



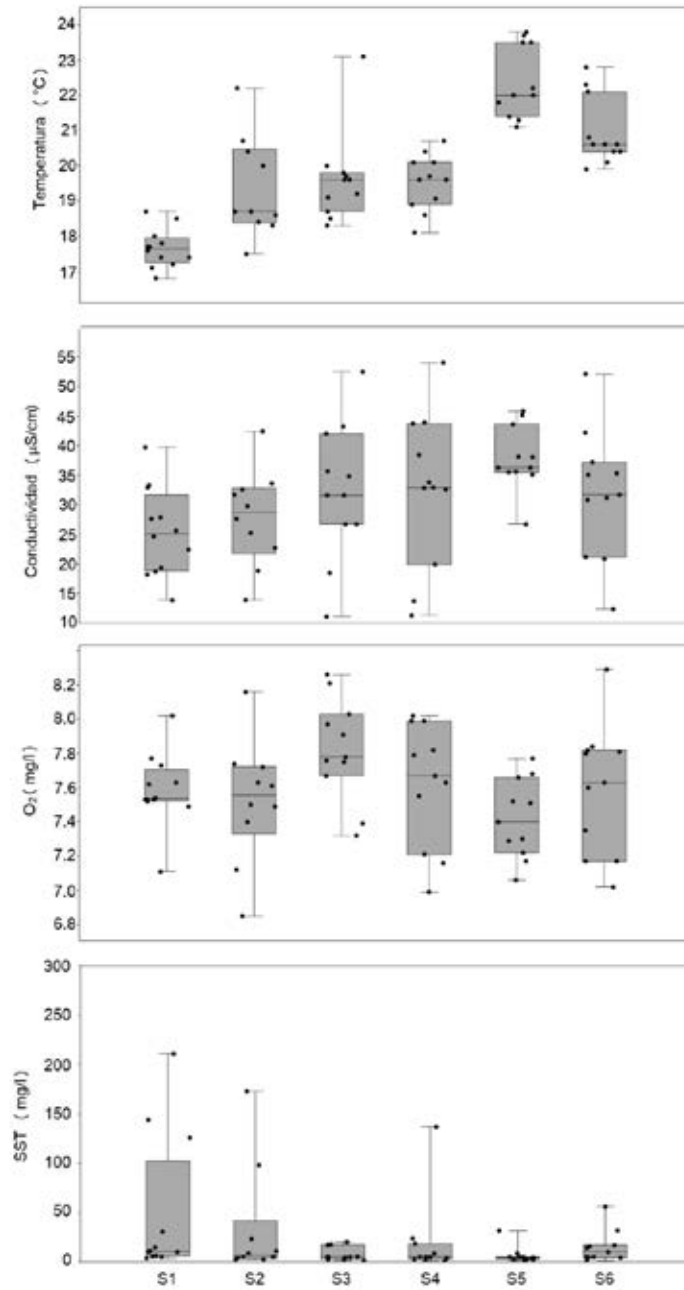


Figura 10. Comportamiento de los parámetros fisicoquímico con mayor variabilidad en el sistema Calderas entre 2016 y 2018. *Fuente.* Elaboración propia

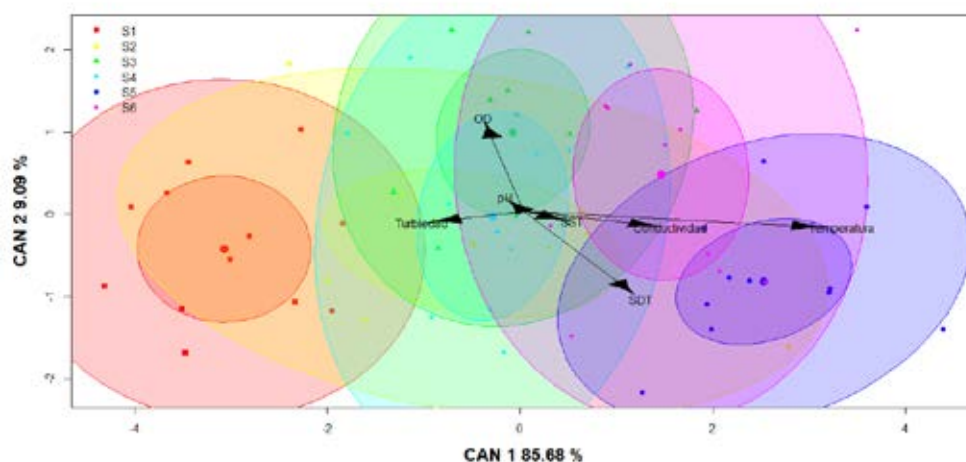


Figura 11. Biplot de ordenamiento de los parámetros fisicoquímico con mayor variabilidad en el sistema Calderas entre 2016 y 2018.

De acuerdo con Casco y Toja (2003), este rasgo morfológico podría ser responsable de la significancia de este grupo en períodos hidrológicos contrastantes. Autores como Kutka y Richards (1996) y Carrick y Steinman (2001) han reconocido la importancia de las formas de crecimiento del ficoperifiton como adaptaciones ecológicas frente a unas condiciones ambientales muy variables, principalmente cuando se trata de sistemas regulados. Cabe mencionar la importancia de las algas verdes filamentosas, las cuales, como se muestra en el registro fotográfico, sirvieron como sustratos para diatomeas, principalmente de los géneros *Ulnaria* y *Fragilaria*.

Los valores de riqueza presentaron pocas variaciones, con un promedio de 55 taxones por año entre 2016 y 2018. Espacialmente, los sitios presentaron valores de riqueza semejantes, con un promedio de 45 taxones por sitio de muestreo en cada año, con un máximo de 10 especies de diferencia. Esto indicó valores de riqueza relativamente constantes en el tiempo, lo cual puede relacionarse con características de hábitat constante en las estaciones de muestreo. En la figura 12 se observa la variabilidad espacial y temporal de la riqueza verdadera, cuya diversidad de especies comunes (Q1) osciló entre 15 a 20 taxones por muestreo en cada sitio. Q1 estuvo entre 5 y 10 especies, y fue menor en 2017; la diversidad de especies dominantes (Q3) estuvo entre 3 y 4 para todos los sitios. Algunas veces se presentaron diferencias entre sitios superiores al 25 % y, a grandes rasgos, en 2017 se presentó las menores diversidades. En general, los valores registrados son medios y típicos de ambientes regulados (López-Muñoz y Pérez-Gallego, 2014).

Las fluctuaciones del caudal, la disponibilidad de sustratos, la turbidez y turbulencia son factores que constituyen disturbios frecuentes de mediana intensidad que favorecen el incremento de la diversidad (Holzmann, 1993; Reynolds, 1993), debido a que bajo estas condiciones pocos organismos pueden desarrollarse en abundancia y la estructura permanece homogénea.

De acuerdo con el análisis del GLM, ajustado a la familia gaussiana, no se encontraron efectos significativos de los períodos o sitios de muestreo sobre la abundancia o riqueza de especies, excepto en 2018, que tuvo un efecto significativo positivo sobre la densidad con un $p = 0,00014$ y $AIC = 23\ 446$. En consecuencia, durante este año la densidad algal prácticamente se duplicó, no obstante, la riqueza solo presentó una disminución moderada y no se detectaron efectos significativos.

La composición de especies mostró diferencias entre sitios de muestreo (65 % de varianza explicada por el primer eje canónico) y entre los períodos ENSO (68 % de varianza explicada) (figura 13). Los sitios regulados (S2, S4) presentaron mayor densidad de la división *Chlorophyta*, bajo condiciones de menor turbidez. Los demás sitios, en especial el sitio S5 (quebrada La Arenosa antes de la confluencia del trasvase), mostraron mayor presencia de los demás grupos, tanto taxones dominantes como raros, en especial de cianobacterias y *Charophyta*.

La gran diversidad de formas de crecimiento de las algas en estos sistemas incluye organismos pennados (*Navicula*, *Pinnularia* y *Nitzschia*), filamentos ramificados (*Cladophora*) y no ramificados (*Mougeotia*, *Zygnema* y *Spirogyra*), colonias en formas de cadenas (*Melosira*), que han sido relacionadas con dos estímulos ambientales básicos, la disponibilidad de recursos y los disturbios (Biggs *et al.*, 1998).

De acuerdo con el modelo de Olmstead-Tukey (Sokal y Rohlf, 1981) las diatomeas *Achnanthes*, *Tabellaria flocculosa*, *Ulnaria*, *Cymbella*, *Fragilaria* sp. 1, *Gomphonema*, *Navicula*, *Nitzschia* y *Reimeria*, las cianobacterias *Calothrix*, *Lyngbya* y *Oscillatoria* y las algas verdes *Cladophora*, *Cosmarium*, *Cylindrocystis*, *Mougeotia*, *Oedogonium* y *Spirogyra* fueron géneros dominantes, es decir, su frecuencia de ocurrencia y densidad fue superior al promedio (tabla 1).

La mayoría de estos géneros desarrollan mecanismos de fijación a los sustratos. En el caso de las diatomeas, consisten en el crecimiento con la valva adherida a los sustratos que la hace menos vulnerable a la acción de la corriente (*Achnanthes*), colonias con forma de zigzag (*Tabellaria flocculosa*), rosetas (*Ulnaria*), ramilletes (*Cymbella* y *Gomphonema*) y cintas (*Fragilaria*). En las cianobacterias, la abundante producción de mucílago que favorece la adhesión entre individuos y de estos con los sustratos; mientras que las algas verdes *Cladophora* y *Spirogyra* desarrollan unas falsas raíces que las mantienen ancladas a los sustratos.

Todos estos géneros son reconocidos por su preferencia por sistemas donde la concentración de nutrientes es alta, pero más que la concentración de nutrientes, su densidad y frecuencia está relacionada con ciertas características del hábitat, como el caudal y calidad de los sustratos, y con sus potentes estrategias para mantenerse adheridos (Casco y Toja,

2003; Guillén, 2013; Pedraza-Garzón y Donato-Rondón, 2011). El registro fotográfico de las especies más importantes se puede ver en la figura 15.

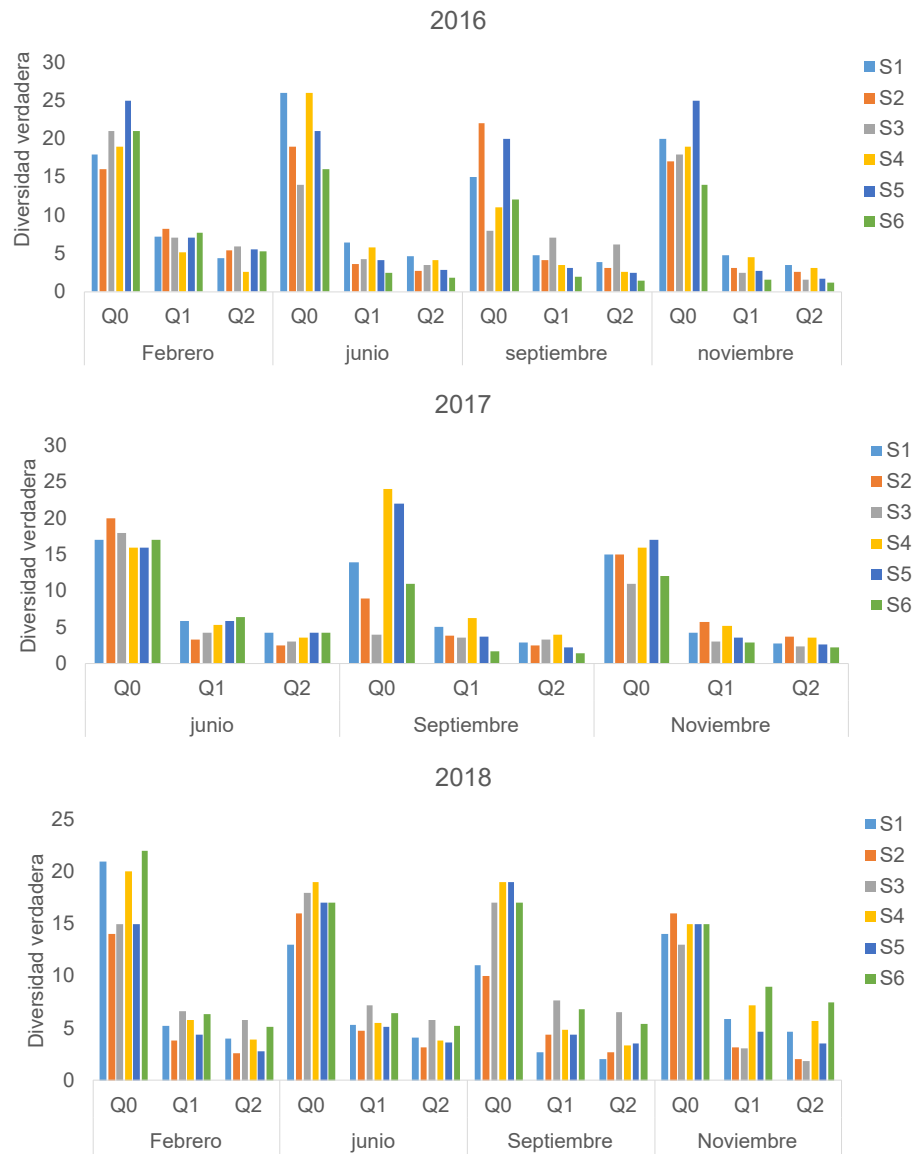


Figura 12. Valores de diversidad verdadera Q, basada en equivalentes de especies de ficoperifiton en el sistema Calderas entre 2016 y 2018.

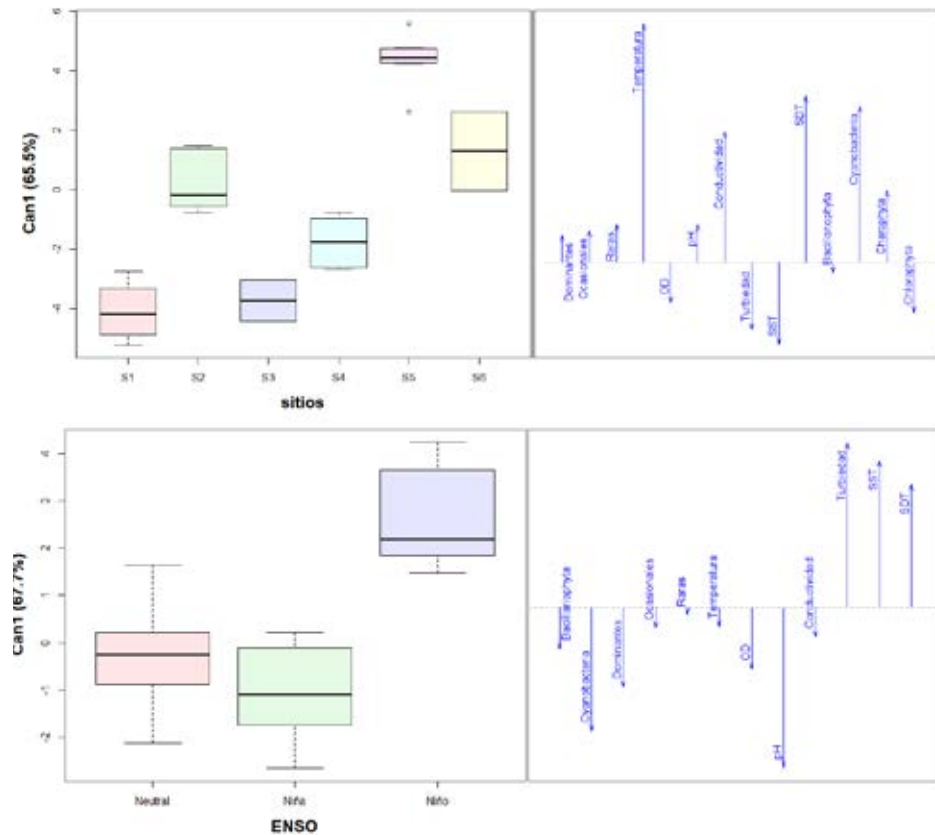


Figura 13. Análisis discriminantes de sitios de muestreo y períodos enso con base en la composición de especies y las variables ambientales de los afluentes del sistema Calderas entre 2016 y 2018.

Los análisis discriminantes ratificaron la escasa variabilidad espacial de la riqueza algal y evidenciaron poco poder discriminante para diferenciar los sitios de muestreo o condiciones de regulación, las cuales respondieron principalmente a variables fisicoquímicas como la temperatura y los sólidos disueltos, y explicaron entre el 70 % y el 100 % de la varianza en los datos. No obstante, se observó que la comunidad periférica fue más importante para diferenciar los fenómenos ENSO, puesto que los períodos de El Niño mostraron mayor diversidad de especies comunes y dominantes (Q1 y Q2), así como una menor densidad (figura 14).

Tabla 1. Géneros flicoperitíficos reportados en las estaciones de muestreo de los ríos asociados al sistema Calderas.

DIVISIÓN	TAXÓN	2016						2017						2018						
		S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	
Bacillariophyta	<i>Achnanthes</i> sp.	42467,70	61903,11	10929,92	28553,18	43758,24	3602,63	9251,01	14588,90	10425,94	68937,37	7637,03	465,47	68269,52	98990,80	39761,79	124332,15	37696,65	49742,75	
	<i>Achnanthidium</i> sp.					30,92						83,48						371,03		
	<i>Actinotaenium</i> sp.		20,61	41,23		26,89														
	<i>Amphipleura</i> sp.		20,61																	
	<i>Amphora</i> sp.						20,61													
	<i>Anomooneis</i> sp.					353,55							24,74					259,72		
	<i>Cocconeis</i> sp.			170,06		634,96	173,74				83,48	386,49			37,10			333,93	37,10	
	<i>Cyclotella</i> sp.									14,84										
	<i>Cymbella</i> sp. 1	2430,52	203,18	675,07	294,85	511,29	391,64	469,97	96,47	222,62	2411,69	491,61	408,13	15991,39	3376,37	15685,18	5899,38	50645,59	63223,51	
	<i>Cymbella</i> sp. 2							74,21	445,24	2189,08	408,13	2127,24	438,49							
	<i>Cymbella</i> sp. 3							37,10					101,19							
	<i>Cymbopleura</i> sp.	20,61													37,10					
	<i>Diadesmis</i> sp.					789,56	41,23	259,72												
	<i>Diploneis</i> sp.																	74,21		
	<i>Encyonema</i> sp.	4733,77	544,77	14521,70	3717,47	11175,71	2003,54				2597,21	4081,33	324,65							
	<i>Eunotia</i> sp.	20,61	20,61	20,61		51,53	20,61	74,21			74,21	86,57			74,21	37,10	37,10		37,10	
	<i>Fragilaria</i> sp. 1	268,86						9275,75	1657,27	3994,76	14210,45	46,38	3161,34	56322,35	55617,39	35016,92	98545,56	371,03	40578,31	
<i>Fragilaria</i> sp. 2																	37,10			
<i>Fragilaria</i> sp. 3										139,14										
<i>Frustulia</i> sp.	47,50	50,06		41,23	20,61			49,47									74,21			
<i>Gomphonema</i> aff. <i>augur</i>	26,89			20,61										74,21	49,47	0,62				
<i>Gomphonema</i> aff. <i>parvulum</i>	26,89			53,77																

DIVISIÓN	TAXÓN	2016						2017						2018						
		S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	
	<i>Gomphonema</i> aff. <i>truncatum</i>	212,40	41,23	20,61	336,08	41,23	20,61													
	<i>Gomphonema</i> sp. 1	1312,94	194,35	149,44	348,62	159,08	50,06	1335,71	474,92	17772,34	11001,04	1038,88	646,77	67861,38	9201,54	15889,32	20814,78	50979,52	9955,97	
	<i>Hannaea</i> sp.					20,61													49,47	
	<i>Hantzschia</i> sp.	20,61																		
	<i>Luticola</i> sp.	20,61	20,61	20,61	20,61	144,29	47,50	24,74				83,48			37,10		37,10	1780,94	630,75	
	<i>Melosira</i> sp.	41,23		61,84		3654,73	2061,28		222,62	352,48	14847,38				148,41			593,65	49,47	
	<i>N. aff. linearis</i>					26,89														
	<i>Navicula</i> sp.	2596,31	1157,26	489,55	2383,91	1653,50	1116,42	748,24	304,24	37,10	1437,74	627,66	599,55	1929,36	704,96	336,24	13319,98	4044,23	5825,17	
	<i>Nitzschia</i> aff. <i>acicularis</i>				20,61															
	<i>Nitzschia</i> aff. <i>linearis</i>					20,61								37,10						
	<i>Nitzschia cf. clausii</i>																			37,10
	<i>Nitzschia</i> sp.	32427,48	20712,90	14763,90	28786,19	2293,40	2897,31	24,74	39,58		602,92	188,61	46,38	37,10	86,57	0,62	37,10	1224,40	408,13	
	<i>Pinnularia</i> sp.	47,50										120,58		37,10			37,10		49,47	
	<i>Reimeria</i> sp.	80,66		276,27		1012,71	368,09		89,05	222,62	92,76	1060,53		37,10	98,94	1153,27		2003,56	1273,87	
	<i>Rhoicosphenia</i> sp.								51,94	148,41		148,41	148,41		49,47	2,46		37,10	148,41	
	<i>Rhopalodia</i> sp.	41,23	20,61			61,84			74,21											
	<i>Surtrella</i> sp.																			37,10
	<i>Tabellaria</i> aff. <i>flocculosa</i>	9898,61	553,60	4065,87	1623,93		1002,34	1354,26	123,68	556,54	2263,28		528,72	4341,05	2114,87	2529,16	9646,78		1805,68	
	<i>Tryblionella</i> sp.																			37,10
	<i>Ulnaria</i> sp.	9556,26	633,11	14119,75	4875,37	989,86	7396,40	358,66	140,99	704,96	1382,09	179,33	1268,25	9053,13	21705,25	20698,85	30164,74	2634,31	40652,52	
	<i>Actinotaenium</i> sp.	20,61	412,26	41,23	68,11	68,11	20,61				37,10	408,13			383,40	37,10	408,13		259,72	
	<i>Closterium</i> sp.														37,10	0,62	74,21			
	<i>Cosmarium</i> sp.	191,79	41,23	87,60	41,23	61,84	41,23	18,55	74,21	37,10	445,24		33,73	74,21	123,68	38,33	371,03	37,10	37,10	
	<i>Cylindrocystis</i> sp.	164,90			177,45	92,76		166,96		74,21	408,13		67,46				111,31			
	<i>Mesotaenium</i> sp.	41,23			41,23	764,91					46,38	562,73					185,51	630,75	37,10	
	<i>Mougeotia</i> sp.	336,08	144,29		274,24		20,61	259,72			769,89		67,46	148,41		74,21	482,34		593,65	
	<i>Netrium</i> sp.					30,92														
	<i>Spirogyra</i> sp.	20,61	20,61	46,38	41,23	3143,45	20,61			148,41	742,06	1261,50		296,82	74,21	74,21	704,96	111,31	445,24	
	<i>Zygnema</i> sp.		20,61		20,61			24,74						408,13			37,10			

Charophyta

DIVISIÓN	TAXÓN	2016						2017						2018						
		S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	
Chlorophyta	<i>Bulbochaete</i> sp.	20,61	170,79					24,74				139,14					333,93			
	<i>Chaetophora</i> sp.				20,61															
	<i>Characium</i> sp.	41,23		772,98	41,23	309,19	138,40		14,84	74,21						1743,84		482,34		
	<i>Chlorococcum</i> sp.		20,61	103,06			29,45													
	<i>Cladophora</i> sp.	1284,27	1410,50	20,61	2747,77	76,42	50,06					46,38	46,38		1570,69	2716,52	5046,01	74,21	3178,49	
	<i>Coelastrum</i> sp.																			74,21
	<i>Cylindrocapsa</i> sp.	185,51									37,10									
	<i>Kirchneriella</i> sp.					30,92								46,38						
	<i>Monoraphidium</i> sp.				26,89	30,92														
	<i>Oedogonium</i> sp.	103,06	359,25	20,61	123,68	20,61			476,16	51,94	37,10	1530,50	96,94		74,21	80,98	890,47	148,41		
<i>Schroederia</i> sp.	41,23				68,11	20,61														
<i>Ulothrix</i> sp.		20,61	20,61					18,55												
Cryptophyta	<i>Cryptomonas</i> sp.																		37,10	
Cyanobacteria	<i>Anabaena</i> sp.										20,61				37,10					37,10
	<i>Borzia</i> aff. <i>trilocularis</i>	20,61			20,61	26,89														
	<i>Calothrix</i> sp.	185,51	326,86	87,61	88,72	82,45	807,35	686,41		74,21	4934,70	5880,83	1656,99	37,10	457,60	37,10	111,31	333,93	74,21	
	<i>Chroococcus</i> sp.		256,19	278,27	247,35	164,90	26,89		37,10	49,47	120,58		269,84							
	<i>Lynghya</i> sp.	15749,06	40801,52	42003,69	24211,95	108787,96	58588,81	14600,03	14673,00	14123,87	33865,76	74069,95	94971,87		30127,63	32217,77	60928,05	14692,79	78806,77	62661,70
	<i>Merismopedia</i> sp.						20,61													
	<i>Myxosarcina</i> sp.				309,19		101,27		12,37											
	<i>Oscillatoria</i> sp.	9514,14	5318,10	16809,72	5542,15	15323,36	31467,39	2077,77	331,45	9349,96	10194,05	9173,72	28871,19	6381,72	13196,30	20096,43	3413,48	33318,49	43212,62	
	<i>Phormidium</i> sp.								37,10	74,21					148,41	37,10		74,21	111,31	
	<i>Pseudanabaena</i> sp.									111,31							1,23			
Dinophyta	<i>Stigonema</i> sp.							148,41	12,37											
	<i>Ceratium</i> sp.												33,73							
Euglenozoa	<i>Trachelomonas</i> aff. <i>volvocina</i>						20,61							74,21						
	<i>Trachelomonas</i> sp.				107,54			18,55												
Mi zoa	<i>Peridinium</i> sp.				20,61															

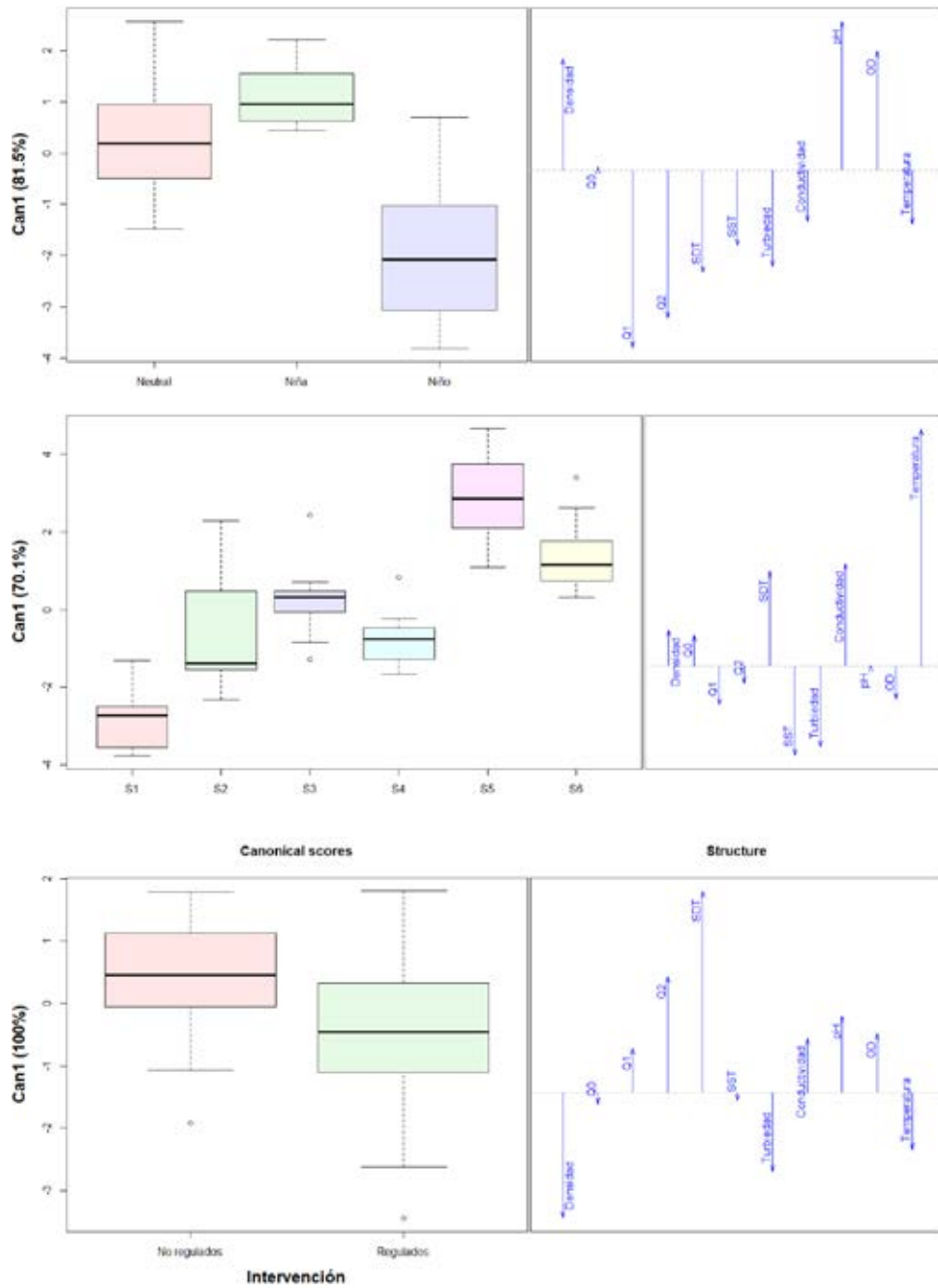


Figura 14. Análisis discriminante entre sitios y períodos de muestreo a partir de la densidad y diversidad del perifiton en los afluentes, sitios regulados y no regulados del sistema Calderas durante los períodos ENSO (2016–2018).



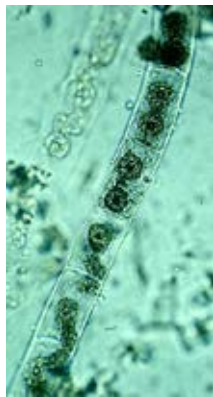
Stigonema sp.



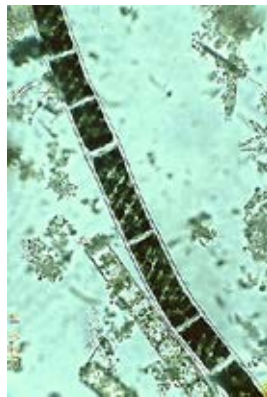
Cladophora sp.



Cylindrocystis sp.



Zygnema



Spirogyra sp.



Bulbochaete sp.



Oedogonium



Tabellaria flocculosa



Cymbella



Gomphonema



Ulnaria



Frustulia



Rhopalodia



Navicula



Pinnularia



Melosira sp. (detalle de colonias en forma de cadenas)



Oscillatoria sp.



Figura 15. Registro fotográfico de los taxones de ficoperifiton más abundantes y frecuentes en el sistema Calderas.

3.3. Macroinvertebrados

Las mayores diferencias en la comunidad de macroinvertebrados fueron a nivel espacial y se evidenciaron en la gran abundancia que se presentó en la estación S5, lo cual coincidió con diferencias en la temperatura y los sólidos disueltos (figura 16).

De las 165 especies recolectadas, la mayoría pertenecieron a los órdenes *Ephemeroptera* (23,8 %), *Tricoptera* (23 %), *Coleoptera* (21,76 %) y *Diptera* (18,47 %), particularmente a las familias *Elmidae*, *Baetidae*, *Leptoceridae*, *Leptohyphidae* y *Chironomidae*. La tabla 2 evidencia la composición taxonómica en los diferentes sitios y momentos de muestreo. Por su abundancia y frecuencia se destacaron los taxones *Macrelmis* sp., *Orthocladinae*, *Nectopsyche* sp., *Simulium* sp., *Leptohyphes* sp., *Smicridea* sp., *Anacroneuria* sp., *Rhagovelia* sp., *Chimarra* sp., *Camelobaetidius* sp., *Baetodes* sp., *Thraulodes* sp., *Grumichella* sp. y *Chironomidae* sp. 1.

Los taxones más importantes en el sistema Calderas fueron generalistas, los cuales presentan adaptaciones morfológicas frente a la variabilidad de los caudales y el arrastre. La familia *Baetidae*, por ejemplo (*Camelobaetidius* sp., *Baetodes*), tiene adaptaciones que les permiten resistir altos caudales, como mayor adherencia de sus uñas tarsales al sustrato y su forma dorsoventralmente aplanada, que facilita su establecimiento en la capa de flujo ubicada cerca del fondo del río, y la utilizan como refugio cuando hay altas velocidades de la corriente (Castro y Donato, 2008). La dominancia de esta familia es común en sistemas

lóticos (Galdean *et al.*, 2001), lo cual se debe, además, a la amplia variedad en estrategias alimentarias como filtradores, raspadores, fragmentadores, colectores o depredadores (Cummins, 1973), que los hace importantes en la cadena trófica, estableciéndose en casi todos los microhábitats disponibles (Buss y Salles, 2007).

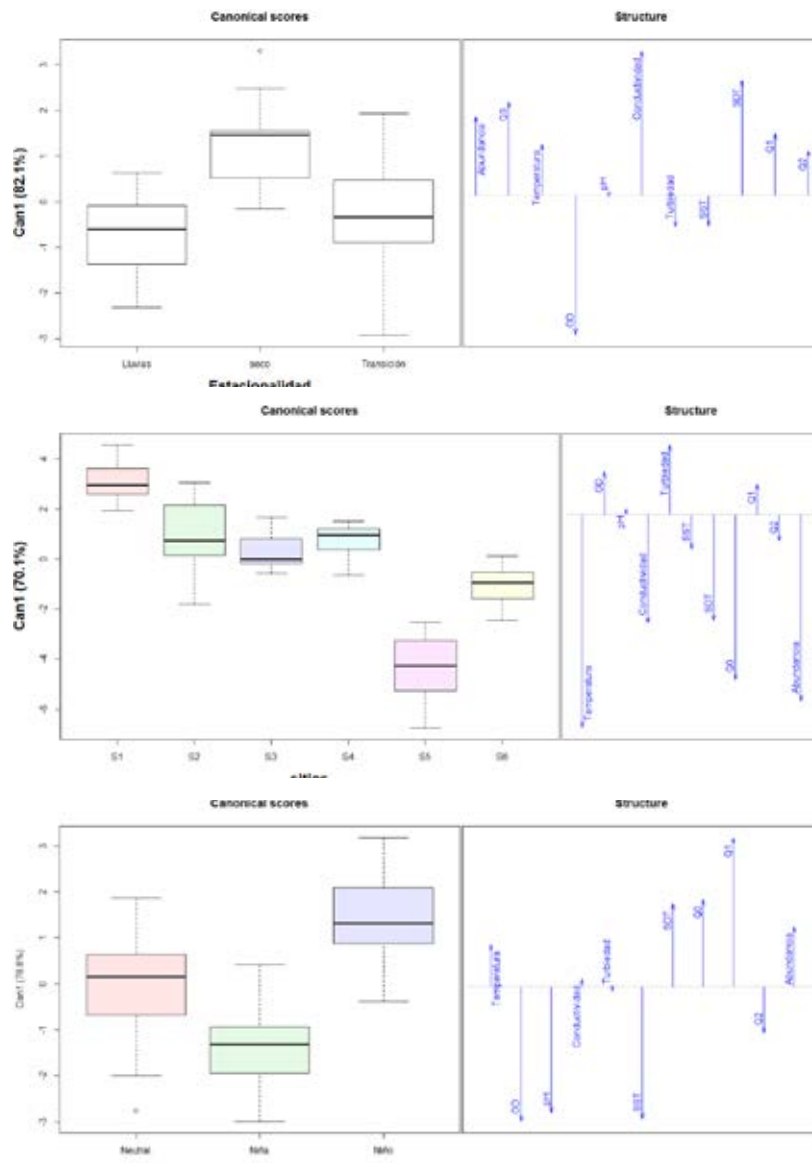


Figura 16. Contrastes en las características fisicoquímicas de los sitios y momentos de muestreo, abundancia y riqueza de macroinvertebrados.

Otros taxones importantes como *Rhagovelia* y *Smicridea* tienen una limitada capacidad de natación y requieren aguas menos profundas y remansos (Amaya, 2008), mientras que los dípteros *Chironomidae* sp. y *Simulium* son nadadores libres que pueden colonizar cuerpos de agua con profundidades variables, además tienen un amplio rango de hábitos alimenticios como colectores-recolectores, colectores-filtradores-raspadores, entre otros (Courtney y Merritt, 2008; Paggi, 2003). Todos ellos fueron importantes en los sitios no regulados (S1, S3 y S5) y en especial en S5, donde la profundidad es menor, la velocidad moderada y la oferta de material vegetal es abundante, condiciones favorables para los grupos mencionados. Debe mencionarse de modo especial a la subfamilia de dípteros de montaña *Orthoclaadiinae*, que presentó abundancias notables en S4 y S5. Probablemente, este es el grupo mejor adaptado de todos los insectos bentónicos y pueden aparecer en densidades muy altas (Sandoval y Molina-Astudillo, 2000). Al parecer, las condiciones que favorecen su incremento es la disponibilidad de ficoperifiton, puesto que estos organismos son altamente dependientes de las algas filamentosas (Lindegaard y Brodersen, 1995), cuya abundancia fue alta en ambientes someros de aguas más claras como S5 y el lecho seco en S4.

La presencia de tricópteros también es coherente con buena calidad del agua, más aún porque no se encontraron chironómidos asociados a otros macroinvertebrados indicadores de mala calidad del agua, es decir, predominaron chironómidos generalistas. Por ejemplo, el tricóptero *Chimarra* se encuentra en ecosistemas lóticos limpios de corrientes medias a fuertes con sustratos pedregosos (Posada y Roldán, 2003). El género *Nectopsyche* en muchos sistemas lóticos ha sido registrado entre los más abundantes (Serna *et al.*, 2015) y puede ser clasificado como colector-recolector y triturador o fragmentador secundario (Reynaga, 2009), de acuerdo con el estadio de desarrollo y la oferta disponible.

A partir de 53 214 individuos se estableció que los órdenes y familias no presentaron diferencias en su distribución entre los períodos de muestreo, pero sí fueron más abundantes en los sitios no regulados, en especial en S5 (quebrada La Arenosa antes de la regulación). Allí fueron particularmente abundantes los élmidos como *Macrelmis*, los tricópteros *Grumichella*, *Nectopsyche* e *Hydroptila*, así como el díptero de la subfamilia *Orthoclaadiinae*. El análisis de similaridad (figura 17) mostró que la composición de especies difiere entre los sitios regulados durante los eventos de El Niño (diferencias del 60 %). Los sitios no regulados se diferenciaron por más del 50 % del sitio S5, independientemente del momento de muestreo. Las otras estaciones formaron dos grupos en los cuales se observaron similitudes en la composición del orden de 60 %, donde se diferenció claramente el período Neutral del ENSO. En la figura 19 se muestra el registro fotográfico de las especies de macroinvertebrados más abundantes y frecuentes en el sistema Calderas.

Los ambientes no regulados, como S1, S3 y S5, presentaron las comunidades más diversas, lo cual ratifica lo expuesto por Milner *et al.* (2019) para ambientes con diferente grado de regulación en zonas templadas. El GLM mostró que las diferencias espaciales fueron más importantes que las temporales para explicar los cambios en la diversidad.

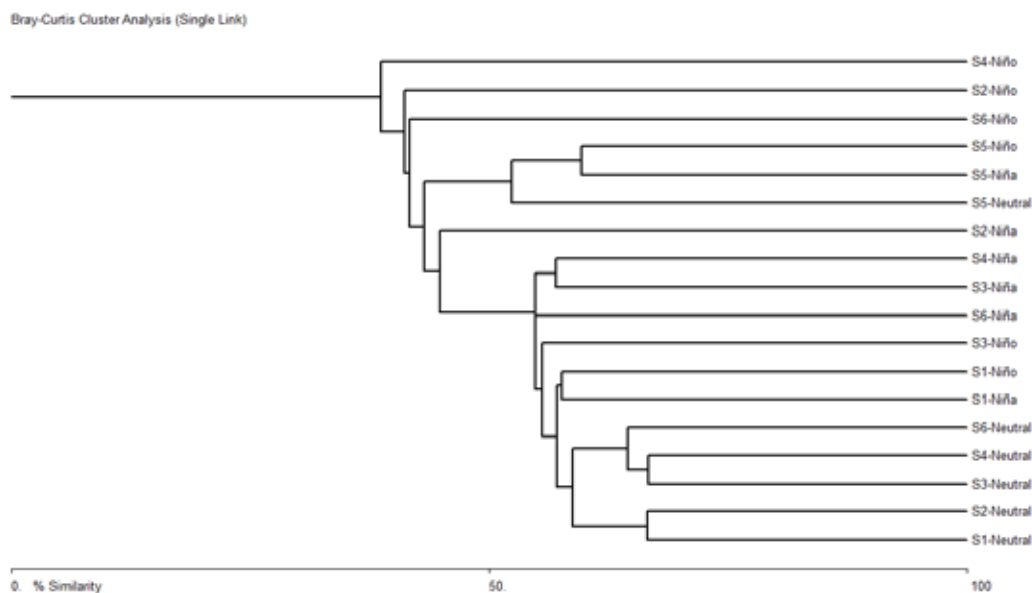


Figura 17. Análisis de similaridad en la composición taxonómica de los sitios regulados y no regulados del sistema Calderas durante los períodos ENSO (2016–2018).

De igual modo, no se encontró efecto de la estacionalidad, el año o los fenómenos ENSO, pero sí un efecto significativamente positivo del sitio 5 sobre la riqueza (Q0) con $p = 4,37e^{-9}$ y un $AIC = 476,03$, así como un efecto significativamente negativo del sitio 4 sobre la diversidad de especies comunes y dominantes (Q1 y Q2) con un $p < 0,01$ y $AIC = 391,4$ y $365,33$ respectivamente. E5 también tuvo efectos significativamente positivos sobre la abundancia con un valor de $p = 6,23e^{-6}$. Por otro lado, la abundancia mostró una respuesta temporal, con un efecto significativamente negativo del año 2017 ($p = 0,007$) y de los períodos secos ($p = 0,01$); aunque no se encontró evidencia de efectos significativos de los fenómenos ENSO). Este comportamiento se representó en una serie de análisis discriminantes que explicaron entre el 70 % y el 100 % de la varianza, con valores entre 65 % y 75 % de los casos correctamente explicados por validación cruzada (figura 18).

En este análisis se observaron además las diferencias en la distribución de los grupos indicadores: *Ephemeroptera*, *Trichoptera* y *Plecoptera* (ETP), díptera o no artrópodos. En S5, en particular, y los sitios no regulados, en general, se presentaron las mayores abundancias



de organismos buenos indicadores como ETP y otros artrópodos, mientras que los no artrópodos y los dípteros como *Chironomidae* discriminaron los sitios no regulados. Aunque no hubo un efecto significativo del ENSO ($p = 0,07$), el fenómeno de La Niña fue discriminado por la mayor presencia de dípteros y otros artrópodos. Las variables ambientales que más contribuyeron a discriminar los sitios y momentos de muestreo fueron el OD y el pH en el caso del ENSO, y la temperatura y los sólidos en suspensión en el caso de los sitios de muestreo y la regulación.

ORDEN	FAMILIA	TAXÓN	2016						2017						2018									
			S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6				
Lepidoptera	Micronectidae	<i>Tenagobia</i> sp.						1	1											1				
	Naucoridae	<i>Cryptocricos</i> sp.																			1			
		<i>Limnocois</i> sp.	125	39	24	6	108	5	35	26	3	35	47	4	10	10					12	2		
	Notonectidae	<i>Martarega</i> sp.											2											
		<i>Notonecta</i> sp.	1	14																				
	Saldidae	<i>Saldidae</i> sp.	1				2	1														1		1
		<i>Microvelia</i> sp.					3						1											
	Veliidae	<i>Rhagovelia</i> sp.	298	31	144	82	895	225	28	25	3	48	441	38	59	10	4	2	9	3				
		<i>Petrophila</i> sp.	3	2	2		10			2	1		1		4		10	1	6					
	Megaloptera	Corydalidae	<i>Corydalus</i> sp.	13	93	30	18	124	14	16	7	10	9	64	1	18	19	3	21	80	7			
Aeshnidae		<i>Aeshna</i> sp.		4																				
Odonata	Calopterygidae	<i>Coryphaesha</i> sp.		1																				
		<i>Hetaerina</i> sp.	3	2	1		67	13	3	1	1		5	4	1								1	
	Coenagrionidae	<i>Argia</i> sp.			4	8	1						3	1	1								2	
		Phyllogomphoides																						1
	Gomphidae	<i>Progomphus</i> sp.	1	1	1		20	1	2				11										1	
		<i>Brechmorhoga</i> sp.	44	44	31	5	64	6	13	4	11	2	5	4	5	6	2	1	6					
	Libellulidae	<i>Elasmothemis</i> sp.					3	1					1											
		<i>Libellula</i> sp.			1																			
		<i>Macrothemis</i> sp.				1	2																	
		<i>Orthemis</i> sp.		2																				
<i>Sympetrum</i> cf.						2																		
<i>Teinopodagrion</i> sp.				1		2																		
Plecoptera	Platystictidae	<i>Palaeonema</i> sp.			1		1					1												
	Polythoridae	<i>Polythorida</i>			1																			
	Perlidae	<i>Anacroneturia</i> sp.	85	49	155	125	548	113	38	27	79	54	189	81	107	41	106	170	366	82				

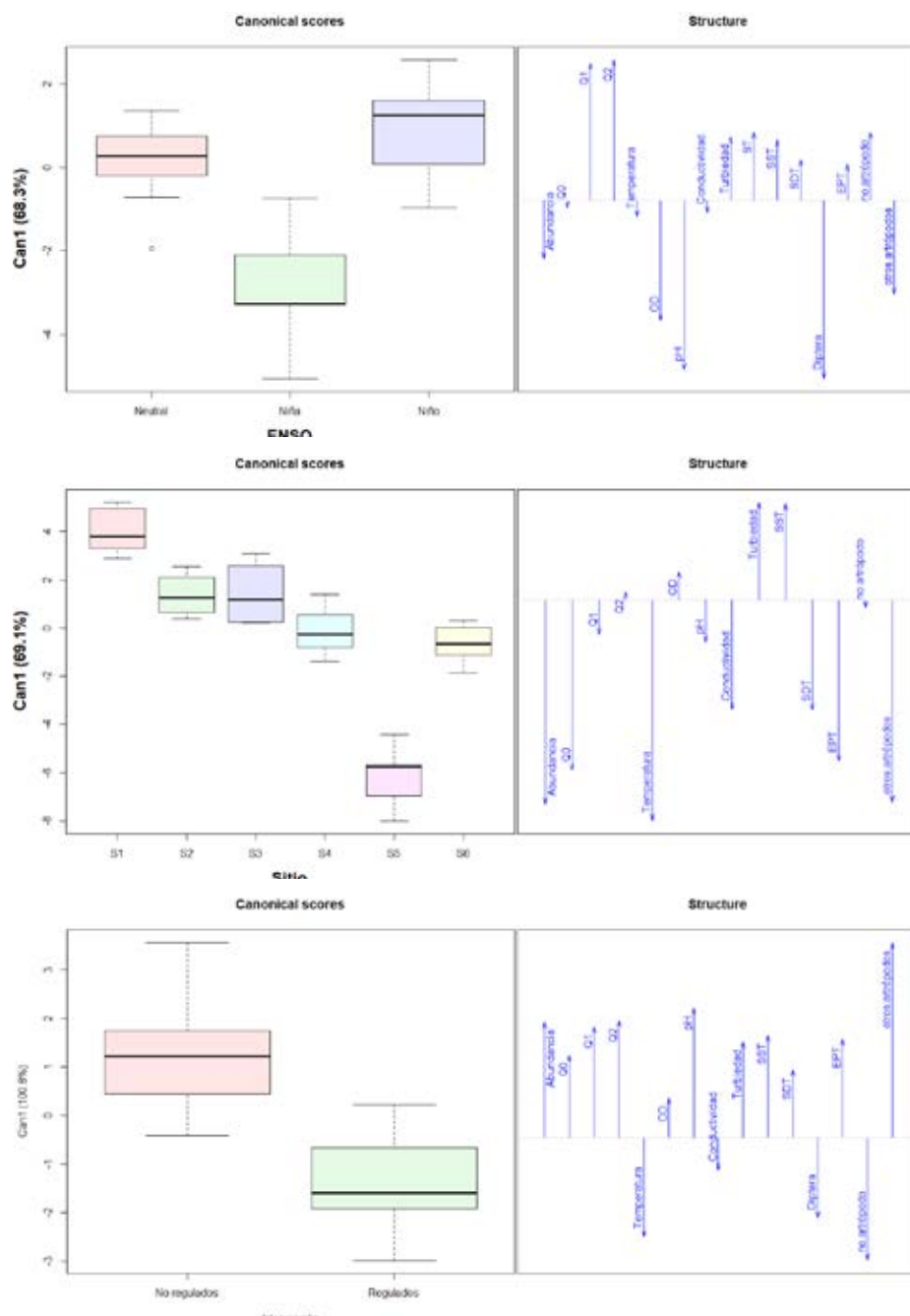


Figura 18. Análisis discriminante entre los factores ENSO, sitio de muestreo y condición de regulación, basado en la abundancia, diversidad y composición de especies de macroinvertebrados.

El efecto positivo de S5 sobre la abundancia y la diversidad, en especial de especies indicadoras de buena calidad como los ETP, fue descrito en relación con su menor profundidad, la velocidad moderada y la oferta de material vegetal abundante, condiciones favorables para estos grupos y para la mayoría de los macroinvertebrados. Dada la estructura del sistema Calderas y el uso del suelo en la zona de estudio, los factores desfavorables para los macroinvertebrados en los sitios regulados, S2, S4 y S6, pueden resumirse en dos. En primer lugar, S2 y S4 son lechos secos, con el consecuente encharcamiento y modificación de la temperatura y la concentración del oxígeno. En segundo lugar, aunque S6 se encuentra en la quebrada La Arenosa con las mejores condiciones de hábitat y cobertura vegetal, a partir de este sitio incrementa significativamente su caudal por el ingreso de las aguas turbinadas del embalse Calderas, con condiciones fisicoquímicas muy diferentes, así como un efecto importante sobre la estructura del hábitat. En conjunto, esta modificación en el nivel y calidad del agua afectarían a los macroinvertebrados, como consecuencia de la discontinuidad en las características ecológicas que tales cambios generan en el ambiente (Hurtado *et al.*, 2005).

El efecto negativo de 2017 pudo estar relacionado con variaciones extremas en los caudales asociados a la precipitación, que osciló entre 100 mm y 150 mm entre junio y septiembre —rango por debajo del promedio histórico (IDEAM, 2019)— mientras que entre noviembre de 2017 y enero de 2018 se registró una precipitación de 200 mm a 300 mm —valor por encima del promedio—. Un incremento en la precipitación pudo disminuir ostensiblemente la heterogeneidad del hábitat y el alimento (materia orgánica disponible) y reducir, a su vez, la cantidad de refugios que él puede ofrecer. Esto generó una reducción en número y riqueza de macroinvertebrados (Rodríguez-Barríos *et al.*, 2011), fenómeno que se observó principalmente en septiembre de ese mismo año.

Por otra parte, es probable que menores niveles de precipitación coincidan con mayores proporciones de individuos colectores-filtradores y raspadores y aumenten su tamaño poblacional durante los períodos secos, aunque en función de la abundancia de depredadores como *Anacronuria*, que se distribuyen de manera inversa (Rodríguez-Barríos *et al.*, 2011). De hecho, tendría que tomarse en consideración que durante los momentos más secos, como el año 2016 (El Niño), la abundancia de este depredador fue máxima. Esto tuvo el efecto de controlar la abundancia de la comunidad por la interacción biológica y no por las condiciones ambientales, que en primera instancia son propicias para la colonización (sustratos expuestos, presencia de hojarasca, formación de pozas, rápidos y rizos); mientras que, durante el evento de La Niña, las abundancias disminuyeron principalmente por el efecto de arrastre y la disminución del hábitat disponible.

Este comportamiento pudo observarse en el sistema Calderas, donde las mayores abundancias corresponden a períodos Neutrales, excepto en los sitios S2 y S4, que por tratarse de lechos secos mantuvieron niveles bajos constantes. Estos sistemas solo presentan variaciones durante eventos de precipitación, donde la escorrentía o el vertimiento de los embalses incrementa el nivel, tal como ocurrió en septiembre de 2016 en el embalse Calderas.



Nectopsyche



Orthoclaadiinae sp.



Simulium



Macrelmis



Leptohyphes



Baetodes



Anacroneuria



Camelobaetidius



Thraulodes



Figura 19. Registro fotográfico de las especies más comunes de macroinvertebrados, capturadas en el sistema Calderas entre 2016 y 2019.

3.4. Peces

Entre 2016 y 2018 fueron capturados 1045 individuos, agrupados en los órdenes *Siluriformes* (6 especies y 70 % de la abundancia), *Characiformes* (4 especies y 28 % de la abundancia) y *Cyprinodontiformes* (1 especie y 2 % de la abundancia). La familia de peces que más aportó a la abundancia fue *Characidae*, con mayor presencia de la especie *Hemibrycon* sp. (57,4 % del total capturado), mientras que *Astroblepidae* fue la familia con más especies (tabla 3). *Astroblepus* cf. *homodon* fue la de mayor aporte, con el 26,5 % del total de individuos capturados. Estas dos especies, *Hemibrycon* sp. y *A.* cf. *Homodon*, sumaron el 84 % en las capturas (tabla 3).

Se presentaron diferencias en la composición de especies entre microcuencas y entre los tramos regulados y no regulados. En el río Tafetanes solo se pescaron siluriformes representados por *A.* cf. *homodon* y el género *Trichomycterus*, el primero fue capturado únicamente en S1. Las sabaletas *Brycon henni*, *Characidium phoxocephalum* y *Saccodon dariensis* se capturaron exclusivamente en la quebrada La Arenosa, aunque las dos primeras fueron más abundantes en S5 (antes de la regulación) y *Saccodon* en S6. *Cordylancistrus* solo fue capturado en S4.

Los resultados por sitio de muestreo presentaron a S5 (quebrada La Arenosa aguas arriba) y S3 (río Calderas aguas arriba) como los sitios con mayor abundancia de individuos (346 y 302, respectivamente). El taxón más abundante en cada sitio de muestreo fue *Hemibrycon* sp., independientemente del año de estudio (figura 20 y figura 21). Los sitios de muestreo S1 y S2 (río Tafetanes aguas arriba y abajo) fueron los de menor aporte de individuos, e incluso durante el monitoreo de agosto y noviembre de 2018 no se capturaron peces en S2 (río Tafetanes aguas abajo). Los sitios regulados presentaron abundancias de peces que casi duplicaron las de los ríos no regulados.

Todos los taxones encontrados son reportados para Colombia (Herrera-Collazos *et al.*, 2017) y para el Oriente de Antioquia (Jaramillo-Villa *et al.*, 2008). Según el *Plan nacional de especies migratorias* (Usma *et al.*, 2009), *Brycon henni* no es una especie migradora, pero trabajos sobre ecología y diversidad genética de la sabaleta la consideran como migradora y reofilica (Arboleda *et al.*, 2005; Pineda *et al.*, 2007). La sabaleta es una especie vedada por la Resolución 0127 de 1956 del Ministerio de Agricultura (reglamenta talla mínima y ejemplares por pescador), Resolución 0914 de 1962 del Ministerio de Agricultura (prohíbe comercio a nivel nacional) y la Resolución 670 de 1971 del Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables y del Ambiente (prohíbe pesca, transporte y comercio en Antioquia), y aunque esta regulación es vigente, la sabaleta no se registra en el libro rojo de peces dulceacuícolas (Mojica *et al.*, 2012), ni en la Resolución 912 de 2017 del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Por otra parte, *Saccodon dariensis* sí es reportada como migradora (Usma *et al.*, 2009), y se comenta que realiza desplazamientos cortos dentro de la misma cuenca.

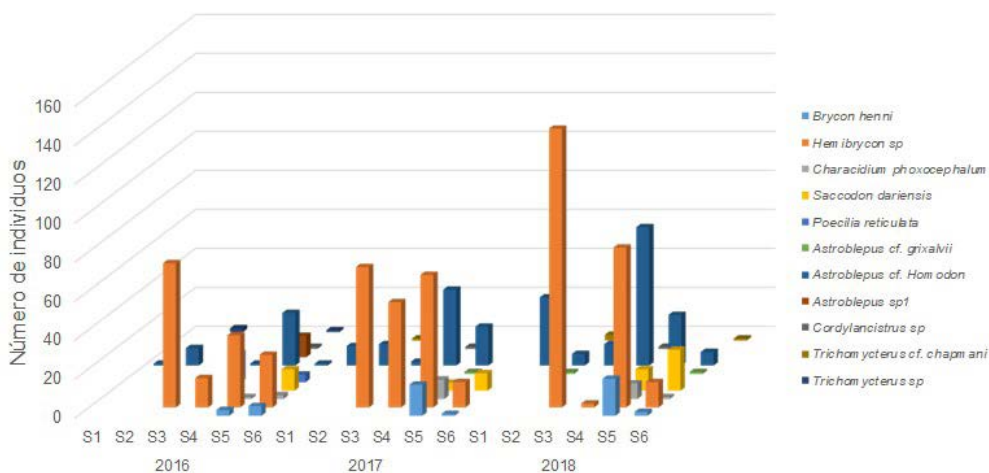


Figura 20. Distribución de abundancia de las especies ícticas capturadas en los ríos del sistema Calderas entre 2016 y 2018.

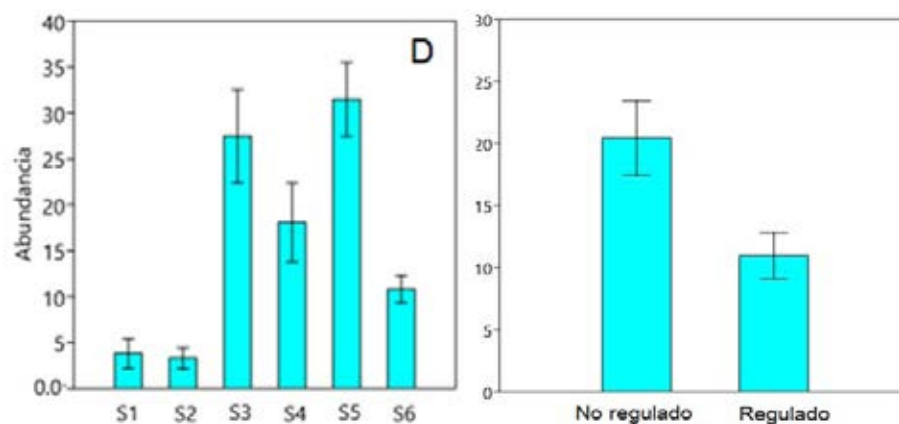


Figura 21. Distribución espacial de abundancia de peces en los ríos del sistema Calderas entre 2016 y 2018.

Los sitios S2 (río Tafetanes aguas abajo) y S4 (río Calderas aguas abajo) son lechos secos con influencia del caudal remanente después de trasvase o generación hidroeléctrica. Esto implica que el régimen natural se altera y las comunidades de peces busquen lugares apropiados para la sobrevivencia; es así como *Astroblepus* (De Crop *et al.*, 2013) y *Cordylancistrus* (Carvajal-Quintero *et al.*, 2015) con la ayuda de la boca en forma de ventosa, respiración alternativa y el impulso de las aletas pélvicas, se desplazan con mayor facilidad en comparación con los *Characiformes*, y llegan a lugares de alta pendiente y flujo constante de agua.

El mayor aporte de biomasa correspondió a *Hemibrycon* sp. por su abundancia, seguido de *Saccodon dariensis*, menos abundante, pero de mayor tamaño. A fin de proporcionar información adicional sobre el estado de las especies dominantes en la comunidad, durante 2018 se evaluó la relación longitud-peso a los tres taxones más abundantes, *Hemibrycon* sp., *Astroblepus* cf. *homodon* y *Saccodon dariensis* (figura 22). *A. cf. homodon* fue el único que presentó alometría negativa, lo cual indicó una tasa de crecimiento desproporcional, donde los peces estuvieron ganando más longitud que biomasa; sin embargo, durante el monitoreo de noviembre exhibió crecimiento isométrico. Esto al parecer es común en peces pequeños y con morfología dorso-ventral aplanada como pasa en el género *Astroblepus* (Frose, 2006). Otro taxón que presentó variación durante los muestreos de 2018 fue *Hemibrycon* sp., que en el acumulado presentó un crecimiento isométrico y en junio, alometría positiva, lo cual indicó que durante este período ganaron más biomasa que longitud, a diferencia de *Saccodon dariensis* que durante los tres períodos exhibió isometría (crecimiento proporcional).

Tabla 3. Composición de especies de peces en los sitios de muestreo de los ríos Tafétanes (S1 y S2), Calderas (S3 y S4) y la quebrada La Arenosa (S5 y S6) durante los monitoreos del sistema Calderas realizados entre el 2016 y 2018.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	2016						2017						2018											
			S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S1	S2	S3	S4	S5	S6						
Characiformes	Bryconidae	<i>Brycon henni</i>				3	5								16	1							19	2		
	Characidae	<i>Hemibrycon</i> sp.			74	15	37	27							72	54	68	13					143	2	82	13
	Crenuchidae	<i>Characidium phoxocephalum</i>				1	2									10								8	1	
	Parodontidae	<i>Saccodon dariensis</i>					11									4	9							11	21	
Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>				15	4																			
		<i>Astrobalepus</i> cf. <i>grixalvii</i>														1									1	
Siluriformes	Astroblepidae	<i>Astrobalepus</i> cf. <i>homodon</i>	1	9		1	27	1	10	11	2	39	20		35	6	11	71	26	7						
		<i>Astrobalepus</i> sp. 1					11																			
	Loricariidae	<i>Cordylancistrus</i> sp.				1						1						1								
	Trichomycteridae	<i>Trichomycterus</i> cf. <i>chapmani</i>									1										3					1
<i>Trichomycterus</i> sp.			2			1																				
TOTAL GENERAL			1	11	74	31	81	50	10	12	74	94	119	23	35	10	154	74	146	46						

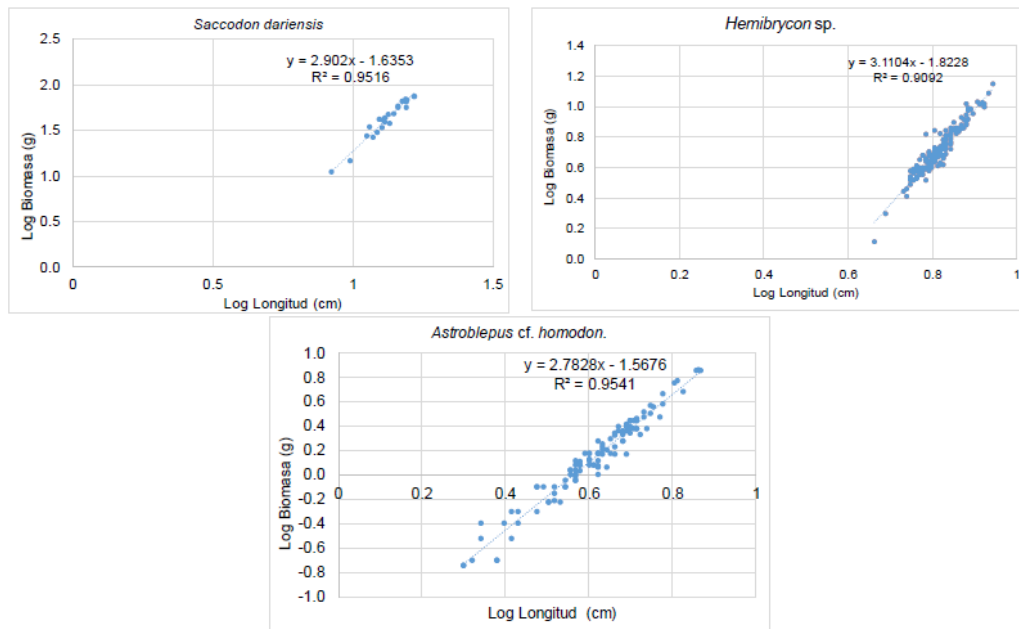


Figura 22. Gráfica doble logaritmo de la relación longitud–peso de los taxones, *Saccodon dariensis*, *Hemibrycon sp.* y *Astroblepus cf. homodon*, capturados en los sitios de muestreo ubicados en los ríos Tafetanes, Calderas y quebrada La Arenosa durante los muestreos de junio, agosto y noviembre del 2018. Fuente: ISAGEN–UCO (2018).

Del análisis hecho en ISAGÉN y UCO (2018) se desprende que los coeficientes de isometría obtenidos para cada especie durante cada muestreo confirmaron los resultados del crecimiento isométrico. Esto indica que los datos fueron apropiados para determinar el tipo de crecimiento y se ve sustentado por la significancia de la regresión ($r^2 > 0,95$) y el test de Student para verificar si la pendiente de crecimiento (b) era significativamente diferente del valor isométrico. El crecimiento isométrico se ha evidenciado en la mayoría de las especies, y demuestra que los individuos están aumentando proporcionalmente de tamaño; y los que presentan valores fuera del rango de isometría se debe a muestras no representativas o especies particulares con cambios morfológicos notables durante su ontogenia (Froese, 2006; Froese *et al.*, 2013). Otros autores (dos Santos *et al.*, 2004) indican que los parámetros de la relación talla–peso pueden diferir no solo entre especies, sino también entre poblaciones de la misma especie, y consideran que el coeficiente de crecimiento depende de las diferencias genéticas, sexuales, nutricionales y ambientales.

Los resultados de los análisis de GLM (modelos gaussianos) mostraron que no existieron efectos significativos del año o el período hidrológico sobre la abundancia (AIC = 942,94), riqueza Q0 (AIC = 156,86), diversidad Q1 (AIC = 112,41) y Q2 (AIC = 95,033). Solo se encontraron efectos del fenómeno ENSO sobre la riqueza Q0, los cuales fueron significativamente negativos con $p = 0,03$. Por otro lado, los efectos espaciales fueron importantes. El río Calderas y la quebrada La Arenosa antes del embalse tuvieron efectos significativamente positivos sobre la abundancia y la riqueza ($p < 0,05$).

La poca variación se debió a que durante cada período de muestreo se capturaron taxones y abundancias similares, mientras que las diferencias espaciales obedecieron a la abundancia en S3 (río Calderas aguas arriba) y en S5, en comparación con las mínimas capturas en S1 (río Tafetanes aguas arriba) y S2 (río Tafetanes aguas abajo). Las diferencias en la diversidad reflejaron la estructura de la comunidad en estos sitios de muestreo ubicados a menor altura sobre el nivel del mar.

Los resultados mostraron que la quebrada La Arenosa presentó entre 3 y 4 veces más especies que el río Tafetanes y entre 50 % y 100 % más especies que el río Calderas, de acuerdo con el período de muestreo. También se presentaron más especies dominantes en S5, aunque se evidenció un patrón de dominancia que se incrementó en los sitios regulados (figura 23). En cuanto a la variabilidad temporal, 2017 fue el año que presentó los menores valores para la riqueza Q0 y la diversidad de especies comunes (Q1), excepto en S5, donde se observaron diferencias e incluso se presentaron incrementos en algunos períodos.

Los resultados del análisis discriminante por composición de especies (figura 23) mostraron un 64 % de varianza explicada por el primer eje canónico y ratificaron los patrones descritos por los GLM y la bibliografía. Se observó un gradiente de incremento en la diversidad creciente entre el río Tafetanes y la quebrada La Arenosa, que coincidió con la disminución de la altitud y pendiente de las microcuencas, lo cual corresponde con la topografía del terreno en la parte alta de los ríos andinos que presenta homogeneidad de hábitat y permite suponer que estos ambientes tienen dinámicas autónomas y simples, factores que pueden ser determinantes en el bajo número de individuos y especies en el sitio de muestreo S1. En contraste, en la parte baja del gradiente, la heterogeneidad fue alta y frecuentemente presentó mayor diversidad de especies y de interacciones dentro de las redes tróficas, dado el mayor número de especies (Jaramillo-Villa *et al.*, 2008; 2010), tal como se presentó en S5 y S6 (quebrada La Arenosa). Cuando se discriminó la condición de regulación bajo diferentes fenómenos ENSO (discriminantes con 46 % de varianza explicada), se encontró que no hubo diferencias entre los sitios regulados en los diferentes momentos de muestreo, excepto durante el fenómeno de El Niño, momento en el cual los sitios regulados se diferenciaron por la presencia de *Cordylancistrus* sp., *Trichomycterus* sp., *Saccodon dariensis* y *Poecilia reticulata*. No obstante, en términos de riqueza o abundancia total no se observaron diferencias importantes durante los períodos ENSO (figura 24).

A diferencia de la composición de especies, la diversidad Q y la abundancia total no permitieron discriminar los períodos ENSO (figura 25), pero contribuyeron a explicar la variación entre sitios de muestreo, particularmente por la mayor abundancia en los sitios no regulados y la mayor diversidad Q y abundancia en la quebrada La Arenosa antes del trasvase (S5).

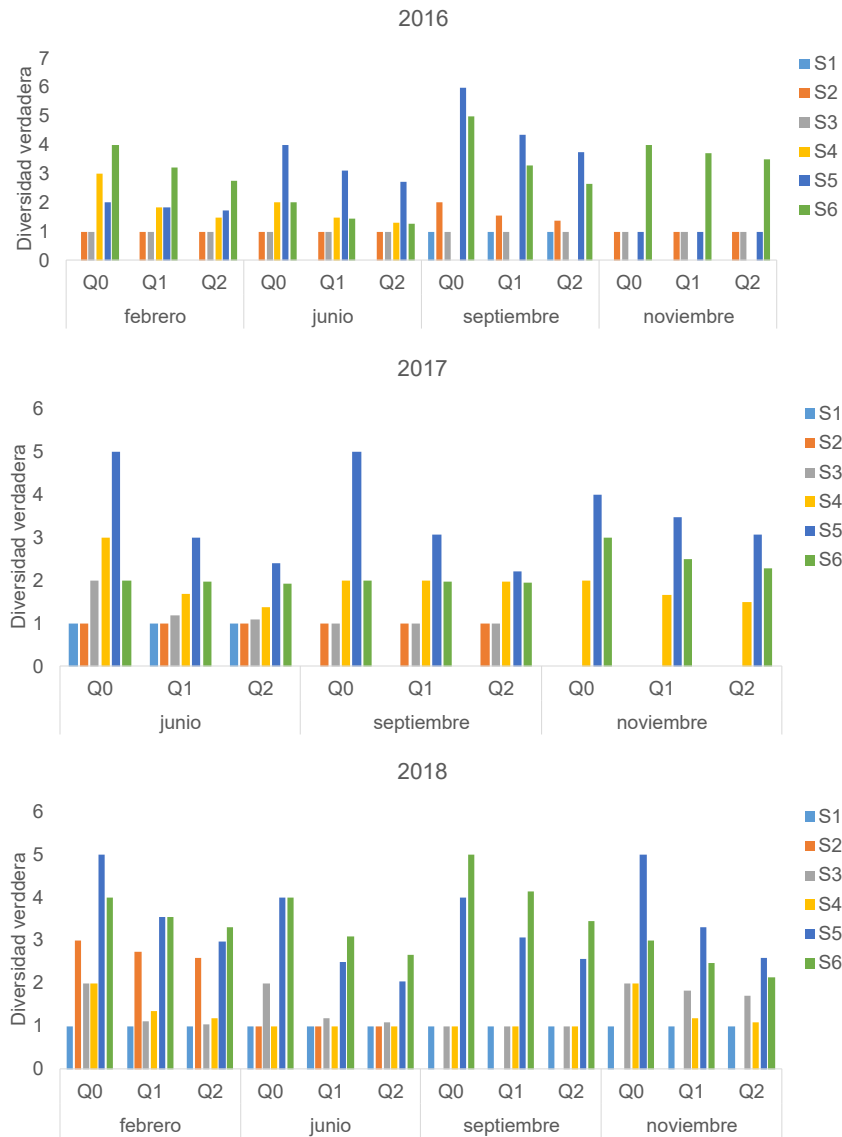
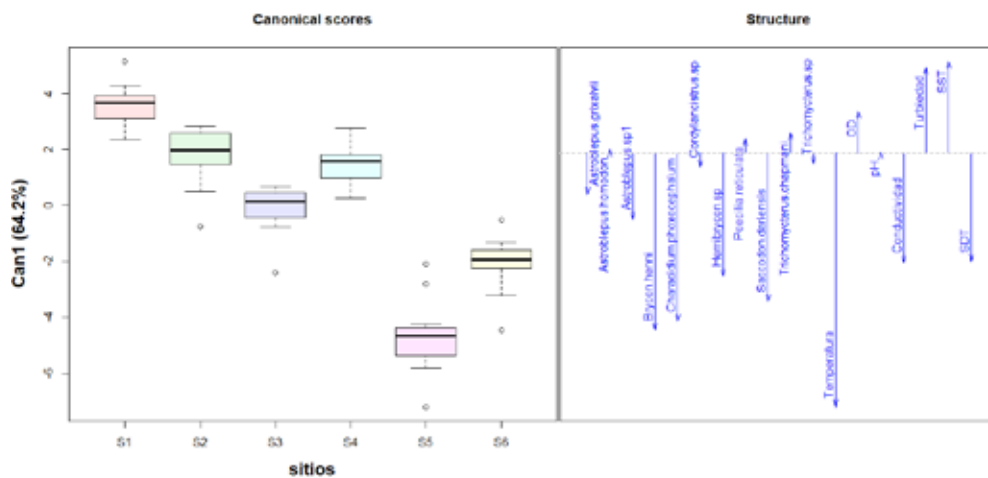


Figura 23. Diversidad verdadera basada en equivalentes de especies en los sitios de muestreo ubicados en los ríos Tafetanes, Calderas y quebrada La Arenosa entre 2016 y 2018. Q0: riqueza; Q1: equivalentes de especies comunes; Q2: equivalentes de especies abundantes.

La tabla 4 muestra la información sobre el grado de amenaza de extinción según el International Union for Conservation of Nature (IUCN, 2019), puesto que el libro rojo de peces dulceacuícolas de Colombia (Mojica *et al.*, 2012) y la Resolución 1912 de 2017 del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de Colombia no tienen información actualizada y solo presentan a *Characidium phoxocephalum* como una especie vulnerable y a *Saccodon dariensis* bajo preocupación menor (LC). Además, la misma Resolución recomienda usar el IUCN (2019) como guía para verificar los estados de amenaza para las especies colombianas.

De los taxones encontrados se reportan cuatro especies bajo la categoría de LC, lo cual significa que no cumplen con los requisitos para estar en peligro crítico, en peligro, vulnerable o casi amenazado. Esto sucede por la carencia de información, y en el caso de *Characidium phoxocephalum* (Alonso y Jiménez-Segura, 2016), *Brycon henni* (Villa-Navarro *et al.*, 2016), *Astroblepus grixalvii* (Velázquez *et al.*, 2016) y *Astroblepus homodon* (Lasso *et al.*, 2016), se menciona que no hay datos sobre los tamaños poblacionales de estas especies. En la tabla 4 también se muestra el origen de las especies, donde las endémicas y nativas son reportadas en la *Lista de especies de peces de agua dulce de Colombia* (Herrera-Collazos *et al.*, 2017). En la figura 26 se puede ver el registro fotográfico de las especies mencionadas.



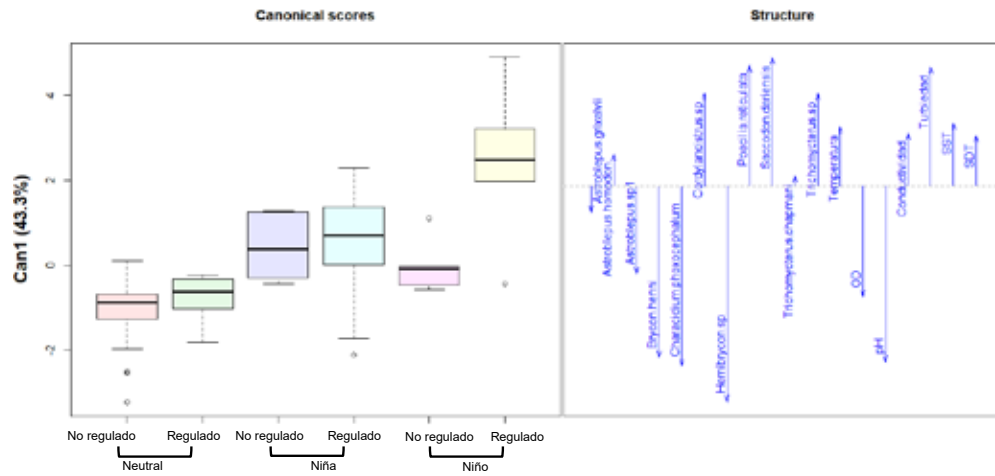


Figura 24. Análisis discriminante entre sitios regulados y no regulados del sistema calderas durante los períodos ENSO (2016–2018), basado en la composición taxonómica de la ictiofauna.

Tabla 4. Grado de amenaza y origen de los taxones de peces encontrados en los sitios de muestreo ubicados en los ríos Tafetanes, Calderas y quebrada La Arenosa entre el 2016 y 2018.

ESPECIES	GRADO DE AMENAZA IUCN (2019)	ORIGEN	USOS
<i>Saccodon dariensis</i>	Nativo		Consumo humano
<i>Characidium phoxocephalum</i>	LC (desconocido)	Endémico	No se conocen
<i>Brycon henni</i>	LC (desconocido)	Endémico	Consumo humano y pesca deportiva
<i>Astroblepus grivalvii</i>	LC (disminución)	Endémico	Consumo humano
<i>Astroblepus homodon</i>	LC (desconocido)	Endémico	Consumo humano
<i>Trichomycterus chapmani</i>	LC (desconocido)	Endémico	Consumo humano
<i>Poecilia reticulata</i>	LC (desconocido)	Nativo	Control biológico, decorativo

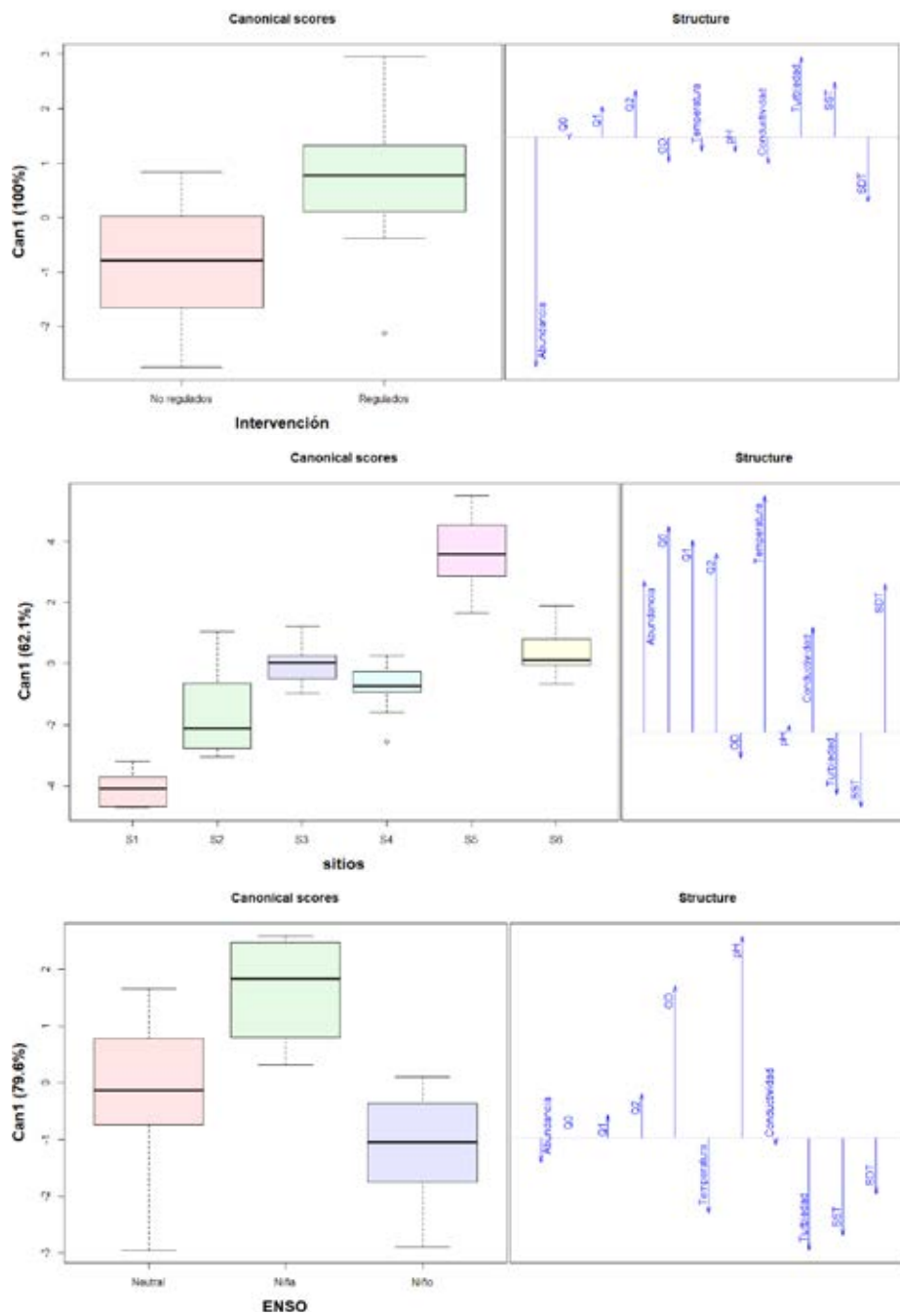


Figura 25. Análisis discriminante entre sitios de muestreo, grado de regulación y períodos ENSO, a partir de la abundancia y riqueza de peces y las características fisicoquímicas de las corrientes del sistema Calderas entre 2016 y 2018.



Hemibrycon sp.



Brycon henni



Astroblepus cf. *homodon*



Characidium phoxocephalum



Astroblepus cf. *grixalvii*



Cordylancistrus sp.

Figura 26. Registro fotográfico de las especies ícticas más abundantes y/o frecuentes en el sistema Calderas entre 2016 y 2018.

4. Afluentes del embalse Punchiná

Para el embalse Punchiná fueron tomadas en consideración las dos corrientes afluentes, RSC1 y RG2, cuyas localizaciones y registros fotográficos pueden ser observados en las figuras 27A y 27B, y se encuentran en jurisdicción de los municipios de San Carlos y Guatapé.

La cuenca del río Nare, a la que pertenecen las corrientes evaluadas, se localiza al oriente de la cordillera central de los Andes, en el departamento de Antioquia, y pertenece a la zona de vida de bosque húmedo tropical montano bajo (Holdridge, 1982), zonobioma húmedo tropical del valle del río Magdalena. Presenta temperaturas medias que oscilan entre 19 °C y 23 °C, con precipitaciones promedios anuales que van desde 1800 mm a 2500 mm (Forero *et al.*, 2014). Es una región influenciada por la zona de convergencia intertropical (ZCI) que recibe alta radiación y presenta interacción entre los vientos alisios del noreste y del sureste, lo cual favorece la condensación y precipitación. Su régimen de precipitación bimodal genera la distribución de las lluvias en dos períodos húmedos (abril a mayo y octubre a noviembre) y dos períodos secos (diciembre a marzo y junio a septiembre) (Barrera-Olarte, 2018).

El clima de la región está determinado principalmente por los accidentes orográficos y por fenómenos convectivos que, por efectos de la penetración de las masas de aire caliente ascendentes desde la planicie del río Magdalena, transitan por los cañones de el río Nare, Samaná Norte, Guatapé y San Carlos.

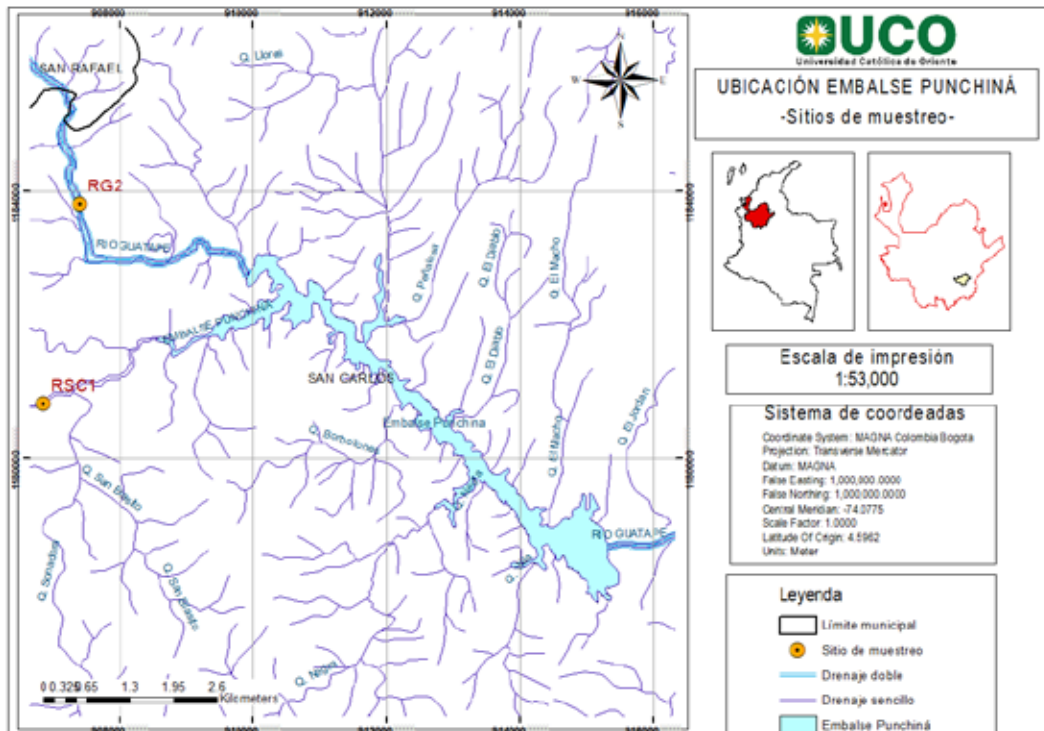


Figura 27A. Localización geográfica de los sitios de muestreo en los afluentes al embalse Punchiná.

Estas masas finalmente confluyen en una altiplanicie, que da origen a abundantes precipitaciones y forman el corredor óptimo pluvial del Oriente antioqueño (Corporación Autónoma Regional de las cuencas de los ríos Negro y Nare [CORNARE], 2016). Esta cuenca recoge numerosos afluentes, como ACSLOR, e indirectamente a los ríos Calderas, RG2 y RSC1 que también fueron analizados en este estudio. RSC1 y RG2, en el tramo anterior al embalse Punchiná, son ríos de media montaña, relativamente profundos, con aguas turbias que se mueven con flujo laminar y no presenta sustratos emergidos o acumulaciones de hojarasca.



RSC1: Río San Carlos



RG2: Río Guatapé

Figura 27B. Sitios de muestreo sobre los ríos San Carlos y Guatapé, afluentes al embalse Punchiná.

4.1. Fisisicoquímica

El GLM fue utilizado para analizar las diferentes variables fisicoquímicas de interés durante la temporalidad del estudio. Los factores de análisis fueron las estaciones de monitoreo (sobre RSC1 y RG2), los años de monitoreo, la época climática o temporalidad y el evento macroclimático ENSO. La figura 28 muestra el comportamiento de la temperatura del agua en las estaciones de monitoreo sobre el RSC1 y RG2 justo antes de la llegada al embalse Punchiná, y en relación con las estaciones de monitoreo, los años de monitoreo, época y el evento macroclimático.

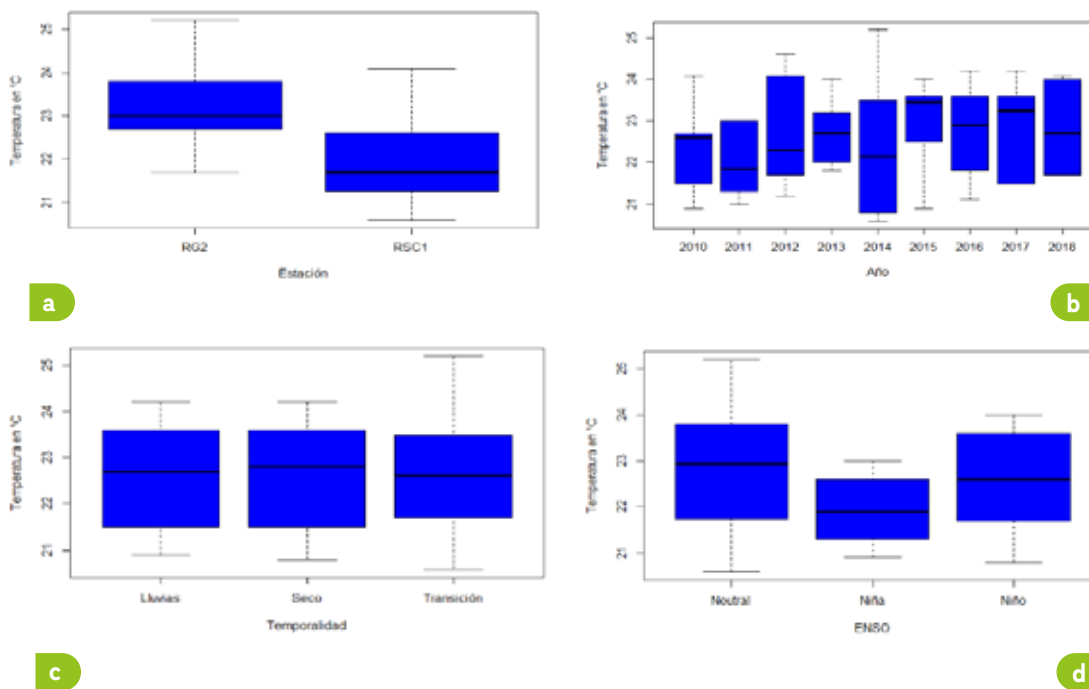


Figura 28. Comportamiento de la temperatura en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) estación; b) año; c) temporalidad y d) ENSO, entre 2010 y 2018

La variación de la temperatura estuvo entre los 20 °C y 25 °C, con promedio de 23 °C en RG2, mientras que la temperatura promedio del RSC1 estuvo levemente por debajo de los 22 °C. El GLM mostró una diferencia significativa entre las estaciones de monitoreo y la temperatura ($p = 6,6e^{-5}$).

En el tiempo, la temperatura presentó poca variabilidad. El 2014 fue el año con mayor oscilación en los valores reportados para este parámetro, y el 2011, el de menor oscilación. Así mismo, no se evidenciaron efectos significativos de las épocas climáticas de lluvia y sequía. Aun cuando para la temporada de transición, como es de esperarse, hubo una mayor variabilidad en la temperatura del agua de las estaciones de monitoreo, el valor medio se mantuvo prácticamente igual que en las otras temporalidades. En cuanto a los eventos climáticos, no se encontraron efectos en la temperatura de RSC1 y RG2 a lo largo de casi 10 años, solo se observó que, durante los eventos de La Niña, la temperatura se mantuvo estable entre 21 °C y 23 °C, mientras que, para El Niño, el rango de variabilidad fue un grado superior (entre 21 °C y 24 °C).

Tanto RSC1 como RG2 presentaron buena disponibilidad de OD a lo largo del período de análisis (2010-2018). No obstante, fue evidente la diferencia entre las concentraciones obtenidas en estos ríos, con valores promedio de 8,0 mg/l y 6,8 mg/l, respectivamente. Estadísticamente, para el OD, el GLM mostró efectos significativos negativos del sitio de muestreo RSC1 ($p = 2,89e^{-6}$) y el año 2018 ($p = 0,0371$). La figura 29 evidencia el comportamiento del OD en los ríos que abastecen el embalse Punchiná.

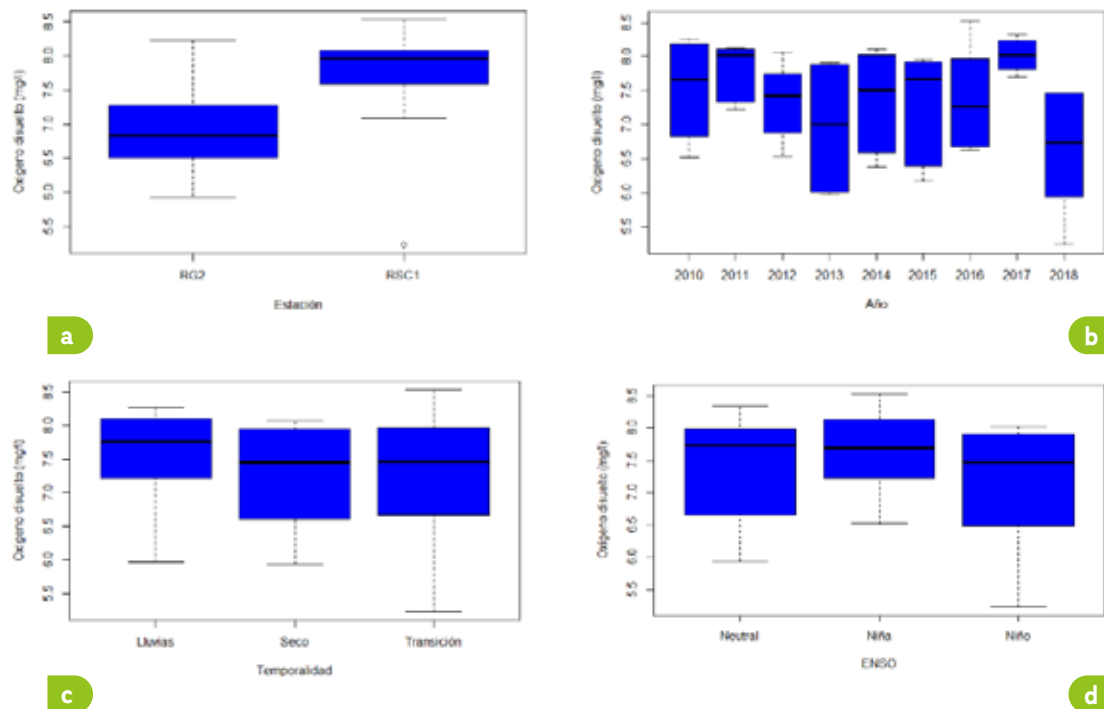


Figura 29. Comportamiento del OD en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) sitio de muestreo; b) año; c) temporalidad (período hidrológico) y d) ENSO, entre 2010 y 2018

Si bien el OD presentó variabilidad tanto espacial como temporal, las concentraciones correspondieron a condiciones de buena disponibilidad, incluso en el valor más bajo, que se presentó sobre RSC1 en junio de 2018 (5,24 mg/l). Prevalció la alta variabilidad de las concentraciones de OD en temporada de transición con respecto a las épocas secas o lluviosas. Sin embargo, este efecto no tuvo incidencia significativa sobre los valores promedio y mantuvo concentraciones alrededor de los 7,5 mg/l de OD, tanto para las diferentes temporalidades como para los diferentes eventos macroclimáticos.

El comportamiento de la conductividad eléctrica en los ríos afluentes al embalse Punchiná se caracterizó por mantenerse en todo el período de análisis por debajo de $61 \mu\text{S}/\text{cm}$. Se encontró en RSC1 una conductividad más baja que la de RG2. En promedio, $31,4 \mu\text{S}/\text{cm}$ y $41,9 \mu\text{S}/\text{cm}$, respectivamente. El GLM evidenció efectos significativos del sitio de muestreo sobre este parámetro ($p = 2,98e^{-6}$). En la figura 30 se muestra el comportamiento de la conductividad eléctrica en los diferentes sitios y momentos de muestreo.

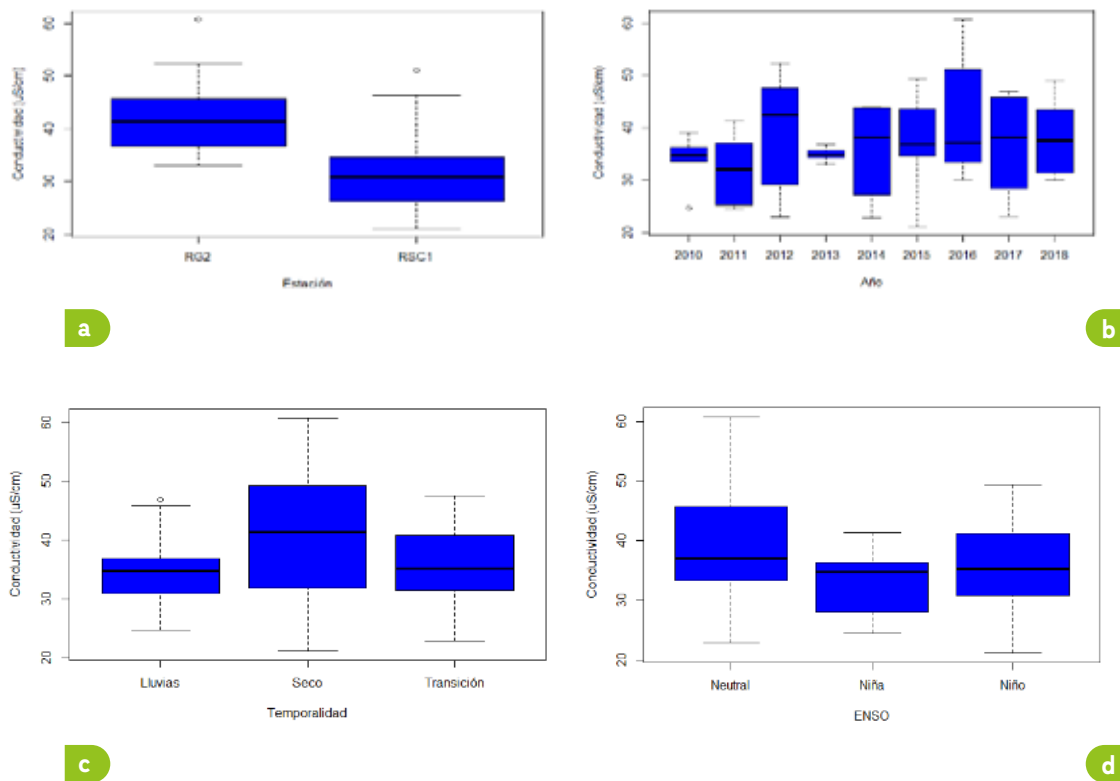


Figura 30. Comportamiento de la conductividad en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) estación; b) año; c) temporalidad (período hidrológico) y d) ENSO, entre 2010 y 2018

En el tiempo se presentó una gran variabilidad de la conductividad eléctrica para todos los años analizados, de entre los cuales, el 2012 fue el de mayor variación y el 2013, el de menor. Ambos estuvieron marcados por épocas Neutrales para eventos climatológicos ENSO.

El pH medido en estos ríos antes de su confluencia al embalse Punchiná fue ligeramente básico con fuerte tendencia a la neutralidad, igual que lo registrado en el embalse; el

RSC1 presentó un pH levemente superior al RG2. Esta fue la única diferencia significativa, con $p = 0,012$ para la estación RSC1. Los valores más altos registrados en el período de análisis fueron de 8,63 unidades de pH para RSC1 y 8,5 unidades de pH para RG2. La figura 31 evidencia la evolución del pH relacionado con el tiempo y el espacio.

Temporalmente, en 2017 el pH presentó una gran variabilidad en los registros obtenidos y el 2011, la menor variabilidad. Sin embargo, en los 9 años analizados los promedios anuales fluctuaron entre 6,4 y 8,63 unidades de pH. La temporalidad y evento climático parecieron no tener efecto significativo sobre la variabilidad de este parámetro.

En la figura 32 se evidencia el comportamiento de la DQO en los sitios RSC1 y RG2, y se asociaron con los factores de variabilidad más relevantes. La DQO determina el contenido total de la materia orgánica oxidable, biodegradable o no, y en la figura se observa cómo los valores reportados entre 2010 y 2018 para las dos estaciones analizadas fueron muy bajos, con concentraciones por debajo de 27 mg/l.

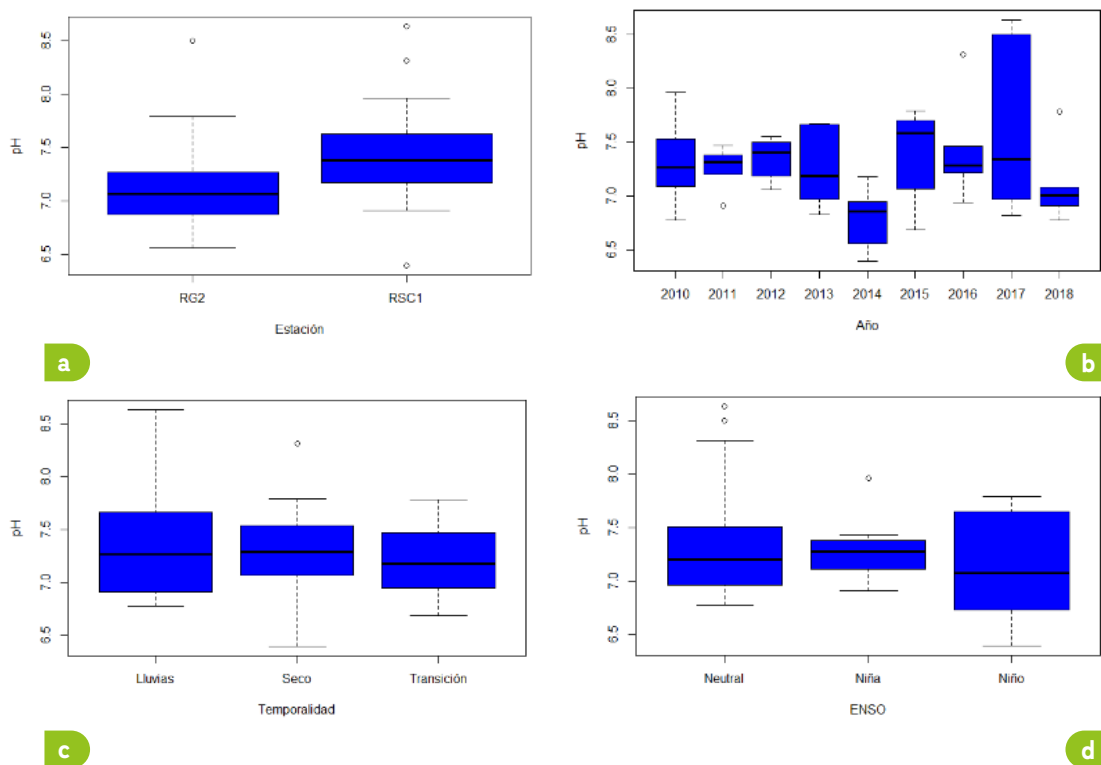


Figura 31. Comportamiento del pH en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) estación; b) año; c) temporalidad (período hidrológico) y d) ENSO, entre 2010 y 2018

Estadísticamente, el GLM arrojó efectos significativos positivos de todos los años a partir de 2011 sobre el parámetro DQO, con $p = 0,022$ para 2011; $p = 0,011$ para 2012; $p = 0,049$ para 2013; $p = 0,0047$ para 2014; $p = 0,0032$ para 2015; $p = 0,00125$ para 2016; $p = 0,00011$ para 2017; y $p = 4,28e^{-7}$ para 2018. No obstante, los valores en las concentraciones fueron tan bajos que probablemente dicha variación estuvo asociada al método de análisis más que al comportamiento del parámetro en las fuentes superficiales. Se resalta la estabilidad en la magnitud de las concentraciones para la época seca, donde los niveles en los ríos fueron bajos y estables.

La figura 33 muestra la variación de los SST en relación con los sitios de monitoreo, los años de medición y la temporalidad climática. En ella se observan concentraciones bajas con mayor variabilidad para RSC1, y para el año 2011, también se presentaron valores atípicos (*outliers*) tanto para las estaciones de monitoreo como para las temporadas climáticas. Esto es normal, puesto que se trata de un parámetro que naturalmente presenta alta variabilidad en aguas claras.

El GLM encontró un efecto significativo del sitio de muestreo sobre los SST, específicamente RSC1 ($p = 0,0088$). Probablemente, los sitios de medición estuvieron influenciados por las condiciones «aguas arriba». Aguas arriba, en RG2 se encuentra la central Playas, operada por EPM, que puede generar un efecto de sedimentación, mientras que aguas arriba en RSC1 tiene la entrada de la quebrada La Arenosa, que le aporta sólidos en suspensión.

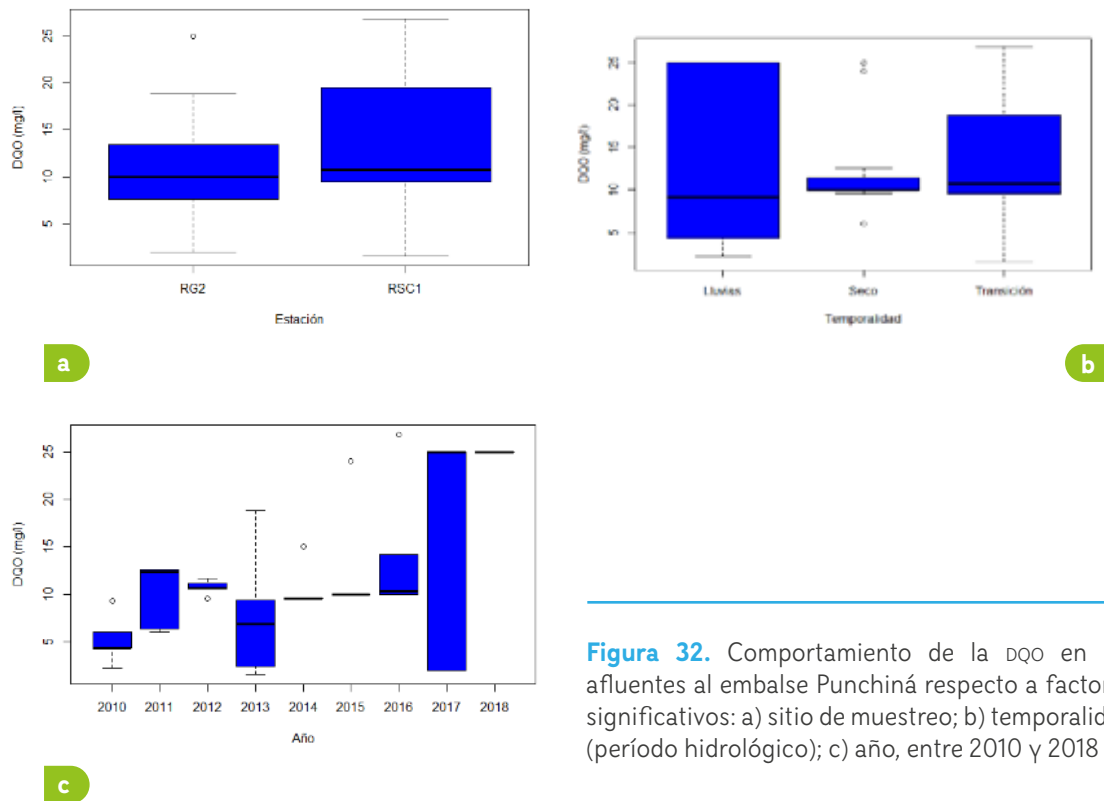


Figura 32. Comportamiento de la DQO en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) sitio de muestreo; b) temporalidad (período hidrológico); c) año, entre 2010 y 2018

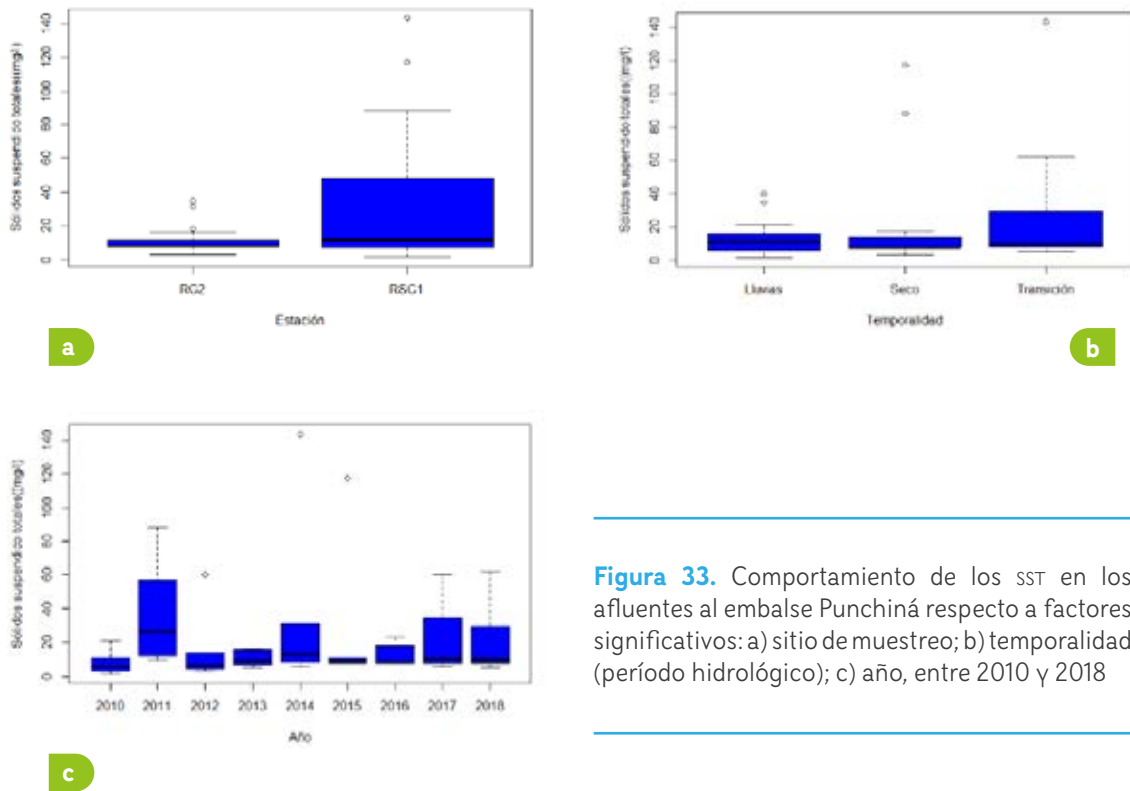
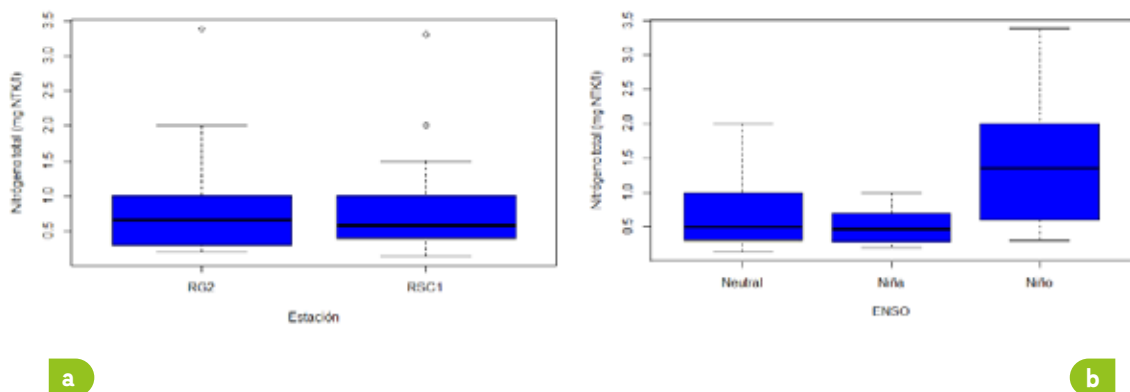


Figura 33. Comportamiento de los SST en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) sitio de muestreo; b) temporalidad (período hidrológico); c) año, entre 2010 y 2018

Los nutrientes representados por el nitrógeno se han monitoreado históricamente en varias formas, como nitritos, nitratos, nitrógeno amoniacal y nitrógeno total, sin embargo, solo se encontraron comportamientos relevantes para el nitrógeno total Kjeldahl (NTK) y los nitratos. En la figura 34 se evidencia el comportamiento significativo del NTK con respecto a algunos factores discriminantes.



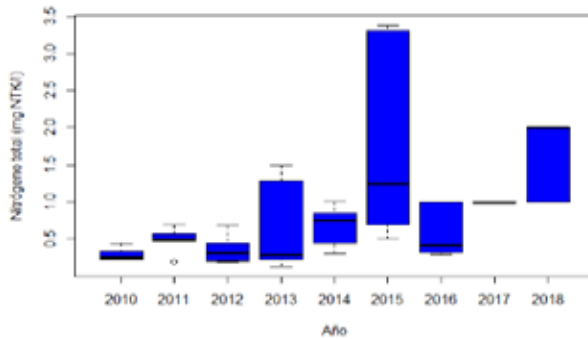


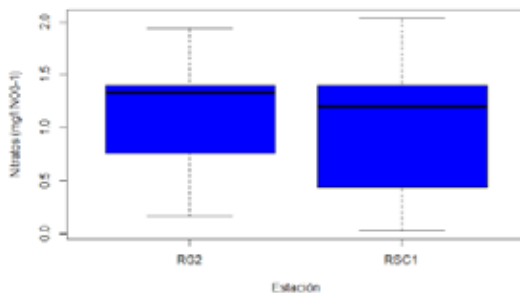
Figura 34. Comportamiento del NTK en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) estación; b) ENSO; c) año, entre 2010 y 2018

c

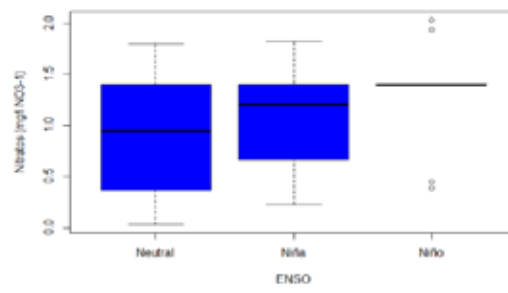
Los factores año y ENSO fueron importantes para el NTK y se observó una tendencia a incrementar su concentración con el tiempo, así como durante los eventos del fenómeno de El Niño. Todos los años presentaron efectos significativos importantes ($p < 0,0013$) sobre esta forma de nitrógeno que incluye el nitrógeno amoniacal y el nitrógeno orgánico. Este resultado es relevante, puesto que se trata de formas de nitrógeno que consumen oxígeno y dentro del embalse se puede presentar un efecto de acumulación. En cuanto a los eventos macroclimáticos, El Niño tuvo un efecto significativo positivo con el NTK ($p = 0,003$), así como la mayor variabilidad en los valores reportados.

En promedio, las concentraciones de NTK para los sitios de monitoreo se mantuvieron aproximadamente en 0,82 mg/l. Aunque se trata de concentraciones bajas con respecto a lo que típicamente contiene el agua residual doméstica, es importante mantener el monitoreo continuo a todas las formas de nitrógeno, puesto que aguas arriba se pueden presentar aumentos en descargas de agua residual que causen impactos negativos en el embalse.

En RSC1 y RG2 los nitratos presentaron concentraciones más altas con respecto a las diferentes formas de nitrógeno medidas. En la figura 35 se muestra el comportamiento de los nitratos con relación a factores significativos como los sitios de monitoreo, tiempo y eventos climáticos.



a



b

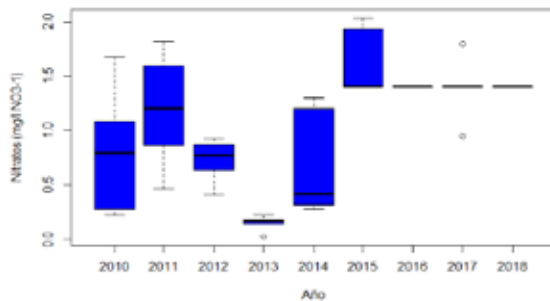
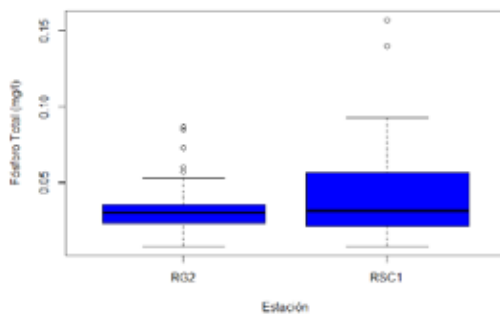


Figura 35. Comportamiento de los nitratos en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) estación; b) ENSO; c) año, entre 2010 y 2018

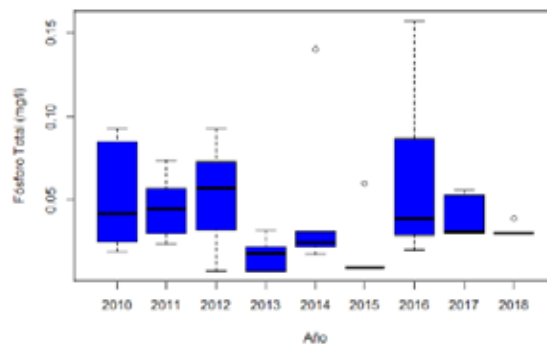
c

Los nitratos presentaron una variación similar en los dos ríos monitoreados y las concentraciones medias estuvieron alrededor de 1,3 mg/l. En cuanto a la evolución de las concentraciones con el tiempo, el GLM arrojó un efecto significativo positivo del año 2015 con $p = 8,35e^{-5}$. En junio de ese año se midieron las concentraciones más altas para ambos sitios de monitoreo, con 1,94 mg/l para RG2 y 2,03 mg/l para RSC1.

En la figura 36 se evidencia el comportamiento del fósforo total (PT) en los sitios y momentos de muestreo. De acuerdo con el GLM, las concentraciones de PT no fueron afectadas por los factores considerados, sitio de monitoreo, año y eventos macroclimáticos. Los valores de las concentraciones se mantuvieron bajas y con poca variabilidad. Algo semejante ocurrió con la concentración de hierro (figura 37). Este elemento existe de forma natural en suelos y es normal su presencia en aguas superficiales; sin embargo, las concentraciones registradas para estos ríos fueron bajas respecto a las que se pueden encontrar en la naturaleza. Los sitios RSC1 y RG2 no mostraron efectos significativos sobre las concentraciones de hierro y sus concentraciones medias fueron similares (alrededor de 1,0 mg/l). El GLM no encontró efecto de los factores analizados, es decir, los valores en las concentraciones de hierro total (FeT) permanecieron estables y bajas a lo largo del período (2010-2018) en los dos ríos monitoreados y para diferentes épocas y eventos climáticos.



a



b

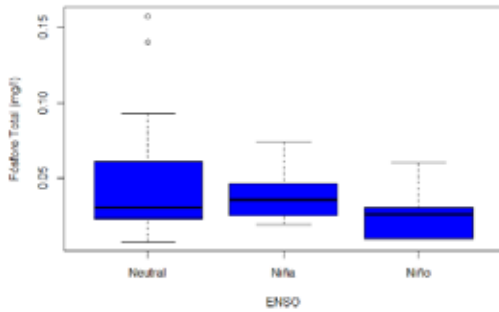
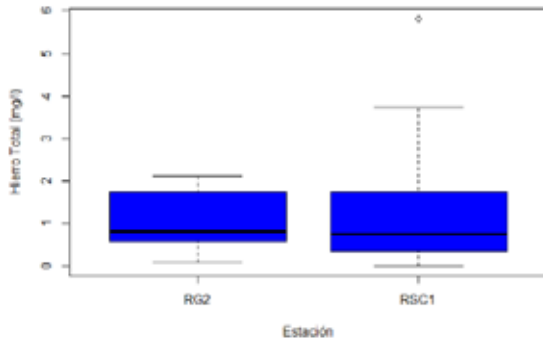
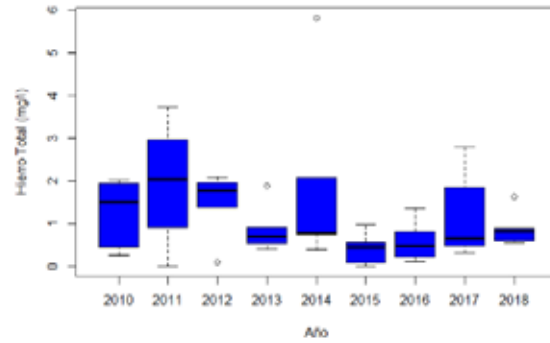


Figura 36. Comportamiento del PT en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) estación; b) ENSO; c) año, entre 2010 y 2018

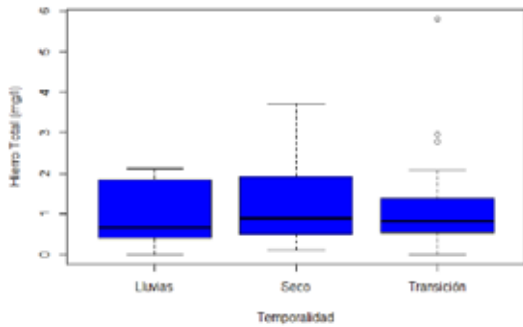
c



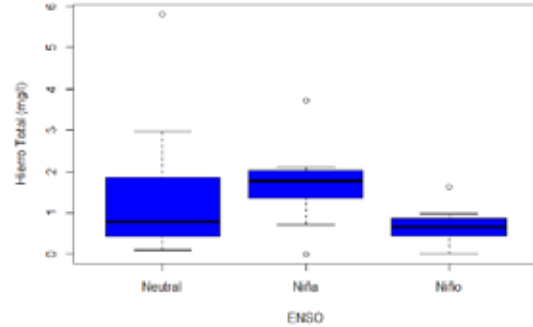
a



b



c



d

Figura 37. Comportamiento del FeT en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) estación; b) año; c) temporalidad (período hidrológico); d) ENSO, entre 2010 y 2018

La figura 38 muestra el comportamiento de los coliformes totales registrados en los sitios RSC1 y RG2 en los diferentes años de muestreo. Estadísticamente, no se encontraron efectos de los factores espaciales o temporales; esto evidenció la gran variabilidad que presentan los coliformes en ambientes naturales. Aún así, se resalta el aumento en la concentración de coliformes totales para el factor año, al igual que la gran variabilidad en los registros de este parámetro en los años 2012 y 2015. En términos generales, los valores encontrados se mantuvieron en los rangos de concentraciones típicas de fuentes superficiales poco intervenidas de forma antrópica o sin grandes descargas de agua residual.

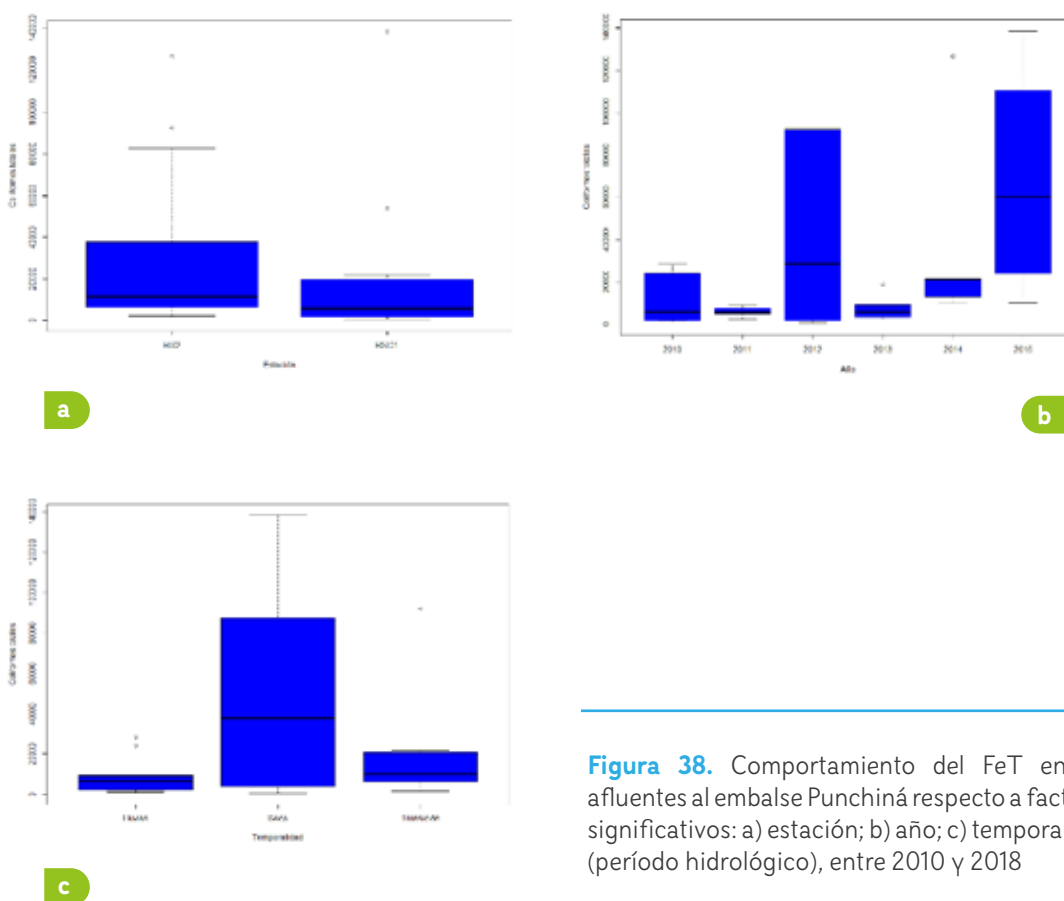
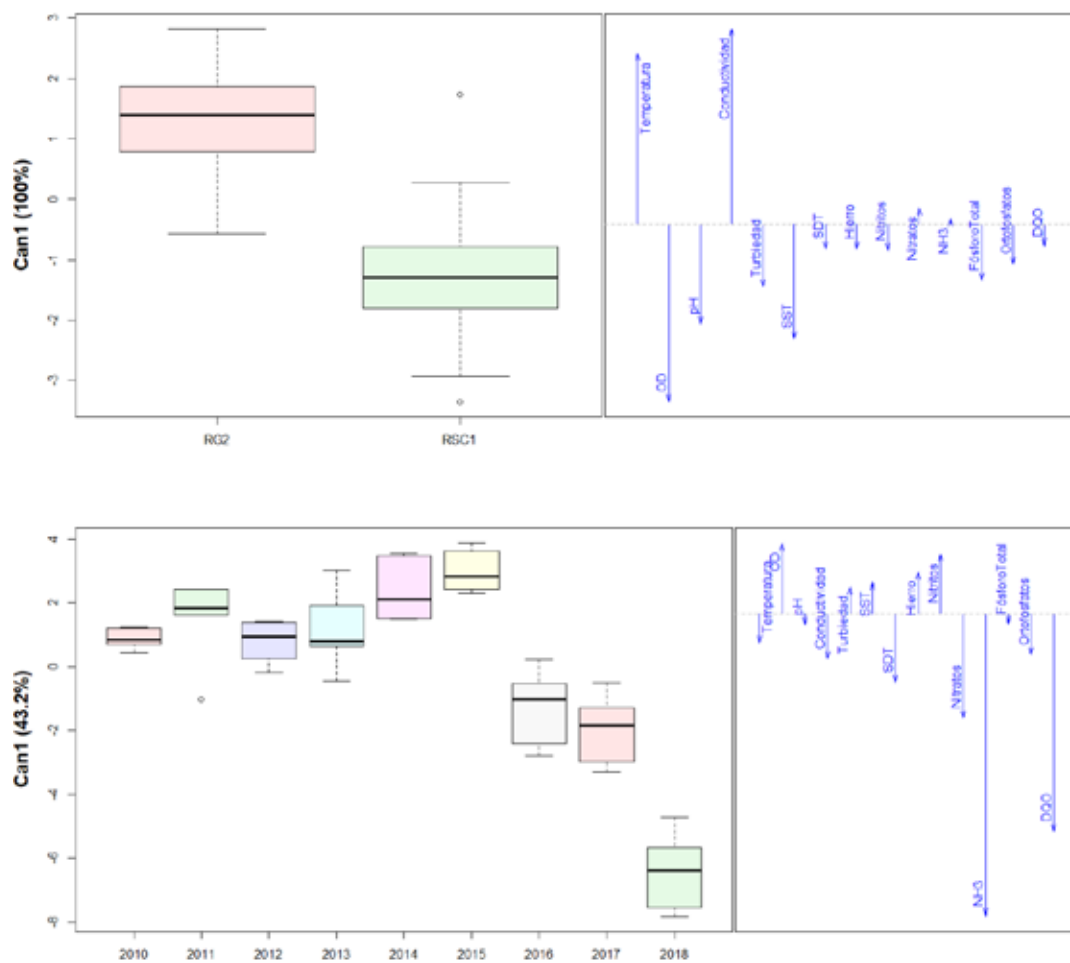


Figura 38. Comportamiento del FeT en los afluentes al embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) estación; b) año; c) temporalidad (período hidrológico), entre 2010 y 2018

Finalmente, el análisis discriminante encontró que existieron diferencias en las variables que permitieron distinguir sitios o momentos de muestreo. Estos ríos fueron diferenciados especialmente por los valores de temperatura y conductividad, OD y sólidos suspendidos

(100 % de varianza explicada por el primer eje canónico). Sin embargo, la concentración de nutrientes no presentó una influencia marcada sobre la discriminación, contrario a lo que ocurre cuando se evalúa el tiempo, puesto que tanto para diferenciar años como períodos macroclimáticos, la mayor contribución a la varianza fue dada por los nutrientes, aunque con un relativo bajo porcentaje de explicación, en especial, el nitrógeno, que permitió discriminar los años posteriores a 2016 (varianza explicada por el primer eje canónico 43 %). El fenómeno de El Niño (55 % de varianza explicada), si bien pudo ser discriminado principalmente por el cambio en los nutrientes, también mostró una clara diferenciación en la temperatura y la turbidez (figura 39).



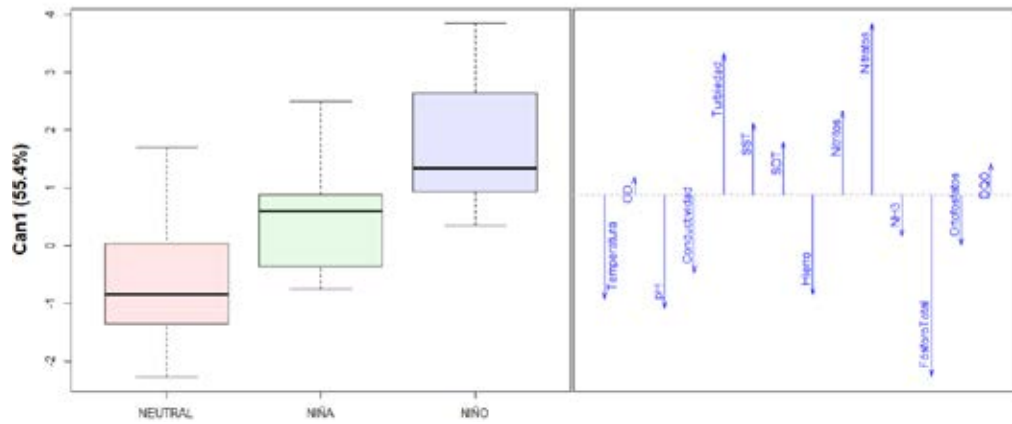


Figura 39. Análisis discriminante entre sitios de muestreo, años y períodos ENSO en los afluentes al embalse Punchiná entre 2010 y 2018.

4.2. Ficoperifiton

Desde que se iniciaron los monitoreos del ficoperifiton en el 2008 se recolectaron 3 973 908,5 individuos/cm² y se registró un total de 126 taxones, con un promedio general de 59 taxones por muestreo, lo que indicó alta regularidad en la riqueza de la comunidad en dicho período. Ello puede relacionarse con la prevalencia de las características de hábitat predominantes en las estaciones de muestreo, que son factores determinantes del establecimiento y desarrollo del ficoperifiton.

Cabe resaltar que, durante todos los monitoreos, la clase *Bacillariophyceae* (diatomeas) de la división *Bacillariophyta* y la *Chlorophyta* fueron los grupos que más contribuyeron a la riqueza del



ficoperifiton, mientras que, respecto a la densidad, *Bacillariophyta* y *Cyanobacteria* fueron las divisiones más representativas (tabla 5). La importancia de estos grupos radica en que morfológicamente son muy variados, por lo cual pueden desarrollarse en un amplio rango de condiciones, además son algas considerablemente plásticas y soportan gradientes marcados. A nivel de género, los más abundantes fueron las cianobacterias *Oscillatoria* y *Lyngbya*, las diatomeas *Navicula*, *Achnanthes*, *Synedra*, *Gomphonema*, *Eunotia*, *Luticola*, *Nitzschia*, *Fragilaria*, *Cymbella* y *Ulnaria* y la carofita *Cylindrocystis*.

Autores como Roldán y Ramírez (2008), Casco y Toja (2003), Gari y Corigliano (2004) han reconocido la importancia de las diatomeas y cianobacterias en el ficoperifiton, debido a que son organismos especializados en la fijación a los sustratos. Su morfología y hábitos de crecimiento les permiten soportar fluctuaciones del caudal, sustratos pequeños y alta turbidez, y de esta manera evitar pérdidas por arrastre. Si bien las diatomeas son básicamente unicelulares, también exhiben una gran diversidad de formas y muchas de ellas pueden formar colonias. Las formas de vida más comunes en los sistemas estudiados son las adheridas, como *Cocconeis* y *Achnanthes*, organismos que se fijan a los sustratos con toda la superficie de la valva y, por tanto, se denominan adnatas. Otras como *Navicula* y *Ulnaria* también se fijan, pero lo hacen a través de una sustancia mucilaginosa que secretan a través de un poro, mientras que *Cymbella* y *Gomphonema* lo hacen a través de un pedúnculo mucilaginoso. Las colonias pueden ser en forma de zigzag como las que forma *Tabellaria* aff. *flocculosa*, en rosetas como *Ulnaria*, con forma de estrella como *Nitzschia* o, en algunos casos, con forma de racimo como *Gomphonema* cuando se une a otros individuos a través de un mismo pedúnculo (Rimet y Bouchez, 2012). Todas estas formas de vida constituyen potentes mecanismos de supervivencia ante los cambios en las condiciones del hábitat. En el caso de las cianobacterias, las estrategias corresponden a la producción de mucílago espeso y formación de abundantes masas filamentosas. Aunque las algas verdes no fueron tan representativas, cabe mencionar que en este grupo se encontraron organismos filamentosos como *Mougeotia*, *Chaetophora* y *Oedogonium*, que formaron abundantes masas en las orillas de los ríos cuando el caudal fue bajo.

Según Komárek *et al.* (2003), los géneros *Lyngbya* y *Oscillatoria* tienen la capacidad de formar grandes masas en el perifiton, por lo que frecuentemente son dominantes en estas comunidades. Además, *Lyngbya* está provisto de una vaina mucilaginosa que lo adhiere fuertemente al sustrato y le provee humectación cuando el nivel del agua desciende (Casco y Toja, 2003).

Ambos géneros tienen bajas exigencias en relación con la calidad de agua, CO₂, sustancias inorgánicas y luz, por lo cual poseen ventajas competitivas sobre otros tipos de algas (Chorus y Bartram, 1999). *Achnanthes* se adhiere con toda la superficie de la valva a los sustratos; esta posición disminuye significativamente el riesgo de ser arrastrada por la corriente (Passy, 2007) y también posee tasas de multiplicación muy altas que le permiten duplicar su población en pocos días. *Navicula* puede crecer en ambientes oscuros y carentes de CO₂,

puesto que está constituida por sustancias de alto valor energético o fácilmente digeribles (Ramírez, 2000). *Gomphonema* es una diatomea que puede vivir en aguas limpias, pero soporta bien las aguas cargadas de materia orgánica y no parece ser muy sensible a la contaminación, por tanto, es relativamente común y se encuentra bastante extendida en diferentes sistemas lóticos. Se caracteriza por una amplia diversidad críptica que a veces es difícil de asociar con determinados parámetros o patrones de distribución geográfica. Desarrolla un tallo de mucílago a través de unos poros apicales en las células, con el cual se adhiere al sustrato. Las células de *Ulnaria* producen unos pedúnculos cortos. Este género ha sido reconocido por su capacidad de crecer en sistemas con altas concentraciones de nutrientes y materia orgánica, sin embargo, son muy sensibles a los disturbios físicos. La capacidad de formar colonias les permite extenderse hasta diferentes regiones del sustrato y explotar recursos a los cuales organismos con otros hábitos de crecimiento no pueden acceder.

De los 126 taxones que se han observado, solo 2 especies se registraron durante los 9 años de monitoreo realizados, lo que permite considerarlos habitantes constantes del sistema, mientras que 29 especies fueron ocasionales. Unos 63 taxones se consideraron raros, puesto que se encontraron por debajo de los valores promedio de frecuencia y abundancia, mientras que 32 se consideraron dominantes en términos de densidad y frecuencia, con lo cual se evidenció su capacidad de adaptación a la fluctuación espacial y temporal de las variables ambientales.

De acuerdo con el GLM, ajustado a la familia gaussiana, se encontraron pocos efectos significativos de los períodos de muestreo sobre la abundancia o riqueza de especies. Los años 2010 y 2013 tuvieron un efecto positivo sobre la densidad con un $p < 0,03$ y $AIC = 1359$ (figura 40). No obstante, durante este año la riqueza Q_0 presentó una disminución significativa ($p = 0,03$), al igual que en 2017 ($p = 0,004$). Los modelos que mejor se ajustaron en el caso de la riqueza obtuvieron valores de $AIC = 366,97$ y $262,58$ para Q_0 y Q_1 , respectivamente; y para Q_2 se ajustó el modelo de familia gaussiana, con un $AIC = 228,74$. De acuerdo con el modelo, la riqueza de especies total (Q_0) y de especies comunes Q_1 fue afectada negativamente por el sitio RSC1 y por el año 2013, y especialmente por el 2017 ($p < 0,05$). La diversidad de especies dominantes Q_2 también fue afectada negativa y significativamente por el sitio RSC1, pero los años no mostraron efectos significativos. No se encontraron efectos significativos del ENSO sobre ninguno de los parámetros (figura 40). Durante los 9 años de estudio se observaron variaciones en la densidad total, con máximos en los años 2013 y 2014, mientras que, a partir de 2015, y particularmente en 2017, la densidad disminuyó en 50 % o más. Esta dinámica refleja las limitaciones bajo las cuales se desarrolla el ficoperifiton bajo condiciones de caudales fluctuantes, ya sea por los períodos hidrológicos o la regulación, alta turbidez y baja calidad de los sustratos, factores que promueven el desprendimiento y arrastre de las células (Díaz-Quiroz y Rivera-Rondón, 2004).

Tabla 5. Géneros ficolperifíticos reportados en las estaciones de muestreo de los ríos tributarios y el efuente del embalse Punchiná entre el 2010 y 2018.

DIVISION	TAXÓN	2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018	
		RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1
	<i>Achnanthes</i> aff. <i>inflata</i> sp.	208,76	186,13					26,02				24,74	49,47					11,01	
	<i>Achnanthes</i> sp.	58781,4	106747	5366,04	1754,93	186461,06	1842,05	44838,15	75900,95	96764,61	435,69	395,77	173,16	4427,62	6251,43	1993,67	159,02	426,69	3911,91
	<i>Achnantheidium</i> sp.	214,42	1072,08		44,13	54,96	88,26	42,99	2473,53	50,42		24,74		49,48	65,97				100,37
	aff. <i>Luticola</i> sp.	4264,54	237,61	237,61	1181,26	190,24	268,16	2473,53	32291,71	397,66	178,85								
	<i>Amphipleura</i> sp.	626,27																	
	<i>Amphora</i> sp.	186,13		39,6	106,36				26,02	51,37		24,74							
	<i>Anomooneis</i> sp.							42,99						24,74	206,13				
	<i>Aulacoseira</i> cf. <i>granulata</i> sp.													49,47					38,53
	<i>Caparotgramma</i> sp.					109,91													
	<i>Cocconeis</i> sp.	208,76	1763,41			54,96	29,42	2473,53	26,02	2498,27	25,68						67,14	24,74	24,74
	<i>Cyclotella</i> sp.	1647,43	1597,09	295,32		54,96				2498,27				326,52				11,01	
	<i>Cymatopleura</i> sp.														164,9		42,4		
	<i>Cymbella</i> sp.	20637,59	54662,25	39,6	1010,41	203,67	62,23	4947,07	2516,52	2626,69	51,37	222,62	74,21	445,24	1632,53	24,74		333,92	2931,58
	<i>Cymbella</i> sp.1															79,15	282,69	107,19	
	<i>Cymbella</i> sp. 2															356,19	752,66		
	<i>Cymbopleura</i> sp.											24,74			49,47				
	<i>Diadesmis</i> sp.													24,74	371,03	148,41	24,74		173,15
	<i>Diatoma</i> sp.	631,94	317,95											24,74	41,23				
	<i>Diploneis</i> sp.								2473,53					24,74	1830,41				
	<i>Encyonema</i> sp.			3183,98	2391,94	3157,31	2658,97	52021,14	30219,85	63643,89	870,43	1335,71	222,62	4971,8					
	<i>Eunotia</i> sp.	857,66	1353,24	153,31	160,67	81,47	14841,2			13041,22	25,68	74,22	49,47	1137,82		351,24	67,14	735,26	61,84
	<i>Fragilaria</i> sp.	13597,53	214,42	198,01		121,07		2473,53		12367,67		247,36	74,21	1301,09	29,68	865,73	176,68		
	<i>Fragilaria</i> sp.1															2938,56		100,98	596,49
	<i>Fragilaria</i> sp. 2															54,42	127,21	8,25	37,1
	<i>Frustulia</i> sp.	857,66	428,83		53,18	149,51	88,26		26,02	2499,21				79,16	123,68		42,4	27,09	160,78
	<i>Gomphonema</i> aff. <i>augur</i> sp.	631,94	158,97	118,81		274,79				56941,68				153,37					
	<i>Gomphonema</i> aff. <i>parvulum</i> sp.	428,83	214,42	633,63		294,84	32,81	17314,73	16,97	177,89	25,68	1805,68	74,21	6139,31					
	<i>Gomphonema</i> aff. <i>truncatum</i> sp.					39,6		16,97	26,02					54,42	107,19				

Bacillariophyta

DIVISIÓN	TAXÓN	2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018	
		RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1
	<i>Gomphonema</i> sp.	4361,28	2909,59	1446,03	31,68	1458,31	32,81	98975,27	59,96	40905,48	177,89	791,54	197,88	18784,02	230,87	4620,56	300,36	591,96	1896,52
	<i>Gyrosigma</i> sp.			79,2		40,73													
	<i>Hannaea</i> sp.													24,74				8,25	24,74
	<i>Hantzschia</i> sp.						95,05	2473,53						49,48					
	<i>Luficola</i> sp.											123,68	24,74	5748,5	2682,96	49,48	1558,33	272,43	176
	<i>Melosira</i> sp.	158,97				732,06		2473,53		51,37	98,94	98,94		84,1	1492,36			8,25	239,26
	<i>Meridion</i> sp.								26,02										
	<i>Navicula</i> sp.	169468,77	94442,19	5419,78	2316,13	1989,95	775,06	76842,46	136207,13	48475,44	562,22	247,36	222,62	2790,14	18879,65	4333,63	696,12	1223,59	32364,98
	<i>Nitzschia</i> aff. <i>acicularis</i> sp.	772,8	214,42			2208,8	205,93		33,94	50,42	24,74	24,74		24,74	2885,79				
	<i>Nitzschia</i> aff. <i>clausii</i> sp.	1021,16	558,38	226,86	44,13					25,68			24,74						
	<i>Nitzschia</i> aff. <i>linearis</i> sp.	930,64								2473,53									
	<i>Nitzschia</i> aff. <i>obtusata</i> sp.	186,13	2626,17																
	<i>Nitzschia</i> aff. <i>signoidea</i> sp.				88,82														
	<i>Nitzschia</i> cf. <i>Acicularis</i> sp.																	21,2	
	<i>Nitzschia</i> cf. <i>Clausii</i> sp.																	11,01	38,53
	<i>Nitzschia</i> sp.	27074	1271,78	8116,09	521,61	11211,97	736,59	14969,05	59,96	28715,77	645,96	296,83	98,94	8014,24	4810,2	74,21	24,74	54,18	577,46
	<i>Pinnularia</i> sp.	1495,25	32375,54	128,99		80,33			42,99	25,68		24,74		103,9	1508,86	29,68	67,14	8,25	572,21
	<i>Reimeria</i> sp.							2473,53		24,74		24,74			54,42			11,01	112,74
	<i>Rhoicosphenia</i> sp.		372,26					2473,53		2473,53		49,47							
	<i>Rhopelodia</i> sp.		214,42				58,84			24,74	49,47			49,48	41,23				112,74
	<i>Sellaphora</i> sp.		186,13							25,68				24,74					
	<i>Stauroneis</i> sp.		372,26																
	<i>Surrella</i> sp.	417,52	8793,85	79,2	176,51	80,33	29,42		17374,69		2550,58	49,48		296,83	476,22		296,82	10,6	1202,95
	<i>Synedra</i> sp.	214976,8	5888,21	514,82	479,75	4459,15	4274,73	4947,07	2516,52										

DIVISIÓN	TAXÓN	2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018	
		RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1
	<i>Tabellaria</i> aff. <i>flocculosa</i> sp.	16411,52	3396,69	39,6	340,58	39,6	359,81	2473,53	4990,06	509,89	149,36	197,89	49,48	331,47	1048,77	201,42			
	<i>Tabellaria</i> cf. <i>flocculosa</i> sp.																	681,65	
	<i>Tryblionella</i> sp.					40,73													
	<i>Ulnaria</i> sp.									63990,13	50,42	692,59	98,95	3878,51	2846,21	208,49	588,71	144,11	1613,49
	<i>Actinotaenium</i> sp.		428,83			54,96	32,81	2473,53		25,68	24,74		54,42	24,74				24,74	
	<i>Closterium</i> sp.	214,42		39,6		39,6								79,16			19,26		
	<i>Cosmarium</i> sp.	1072,08		158,41		39,6			26,02	2576,27		24,74		217,69			8,25	61,84	
	<i>Cylindrocapsa</i> sp.	1004,2	122955,43	196,88												42,4			
	<i>Desmidiium</i> sp.	417,52																	
	<i>Euastrum</i> sp.											24,74							
	<i>Genicularia</i> sp.					1546,73													
	<i>Mesotaenium</i> sp.								2473,53										
	<i>Mougeotia</i> sp.	1861,28		118,81		990,04		2558,39		154,11		24,74		1028,98	41,23		10,6	24,74	
	<i>Spirogyra</i> sp.	21655,92	5519,35	39,6										24,74				24,74	
	<i>Staurastrum</i> aff. <i>renardii</i> sp.													49,48					
	<i>Staurastrum</i> sp.														41,23				
	<i>Staurodesmus</i> sp.				106,36														
	<i>Zygnema</i> sp.	2702,53				9525,91								24,74					

Charophyta

DIVISION	TAXÓN	2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018	
		RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1
	<i>aff. Chlamydomonas sp.</i>			49,22															
	<i>Chaetophora sp.</i>					39,6	8513,24											16,49	
	<i>Characium sp.</i>					6869,69	3380,86											253,18	
	<i>Chlorococcum sp.</i>	12442,86	45330,96	344,53	319,08		98,44												
	<i>Cladophora sp.</i>																	19,26	
	<i>Coelastrum sp.</i>																		37,1
	<i>Crucigenia sp.</i>	372,26		49,22	31,68					24,74									
	<i>Desmodesmus sp.</i>													29,68	164,91				
	<i>Dictosphaerium sp.</i>														49,47				
	<i>Eudorina sp.</i>		214,42																
	<i>Korschikovella sp.</i>						1305,73												21,61
	<i>Microspora sp.</i>					570,26													
	<i>Monoraphidium sp.</i>																24,74		
	<i>Oedogonium sp.</i>	186,13	857,66			904,69	81,47	4973,09		25,68			24,74	173,15	65,97	24,74			10,6
	<i>Pandorina sp.</i>	186,13	372,26																
	<i>Pectinodesmus sp.</i>																		37,1
	<i>Phytelios sp.</i>	857,66																	
	<i>Scenedesmus sp.</i>	186,13																	
	<i>Schroederia sp.</i>	214,42		79,2						24,74			24,74	24,74	79,16				
	<i>Siderocelis sp.</i>									24,74									
	<i>Sitigeoclonium sp.</i>	372,26																	
	<i>Ulothrix sp.</i>	428,83	1271,78																
	<i>Cryptomonas sp.</i>							2473,53		25,68	25,68	24,74	128,64	29,68				21,2	

Chlorophyta

Cryptophyta

DIVISIÓN	TAXÓN	2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018		
		RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	
Cyanobacteria	<i>aff. Cyanosarcina</i> sp.			49,79																
	<i>aff. Dolichospermum</i> sp.			109,91	176,51															
	<i>aff. Stigonema</i> sp.	20255,14																		
	<i>Anabaena</i> sp.												24,74		288,58				63,25	37,1
	<i>Aphanocapsa</i> sp.																			
	<i>Borzia</i> aff. <i>trifoliaris</i> sp.			177,64	107,49	134,16	32,81				24,74	25,68								
	<i>Borzia</i> sp.	1613,48	587,8																	
	<i>Calothrix</i> sp.			54,96					2473,53					24,74		217,68	742,06		10,6	
	<i>Chroococcus</i> sp.	5556,12	8000,11	3767,82	1817,15		98,44		14841,2		24,74		717,32		2176,71	24,74	49,47		10,6	
	<i>Chroocoidopsis</i> sp.	3536,43																		
	<i>Coelosphaerium</i> sp.	3548,88	158,97																	
	<i>Cylindrospermopsis</i> sp.	208,76	158,97																	
	<i>Dolichospermum</i> sp.																			
	<i>Eucapsis</i> sp.			49,79	19901,56															
	<i>Eucapsis</i> sp.			49,79																
	<i>Lynghya limnetica</i> sp.		5574,79																	
	<i>Lynghya</i> sp.	5878,03	47675,94	9240,21	32135,1	98283,87	6398,5	37604,24	59798,15	28836,09	372,93	47739,18	20184,03	18709,81	4252,83	8434,76	10533,72	3824,95	1669,63	
	<i>Merismopedia</i> sp.													29,68					11,01	
	<i>Microcystis</i> sp.	603,65	345,1	64,49	63,36	3462,32														
	<i>Myxosarcina</i> sp.	208,76	428,83	1003,62	95,04		32,81		7420,6				98,95	2201,44		24,74				
	<i>Oscillatoria</i> sp.	3813,65	26376,71	3396,7	15039,6	16003,78	7972,39	354671,35	213105,16	28535,69	596,49	9745,72	3932,92	4907,49	2821,48	1865,04	7950,64	1028,23	2759,42	
	<i>Phormidium</i> sp.																	293,29	10,6	74,21
	<i>Pseudanabaena</i> sp.																		76,97	75,63
<i>Spirulina</i> sp.	186,13																			
<i>Euglena</i> sp.	9811,61		162,93									24,74								
<i>Lepocincis</i> sp.																			11,01	
<i>Trachelomonas</i> aff. <i>volvocina</i> sp.						32,81	26,02					24,74			29,68					
<i>Trachelomonas</i> cf. <i>volvocina</i> sp.																24,74				
<i>Trachelomonas</i> sp.	400,55		24,89			285,13								222,63						
<i>Panvodinium</i> sp.														54,42	41,23			32,21		
<i>Peridinium</i> sp.	417,52			39,6						2523										
<i>Dinobryon</i> aff. <i>bavaricum</i> sp.																				
<i>Dinobryon</i> sp.	394,89		24,89	40,73	26,02	40,73	26,02			24,74				212,74				74,21	53,41	
<i>Mallomonas</i> sp.		1430,75																		

Euglenozoa

Miozoa

Ochrophyta

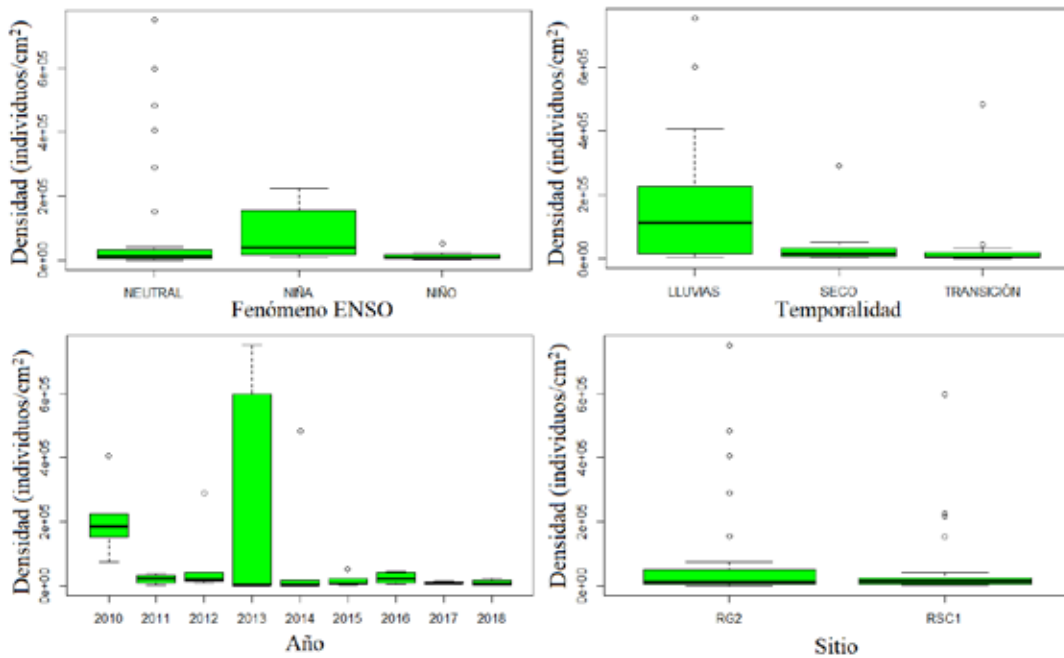


Figura 40. Distribución espacial y temporal de la densidad de algas perifíticas en los afluentes al embalse Punchiná, respecto a factores significativos: sitios de muestreo, momento hidrológico, año y período ENSO.

Algo semejante ocurrió con la riqueza (figura 41). En 2013 —y especialmente en 2017— se observó una reducción que coincidió con incrementos importantes en el nivel del agua y la velocidad de la corriente

La composición de especies mostró diferencias entre sitios de muestreo (100 % de varianza explicada por el primer eje canónico) y entre los períodos ENSO (82 % de varianza explicada) (figura 42). En el sitio RSC1 se encontró una mayor densidad de las clases *Chlorophyceae*, *Conjugatophyceae* y *Synurophyceae* bajo condiciones de mayor oxigenación y sólidos en suspensión, mientras que el sitio RG2 mostró mayor presencia de los demás grupos, en especial de *Chrysophyceae*, asociados a mayor temperatura y conductividad. Para discriminar los años de muestreo fue mayor la contribución de la composición taxonómica que de las variables ambientales (83 % de varianza explicada). El 2010 presentó las mayores diferencias en composición, debido a la mayor abundancia de la mayoría de los grupos. En cuanto a los fenómenos ENSO, se discriminó La Niña por la abundancia de *Chlorophyceae*,

Conjugatophyceae (género *Cylindrocystis*), *Crysophyceae* (género *Dinobryon*) y *Trebouxiophyceae* (*Chlorophyta*), asociados a una mayor concentración de ortofosfatos y OD.

El análisis discriminante espacial y temporal a partir de variables ambientales, valores de diversidad Q y composición de especies de Olmstead-Tukey explicó varianzas entre el 39 % (diferencias entre años) hasta el 100 % (diferencias en sitios de muestreo) por el primer eje canónico. Las variables ambientales fueron las más importantes en la discriminación de sitios y las biológicas, en la discriminación de años de muestreo.

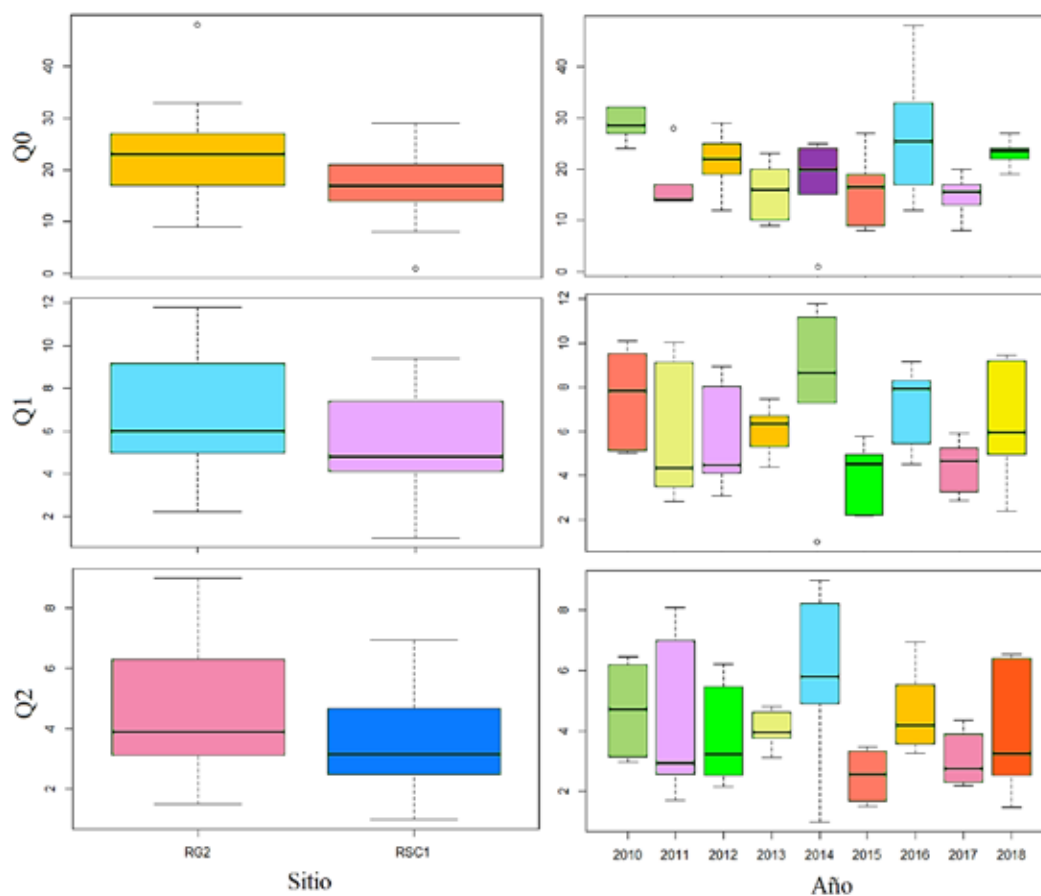
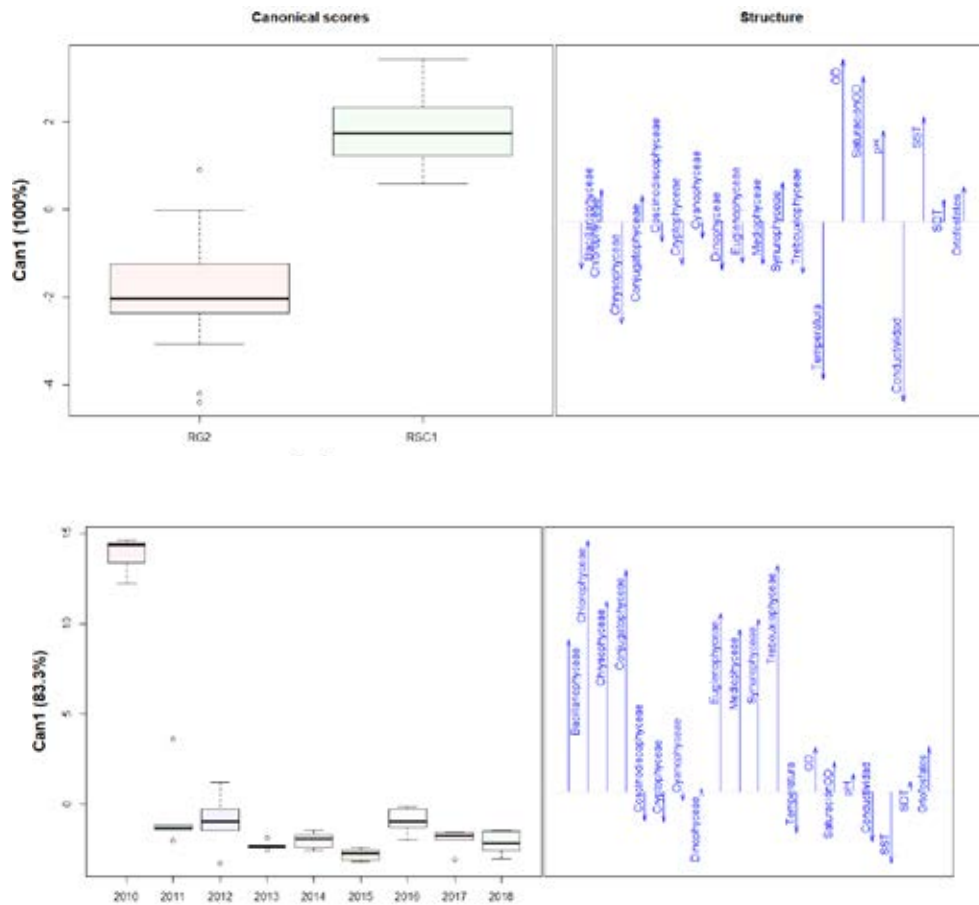


Figura 41. Valores de diversidad verdadera de la comunidad de algas perifíticas en los afluentes al embalse Punchiná entre 2010 y 2018. Q0: riqueza de especies; Q1: diversidad de especies comunes; Q2: diversidad de especies dominantes.

El sitio de muestreo RSC1 fue discriminado por valores diferenciados de oxígeno y sólidos en suspensión y el sitio RG2 por los mayores valores de temperatura y conductividad; sin embargo, hubo poca diferencia en la diversidad o la presencia de especies raras o dominantes entre los sitios. Entre 2010 y 2011 se apreció una diferencia notable en la composición de especies y la diversidad Q, aunque la variación ambiental fue menor y se restringió a los sólidos suspendidos y los ortofosfatos. En años posteriores se observó poca variación, excepto entre 2016 y 2017, donde nuevamente hubo un decrecimiento en la densidad de las especies (figura 43).

Los menores valores de diversidad en el sitio RSC1 reflejaron que el ficoperifiton presentó una estructura simplificada, con unos pocos taxones adaptados a las condiciones imperantes, como *Oscillatoria*, *Navicula*, *Achnanthes* y *Lyngbya*, mientras que otros con menor tolerancia apenas estuvieron presentes.



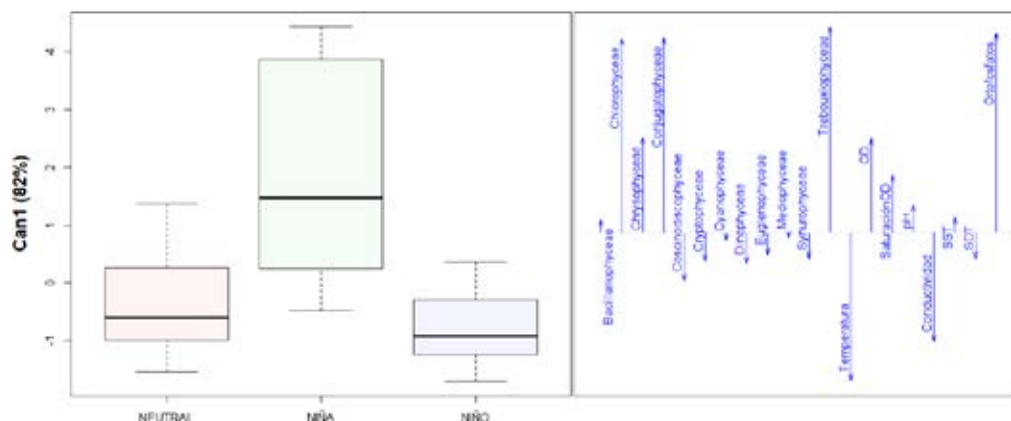


Figura 42. Análisis de discriminante entre sitios y períodos de muestreo a partir de la composición taxonómica de ficoperifiton espacial y temporal en los afluentes al embalse Punchiná entre 2010 y 2018.

En general, estos bajos valores son normales considerando un gradiente hidrológico marcado, una turbidez muy alta relacionada con altos valores de sólidos suspendidos y sustratos de muy baja calidad como los que se encuentran en RSC1. Bajo estas condiciones es poco probable que se presenten grandes densidades algales, a pesar de las adaptaciones morfológicas que posean.

Además, como se verá más adelante, debe considerarse que este sitio presentó la mayor densidad de macroinvertebrados y peces que podrían usar las algas como recurso trófico. Algunas de estas restricciones para la permanencia, como el arrastre y la abrasión asociada a las crecientes, también explicarían la menor riqueza durante el fenómeno de La Niña. Este momento, caracterizado por intensas precipitaciones, mostró tener efectos negativos sobre comunidades bentónicas (Blanco, 2003; Ríos-Pulgarín *et al.*, 2016b).

En cuanto a las condiciones ENSO y la temporalidad, las variables ambientales fueron las más importantes con 73 % y 80 % de la varianza explicada, respectivamente. El período de La Niña fue discriminado por mayores concentraciones de oxígeno y ortofosfatos y los períodos de transición y El Niño fueron discriminados por mayores valores de temperatura y conductividad. Durante el fenómeno de La Niña se encontró una mayor proporción de especies raras y ocasionales, y mayores diversidades Q0, Q1 y Q2. En período de lluvias hubo una mayor densidad de especies, asociadas a condiciones de mayor oxigenación y ortofosfatos. Además, en este período se apreció una diferencia notable en la composición de especies y la diversidad Q. El período seco y el de transición se diferenciaron por altos valores de conductividad, sólidos suspendidos y temperatura (figura 44).

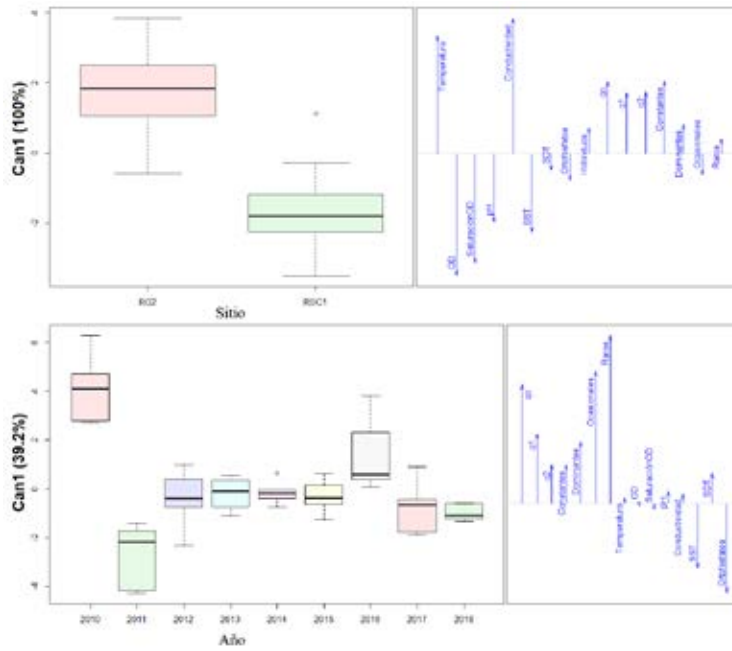


Figura 43. Análisis discriminante de sitios y años de muestreo, basado en variables ambientales y la riqueza de especies algales en los afluentes al embalse Punchiná.

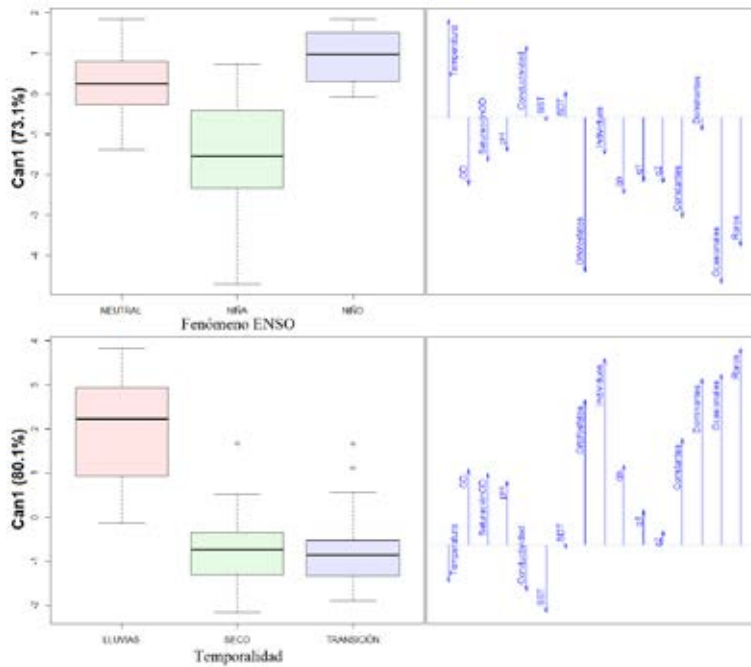
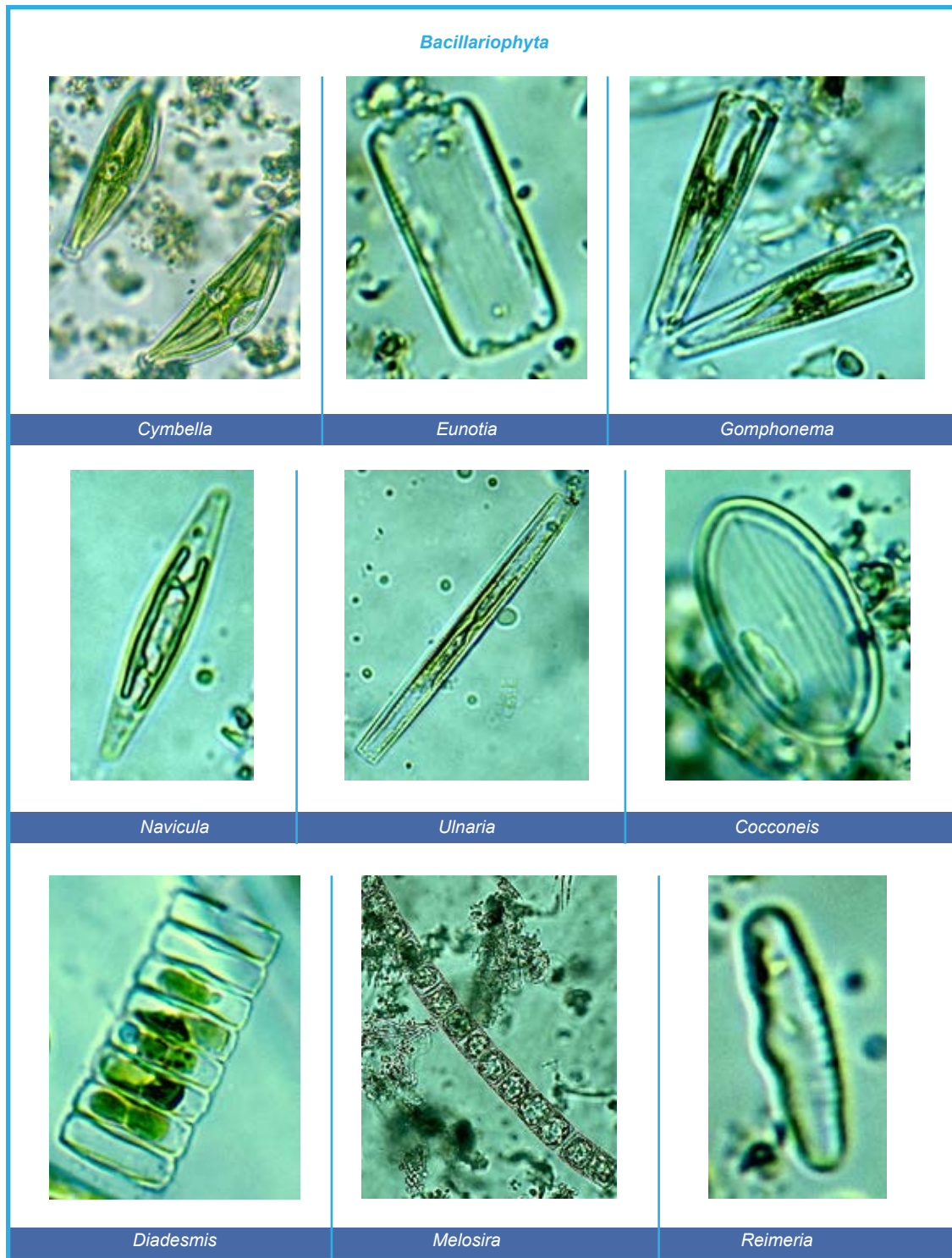


Figura 44. Análisis de discriminante entre fenómenos ENSO a partir de variables ambientales, valores de diversidad Q y composición de especies algales (Olmstead-Tukey) en los afluentes al embalse Punchiná entre 2010 y 2018.

En la figura 45 se muestra el registro fotográfico de algunos de los taxones registrados en los ríos tributarios al embalse Punchiná entre 2010 y 2018.



Bacillariophyta

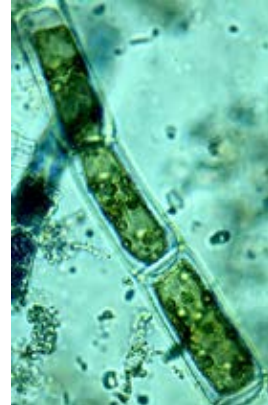


Tabellaria flocculosa

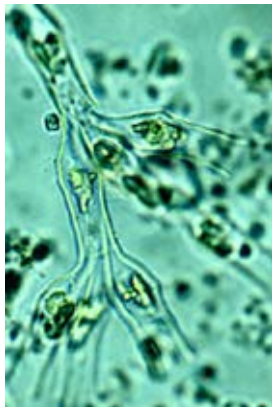
Chlorophyta



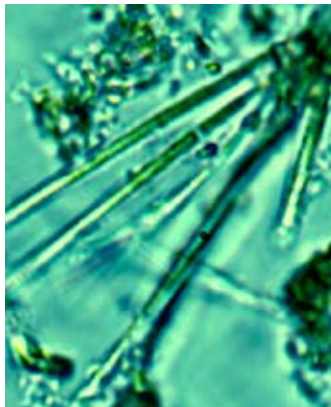
Cladophora



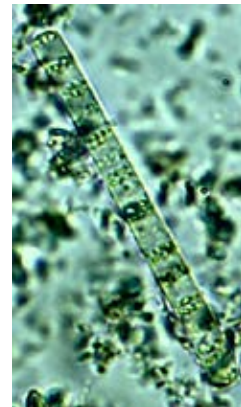
Oedogonium



Dinobryon

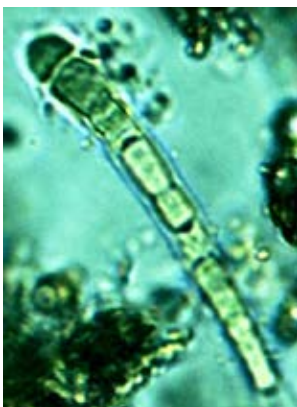


Lyngbya



Oscillatoria

Cyanobacteria

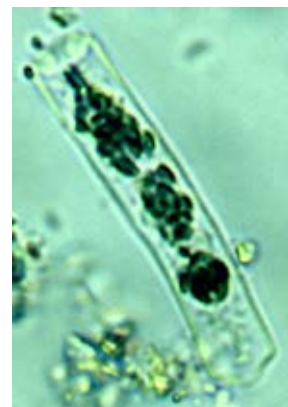


Calothrix



Chroococcus

Charophyta



Mougeotia



Figura 45. Registro fotográfico de los géneros más comunes de ficoperifiton registrados en los afluentes al embalse Punchiná entre 2010 y 2018.

4.3. Macroinvertebrados

Entre 2010 y 2018 se capturaron 9465 individuos de macroinvertebrados en los tributarios al embalse Punchiná. Dichos individuos pertenecen a 136 taxones, 64 familias y 18 órdenes, en su mayoría artrópodos (tabla 6). El promedio de riqueza fue de 48 especies por año. La mayor riqueza se encontró en el monitoreo del 2018 con 68 taxones, seguido por el 2014 con 55, mientras que la menor riqueza se registró en el 2017 con 43. Los órdenes que mayor representación tuvieron durante el período de estudio fueron *Odonata* (0,53 %), *Diptera* (10,93 %), *Hemiptera* (12,58 %), *Trichoptera* (17 %) y *Ephemeroptera* (26,38 %). El sitio RSC1 contó con la presencia de 4829 individuos, representados en su mayoría por familias *Baetidae*, *Chironomidae*, *Elmidae*, *Simuliidae* y *Veliidae*. En el sitio RG2 dominaron las mismas familias, pero además se encontraron altas densidades de gasterópodos.

Un total de 13 géneros estuvieron presentes en todos los años de monitoreo: entre ellos *Heterelmis* (coleóptero), *Anacronura*, *Nectopsyche* (tricóptero), el gasterópodo *Physella* (anteriormente conocido como *Physa*), el odonato *Hetaerina* y el hemíptero (*Rhagovelia*). Taxones como *Melanoides* (gasterópodo), *Baetidae* sp. (efemeróptero), *Chironomidae* sp. (díptero), *Mesoveloidea* (hemíptero), *Simulium* (díptero), *Smicridea* (tricóptero), *Terpides* y *Tricorythodes* (efemerópteros), también se consideraron frecuentes. Hubo 74 taxones considerados raros, debido a que se encontraron por debajo del promedio de abundancia y frecuencia de captura, 43 se consideraron dominantes y 16 ocasionales.

ORDEN	FAMILIA	TAXÓN	2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018			
			RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1
Ephemeroptera	Baetidae	<i>Americabaetis</i>																	3	52		
		<i>Apobaetis</i> cf.																			7	
		<i>Baetidae</i>			2	68	7	69	6	134		59		10	50	25	182	3	33			
		<i>Baetodes</i>				1																
		<i>Camelobaetilius</i>			1				3	1	1				3	1	2		1		3	
		<i>Mayobaetis</i>			1	13		2			1	1	3	2	3	2			11	1		
		<i>Nanomis</i>									2	8	21		2		2		17	13	1	
		<i>Paracloeodes</i> cf.																			58	
		<i>Variipes</i>													1		5		13			
		<i>Zelusia</i>										16			5	11						
		<i>Haplohyphes</i>																		1		
		<i>Leptohyphes</i>			2		14										2				32	
		<i>Leptohyphidae</i>			7																	
		<i>Thraulodes</i>				9		1	1		6	1	3				1	5			2	2
		<i>Traverhyphes</i>																			5	2
		<i>Tricorythodes</i>			52	23	2	110	14	11	296	1	98	1	15	3	111	3	4	10	75	
		<i>Ecuaephlebia</i>																				1
<i>Farrodes</i>																		1		2		
<i>Leptophlebiidae</i>			160																			
<i>Teipides</i>			1	47	1		12		72	11	29	1	52	1	165	4	20	1	47			
<i>Haplotaixida</i>											1		1							1		
Hemiptera	Belostomatidae	<i>Belostoma</i>	1		1	1	1				1	5			5							
		<i>Tenegobia</i>							1		1							3				
		<i>Gerridae</i>			1																	
		<i>Potamobates</i>	1		2	2	3	1	8	5		5		2	1	12						
		<i>Teimatometra</i>							1					2	7			2			19	
		<i>Trepobates</i>																			1	
		<i>Mesovelioidea</i>	1	5	21				1	1	3	1				1		3	3			
		<i>Ambrysus</i>								3		3									3	
		<i>Limnocoris</i>	1		1	2		2	4	2	4	2			4		10		1		4	
		<i>Curicta</i> cf.																	1			
		<i>Martarega</i>	4	5	4	18	4	2		1	2	4	41	2	42	7	14	1			38	
		<i>Microvelia</i>																				1
<i>Rhagovelia</i>	10	19	25	173	160	58	24	74	63	23	15	49	15	11	16	52	27			2		

ORDEN	FAMILIA	TAXÓN	2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018		
			RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	
Hygrophila (revision)	Lymnaeidae	<i>Lymnaea</i>	26	6	1	1	1								7	13		6			
	Physidae	<i>Physa</i>				11															
		<i>Physa cubensis</i>	177		3																
		<i>Physella</i>						26	5	10				7	1	105	11	20	2	5	
	Planorbidae	<i>Biomphalaria</i>		2														1			
	Lepidoptera	Basommatophora	<i>Basommatophora</i>	3																	
		Crambidae	<i>Parapoynx</i>			1									1						
		Pyralidae	<i>Petrophila</i>	2				1													
		Hydrobiidae	<i>Hydrobiidae</i>											1							
	Megaloptera	Corydalidae	<i>Corydalis</i>								1									1	
<i>Melanoidea</i>							359		68						32	14	248				
Neofaenoglossa	Thiaridae	<i>Melanoidea tuberculata</i>	468																		
	<i>Aeshnidae</i>		1																		
Odonata	Calopterygidae	<i>Hetaerina</i>	4	15	3	1	5	6	12	21	2	15		19	33	29	5	45			
		<i>Acanthagrion</i>					1		9					2	2	7					
	Coenagrionidae	<i>Argia</i>					2				1										
		<i>Coenagrionidae</i>															1				
		<i>Enallagma</i>	50	4	1											7					1
		<i>Mesamphigrion</i> cf.												1							
	Gomphidae	<i>Phyllocyba</i>														7					
		<i>Phyllogomphoides</i>		5			2			5	2	2		2	2	7	1	2			
		<i>Progomphus</i>						4				2		1							
	Libellulidae	<i>Brechmorhoga</i>								8	1	2									
<i>Dythemis</i>		5	1					2								5					
<i>Elastothemis</i>			1			3		3	5	1	1		2	5	1	1	1	20			
<i>Libellulidae</i>									22	2			1								
<i>Macrothemis</i>			9						6	1	1		4	24		8	6				
Platystictidae	<i>Palaeomema</i>					1				1						1					

ORDEN	FAMILIA	TAXÓN	2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018	
			RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1
Plecoptera	Perlidae	Anacronetria		14			43	3	6	1	32	5	1	2	4	31				
	Glossiphoniidae	Glossiphoniidae												2	3					
Sphaerida	Sphaeriidae	Sphaeriidae												25	3					
	Calamoceratidae	Phyllocus		3	1		1	2	1	2	3			6						
Trichoptera	Glossosomatidae	Glossosomatidae					1													
		Mortonella														1				
		Leptonema	1				382		9	12	2					350				
		Macronema	2							4										
		Smicridea	1	5	1		9	6	23	45	61	1	4	4	1	132	2			
		Hydroptila																		3
		Ochrotrichia							1											
		Oxyethira	2				1								3					1
		Grumichella		5				4		3	7				1	1	2			
		Nectopsyche	3	24	6		2	23		40	1	50	5	4	11	5	2	277		
Trichoptera	Oecetis							1	1	2	7			4						
	Marilia																			
	Chimarra										2			1						
	Wormaldia																			
Trichoptera	Polycentropodidae	Polycentropus	1						1	4										
	Dugesiidae	Dugesia		2				1												
		Girardia						3							1	2	14	2		

A nivel de familia, las más abundantes fueron *Thiaridae* (1665 individuos), *Hydropsychidae* (1080), *Baetidae* (935 individuos), *Leptohyphidae* (934 individuos), *Chironomidae* (823 individuos) y *Veliidae* (817 individuos), las cuales coincidieron con la dominancia en abundancia de los taxones particulares que se describen a continuación:



Melanoides

Se destaca el gastrópodo del género *Melanoides* (*Thiaridae*), dominante en el RG2 durante todo el estudio. Este género contiene especies introducidas, como *M. maculata* (Filipinas) y *M. tuberculata* (China, Taiwán), las cuales son de interés zoonótico y/o contaminantes biológicos, además pueden desplazar otras especies de gasterópodos nativos (Letelier *et al.*, 2007; Roessler *et al.*, 1977). Individuos pertenecientes a esta familia han sido encontrados en sitios con bajas concentraciones de oxígeno, relacionados con altos niveles de microorganismos y contaminación por materia orgánica (Hahn-Von Hessberg *et al.*, 2009).

Rhagovelia (Hemiptera), capturados en los dos tributarios, es una especie de la familia *Veliidae* que habitan una amplia variedad de cuerpos de agua dulce, permanentes, temporales y artificiales. Muchas viven en ambientes lénticos, casi siempre en los márgenes con vegetación, sobre la superficie del agua, plantas y algas flotantes o sobre troncos, raíces y plantas de las orillas. También habitan ambientes lóticos, en sectores quietos y de corriente lenta, sobre la superficie del agua, espuma y hojarasca flotante, plantas emergentes y sobre la superficie inferior de grandes rocas (Springer *et al.*, 2010). La presencia y/o dominancia de este taxón es algo habitual en zonas situadas por debajo de presas y estaciones hidroeléctricas por tratarse de colonizadores oportunistas (Torralva *et al.*, 1996)



Rhagovelia



Baetidae sp. (cf. *Americabaetis*)

El tercero en abundancia fue el taxón *Baetidae* sp., cf. *Americabaetis* (*Ephemeroptera*), la mayoría recolectados en el RSC1. El orden *Ephemeroptera* es considerado como uno de los más diversos en el mundo (Edmunds, 1973; Hanson *et al.*, 2010), asociado a ecosistemas donde la contaminación es incipiente (Bispo *et al.*, 2002). Su amplia variedad en estrategias alimentarias como filtradores, raspadores, fragmentadores, colectores o depredadores (Cummins, 1973) lo hace importante en la cadena trófica y le permite vivir en diferentes ambientes acuáticos. Se ha reportado la dominancia de efemerópteros, particularmente de la familia *Baetidae*, en diversos sistemas lóticos, y esto es considerado como un indicador de aguas limpias a ligeramente contaminadas (Galdean *et al.*, 2001; Giacometti y Bersosa, 2006; Roldán, 1988) y de perturbación en ríos regulados por represas hidroeléctricas (Cortes *et al.*, 1998).

Las larvas y pupas de *Chironomidae* sp. se pueden hallar sobre cualquier tipo de sustrato: blando (fangoso), semi-blando (limo arcilloso, arenoso), duro (grava, canto rodado, rocas); sobre vegetación sumergida y sobre otros organismos. Prefieren, por lo general, lugares remansados y protegidos de las fuertes corrientes. Dentro de la cadena trófica son alimento de otros invertebrados (coleópteros, odonatos, anfípodos), aves y peces bentófagos. Como organismos depredadores favorecen la aireación y remoción de los sedimentos orgánicos para ser utilizados por los organismos mineralizadores (Domínguez y Fernández, 2009). Son indicadores de contaminación con materia orgánica encontrándose en sitios donde hay una disminución en los niveles de oxígeno, puesto que es resiliente frente a diferentes presiones antrópicas (Ferrington, 2008; Maroneze *et al.*, 2011), y fueron abundantes en ambos afluentes, puesto que presentan características adecuadas para el desarrollo de esta familia, como aguas quietas, con lecho fangoso (RSC1) y grava con vegetación en las orillas (RG2).



Chironomidae

**Leptonema sp.**

Uno de los taxones más abundantes, especialmente en 2012 y 2018 fue el tricóptero *Leptonema*, perteneciente a la familia *Hydropsychidae*. Las larvas de esta familia, dominante en RG2, se encuentran casi siempre en la zona de corrientes moderadas a fuertes (inclusive paredes de cascadas), donde filtran la materia orgánica en suspensión y son fácilmente reconocibles por sus branquias ramificadas en el abdomen y su piel densamente cubierta de setas o pelos cortos. Especies de *Leptonema* presentan a menudo un color verde intenso y se encuentran además entre los tricópteros más grandes (Springer, 2010) (figura 38).

El efemeróptero *Tricorythodes* de la familia *Leptohyphidae* fue numeroso, en especial en RSC1. Las ninfas de *Leptohyphidae* se encuentran en todo tipo de ríos y quebradas, inclusive en aquellas degradadas en áreas cultivadas. Las ninfas viven entre las piedras, hojarasca sumergida y vegetación acuática, en donde se refugian de las corrientes fuertes. Muchas veces se encuentran dentro del fango en el fondo de las quebradas, especialmente las ninfas de *Tricorythodes*, las cuales pueden llegar a tolerar niveles relativamente altos de contaminación (Flowers y De La Rosa, 2010).

**Tricorythodes**

La abundancia de los taxones mostró diferencias espaciales importantes en el GLM con $AIC = 315,41$. El sitio RSC1 mostró efectos positivos significativos, mientras que el análisis temporal evidenció poca variación en la abundancia, con excepción del año 2011, cuando se observaron efectos significativos negativos sobre el número de individuos $p = 0,001$ (figura 46). No se observaron efectos significativos de los fenómenos ENSO o la estacionalidad, excepto durante la época de transición con un efecto negativo ($p = 0,048$).

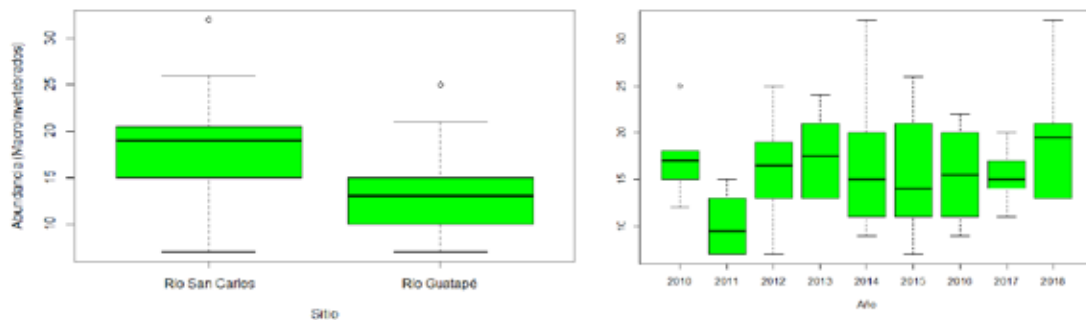


Figura 46. Distribución espacial y temporal de la abundancia de macroinvertebrados en los afluentes del embalse Punchiná, entre 2010 y 2018.

La composición taxonómica discriminó los sitios de muestreo con 100 % de varianza explicada, por la presencia de *Hydrophila* y *Neotaenioglossa* en RG2, y una mayor abundancia de ETP y otros artrópodos en RSC1 (figura 47). Esto constituyó evidencia de importantes diferencias en la calidad ambiental y de hábitat entre los dos afluentes, las cuales reflejaron el efecto negativo de los impactos acumulados sobre la cuenca del RG2 que, además de recibir vertimientos puntuales de viviendas en las inmediaciones, recibe aguas turbinadas del embalse Playas, receptor a su vez de aguas residuales del municipio de San Rafael. Así mismo, el proceso de generación de este embalse mantuvo caudales altos permanentes en el sitio de muestreo, lo cual redujo la oferta de hábitat.

El RSC1, si bien recibe vertimientos de aguas residuales, presentó las condiciones de hábitat más apropiadas para la colonización del ensamble, puesto que posee diversos sustratos (troncos, piedras, vegetación sumergida, entre otros). Además, el nivel del agua fue bajo con rápidos y remansos, y esto mejoró la oferta de recursos para los macroinvertebrados. Lo anterior se reflejó en la abundancia total, y especialmente en la de ETP y otros artrópodos en RSC1, mientras que en RG2 dominaron organismos no artrópodos como el molusco *Melanoides* o dípteros adaptados a condiciones de mala calidad química y sedimentos finos (figura 48). La presencia de estos bioindicadores negativos en RG2 fue ratificada por los índices BMWP/Col (Roldán, 2003) que mostraron aguas clase III (calidad dudosa) que corresponden a aguas moderadamente contaminadas, durante varios muestreos.

En términos de riqueza, el RG2 tuvo un efecto significativo positivo, especialmente sobre las especies comunes (Q1) y dominantes (Q2), con un valor de $p = 0,0129$ y $AIC = 168,52$ (figura 49). A nivel temporal, los años 2011 y 2014 afectaron negativamente la riqueza total Q0 ($p = 0,00668$), mientras que la diversidad Q1 y Q2 fueron afectadas negativamente en el 2011, y en menor medida en el 2014, 2015 y 2018 con $p = 0,00242$ y un $AIC = 151,62$. Además, se observó un efecto significativo del ENSO sobre la diversidad Q2, donde El Niño tuvo efecto positivo ($AIC =$ entre 151 y 195).

La composición taxonómica permitió discriminar los años de muestreo en los afluentes del embalse Punchiná, aunque con una varianza explicada relativamente baja por el primer eje canónico (33 %), lo que sugiere que existieron variables adicionales que explicarían la distribución de los datos y no fueron incluidas en este análisis. A nivel de orden se encontró que la presencia de *Neotaenioglossa*, *Hemiptera* y *Trichoptera* y, muy en menor medida, *Haplotaenida*, *Plecoptera* y *Littorinomorpha* permitió discriminar el año 2014, junto con condiciones ambientales diferenciadas de los años anteriores y posteriores. El 2017 y 2018 también se discriminaron de los años predecesores por valores de nitrógeno total y nitratos notablemente mayores (figura 50). Usando como variables biológicas los grupos de especies bioindicadores o categorías de Olmstead-Tukey, se encontró menor poder discriminatorio respecto a las variables ambientales.

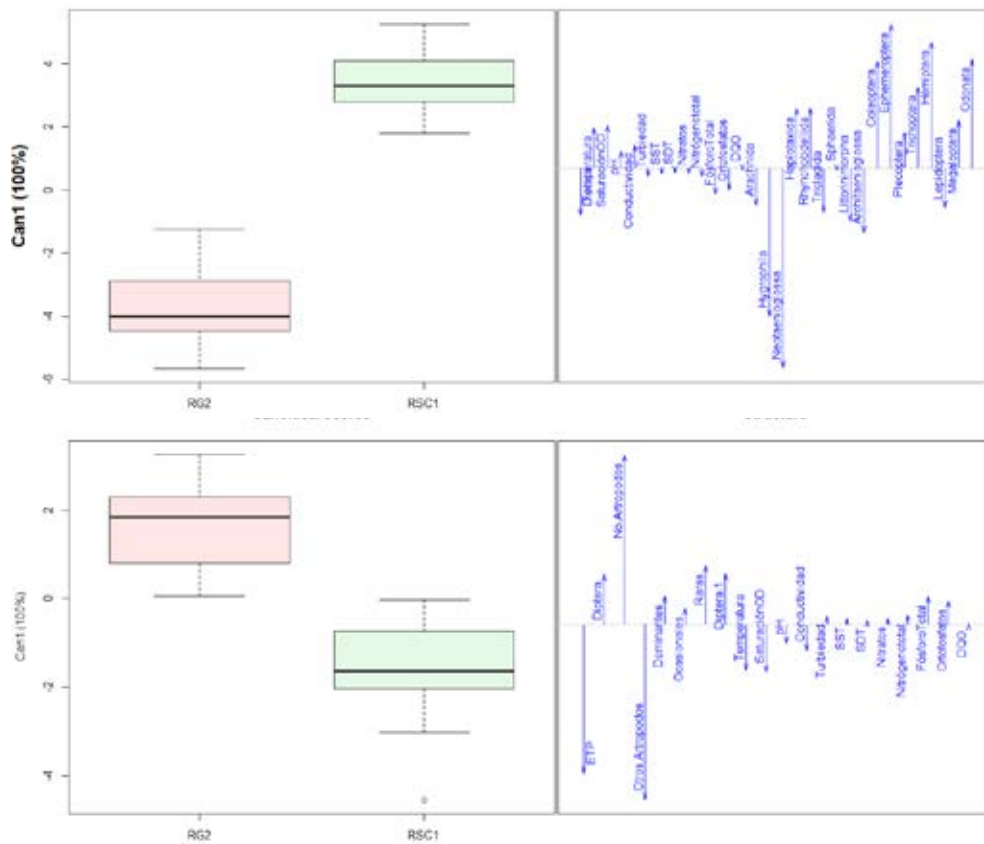


Figura 47. Análisis discriminante entre los afluentes al embalse Punchiná, basado en las variables ambientales y la composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados entre 2010 y 2018.

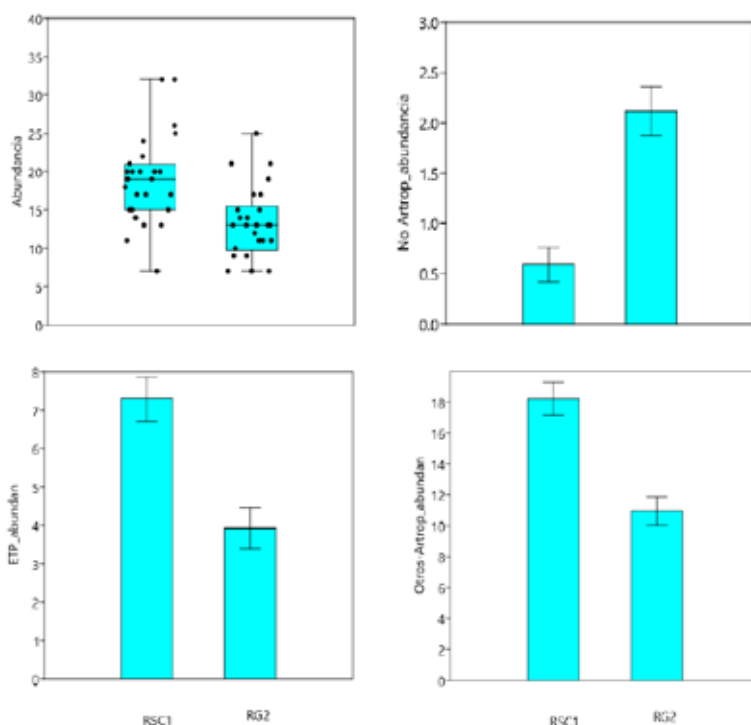


Figura 48. Aportes de abundancia por sitio de muestreo para a) la totalidad de los macroinvertebrados, b) los organismos no artrópodos, c) los organismos ETP, y d) otros artrópodos, en los afluentes al embalse Punchiná, entre 2010 y 2018.

Respecto a los patrones de variabilidad en composición, asociados al fenómeno ENSO, *Littorinimorpha*, *Odonata*, *Ephemeroptera* y *Haplotaixida* discriminaron el fenómeno de El Niño, asociados con la mayor concentración de nitrógeno total y, en menor magnitud, a la temperatura y el pH (figura 51).

Al usar la abundancia y los índices de diversidad verdadera como variable discriminadora, se encontró que estos parámetros tenían más peso para explicar las diferencias entre los sitios de muestreo que para explicar las diferencias temporales. Estas últimas respondieron principalmente a la concentración de nitrógeno, SST y oxígeno, lo cual discriminó los años 2017 y 2018 y al fenómeno de El Niño (figura 52). Nuevamente, se hizo evidente la variabilidad biológica a nivel espacial, con una comunidad más estructurada en RSC1 que en RG2, dominado por moluscos con tolerancia a ambientes contaminados con materia orgánica, como *Melanoides* y *Physella* (Souza y Lima, 1997) acompañados de *Chironomidae*, *Leptonema* (*Trichoptera*) y *Rhagovelia*.

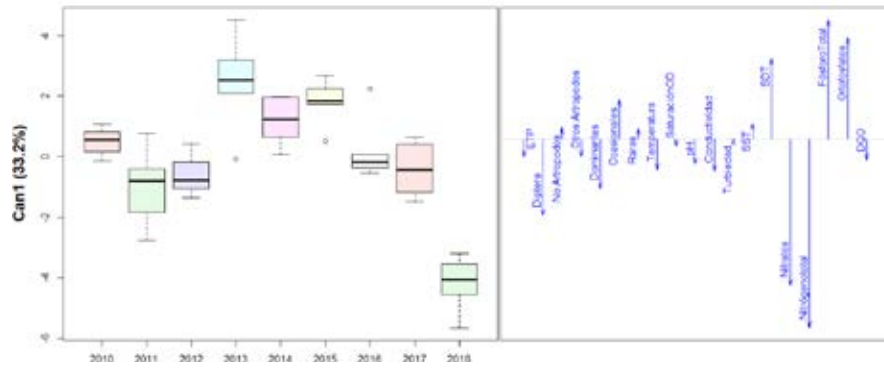


Figura 50. Análisis discriminante entre años de muestreo en los afluentes al embalse Punchiná, basado en las variables ambientales y la composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados entre 2010 y 2018.

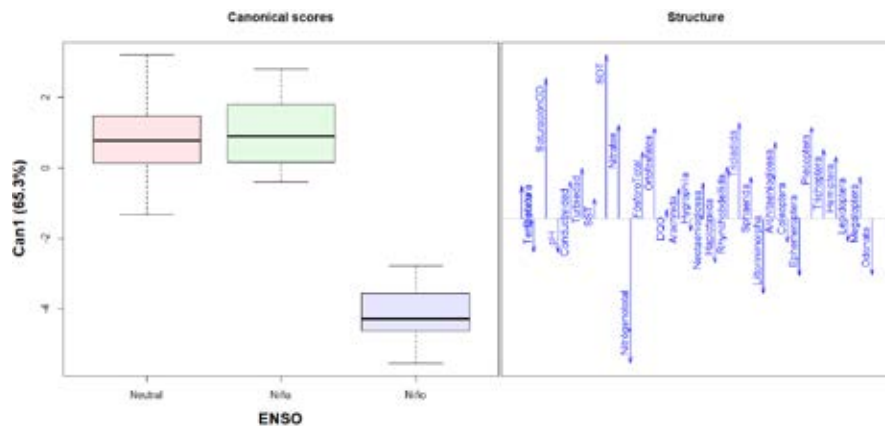
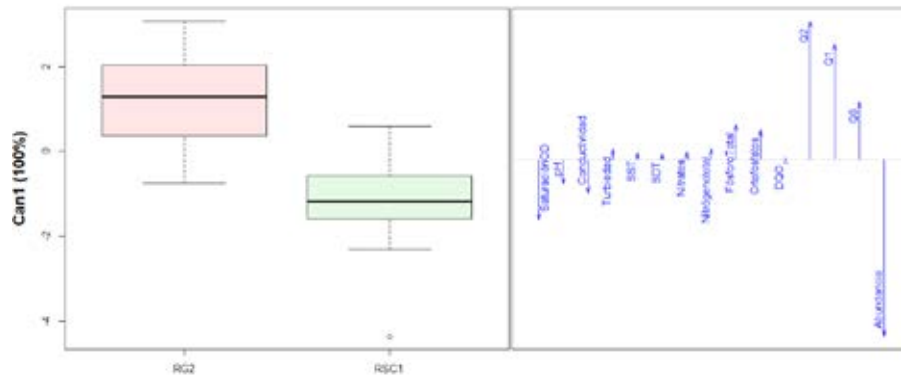


Figura 51. Análisis discriminante entre períodos ENSO en los afluentes al embalse Punchiná, basado en las variables ambientales y la composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados entre 2010 y 2018.



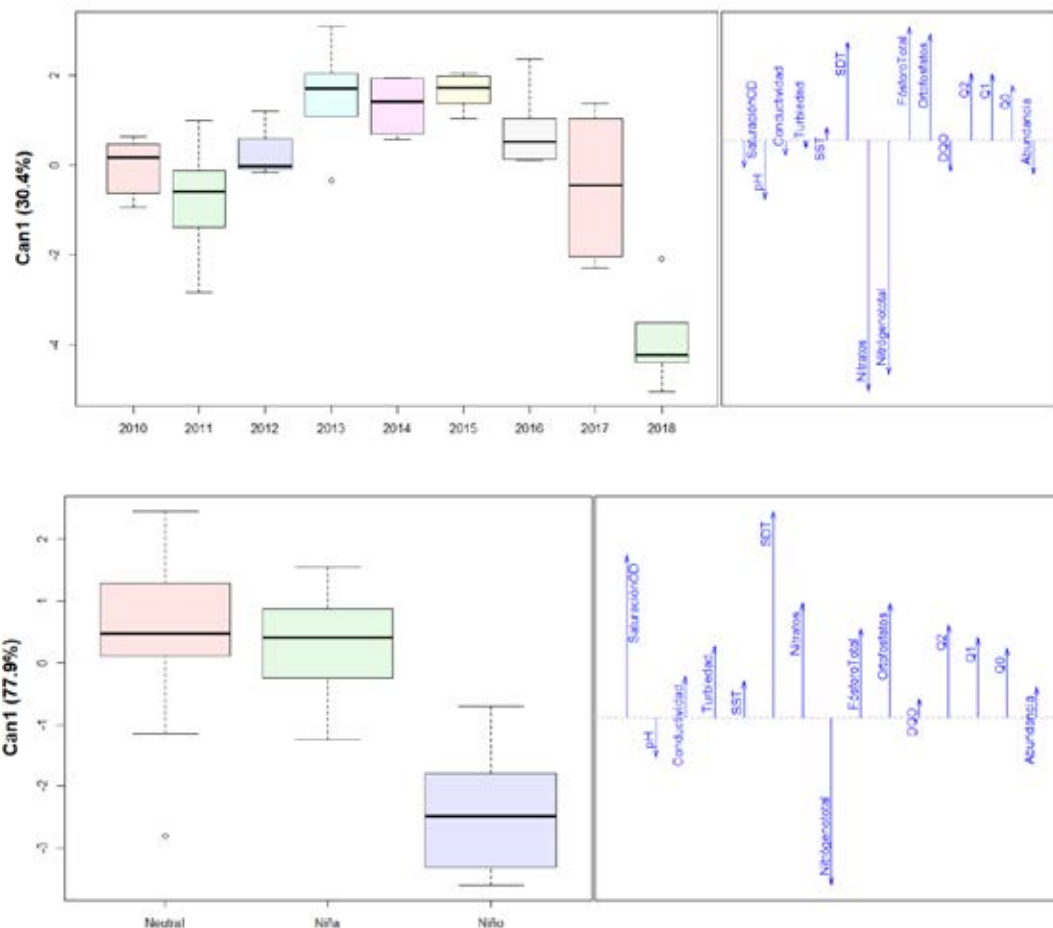


Figura 52. Análisis discriminante entre sitios, años y períodos ENSO, basados en las variables fisicoquímicas, la abundancia y riqueza de macroinvertebrados en los afluentes al embalse Punchiná entre 2010 y 2018.

La figura 53 muestra el registro fotográfico de algunos macroinvertebrados encontrados en los afluentes al embalse Punchiná entre 2010 y 2018.



Farodes (primer registro en 2017)



Pharceonus (primer registro en 2017)



Anacroneuria



Leptonema



Smicridea



Nectopsyche



Martarega



Mesoveloidea



Limnocoris



Terpides



Leptohyphes



Tricorythodes



Camelobaetidius



Mayobaetis



Heterelmis



Macrelmis



Ptilodactyla



Phyllogomphoides

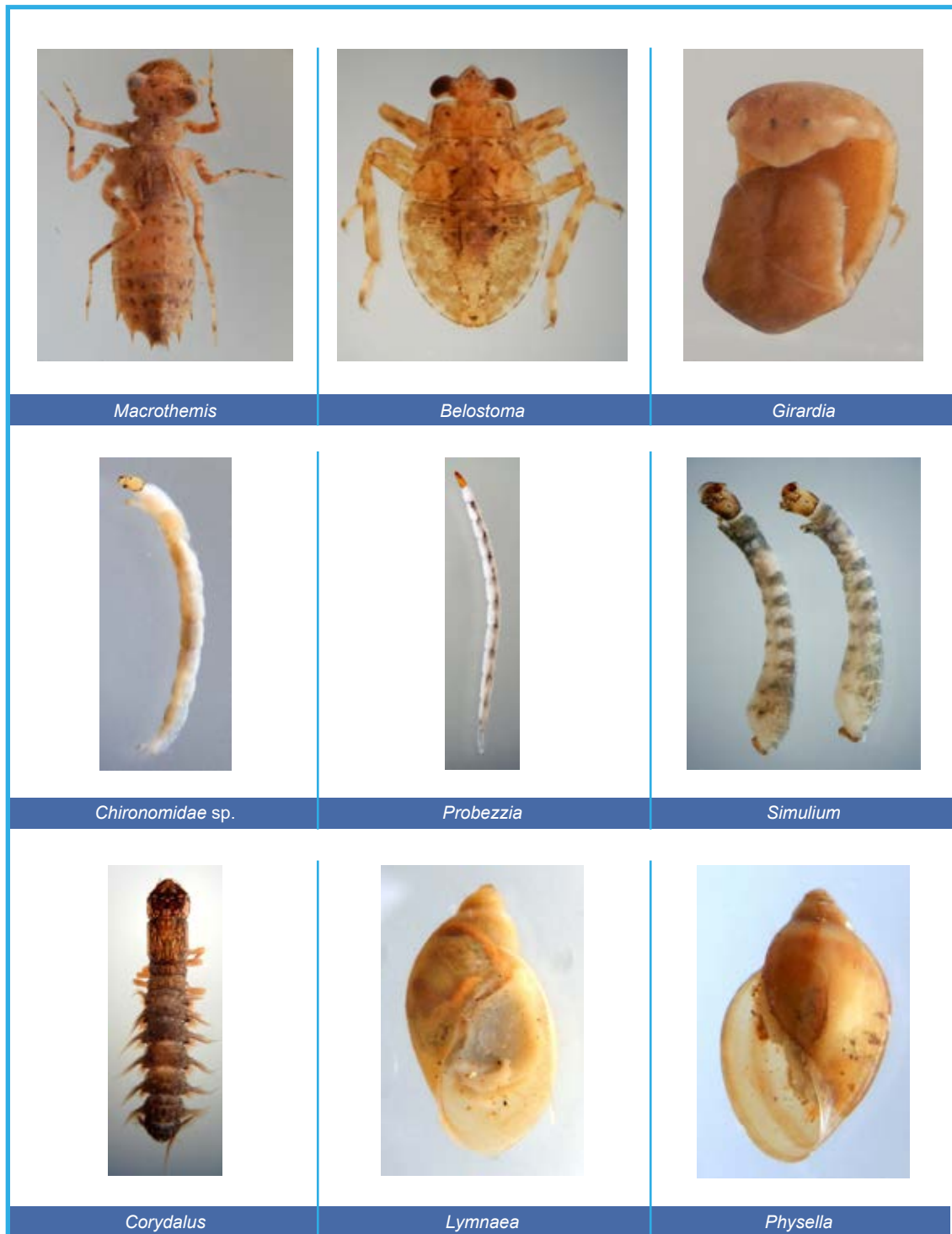


Figura 53. Registro fotográfico de los géneros más comunes de macroinvertebrados registrados en los afluentes al embalse Punchiná entre 2010 y 2018.

4.4. Peces

Entre 2014 y 2018 fueron capturados 119 individuos, los cuales se agruparon en 13 especies, 8 familias y 4 clases taxonómicas. La riqueza tuvo un promedio de 5,4 especies capturadas por año, con un máximo de 8 en 2015. La abundancia promedio por año fue de 23,8 individuos, con un mínimo en 2018 de 9. Las especies dominantes por su abundancia y frecuencia fueron *Brycon henny*, *Hemibrycon* cf. *cardalensis*, *Geophagus steindachneri*, *Poecilia caucana* y *Characidiun phoxocephalum* (tabla 7). Un total de 7 especies se consideraron raras, 6 de ellas debido a su ausencia en el sitio de muestreo y una (*Micropterus salmoides*) por su baja abundancia.

Las familias más abundantes fueron *Characidae* (29,4 %) y *Bryconidae* (20,1 %), las cuales sumaron la mitad de la abundancia total. Con cerca de 1100 especies, *Characidae* representó aproximadamente el 58 % de las especies de los *Characiformes* (Nelson, 2006). Este es el taxón más activo en términos de nuevas descripciones de especies y son, según Oliveira *et al.* (2011), un componente clave de los ecosistemas de agua dulce neotropicales. Estos autores propusieron la apertura de la familia *Bryconidae*, la cual proviene de *Characidae* y alberga alrededor de 45 especies distribuidas principalmente en cuerpos de agua de Panamá, Colombia, Brasil y Ecuador; son importantes en la pesca comercial y de consumo, como también para el cultivo en varios países de América del Sur (Lima y Moreira, 2003).

En general, los hábitos alimenticios de las especies encontradas tienden a la omnivoría, a excepción de *M. salmoides*, que es una especie netamente carnívora. Respecto a sus hábitos migratorios, solo *Brycon henni* realiza desplazamientos de corta distancia y no se considera oficialmente una especie migradora. A continuación, se describen algunos aspectos bioecológicos de las especies más relevantes.

Brycon henni se distribuye en el río Cauca en un rango entre 500 m s. n. m. y 1500 m s. n. m. (Maldonado-Ocampo *et al.*, 2005), aunque Jaramillo-Villa *et al.* (2010) reportó individuos de sabaleta en alturas mayores a 2000 m s. n. m. Es una de las especies más importantes de los pequeños ríos que nacen en la cordillera central de Colombia, puesto que ha sido reportada como un gran recurso pesquero y, por ende, importante en la seguridad alimentaria de los pobladores ribereños de los cuerpos de agua donde habita (Ortega-Lara *et al.*, 2010). En ríos de los Andes se ha reportado que *B. henni* realiza pequeñas migraciones desde las quebradas hacia el cauce principal durante el período de aguas bajas, y durante las crecientes migra hacia los pequeños cauces que son afluentes del río en búsqueda de aguas bien oxigenadas para llevar a cabo su reproducción (Loaiza-Santana y Jiménez-Segura, 2013). Se ha registrado que la especie es altamente susceptible a cambios en las características fisicoquímicas del agua, en particular a la disminución del OD en el agua (Builes y Urán, 1974); sus poblaciones han disminuido significativamente y se encuentra extinta en lugares en los que habitaba con anterioridad, por ejemplo, el río Medellín y algunos de sus afluentes (Ortega-Lara *et al.*, 2010).

Tabla 7. Especie de peces reportados en los ríos tributarios al embalse Punchiná entre el 2014 y 2018.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	2014		2015		2016		2017		2018		
			RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	RG2	RSC1	
Characiformes	Bryconidae	<i>Brycon henni</i>		8	2		10		4				
	Crenuchidae	<i>Characidium phoxocephalum</i>		5	2				1		2		
	Characidae	<i>Bryconamericus</i> sp.		8									
		<i>Hemibrycon</i> cf. <i>antioquiae</i>				5							
		<i>Hemibrycon</i> cf. <i>cardalensis</i>				9	6		4		3		
Siluriformes	Loricariidae	<i>Cordylancistrus</i> sp.			1								
Perciformes	Cichlidae	<i>Geophagus steindachneri</i>				1		8	9		3		
	Centrarchidae	<i>Micropterus salmoides</i>						1					
	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>						1	1				
		<i>Oreochromis</i> sp.							1				
Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Poecilia caucana</i>	6	1	2	7							
		<i>Poecilia reticulata</i>					3						
		<i>Xiphophorus helleri</i>			4							1	

De *Hemibrycon* existen entre 31 y 36 especies reportadas para el género (Eschmeyer y Fricke, 2016; Thomaz *et al.*, 2015). De estas, 21 se encuentran distribuidas en los ríos de Colombia (Román-Valencia *et al.*, 2013). El conocimiento de la taxonomía es confuso, debido a que actualmente es difícil distinguir las especies del género porque la mayoría se definen únicamente por los contrastes de un solo carácter o por la superposición y la combinación de caracteres externos que muestran altos niveles de variación inter e intraespecífica (Roman-Valencia *et al.*, 2013). Trabajos de Román-Valencia *et al.* (2013) han propuesto tres nuevas especies de *Hemibrycon* para la cuenca del río Magdalena, las cuales fueron encontradas en los ríos del Oriente de Antioquia. Sin embargo, sigue la problemática con la confusión acerca de la taxonomía: no son claras las definiciones de las especies y se pueden estar confundiendo las diferencias entre poblaciones aisladas por los embalses, como nuevas especies. Thomaz *et al.* (2015), en un estudio de filogenética molecular del grupo *Stevardiinae*, encontró que hay especies descritas del género *Bryconamericus* que pueden pertenecer al grupo *Hemibryconini*, del cual hacen parte las especies de *Hemibrycon*.

Para especies del género *Hemibrycon* se reporta que en los Andes de Colombia su mayor actividad alimentaria es en las primeras horas del día (6:00 a.m.-7:00 a. m.), buscan el alimento en las orillas bajo la vegetación ribereña y en charcos o remansos en la parte media y superior de la columna de agua, se desplazan en cardúmenes con un adulto delante del grupo. La dieta está constituida por insectos acuáticos, en su mayoría *Diptera* (*Chironomidae*, *Simuliidae*, *Tipulidae*, *Ceratopogonidae*), *Ephemeroptera* (*Baetidae*), e insectos de origen alóctono representados por *Coleoptera* (*Elmidae*, *Ptilodactylidae*); material de origen vegetal lo constituyen las algas *Chlorophyceae* y *Xanthophyceae* (Román-Valencia *et al.*, 2008a).

Geophagus steindachneri se encuentra en fondos con guijarro, rocas, lodo, arena y con vegetación ribereña; se alimenta de material alóctono y perifiton en cuerpos de agua con flujo moderado, lento y rápido; márgenes moderadas, abruptas y excavadas; profundidad entre 0,10 m y 1,20 m; es tolerante a la presencia de residuos sólidos; presenta cuidado parental bucal de la progenie (Villa Navarro *et al.*, 2007).

Characidium phoxocephalum se encuentra en aguas muy limpias, especialmente en los sitios de corrientes y caídas fuertes, con sustrato compuesto por gravas y rocas; sus hábitos alimentarios se basan en la ingesta de partículas de materia orgánica y pequeños insectos acuáticos asociados al sustrato (Ortega-Lara *et al.*, 1999); se reproducen en dos épocas del año (entre febrero-abril y octubre-noviembre).

Oreochromis niloticus es una especie tropical que prefiere vivir en aguas someras, se alimenta de fitoplancton, perifiton, plantas acuáticas, pequeños invertebrados, fauna béntica y desechos y capas bacterianas relacionada a los detritus. En estanques la madurez sexual la alcanzan a los 5 o 6 meses. La hembra incuba los huevos en su boca y los cría hasta que absorben el saco vitelino. La incubación y crianza se completa en un período de 1 a 2 semanas, según la temperatura. Cuando se liberan los pececillos, pueden volver a entrar a la boca de la madre si les amenaza algún peligro. Esta especie de tilapia puede vivir más de 10 años y alcanzar un peso de 5 kg (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO, por sus siglas en inglés], 2018).

Poecilia caucana es considerada como indicadora de alteración ambiental, puesto que su abundancia aumenta en sitios degradados. Estos organismos son más tolerantes y permanecen en áreas degradadas mucho tiempo después de que el resto de las especies de peces ha desaparecido, debido principalmente a sus hábitos tróficos, y a que son consumidores de perifiton con tendencias al consumo de invertebrados acuáticos y a las ventajas reproductivas que tienen sobre los otros grupos de peces. Al ser ovovivíparos no tienen problemas en encontrar zonas de desove (López, 2013).

Poecilia reticulata es nativa del norte de Centroamérica y algunas islas del Caribe, por lo que puede ser encontrada en forma nativa desde Venezuela y el norte de Brasil hasta México, abarcando Guyana Británica y Surinam, Trinidad y Tobago y Barbados. Los peces ovovivíparos toleran un ámbito más extremo de temperatura, puesto que viven en aguas que

van desde los 16 °C hasta los 30 °C, donde la más adecuada es entre 25 °C y 28 °C. El macho posee una cola desarrollada y bien coloreada en forma triangular la mayoría de las veces, pero su cuerpo es de menor tamaño que el de la hembra (Devezé *et al.*, 2004). Fue introducido en las aguas colombianas, así como en otros países tropicales, en la década de 1940 para el control biológico de larvas de mosquitos que son vectores de enfermedades infecciosas como la malaria (García *et al.*, 2008).

De acuerdo con los análisis de GLM, ajustados a la familia gaussiana, se encontraron diferencias significativas en la abundancia de peces, tanto entre los sitios (RSC1 y RG2) como entre algunos años de muestreo (2014-2018), donde RSC1 ($p = 0,006$) y el 2017 ($p = 0,01$) mostraron efectos positivos sobre la abundancia con $AIC = 105,27$ (figura 54). De la misma manera, RSC1 presentó un efecto positivo sobre los índices de diversidad (Q0, Q1 y Q2; $p = 0,006$, $p < 0,005$, y $p < 0,005$), con $AIC = 58\ 846$, $47\ 673$ y $39\ 899$, respectivamente.

El año 2017 influyó igualmente de forma positiva sobre la riqueza ($p = 0,09$); no obstante, no se evidenciaron efectos significativos temporales sobre los índices de diversidad de especies comunes (Q1) ni dominantes (Q2) (figura 55). La tendencia a que RSC1 fuera diferenciado por la abundancia y riqueza de especies ícticas fue ratificado por el análisis discriminante espacial (figura 56), el cual explicó el 100 % de la varianza entre los sitios de muestreo. La baja abundancia de individuos en RG2 coincidió con altos valores de temperatura y conductividad, y con la presencia de unas pocas especies raras como *Cordylancistrus* sp., *Micropterus salmoides* y *Oreochromis* sp. Las dos últimas son además perciformes exóticos de mayor tamaño, y su presencia en RG2 se debió a que el caudal y la cercanía de los embalses de Playas y Punchiná favorecieron el desarrollo de las especies de cíclidos introducidos con fines comerciales, especialmente adaptados a las condiciones de transición al sistema lacustre, con lo cual se aprovecha la capacidad para filtrar alimento proveniente de los sistemas lóticos.

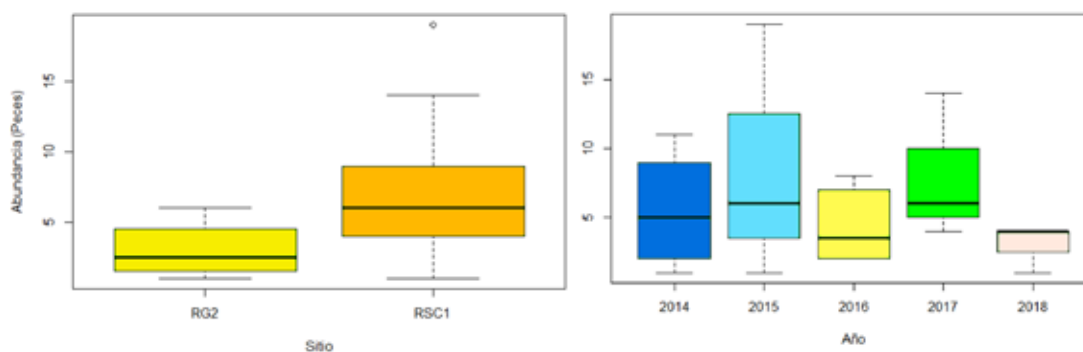


Figura 54. Distribución espacial y temporal de la abundancia de peces en los afluentes del sistema Punchiná entre 2014 y 2018.

La escasa abundancia de individuos y de especies en RG2 se pudo atribuir a los altos caudales que se presentaron durante los muestreos, a la estructura física con escasa oferta de hábitat y a la dinámica ecológica de las especies que pueden habitar en estos cuerpos de agua. Tales factores influyeron en la eficiencia de los aparejos de pesca, como lo evidenciaron diálogos con pescadores de la zona y otros aparejos encontrados en las estaciones de muestreo. En RG2 se encontraron trampas armadas que consistieron en una línea de nailon con anzuelo y carnada viva que se deja permanentemente con revisión diaria en la búsqueda de peces. La principal dificultad en este sitio fue la profundidad y el alto caudal durante los muestreos, influenciados principalmente por la descarga de generación del embalse Playas.

La composición taxonómica permitió diferenciar el sitio RG2, donde además se presentaron diferencias temporales con similitudes siempre inferiores al 50 % (figura 57 y tabla 8). Esto obedeció a la ausencia de la mayoría de las especies en este sitio, y la presencia de *Cordylancistrus* sp. en 2014 y *Geophagus steindachneri*, *Micropterus Salmoides* y *Oreochromis niloticus* en 2017, mientras que RSC1 tuvo una composición característica más diversa y menos variable en todos los años, con excepción de la presencia de poecilidos, como *Xiphophorus helleri* en 2015 y *Poecilia reticulata* en 2016.

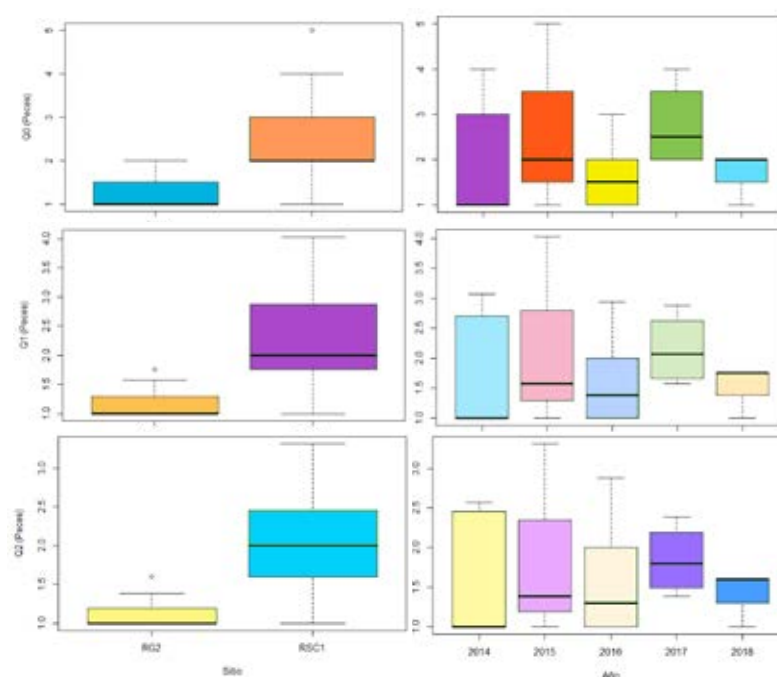


Figura 55. Valores de diversidad verdadera de la comunidad de peces en los afluentes al embalse Punchiná, entre 2014 y 2018. Q0: riqueza de especies; Q1: diversidad de especies comunes y Q2: diversidad de especies dominantes.

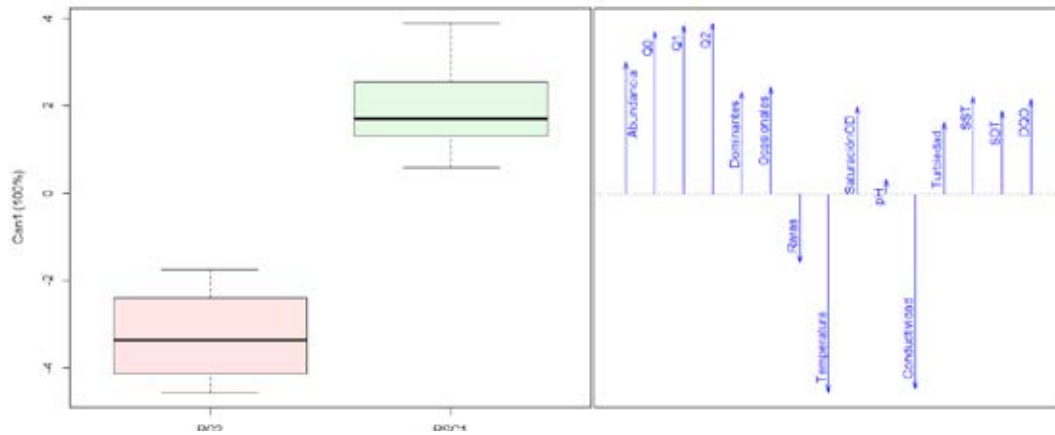


Figura 56. Análisis discriminante entre sitios de muestreo, basados en las variables fisicoquímicas, la abundancia y riqueza de peces en los afluentes al embalse Punchiná entre 2010 y 2018.

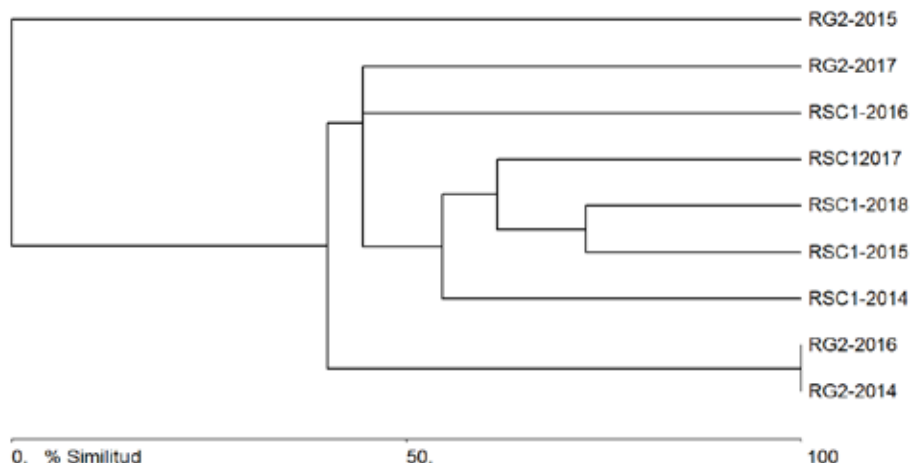


Figura 57. Análisis de similitud en la composición taxonómica de la ictiofauna de los sitios y momentos de muestreo en los afluentes al embalse Punchiná durante los períodos ENSO (2014–2018).

Tabla 8. Matriz de similitud en la composición de especies de peces en los afluentes del embalse Punchiná durante los períodos ENSO (2014–2018).

	RG2-2014	RSC1-2014	RG2-2015	RSC1-2015	RG2-2016	RSC1-2016	RG2-2017	RSC12017	RSC1-2018
RG2-2014	*	40	0	25	100	0	0	0	0
RSC1-2014	*	*	0	54,5	40	28,5	0	40	25
RG2-2015	*	*	*	0	0	0	0	0	0
RSC1-2015	*	*	*	*	25	40	20	61,5	72,7
RG2-2016	*	*	*	*	*	0	0	0	0
RSC1-2016	*	*	*	*	*	*	0	44,4	28,5
RG2-2017	*	*	*	*	*	*	*	44,4	28,5
RSC12017	*	*	*	*	*	*	*	*	60
RSC1-2018	*	*	*	*	*	*	*	*	*

Los resultados del análisis discriminante de acuerdo con el período evaluado (figura 58) mostraron un 99 % de varianza explicada por el primer eje canónico y se observó un patrón diferenciado en 2017 por los mayores valores de abundancia y diversidad, y por el mayor número de especies raras, como *Cordylancistrus* sp., *Micropterus Salmoides* y *Oreochromis* sp. y de especies dominantes, como *Brycon henni*, *Hemibrycon* cf. *cardalensis*, *Geophagus steindachneri*, *Characidium phoxocephalum*. En el mismo período se registraron valores elevados de pH hasta de 8,63 y en todos los meses una saturación de oxígeno de más del 100 %. En contraste, el año 2014 se caracterizó por una menor diversidad con solo la presencia de la especie ocasional, *Oreochromis niloticus*, y mayores valores de sólidos, suspendidos y disueltos. Pese a la variabilidad ambiental, la composición de especies ícticas no mostró diferencias en los períodos ENSO, excepto por un moderado incremento de especies ocasionales como *Bryconamericus* sp. y *Hemibrycon* cf. *antioquiae* (74 % de varianza explicada).

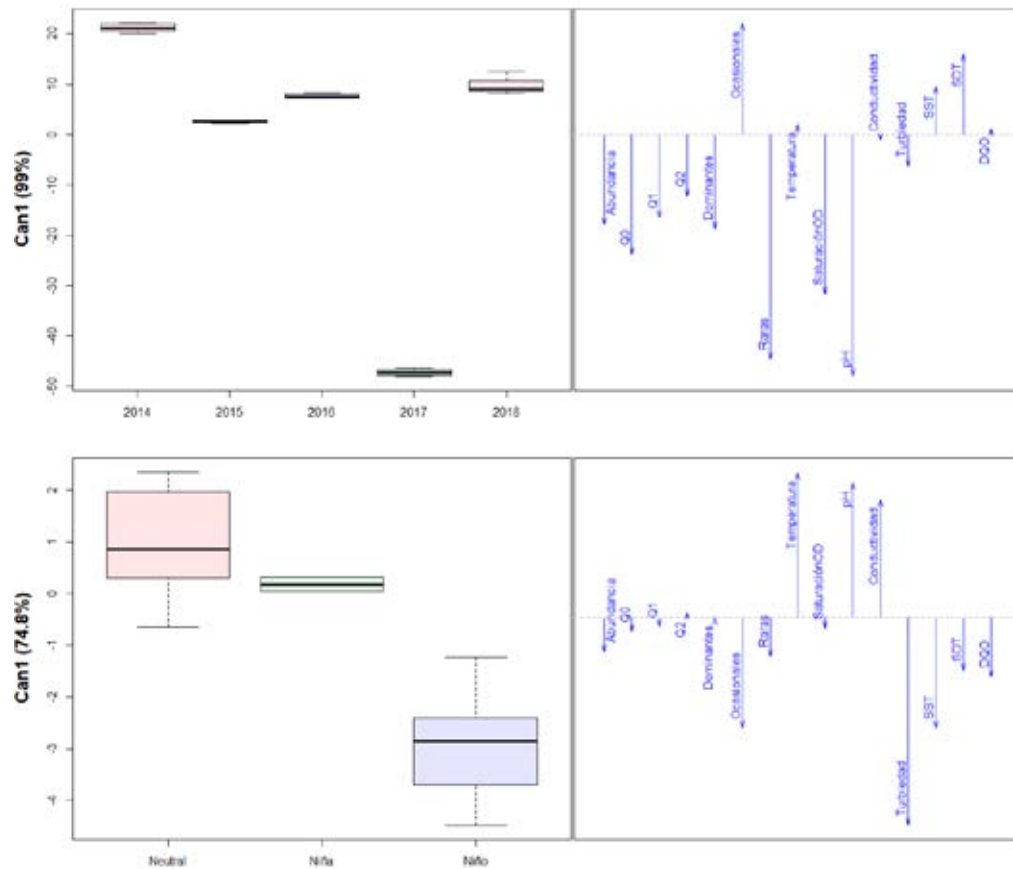


Figura 58. Análisis discriminantes entre años y períodos ENSO, basados en las variables físicoquímicas, la abundancia y riqueza de peces en los afluentes al embalse Punchiná entre 2010 y 2018.

La tabla 9 presenta información sobre el grado de amenaza de extinción de las especies capturadas, según el IUCN (2019). De los taxones encontrados se reportan cinco especies bajo la categoría de preocupación menor, lo cual significa que no cumplen con los requisitos para alguna categoría de amenaza, bien sea por la carencia de información o por tratarse de especies exóticas. Como se mencionó en el apartado 3.4, en el caso de *Characidium phoxocephalum* (Alonso y Jiménez-Segura, 2016) y *Brycon henni* (Villa Navarro *et al.*, 2016), se reporta que no hay datos sobre los tamaños poblacionales de estas especies, mientras que para *Micropterus salmoides*, *Oreochromis niloticus* y *Xiphophorus helleri*, su condición de especie introducida hace que no se considere una problemática la disminución de sus poblaciones a nivel local. Por el contrario, NatureServe (2013) y Snoeks *et al.* (2018) reportan

poblaciones estables. En la tabla también se muestra el origen de las especies donde las endémicas y nativas son reportadas en la *Lista de especies de peces de agua dulce de Colombia* (Herrera-Collazos *et al.*, 2017). De acuerdo con esta publicación, en los afluentes al embalse Punchiná se encontraron cuatro especies endémicas, dos nativas y cinco exóticas.

Es importante recordar que las especies del género *Oreochromis* son exóticas y se han adaptado a estos sistemas intervenidos, al punto de convertirse en parte importante de la pesquería en los embalses del Oriente de Antioquia, mientras que *Micropterus salmoides* es una especie introducida apetecida en la pesca deportiva. La escasa información sobre las especies exóticas y nativas que comparten estos ecosistemas dificulta determinar los riesgos de la introducción de especies y subsanar algunas deficiencias en el manejo de los recursos pesqueros en los embalses (Zapata *et al.*, 2020). En la figura 59 se muestra el registro fotográfico de las especies capturadas en el estudio.

Tabla 9. Estado de amenaza, origen de la especie y tipo de migración de las especies de peces registrados en los ríos tributarios al embalse Punchiná.

ESPECIE	NOMBRE COMÚN	CLASIFICACIÓN RIESGO	CÓDIGO	FUENTE	ESTADO DE LOCALIDAD
<i>Brycon henni</i>	Sabaleta	Menor preocupación	LC	UICN	Endémica
<i>Bryconamericus</i> sp.	Sardina	Desconocido	DD		
<i>Characidium phoxocephalum</i>	Rollizo	Menor preocupación vulnerable	LC VU	UICN LRP	Endémica
<i>Cordylancistrus</i> sp.	Cucha	Desconocido	DD		
<i>Geophagus steindachneri</i>	Mula	Especie no evaluada	NE	UICN	Nativa
<i>Hemibrycon</i> cf. <i>antioquiae</i>	Sardina	Especie no evaluada	NE	UICN	Endémica
<i>Hemibrycon</i> cf. <i>cardalensis</i>	Sardina	Especie no evaluada	NE	UICN	Endémica
<i>Micropterus salmoides</i>	Trucha bass	Menor preocupación	LC	UICN	Exótica
<i>Oreochromis niloticus</i>	Tilapia	Menor preocupación	LC	UICN	Exótica
<i>Oreochromis</i> sp.	Mojarra	Desconocido	DD		Exótica
<i>Poecilia caucana</i>	Gupy	Especie no evaluada	NE	UICN	Nativa
<i>Poecilia reticulata</i>	Gupy	Especie no evaluada	NE	UICN	Exótica
<i>Xiphophorus helleri</i>	Gupy	Menor preocupación	LC	UICN	Exótica



Geophagus steindachneri



Characidium phoxocephalum



Poecilia caucana



Hemibrycon cf. cardalensis



Brycon henni



Micropterus salmoides



Oreochromis niloticus



Oreochromis sp.

Figura 59. Peces encontrados en los ríos tributarios al embalse Punchiná entre 2014 y 2018.

5. Afluentes del embalse San Lorenzo

En el embalse San Lorenzo fueron tomadas en consideración las tres corrientes afluentes: río Nare (ACNARE), río Nusito (AECNUSI) y río San Lorenzo (ACSLOR) (figuras 60A y B).

El área de estudio hace parte de la cuenca del río Nare que, como se mencionó en el numeral 4, pertenece al zonobioma de bosque húmedo montano y presenta régimen bimodal con abundantes precipitaciones distribuidas en dos períodos húmedos (de abril a mayo y de octubre a noviembre) y dos períodos secos (de diciembre a marzo y de junio a septiembre) (Barrera-Olarte, 2018). Los sitios de muestreo corresponden a un sector de la cuenca sometido a grandes transformaciones en el paisaje y uso del suelo, debido a la disponibilidad de agua, las temperaturas constantes y la fertilidad del suelo, los cuales han sido factores relevantes para el crecimiento demográfico y el desarrollo agropecuario e industrial (Forero *et al.*, 2014).

El sitio de muestreo sobre el río Nare (ACNARE) presenta corriente alta, con formación de caídas, remolinos y deslizaderos. Durante algunos muestreos, aguas arriba del sitio de muestreo, se realizaron actividades de exploración minera, aunque con poca remoción de sedimentos. Los sustratos muestreados son de gran tamaño, muy compactos, difíciles de remover; hay muy poca disponibilidad de hojarasca.

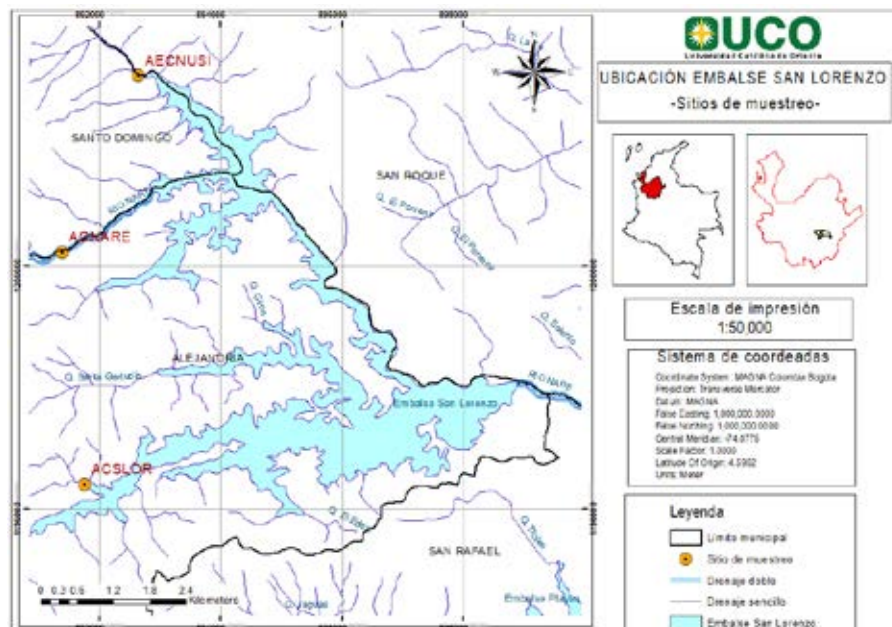


Figura 60A. Localización geográfica de los sitios de muestreo en los afluentes al embalse San Lorenzo.



AECNUSI Río Nusito



ACNARE Río Nare



ACSLOR Río San Lorenzo

Figura 60B. Sitios de muestreo sobre los ríos Nusito, Nare y San Lorenzo, afluentes al embalse San Lorenzo.

ACSLOR, sitio de muestreo sobre el río San Lorenzo, es mucho menos caudaloso que ACNARE, presenta flujo laminar y en su margen derecha posee grandes depósitos de arena. Los sustratos muestreados están compuestos principalmente por cantos rodados y guijarros; muy poca disponibilidad de material vegetal. AECNUSI, sitio de muestreo sobre el río Nusito, presenta un flujo moderado a rápido, pero es relativamente poco profundo con gran cantidad de hojarasca y de sustratos rocosos emergidos.

5.1. Físicoquímicos

El sitio de muestreo tuvo un efecto significativo ($p < 2,47e^{-7}$) sobre la temperatura del agua en los ríos afluentes al embalse San Lorenzo (figura 61). ACSLOR tuvo una diferencia de cerca de 2 °C por encima de los promedios obtenidos en ACNARE y AECNUSI. Así mismo, se encontró un efecto positivo significativo en el año 2011 con $p < 0,0102$. La estacionalidad climática no presentó efectos sobre la temperatura.

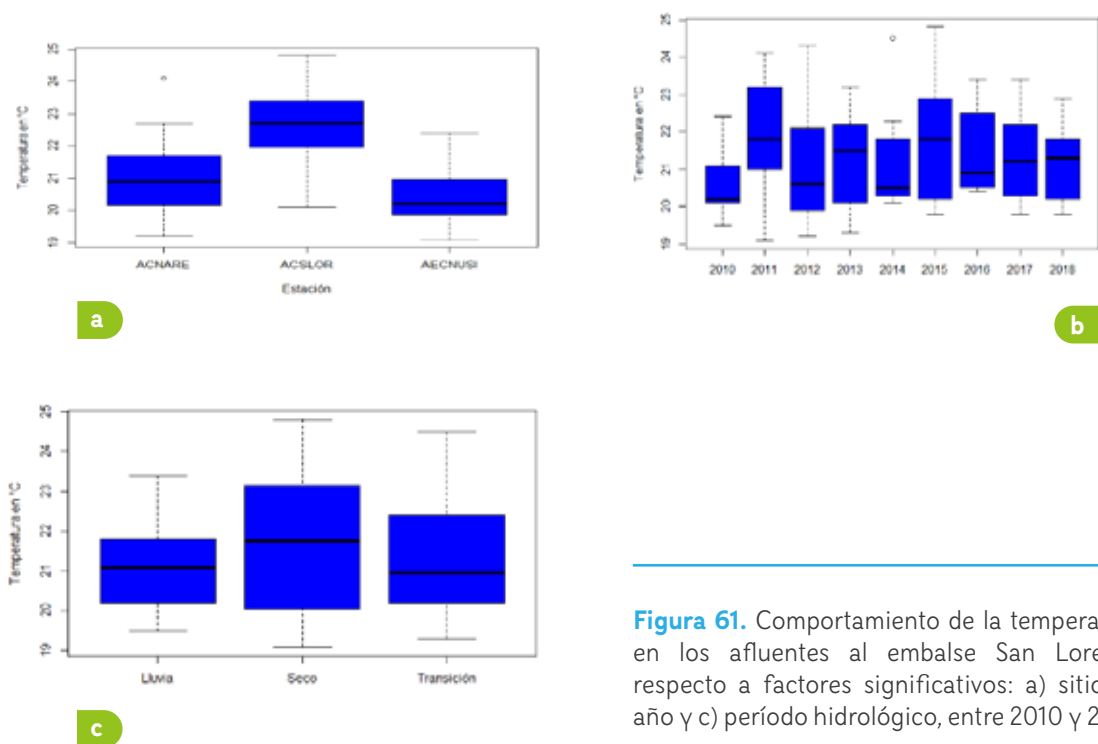


Figura 61. Comportamiento de la temperatura en los afluentes al embalse San Lorenzo respecto a factores significativos: a) sitio; b) año y c) período hidrológico, entre 2010 y 2018.

La figura 62 evidencia el comportamiento del OD en los tres ríos, donde el conjunto de datos mostró unas diferencias significativas entre los valores promedios de cada sitio de monitoreo, lo cual es normal al tratarse de tres microcuencas diferentes. ACSLOR tuvo un efecto significativo negativo sobre el oxígeno ($p = 6,73e^{-6}$), con una concentración promedio inferior a ACNARE y AECNUSI: 7,3 mg/l de OD. Estadísticamente, se presentaron diferencias interanuales en el oxígeno con efecto negativo en los años 2011, 2013, 2014,

2015 y 2018 ($p < 0,05$), mientras que estacionalmente no hubo efectos significativos y solo se observó una mayor oscilación de las concentraciones durante la transición y menores valores en la época seca (promedio de 7,47 mg/l). Aún así, las concentraciones siempre fueron altas, con un rango de entre 6,9 mg/l y 8,9 mg/l.

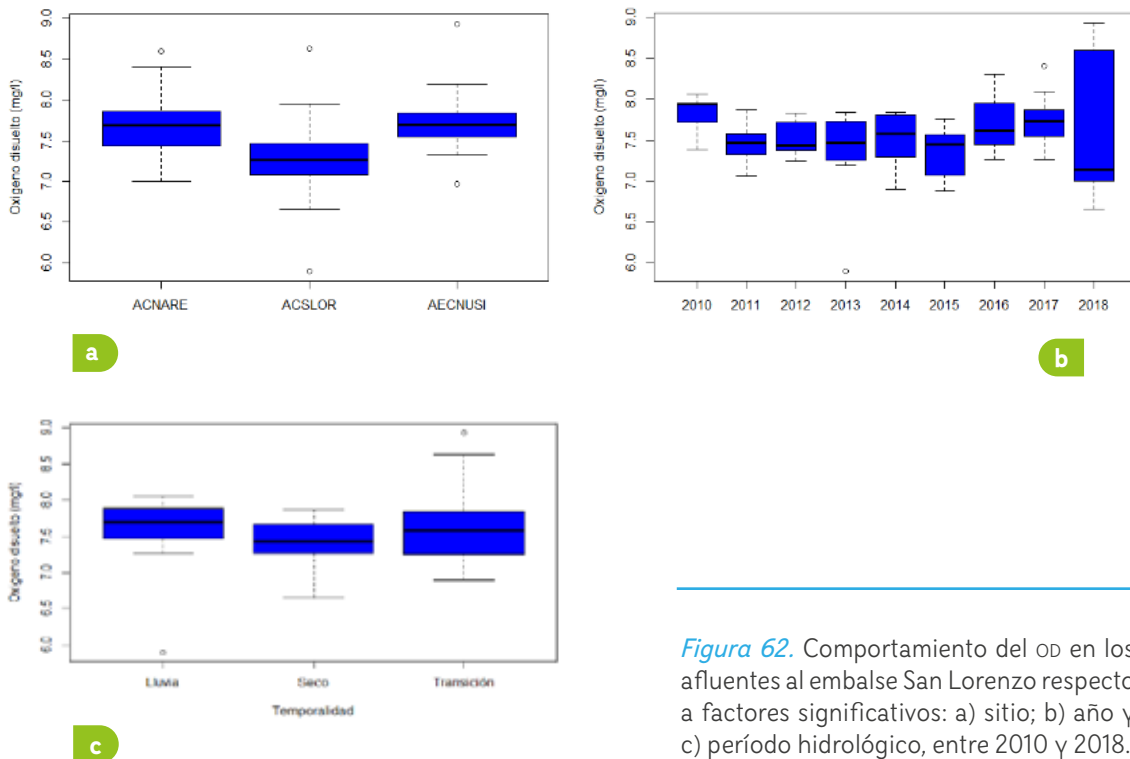


Figura 62. Comportamiento del OD en los afluentes al embalse San Lorenzo respecto a factores significativos: a) sitio; b) año y c) período hidrológico, entre 2010 y 2018.

El comportamiento de la conductividad eléctrica en ACSLOR y AECNUSI presentó variaciones significativas similares con el tiempo ($p = 3,69e^{-6}$ y $p = 0,000379$, respectivamente). Sin embargo, los valores registrados para el período de estudio se mantuvieron por debajo de los $45 \mu\text{S}/\text{cm}$, valores bajos típicos de fuentes superficiales poco intervenidas y con pocos iones disueltos (figura 63). En cuanto a la variación anual de la conductividad, se mantuvieron los bajos valores reportados en todo el período de estudio. La época climática de lluvia y el período de transición presentaron en conjunto los valores reportados más bajos comparados con la época seca. Esto pudo deberse a un efecto de dilución. No hubo efectos significativos a nivel estacional, interanual o macroclimático.

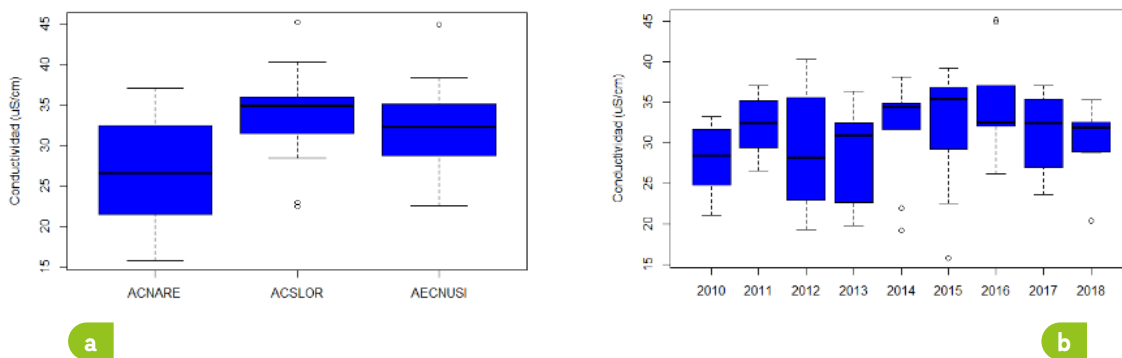


Figura 63. Comportamiento la conductividad eléctrica en los afluentes al embalse San Lorenzo respecto a factores significativos: a) sitio y b) año, entre 2010 y 2018.

El pH registrado en los ríos afluentes al embalse San Lorenzo presentó promedios similares entre los ríos (7,4 unidades de pH) y sin diferencias significativas (figura 64). Los valores extremos registrados, menores a 7 y cercanos a 9 unidades de pH, se presentaron en el año 2014 para el inicio o desarrollo del evento climático El Niño. Antes de este episodio, la variable tuvo un comportamiento bastante estable y solo se observó oscilación en 2018, en relación con la variabilidad hidrológica. Temporalmente, la variable presentó estabilidad durante los primeros 4 años del período de estudio y luego su variabilidad aumentó en relación con los episodios climáticos. No obstante, los promedios totales indicaron una leve tendencia a la alcalinidad con capacidad de mantenerse cerca a la neutralidad y sin diferencias significativas.

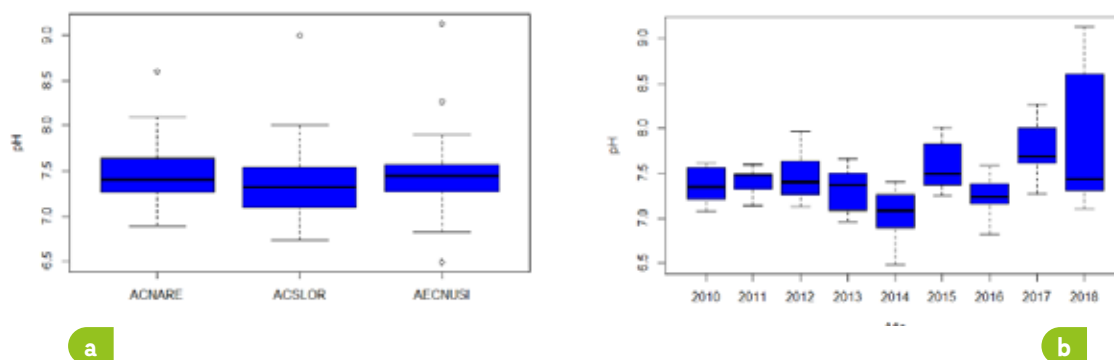


Figura 64. Comportamiento del pH en los afluentes al embalse San Lorenzo respecto a factores significativos: a) sitio y b) año, entre 2010 y 2018.

La DQO tuvo un promedio similar entre los sitios de muestreo, alrededor de 10 mg/l, con valores máximos en ACNARE (25 mg/l) que presentó efectos significativos positivos sobre la DQO (figura 65). Los años 2017 y 2018 también presentaron efectos positivos. Sin embargo, es importante mencionar que las concentraciones de DQO reportadas para las tres estaciones en la mayoría de las campañas estuvieron por debajo del límite de detección del método informado por el laboratorio de análisis. Ambientalmente, las concentraciones de DQO encontradas en los afluentes al embalse San Lorenzo fueron bajas y se mantuvieron en niveles propios de fuentes poco intervenidas o reguladas.

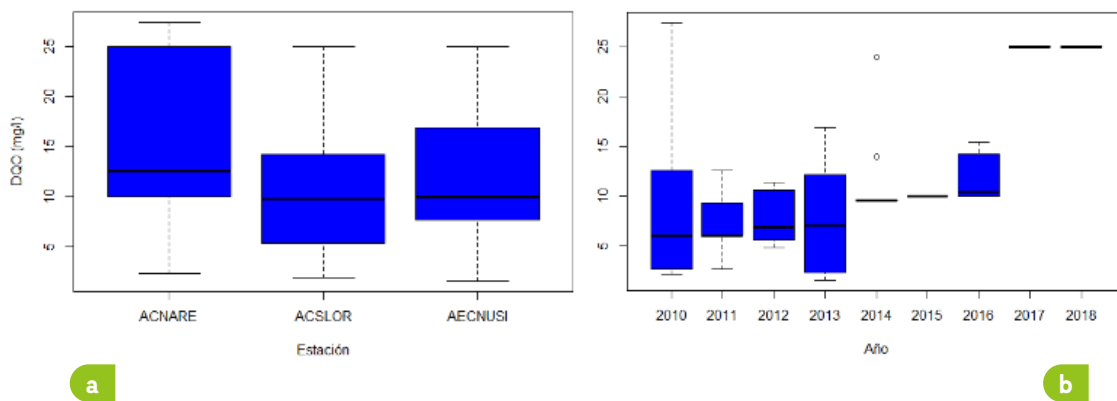


Figura 65. Comportamiento de la DQO en los afluentes al embalse San Lorenzo respecto a factores significativos: a) sitio y b) año, entre 2010 y 2018.

La figura 66 muestra la variación de los SST a nivel espacial y temporal. ACNARE registró concentraciones entre 5 mg/l y 181 mg/l, mientras que ACSLOR presentó una variación mínima entre 0,6 mg/l y 18 mg/l y AECNUSI varió entre 1,24 mg/l y 53,6 mg/l. Las concentraciones de SST no presentaron variaciones significativas interanuales. Espacialmente, se observó que ACNARE contribuyó fuertemente a la variabilidad de este parámetro en 2018, como consecuencia de la actividad minera aguas arriba de la estación de monitoreo, que aportó importantes cantidades de material en suspensión.

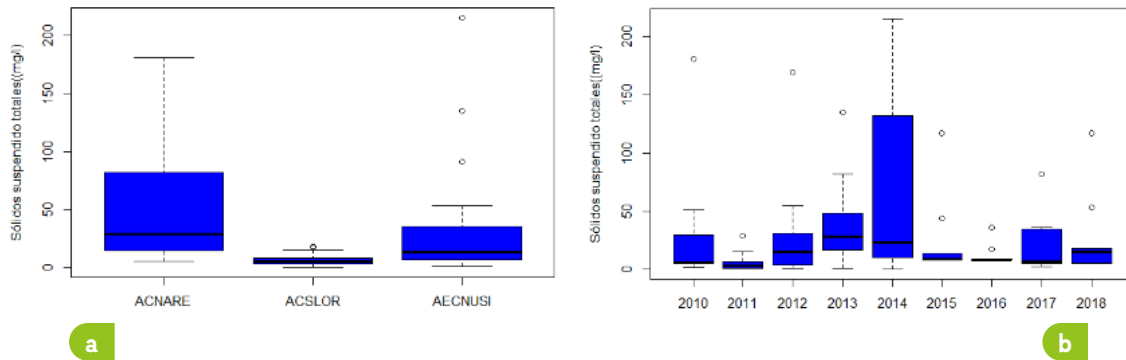


Figura 66. Comportamiento de los SST en los afluentes al embalse San Lorenzo respecto a factores significativos: a) sitio y b) año, entre 2010 y 2018.

Respecto a los nutrientes, se presentaron efectos diferenciados de los momentos de muestreo sobre los distintos iones, aunque a nivel espacial los valores fueron relativamente uniformes entre los ríos. Una de las formas relevantes de nitrógeno que evidencia cómo se comporta los compuestos nitrogenados orgánicos y amoniacales es el NTK. Luego del análisis GLM se observó que el factor año mostró efectos significativos sobre el NTK ($p < 0,001927$), aunque sin un patrón claro con el tiempo.

Los años 2010 y 2018 arrojaron la menor y mayor concentración media para esta variable (0,3 mg/l y 1,72 mg/l, respectivamente). En cuanto a los factores asociados con el clima, el período de transición tuvo un efecto significativo positivo ($p < 0,000219$), con la mayor concentración de NTK (0,82 mg/l), mientras que en lluvias se presentó la menor (0,61 mg/l). Así mismo, El Niño mostró efecto positivo sobre el NTK ($p = 5,04e^{-6}$), así como la mayor variabilidad en los valores reportados. Espacialmente, las concentraciones de NTK se mantuvieron relativamente bajas y constantes en relación con los promedios generales, puesto que variaron entre 0,73 mg/l y 0,79 mg/l (figura 67).

Los nitratos solo fueron afectados por el factor año ($p < 0,0057$); más específicamente en el 2013 y el 2014, cuando se presentaron los promedios globales de las concentraciones más bajas con respecto a los demás años (0,149 mg/l y 0,337 mg/l en 2013 y 2014, respectivamente).

Para los diferentes ríos afluentes, la concentración media de nitratos fue estable y relativamente baja, con valores que oscilaron entre 0,8 mg/l y 1 mg/l. Los factores climáticos locales y macroclimáticos no evidenciaron comportamientos estadísticamente significativos durante el período de estudio.

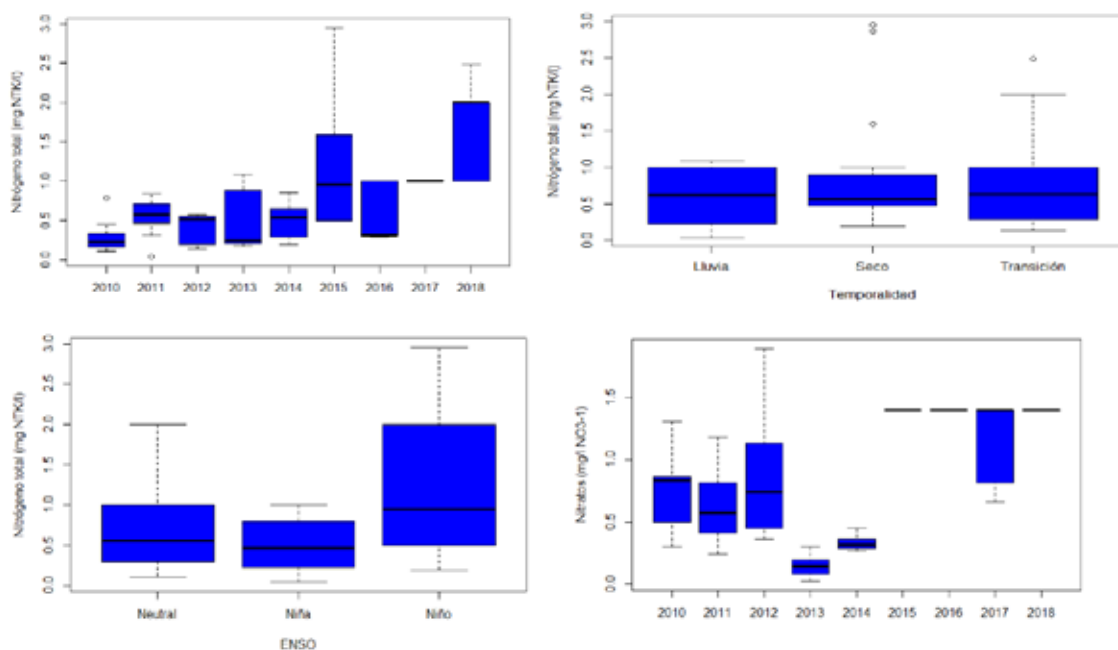


Figura 67. Comportamiento de las formas nitrogenadas en los afluentes al embalse San Lorenzo respecto a factores significativos, entre 2010 y 2018..

El comportamiento de las concentraciones de PT analizadas mediante el GLM arrojó un efecto significativo del año de muestreo ($p < 0,002012$), donde se destacaron los años 2011 y 2012 con los de menor y mayor concentración media durante el período de estudio (0,021 mg/l y 0,28 mg/l, respectivamente). El período hidrológico también arrojó un comportamiento estadísticamente significativo ($p < 0,00182$), puesto que presentó un máximo en la concentración de PT durante la época seca (0,26 mg/l). El período Neutral del ENSO tuvo un efecto positivo ($p < 0,005808$), con respecto a las concentraciones de esta variable, una concentración media mayor (0,084 mg/l), mientras que La Niña presentó la menor concentración en promedio (0,035 mg/l). Al igual que para las formas nitrogenadas, los ríos afluentes al embalse San Lorenzo presentaron una uniformidad relativa en el comportamiento de sus concentraciones medias, con un promedio general de 0,067 mg/l de p total (figura 68).

Las concentraciones de FeT registradas en los ríos afluentes al embalse San Lorenzo presentaron, de acuerdo con el GLM, diferencias significativas entre los años ($p < 0,0178$), con concentraciones medias altas durante el período 2010-2014, con una concentración media máxima de 2,61 mg/l durante este último año (figura 69). Posteriormente, se evidenció un descenso considerable en las concentraciones para el período 2015-2018, con un valor

mínimo de 0,62 mg/l y un máximo de 1 mg/l, para estos años, respectivamente. Comportamiento similar se observó en las concentraciones medias obtenidas en los puntos de monitoreo estudiados al interior del embalse San Lorenzo. Especialmente, ACSLOR tuvo un efecto significativo negativo ($p = 0,0154$), con la menor concentración media (0,78 mg/l), respecto a 1,84 mg/l y 1,9 mg/l de las estaciones ACNARE y AECNUSI, respectivamente. El período climático, especialmente la fase seca, presentó un efecto positivo significativo ($p = 0,0121$), aunque se presentaron pocas diferencias en magnitud.

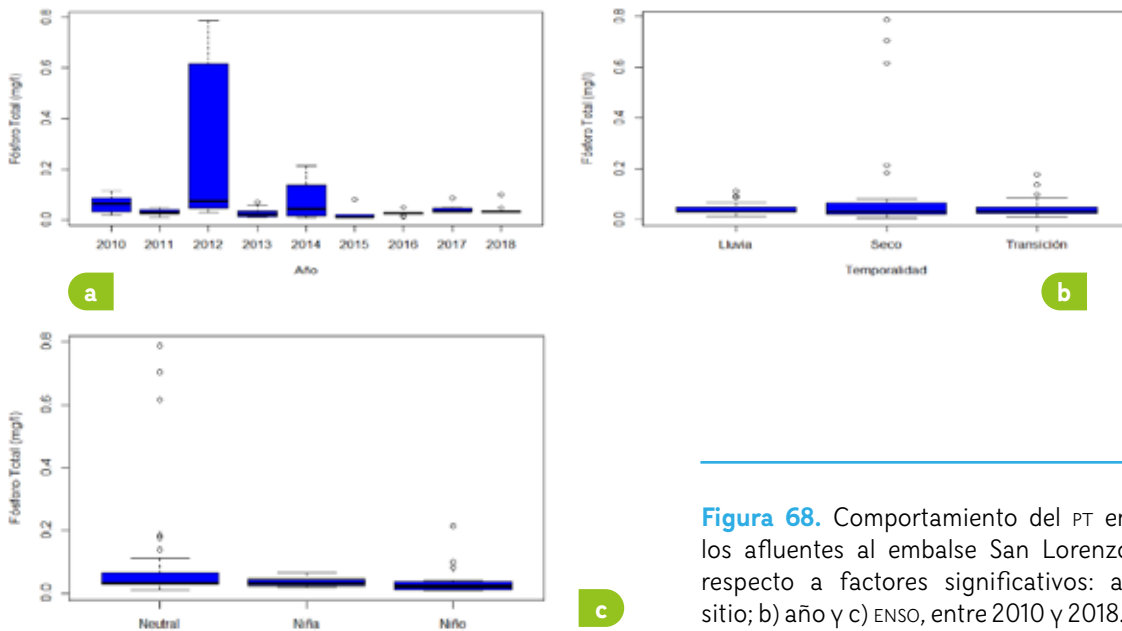


Figura 68. Comportamiento del PT en los afluentes al embalse San Lorenzo respecto a factores significativos: a) sitio; b) año y c) ENSO, entre 2010 y 2018.

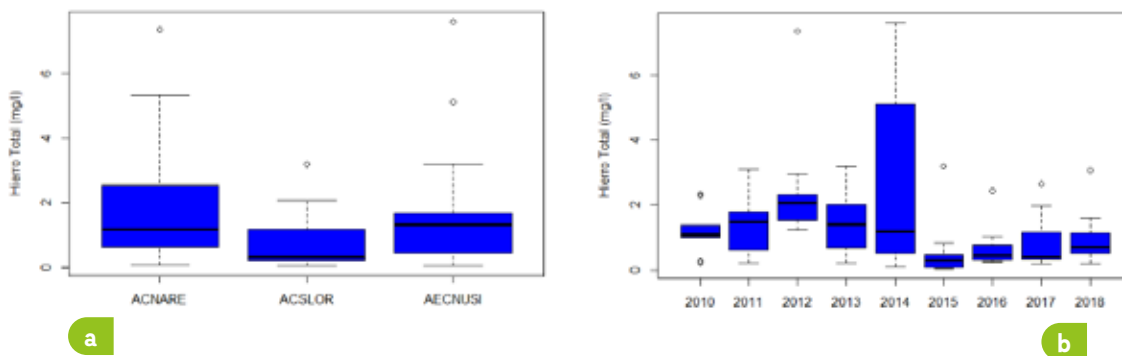


Figura 69. Comportamiento del FeT en los afluentes al embalse San Lorenzo respecto a factores significativos: a) sitio y b) año, entre 2010 y 2018.

En términos de contaminación fecal, ACSLOR se diferenció significativamente de las otras estaciones por su menor concentración ($p = 0,031$). En general, las concentraciones de esta variable oscilaron entre los 170 NMP/100ml y 190 000 NMP/100ml, valores que ambientalmente se encontraron en fuentes superficiales con diferentes características y con posibles intervenciones aguas arriba. Si bien no representaron contaminación, pueden relacionarse tanto con las actividades antrópicas desarrolladas en la zona de influencia de la estación de monitoreo como con las condiciones climáticas variables presentadas a lo largo del período de estudio. La época climática de transición presentó una diferencia significativa frente a las demás analizadas ($p = 0,0053$), lo cual puede deberse a la gran variación en la presencia de coliformes en las fuentes superficiales. Esto, a causa de la presencia y ausencia de lluvias que ayudan al arrastre de material orgánico. No se observaron diferencias significativas interanuales o asociadas al ENSO.

Los análisis discriminantes espaciales y temporales basados en las variables fisicoquímicas en conjunto se muestran en las figuras 70 A y B. Estas evidenciaron la estabilidad en las condiciones de los afluentes al sistema San Lorenzo. De este modo, solo se pudo diferenciar los sitios de muestreo debido a la temperatura y los años por las concentraciones de las formas de fósforo y nitrógeno, las cuales presentaron cambios de baja magnitud y sin relevancia biológica. Además, fueron afectadas por cambios en el límite de detección establecido por el laboratorio de análisis durante los años mencionados.

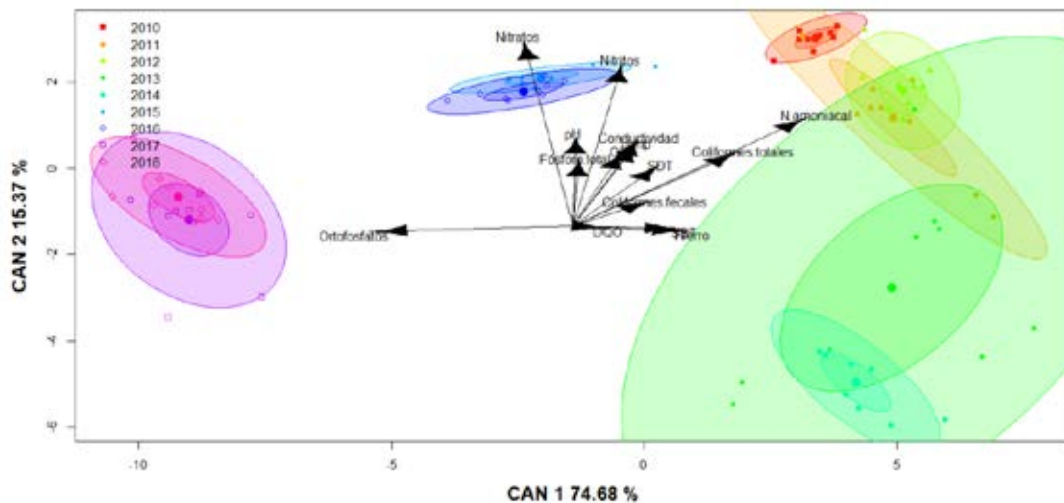


Figura 70A. Análisis discriminante entre los ríos San Lorenzo, Nare y Nusito, basados en las variables fisicoquímicas medidas entre 2010 y 2018.

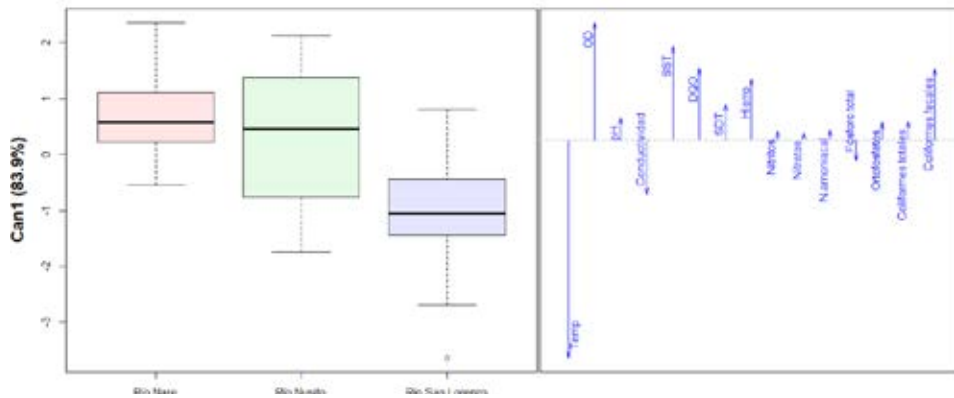


Figura 70B. Biplot del análisis discriminante entre años, basados en las variables fisicoquímicas medidas en los afluentes al embalse San Lorenzo entre 2010 y 2018.



5.2. Ficoperifiton

Entre 2010 y 2018 se recolectaron 13 906 598 ind/cm² y se registró un total de 109 taxones de algas perifíticas, con un promedio general de 27 taxones por muestra, lo cual indicó una alta regularidad en la riqueza de la comunidad en este período, correspondida con la estabilidad en las características de hábitat predominantes en las estaciones de muestreo. Los valores de abundancia permanecieron bajos, excepto entre 2013 y 2014, cuando los incrementos

coincidieron con los menores valores de riqueza, mientras que en 2010 y 2014 presentaron los mayores valores de riqueza (tabla 10). De los 109 taxones recolectados, 24 (el 22 %) fueron dominantes, mientras que hubo 56 (el 51 %) que se consideraron raros, es decir, presentaron una frecuencia muy baja, fueron poco abundantes o presentaron una combinación de estas propiedades. Tal como lo manifiesta Magurran (2005), independientemente del tipo de comunidad, es positivo que su composición esté determinada por muchos taxones raros y pocos que presenten densidades altas y sean comunes. Según Loreau y Hector (2001), la importancia de taxones raros radica en su participación en la adquisición de recursos; esto implica que una comunidad conformada por este tipo de taxones utiliza los recursos de una manera más eficiente que una en la que unos pocos taxones concentren una fracción muy alta de la densidad total (Weithoff, 2003).

Al igual que en el sistema Punchiná, la clase *Bacillariophyceae* (diatomeas) del grupo *Bacillariophyta* y la división *Chlorophyta* fueron los grupos que más contribuyeron con la riqueza del ficoperifiton, mientras que, respecto a la densidad, nuevamente *Bacillariophyta* y *Cyanobacteria* fueron las más representativas. Como se mencionó sobre la comunidad perifítica del embalse Punchiná, las diatomeas y cianobacterias son organismos especializados en la fijación a los sustratos y tolerantes al arrastre, cuya morfología y hábitos de crecimiento les permiten soportar fluctuaciones del caudal y alta turbidez (Casco y Toja, 2003; Gari y Corigliano, 2004; Roldán y Ramírez, 2008). Las formas de vida más frecuentes y abundantes en los ríos afluentes al embalse San Lorenzo fueron las cianobacterias filamentosas *Lyngbya* y *Oscillatoria* y las diatomeas *Achnanthes*, *Encyonema*, *Navicula* y *Cymbella*, cuyas adaptaciones morfológicas y formas de crecimiento les permiten desarrollarse en ambientes donde el caudal fluctúa con frecuencia y la turbidez es alta.

Achnanthes se fija a los sustratos con toda la superficie de la valva, mientras que *Lyngbya*, *Encyonema*, *Navicula* y *Cymbella* lo hacen mediante diversos métodos de producción de mucílago (Casco y Toja, 2003). *Encyonema*, por ejemplo, se fija a los sustratos (rocas, troncos y otras algas filamentosas) a través de un tubo transparente de mucílago que impide que la corriente la arrastre, a través de la formación de pequeñas cadenas. Puede vivir en superficie o a relativa profundidad con la condición de que llegue suficiente luz para hacer fotosíntesis. Los mecanismos de los otros organismos fueron ampliamente descritos en el numeral 4.2 La prevalencia de estos hábitos fue semejante en todos los ríos analizados, con lo cual se ratifica su amplia distribución y tolerancia a condiciones de estrés hidráulico y variabilidad en el hábitat.

Tabla 10. Géneros ficoperifíticos reportados en los ríos tributarios y el efuente del embalse San Lorenzo en los estudios realizados entre el 2010 y 2018.

DIVISION	TAXON	2010		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018										
		ACNARE	ACSLOR	ACNARE	ACSLOR	ACNARE	ACSLOR	ACNARE	ACSLOR	ACNARE	ACSLOR	ACNARE	ACSLOR	ACNARE	ACSLOR	ACNARE	ACSLOR	ACNARE	ACSLOR	ACNARE	ACSLOR							
	<i>Achnanthes</i> aff. <i>inflata</i> sp.	119,37	316,82		269,3					24,74																		
	<i>Achnanthes</i> sp.	12692,35	18933,58	9064,02	1311,95	3466,85	2040,47	5086,19	2886,39	10740,84	8633,54	6959,97	94119,12	32611,93	285126,07	754483,32	20604,53	915,21	39576,54	20802,41	4031,96	12936,58	15731,66	1028,99	4044,23	75720,04	4670,16	7930,43
	<i>Achnanthidium</i> sp.	149,36	1108,29	639,28	55,44	50,92	28,54	28,29	28,29	84,86	36,77	79,21	159,54	24,74	24,73	24,74	24,74	24,74	24,74	24,74	24,74	24,74	24,74	24,74	24,74	24,74	24,74	24,74
	aff. <i>Cavinula</i> sp.																											
	aff. <i>Luticola</i> sp.							53,75	44,13	56,57		4869,13	26,02	2499,21	9918,87													
	Aff. <i>Piacones</i> sp.						78,07																					
	<i>Amphipleura</i> sp.							28,29																				
	<i>Anphora</i> sp.		167,46				50,92	4758,12				2473,53																
	<i>Anomoeoneis</i> sp.					55,44		28,54				53,75																
	<i>Caparogramma</i> sp.					55,44																						
	<i>Cocconeis</i> sp.					639,85		230,82																				
	<i>Cyclotella</i> sp.	313,42	1004,75	107,25	55,44							22,06	26,02															
	<i>Cymbella</i> sp.	17062,12	41501,47	286817,81	110,32	4304,14	85,63	29,7	28,29	56,57	2473,53	2473,53	2473,53	7420,6	222,62	49,48	74,22	210,25	173,15	37,1	818,05	318,99	7918,25					
	<i>Cymbella</i> sp. 1																											
	<i>Cymbella</i> sp. 2																											
	<i>Cymbella</i> sp. 3																											
	<i>Diadesmis</i> sp.																											
	<i>Diatoma</i> sp.	319,64	319,64																									
	<i>Diploneis</i> sp.																											
	<i>Eryconema</i> sp.																											
	<i>Ephlemia</i> sp.																											
	<i>Eunotia</i> sp.	74,68																										
	<i>Fragilaria</i> sp.	238,74	167,46	321,34																								
	<i>Frustulia</i> sp.	74,68																										
	Gomphonemal <i>saugur</i> sp.																											
	<i>Gomphonema</i> aff. <i>parvulum</i> sp.	119,37																										
	<i>Gomphonema</i> aff. <i>truncatum</i> sp.																											
	<i>Gomphonema</i> sp.	1347,03	487,1	640,98	708,87	1196,54	490,7	217,81	72,42	349,63	2767,71	44,13	2579,33	2576,32	7867,74	2473,53	1385,18	173,15	667,85	5033,64	1607,81	1434,65	4749,18	509,55	321,57	56173,53	5816,7	1719,92
	<i>Gyrosigma</i> sp.																											
	<i>Hennaea</i> sp.	119,37																										

Bacillariophyta

La abundancia de algas en los afluentes del embalse San Lorenzo no mostró diferencias importantes entre años, períodos hidrológicos o fenómenos ENSO, pero sí entre ríos. El GLM de la familia gaussiana evidenció que ACSLOR ($p = 0,02$) y especialmente AECNUSI ($p = 1,53e^{-5}$) tuvieron un efecto significativo positivo sobre la abundancia de perifiton con un valor de AIC = 2254,2 (figura 71). La diversidad presentó un patrón opuesto, la riqueza de especies (Q0) fue afectada negativamente en los años 2011, 2013 y 2017 ($p < 0,03$) y positivamente por La Niña ($p = 0,03$) con AIC = 490,7. Sin embargo, no se encontraron efectos significativos del sitio de muestreo (figura 72). El mismo efecto negativo de los años se observó para la diversidad de especies comunes Q1 con significancia de $p < 0,02$ y AIC = 327,19 y para la diversidad de especies dominantes Q2 con $p < 0,02$ y AIC = 274, pero esta variable no mostró una respuesta frente al fenómeno de La Niña.

Si bien el GLM no identificó un efecto del año 2010, en la figura 68 se observa una importante diferencia en la riqueza entre 2010 y los años posteriores, que presentaron entre 60 % y 40 % menos especies. Los valores de diversidad en general se consideraron dentro de un rango bajo (Martínez y Donato, 2003; Pedraza-Garzón y Donato-Rondón, 2011; Zapata y Donato, 2008), por lo cual se evidenciaron condiciones ambientales que determinaron la presencia y desarrollo de los organismos mejor adaptados, los cuales alcanzaron una densidad y frecuencia muy altas, mientras que otros, con un rango de tolerancia más restringido, apenas ocurrieron en la comunidad con densidades muy bajas. Esta situación es típica de ambientes regulados donde la fluctuación del caudal es frecuente y no corresponden con el período hidrológico. Por tanto, la comunidad se desarrolla bajo condiciones de estrés, ya sea por extremos hidrológicos, la operación de la central, alta turbidez y/o baja calidad de los sustratos (Díaz-Quiroz y Rivera-Rondón, 2004).

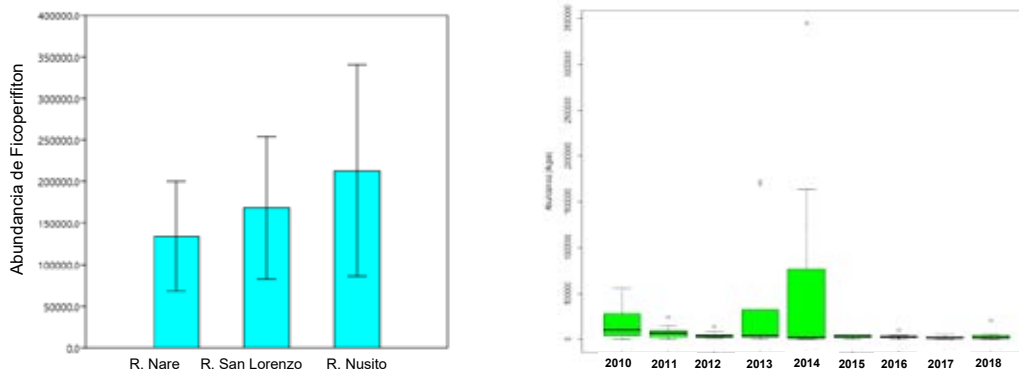


Figura 71. Distribución espacial y temporal de la densidad de algas perifíticas en los afluentes al embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: sitios de muestreo y año, entre 2010 y 2018.

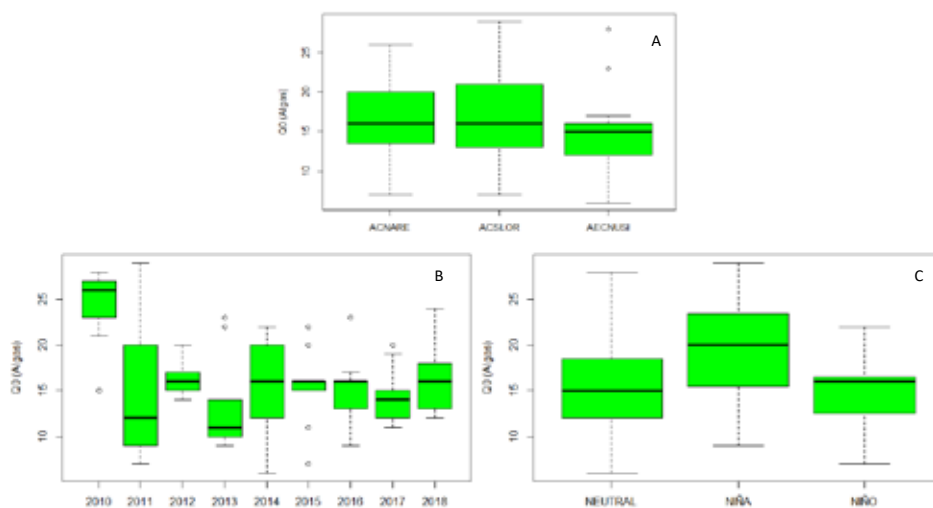


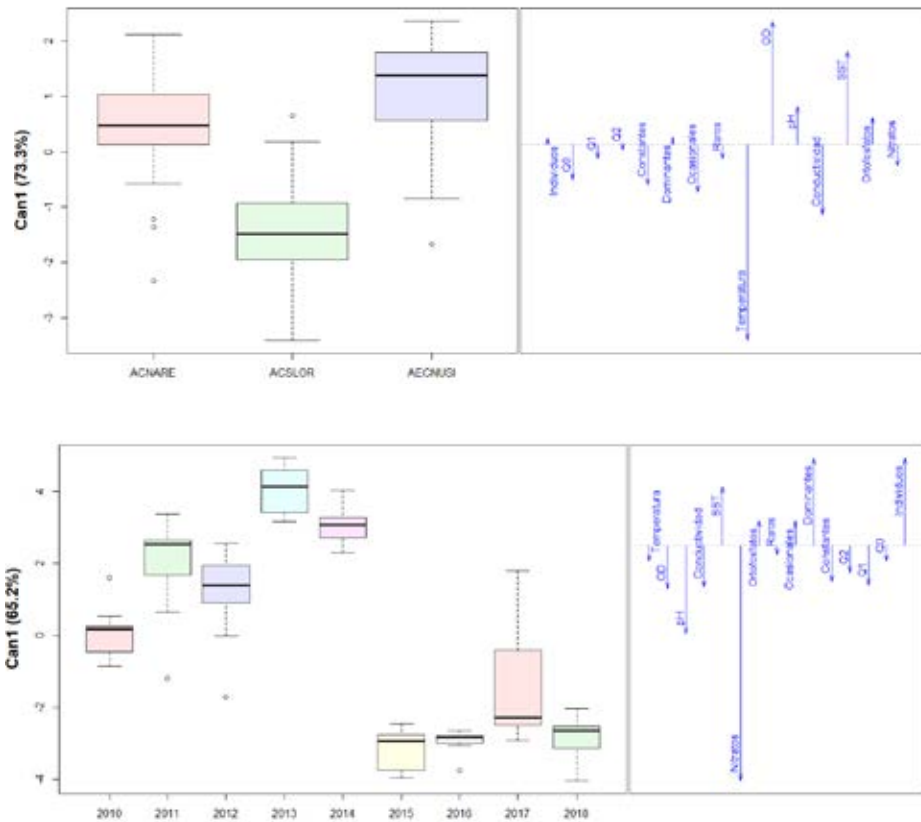
Figura 72. Distribución espacial y temporal de la riqueza de especies Q0 en los afluentes del embalse San Lorenzo. A: sitios de muestreo; B: año y C: período ENSO, 2010 y 2018.

Al analizar la composición de especies, no se encontraron diferencias entre sitios de muestreo (74,4 % de varianza explicada por el primer eje canónico), ni entre años de muestreo (55,8 % de varianza explicada por el primer eje canónico) (figura 73). Las variables que contribuyeron a explicar las diferencias entre los años fueron el nitrógeno y el pH, las cuales diferenciaron los años posteriores a 2014 de todos los anteriores; mientras que, en el caso de los sitios de muestreo, la temperatura y el oxígeno explicaron las diferencias de ACSLOR.

Los valores de abundancia, diversidad Q y composición de especies de Olmstead-Tukey tampoco mostraron diferencias entre sitios o momentos de muestreo. El análisis discriminante explicó varianzas de 73,3 % (diferencias entre sitios) y de 65,2 % (diferencias entre años) por el primer eje canónico, donde las variables temperatura, oxígeno y SST fueron las más importantes en la discriminación de sitios, y las variables nitratos y pH, las más importantes en la discriminación de años de muestreo (figura 74). Las diferencias en los valores de nutrientes obedecieron a los cambios en el límite de detección establecidos por los laboratorios de análisis fisicoquímicos y no se correspondieron con cambios significativos en la concentración de dichos nutrientes en el sistema. Adicionalmente, los cambios en concentración fueron de pequeña magnitud y no tuvieron efectos ambientales reconocibles. Ello se ratifica porque no

se encontraron relaciones significativas entre la comunidad algal y dichas variables durante este período. No obstante, el efecto del nitrógeno siempre debe ser considerado, puesto que según Flecker *et al.* (2002), las algas de las corrientes andinas son limitadas en nitrógeno y su adición desde los suelos resulta en incrementos importantes en la densidad o biomasa algal.

La escasa contribución de las variables biológicas en los análisis discriminantes se debió a la regular distribución de la densidad total, derivada de condiciones de hábitat que favorecieron el desarrollo relativamente homogéneo de varios taxones de diatomeas, algas verdes y cianobacterias. En términos generales, los estimadores ecológicos, la composición y la densidad indicaron condiciones ambientales limitantes para el establecimiento y desarrollo de comunidades diversas de ficoperifiton, entre los que cabe mencionar el caudal y la turbidez, condiciones ambientales bajo las cuales solo los taxones mejor adaptados pueden desarrollarse. De ahí que *Lyngbya* y *Oscillatoria* fueron los géneros determinantes de la estructura del ficoperifiton en todas las estaciones.



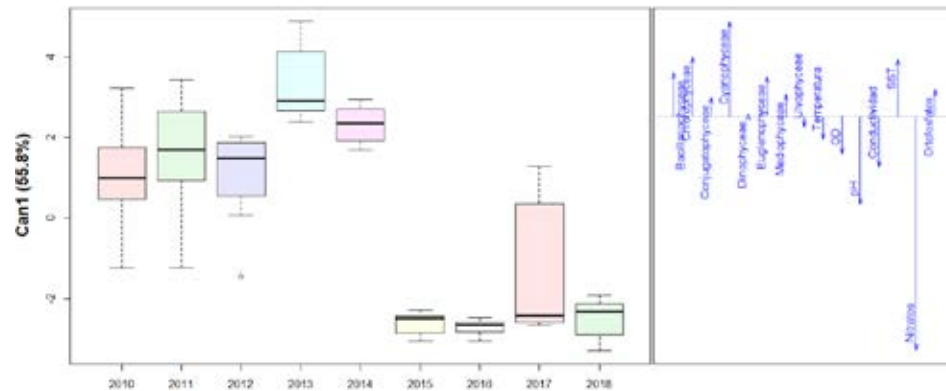


Figura 73. Análisis discriminante entre sitios y períodos de muestreo a partir de la composición taxonómica de ficerperifiton espacial y temporal en los afluentes al embalse San Lorenzo entre 2010 y 2018.

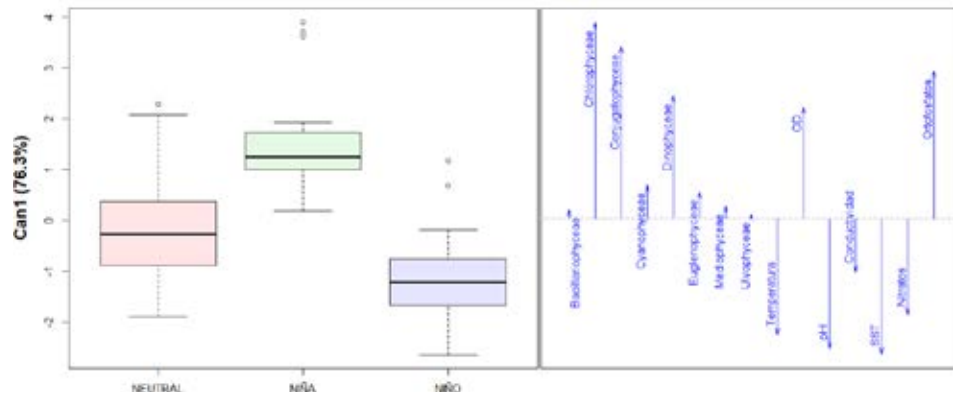


Figura 74. Análisis discriminante de sitios y años de muestreo, basado en las variables ambientales, abundancia y riqueza de especies algales en los afluentes al embalse San Lorenzo, entre 2010 y 2018.

El período ENSO, por otra parte, sí mostró diferencias en composición (76,3 % de varianza explicada), las cuales obedecieron a la mayor densidad de las clases *Chlorophyceae*, *Conjugatophyceae* y *Dinophyceae* durante el fenómeno de La Niña, bajo condiciones de mayor oxigenación y concentración de ortofosfatos. Estas condiciones también se asociaron a una mayor densidad de especies raras y ocasionales durante este período (74,6 % de varian-

za explicada) (figura 75). Un cambio en la composición de especies durante el fenómeno de La Niña evidenció cómo el aumento excesivo del caudal, la turbidez y el cambio en la oferta de recursos puede favorecer la presencia de hábitos poco frecuentes en los sistemas lóticos como ticoepífitos o la mayor densidad de algunos grupos con adaptaciones especiales como la mixotrofia, que les permite a los dinoflagelados y *Euglenozoa* (además de varios géneros de *Chrysophyceae* y *Chlorophyceae*) obtener energía mediante depredación bajo condiciones de luz limitantes para la fotosíntesis. Otros grupos de *Chlorophyceae* y *Conjugatophyceae* tienen adaptaciones especiales para aprovechar más eficientemente la luz bajo condiciones de turbidez. El éxito de los mixotrofos en condiciones de baja intensidad de luz, usando bacterioplancton como fuente de nutrientes, ha sido documentado desde los años 1990, por estudios como los de Caron *et al.* (1990) y Olrik (1998) y validado por estudios recientes de expresión génica inducida por déficit de luz (Lie *et al.*, 2017).

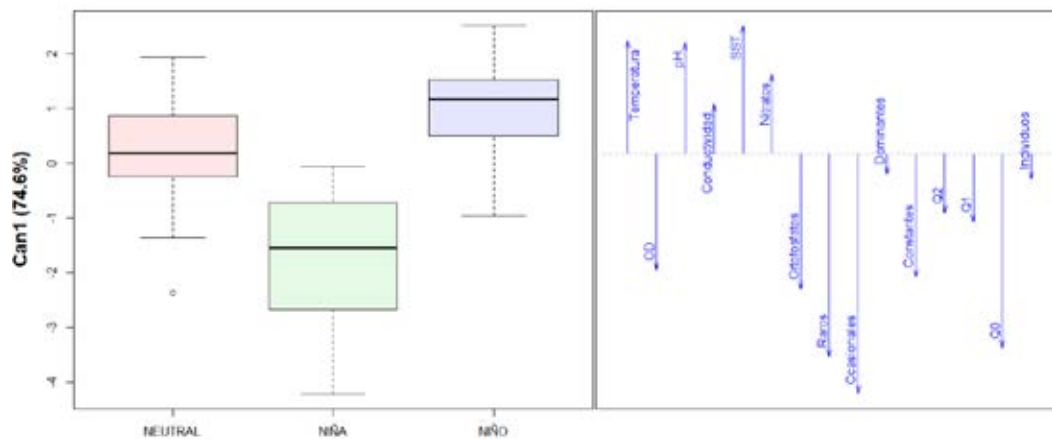


Figura 75. Análisis discriminante entre fenómenos ENSO a partir de variables ambientales, valores de diversidad Q y composición de divisiones y especies algales (Olmstead–Tukey) en los afluentes al embalse San Lorenzo entre 2010 y 2018.

La figura 76 muestra el registro fotográfico de algunos taxones del ficoperifiton encontrados en los ríos tributarios y el efluente del embalse San Lorenzo entre 2010 y 2018.



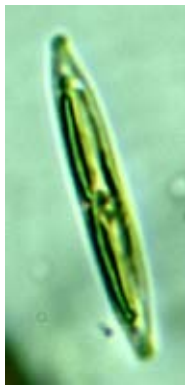
Cymbella



Tabellaria flocculosa



Ulnaria



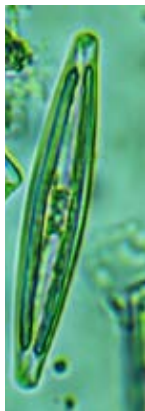
Nitzschia



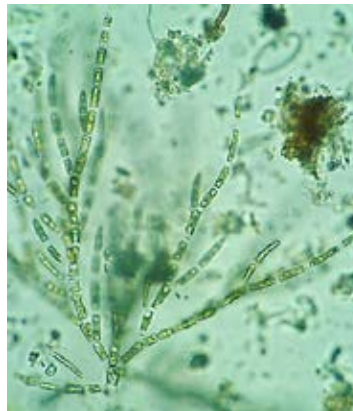
Eunotia



Oedogonium



Navicula



Cladophora



Lyngbya

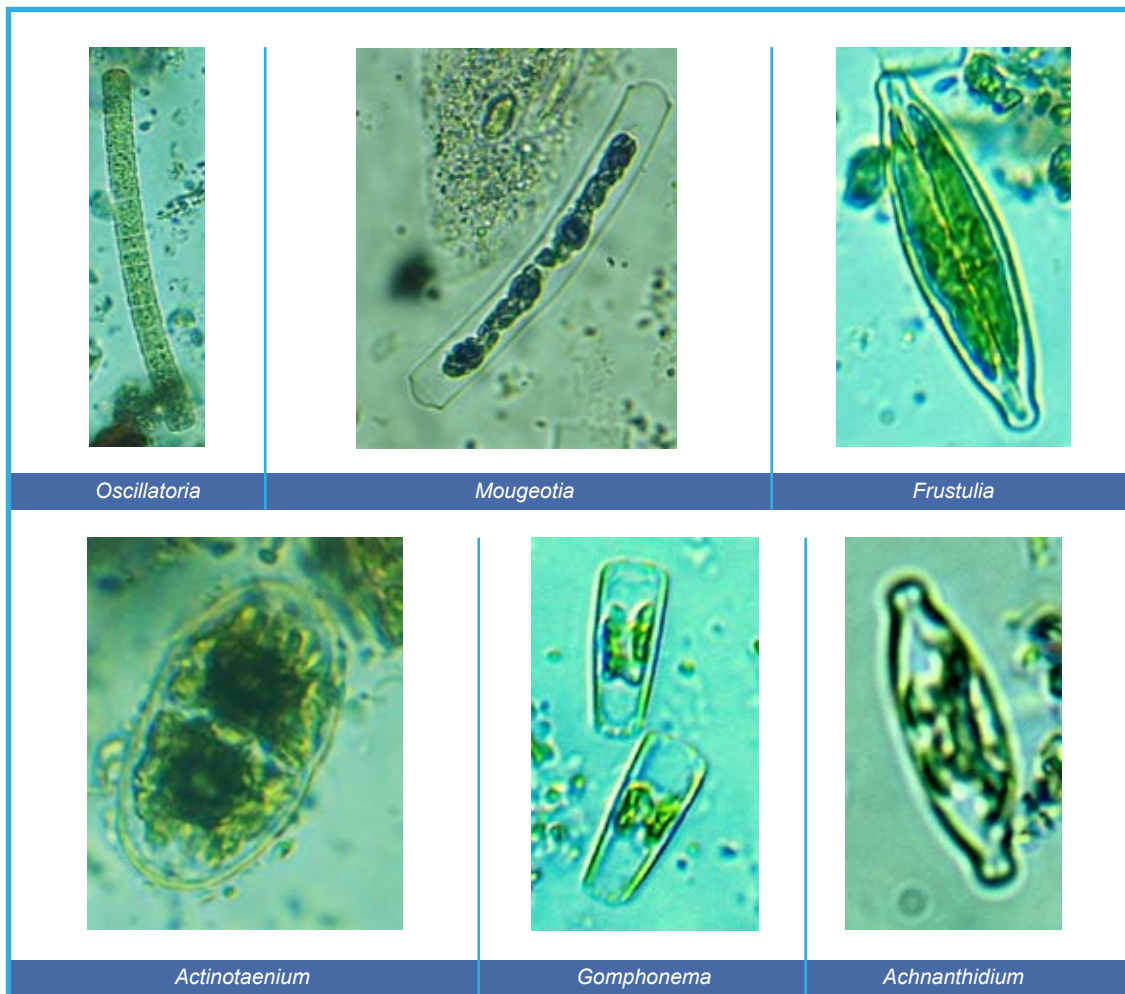


Figura 76. Algunos taxones representativos del ficoperifiton en los ríos tributarios al embalse San Lorenzo entre 2010 y 2018.

5.3. Macroinvertebrados

En los monitoreos realizados de 2010 a 2018 se recolectaron 22 651 individuos y se registraron 140 taxones de macroinvertebrados en los tributarios del embalse San Lorenzo, con un promedio de 66 por año de muestreo. Durante 2011 y 2017 se reportaron las menores riquezas (63), mientras que los años 2012 y 2015 presentaron los mayores valores con más de 70 (tabla 11). Los géneros más comunes y abundantes fueron: *Camelobaetidius*, *Anacroneuria*, *Baetodes*, *Nectopsyche*, *Thraulodes*, *Macrelmis*, *Simulium*, *Smicridea*. Más del 50 % de las especies (72) fueron raras, 36 % dominantes (52) y 11 % ocasionales (16). Los órdenes con mayor representación fueron *Ephemeroptera* (46 %), *Trichoptera* (16 %), *Coleoptera* (12 %) y *Plecoptera* (9 %), que reunieron más del 80 % de la abundancia.

El sitio que presentó la menor abundancia fue ACNARE, independientemente del año de muestreo, mientras que AECNUSI fue el que presentó los mayores valores en todos los años, con excepción del período 2013-2014. *Baetidae* (Ephemeroptera) fue la familia más abundante en estos ríos, seguida por *Leptohiphyidae* (Ephemeroptera), *Elmidae* (Coleoptera) y *Perlidae* (Plecoptera). En ACSLOR la familia más abundante fue *Leptoceridae*, seguida por *Elmidae* y *Leptohyphidae*. La abundancia de efemerópteros se relaciona con sus múltiples ciclos de reproducción a lo largo del año y con su capacidad de colonización de un amplia variedad de hábitats (Cortes *et al.*, 1998; Palau, 1998), además son un componente vital de los ecosistemas de agua dulce, puesto que juegan un papel clave en el reciclaje de nutrientes y en el procesamiento de gran cantidad de materia orgánica (Domínguez *et al.*, 2006). Este orden, junto con los coleópteros y tricópteros, son de común ocurrencia y dominancia en términos de abundancia en los ríos tropicales (Jacobsen *et al.*, 2008).

Por su parte, algunos ríos colombianos también pueden estar dominados por los dípteros de las familias *Chironomidae* y *Simuliidae* (Gutiérrez, 2006) debido a su diversidad morfológica, ecológica y su capacidad de adaptación (Springer *et al.*, 2010). Es importante mencionar que el orden *Coleoptera* es de los más importantes en diversidad y roles ecosistémicos, al ser uno de los principales depredadores con mayor número de familias en los ambientes lóticos (Borror *et al.*, 1995). Por lo demás, la calidad de las aguas no suele ser un factor determinante en la distribución de todas las familias (Ladrera, 2012), caso contrario a los plecópteros, que son sensibles a cambios en las condiciones de la calidad del agua y del hábitat y se caracterizan por vivir en aguas de corrientes rápidas, oxigenadas y oligotróficas (Tamaris-Turizo *et al.*, 2007).

Los géneros predominantes en los ríos afluentes al embalse San Lorenzo son comunes a los sistemas Calderas y Punchiná y han sido descritos en los numerales 3.3 y 4.3 respecto a algunos aspectos de su biología. Allí se destaca la amplia variedad de estrategias alimentarias y usos del hábitat, así como la tolerancia al arrastre de la familia *Baetidae* y los géneros *Camelobaetidius* y *Simulium* (Castro y Donato, 2008; Courtney y Merritt, 2008; Cummins, 1973; Galdean *et al.*, 2001; Giacometti y Bersosa, 2006; Paggi, 2003), la colonización oportunista de *Smicridea* en sectores de baja corriente de los ríos (Amaya, 2008) y ambientes regulados. El género *Thraulodes* (Ephemeroptera: *Leptophlebiidae*) es uno de los géneros más diversos a nivel mundial (Barber-James *et al.*, 2008) y se presume que las variables relacionadas con las precipitaciones son las determinantes en la adecuación de su hábitat (Flecker y Feifarek, 1994); es frecuentemente recolectado en pequeñas quebradas con fondos pedregosos, corrientes moderadas a rápidas, superficiales y transparentes (Flowers, 2009; Medina y Pérez, 2010). *Macrelmis* es uno de los géneros de élmidos con mayor riqueza (Passos *et al.*, 2015) y en Colombia se han reportado principalmente en la región andina (González-Córdoba *et al.*, 2016).

La abundancia de macroinvertebrados presentó variación espacial con un efecto significativo positivo de AECNUSI y ACSLOR, respecto a ACNARE ($p < 1,15e^{-8}$) con AIC = 555. Si bien gráficamente se observan algunos años con efectos negativos como 2010, 2014 y 2017, ninguno de ellos presentó efectos significativos. Tampoco hubo una época particular del año de preferencia para los macroinvertebrados, ni efectos de los fenómenos ENSO (figura 77); su presencia y distribución se debió a las características de los sitios de muestreo. Al observar en detalle el comportamiento diferenciado de grupos de indicadores ambientales, se encontró que la mayor abundancia de macroinvertebrados en ACSLOR y AECNUSI obedeció al número de ETP y otros artrópodos asociados a condiciones favorables de calidad de hábitat, mientras que en ACNARE predominaron organismos no artrópodos, lo cual coincidió con la mayor concentración de coliformes (figura 78), y sugirió condiciones de baja calidad ambiental. Dado que este río no presentó características químicas desfavorables en el agua, la baja calidad ambiental se relacionó principalmente con condiciones físicas, en particular, una importante incidencia de la minería con draga, que ha embebido y compactado los sustratos, así como escasez de hojarasca y alta turbidez, lo cual redujo la oferta de hábitat y recursos tróficos para muchas especies de artrópodos, pero fue mejor tolerado por organismos no artrópodos que suelen vivir en sedimentos. Ninguno de los GLM encontró efectos significativos sobre la diversidad Q0, Q1 o Q2 (figura 79), lo cual ratificó la estabilidad del sistema durante el período de estudio.



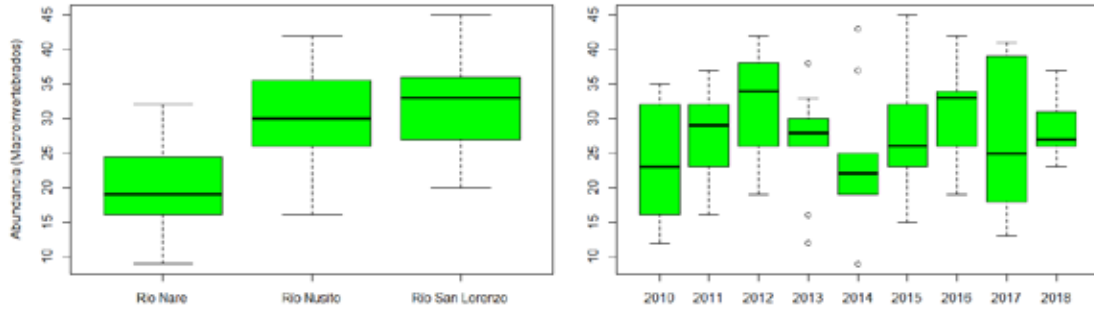


Figura 77. Distribución espacial y temporal de la abundancia de macroinvertebrados en los afluentes del embalse San Lorenzo entre 2010 y 2018.

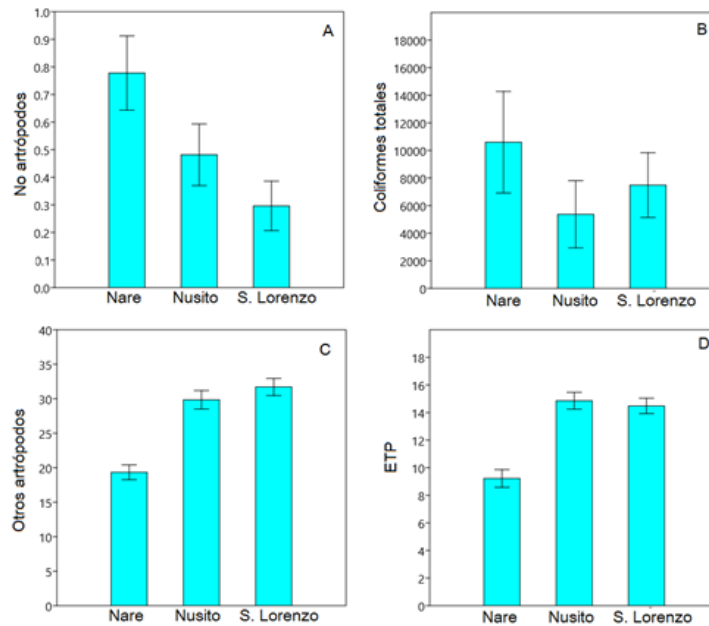


Figura 78. Variación espacial de la abundancia de grupos de macroinvertebrados bioindicadores en el embalse San Lorenzo entre 2010 y 2018.

La composición de especies y la abundancia total permitió discriminar los sitios de muestreo en los ríos analizados, con una varianza del 69,3 %, explicada por el primer eje canónico. ACNARE presentó las menores abundancias totales, con predominio de organismos no artrópodos, bajo mayores concentraciones de SST y DQO, aunque los niveles de oxígeno fueron también mayores que en AECNUSI y ACSLOR. Estos últimos se diferenciaron por la alta abundancia total, con predominio de organismos como los ETP, dípteros (particularmente simúlidos) y otros artrópodos, asociados a una mayor temperatura. Este resultado ratifica el efecto de las condiciones físicas del hábitat antes mencionadas, debido a que el predominio de organismos no artrópodos en ACNARE no se relacionó con bajos niveles de oxígeno. Ello llama la atención sobre los resultados de bioindicación.

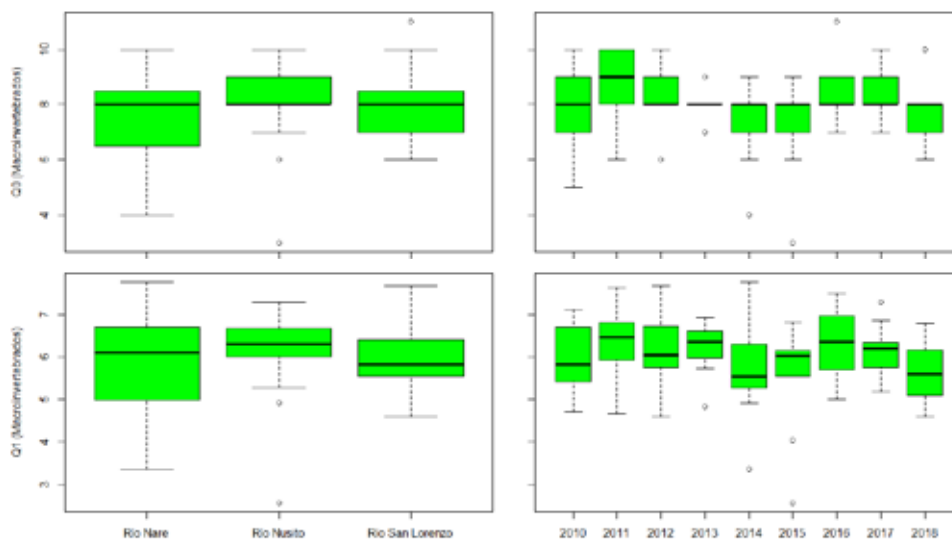
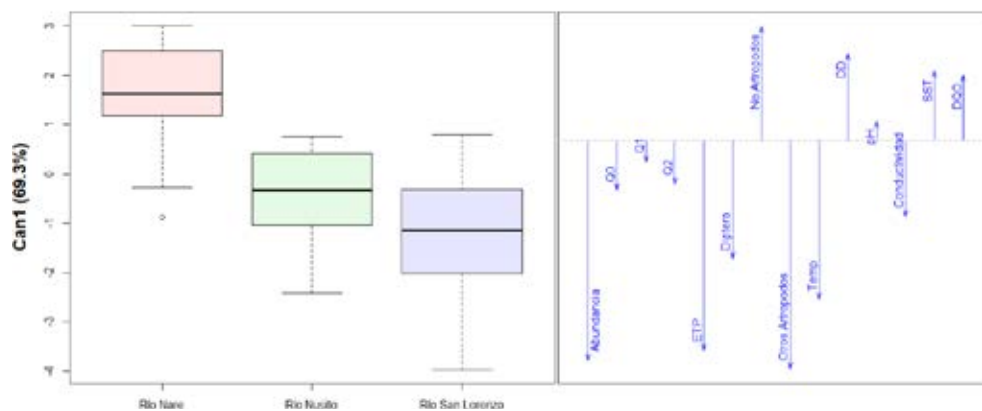


Figura 79. Variación espacial y temporal de la riqueza Q0 y la diversidad de especies comunes Q1, en el embalse San Lorenzo entre 2010 y 2018.

Los análisis de calidad del agua basados en promedios de familias de macroinvertebrados bioindicadoras, BMWP/Col (Roldán, 2003) realizados durante los monitoreos permitieron encontrar que, en términos de calidad del agua, AECNUSI tuvo en promedio, la mejor calidad, seguido por ACSLOR y finalmente ACNARE. Ello fue coherente con la composición

y abundancia relativa de las especies entre sitios de muestreo, pero no representó la calidad química del agua, que en promedio fue buena para los parámetros comunes, de modo que la composición en este caso se explicó especialmente por el efecto negativo de la minería sobre la calidad de los sustratos en ACNARE, que restringió el desarrollo de organismos como los ETP. A nivel temporal, aunque los efectos no fueron significativos, los años 2010 y 2014 fueron discriminados solo parcialmente y con una baja varianza explicada (32 %) por el primer eje canónico, principalmente por una mayor riqueza de especies comunes Q1 y dominantes Q2, asociadas a mayores concentraciones de SST, conductividad y DQO. En los otros años la abundancia fue mayor, así como el número de organismos ETP y los valores de pH. Respecto a los patrones de variabilidad en composición, asociados al fenómeno ENSO (62 % de varianza explicada), la menor riqueza y abundancia de todos los grupos discriminaron el fenómeno de El Niño, en relación con la mayor concentración de SST, pH, DQO y temperatura, mientras que los períodos La Niña y Neutrales presentaron mayor abundancia y diversidad, así como mayor proporción de organismos no artrópodos (figura 80). El comportamiento de la abundancia coincidió con el observado en los ríos del sistema Punchiná y Calderas, aunque no con las variables ambientales como los SST, ni la riqueza. Ello sugiere que los cambios biológicos producidos por el ENSO fueron específicos de cada ecosistema y en función de características locales como la oferta de hábitat, recursos, temperatura y caudal, como ha sido sugerido por Rosenberg y Resh (1993), Blanco (2003) y Ríos-Pulgarín *et al.* (2016a), y no se encontró un patrón de respuesta general. ACSLOR y AECNUSI fueron los que tuvieron una estructura más estable de sus comunidades, con las mayores riquezas y abundancias, lo cual indicó las mejores condiciones ecológicas para el establecimiento de la comunidad, en el caso concreto de ACSLOR, sustratos estables, altas temperaturas y transparencias (bajos SST).



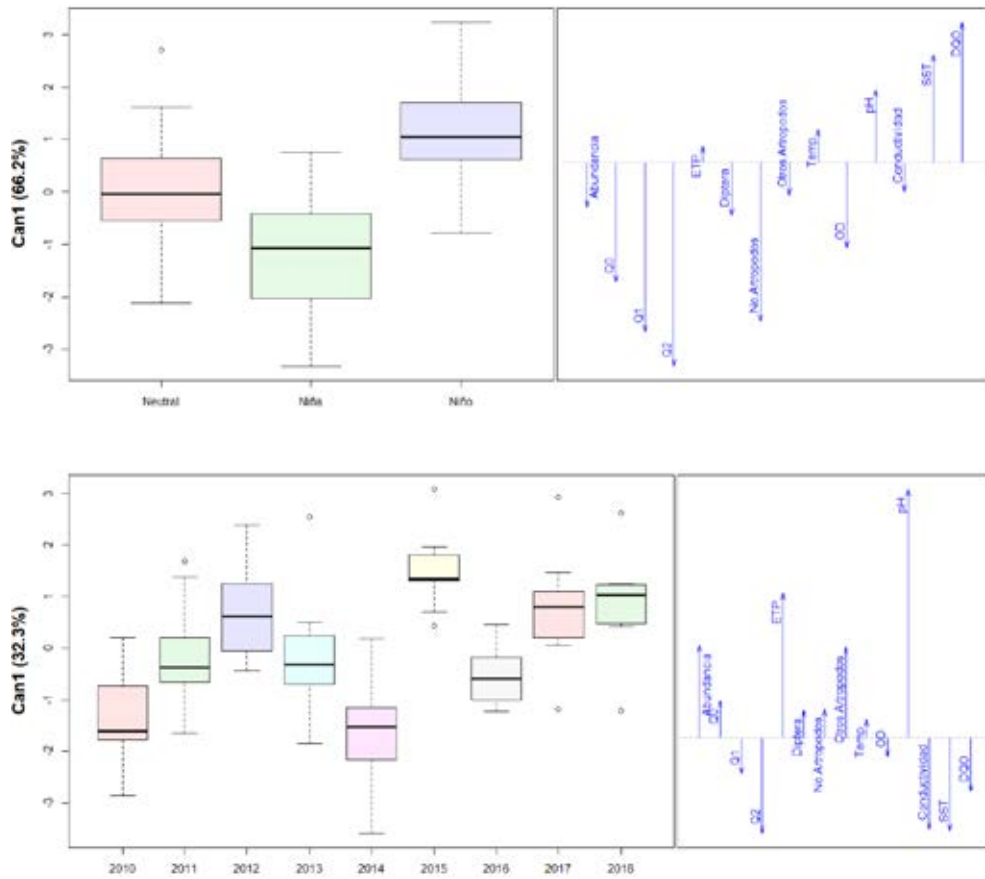


Figura 80. Análisis discriminante entre los afluentes al embalse San Lorenzo, años y períodos ENSO, basado en las variables ambientales, la composición taxonómica, abundancia y riqueza de la comunidad de macroinvertebrados entre 2010 y 2018.



La figura 81 muestra el registro fotográfico de algunos macroinvertebrados encontrados en los tributarios y canal de fuga del embalse San Lorenzo.





Leptohyphes



Tricorythodes



Limnocoris



Rhagovelia



Potamobates



Telmatometra



Smicridea



Nectopsyche



Grumichella



Helicopsyche



Chimarra



Leptonema



Oecetis



Corydalus



Macrelmis



Heterelmis



Pharceonus



Austrolimnius

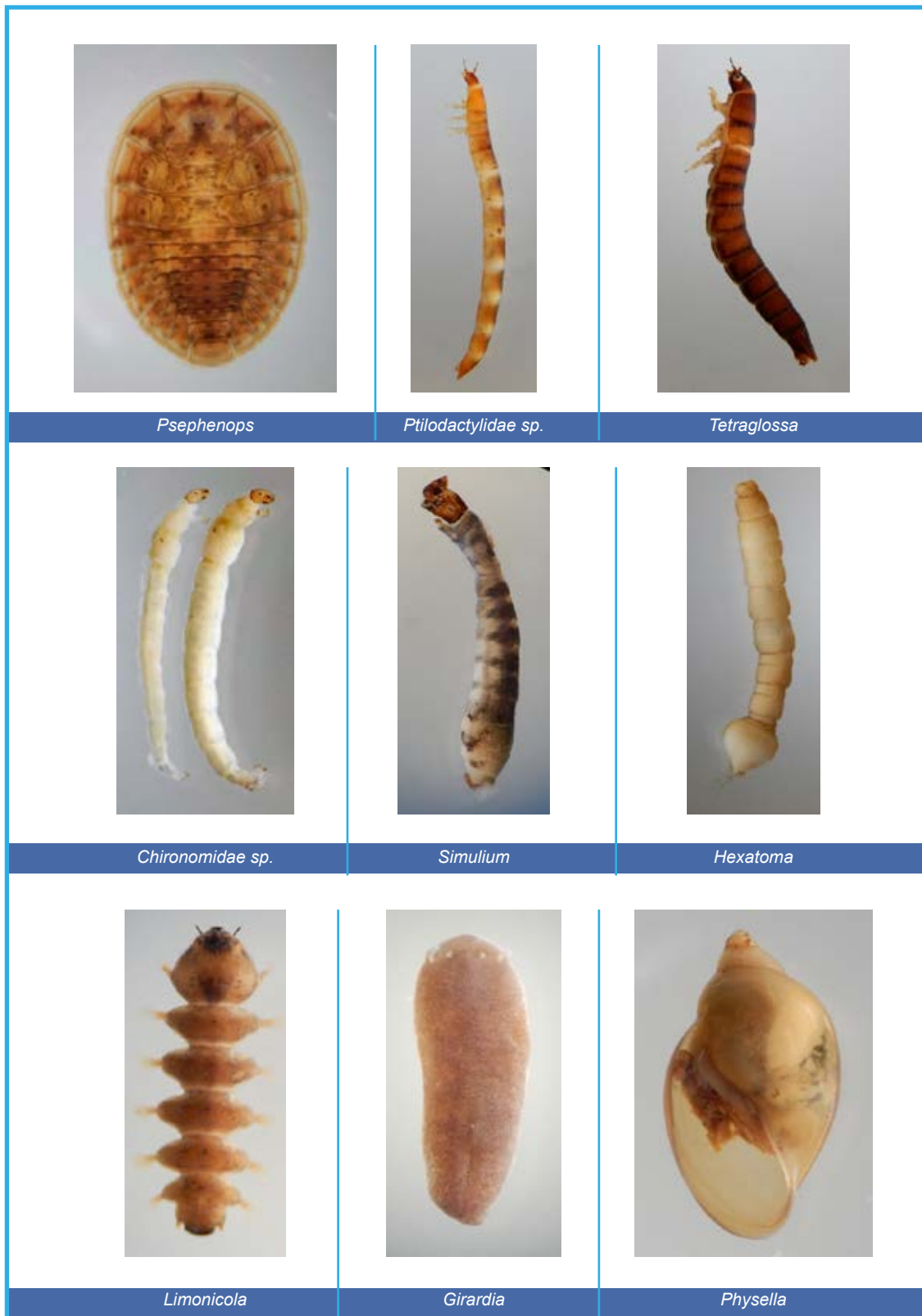


Figura 81. Registro fotográfico de algunos macroinvertebrados comunes en los ríos tributarios al embalse San Lorenzo.

5.4. Peces

Entre 2014 y 2018 fueron capturados 494 peces, pertenecientes a 17 especies, agrupados en 8 familias y 3 órdenes. *Brycon henni* fue la especie más abundante y frecuente en las capturas (tabla 12). La riqueza fue de 5,5 especies en promedio anual y 2016 fue el año con mayores capturas tanto en abundancia como en riqueza, mientras que en 2017 y 2018 se presentó una disminución moderada en la riqueza, y en 2015 y 2018, las menores abundancias, entre 62 % y 65 % del promedio anual. Un total de 4 especies fueron frecuentes en las capturas: *Brycon henni*, *Cordilancistrus* sp., *Astroblepus* cf. *grixalvii*, *Astroblepus homodon*. Se consideraron raras 6 especies porque solo se capturaron en uno de los años de estudio. Si bien la familia *Bryconidae* es tan importante en San Lorenzo como en el sistema Punchiná (44 %), se observó diferencia en la abundancia relativa de siluriformes de las familias *Astroblepidae* (23 %) y *Loricariidae* (17 %) que, a diferencia de Punchiná, superó a la familia *Characidae* en los afluentes del embalse San Lorenzo. Ello se debió a que los ríos afluentes de San Lorenzo son menos profundos y presentan abundantes sustratos rocosos emergidos.

Tabla 12. Especies ícticas reportadas en los ríos tributarios y el efluente del embalse San Lorenzo entre el 2014 y 2018.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	2014			2015			2016			2017			2018		
			ACNARE	ACSLOR	AECNUSI	ACNARE	ACSLOR	AECNUSI	ACNARE	ACSLOR	AECNUSI	ACNARE	ACSLOR	AECNUSI	ACNARE	ACSLOR	AECNUSI
Characiformes	<i>Crenuchidae</i>	<i>Characidium phoxocephalum</i>						1									
	<i>Bryconidae</i>	<i>Brycon henni</i>	1	49	6	1	1	9	8	36	10	4	54	4	5	26	4
	<i>Characidae</i>	<i>Bryconamericus caucanus</i>	6	1											14		
		<i>Bryconamericus</i> sp.				1											
		<i>Hemibrycon</i> cf. <i>antioquiiae</i>							26		2						
		<i>Hemibrycon</i> sp.										9		2			
Siluriformes	<i>Astroblepidae</i>	<i>Astroblepus</i> cf. <i>grixalvii</i>				1	1	3		3	2				1	2	
		<i>Astroblepus</i> cf. <i>homodon</i>				6	2	1	3	3	17	6	1	13	2		10
		<i>Astroblepus grixalvii</i>			2		1	3									
		<i>Astroblepus homodon</i>		5	4	8	5	4									
		<i>Astroblepus</i> sp.				4	1										
	<i>Trichomycteridae</i>	<i>Trichomycterus</i> cf. <i>chapmani</i>						2		1							
	<i>Loricariidae</i>	<i>Chaetostoma milesi</i>	1	1	6					2		1	6	20			
		<i>Cordilancistrus daguae</i>	2	4	3												
<i>Cordilancistrus</i> sp.			1		3	6	1	7	6	6			9	1		1	

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	2014			2015			2016			2017			2018		
			ACNARE	ACSLOR	AECNUSI	ACNARE	ACSLOR	AECNUSI	ACNARE	ACSLOR	AECNUSI	ACNARE	ACSLOR	AECNUSI	ACNARE	ACSLOR	AECNUSI
Perciformes	Centrarchidae	<i>Micropterus salmoides</i>							1			1			3		1
	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>													4		
ABUNDANCIA TOTAL			10	61	21	24	19	21	49	48	38	26	55	48	30	26	18
RIQUEZA TOTAL			4	6	5	7	8	6	8	4	6	5	2	5	7	1	5

La abundancia de las familias *Astroblepidae* y *Loricaridae* es común en sistemas de corrientes con sustratos rocosos, donde las adaptaciones frente al arrastre son ventajosas. Tales adaptaciones incluyen ventosas orales, cuerpo aplanado dorsoventralmente y fuertes aletas pectorales que les permiten fijarse a las rocas y evadir la corriente, al ubicarse en la capa de flujo próxima al fondo. De ahí que fuera frecuente capturarlas en ACSLOR y AECNUSI, donde las condiciones de hábitat son apropiadas. Precisamente, su disminución en 2018, así como la abundancia total estaría relacionada con el incremento en la minería aluvial, que a partir de 2016 también se observó en ACSLOR y AECNUSI, con la consecuente remoción de sustratos.

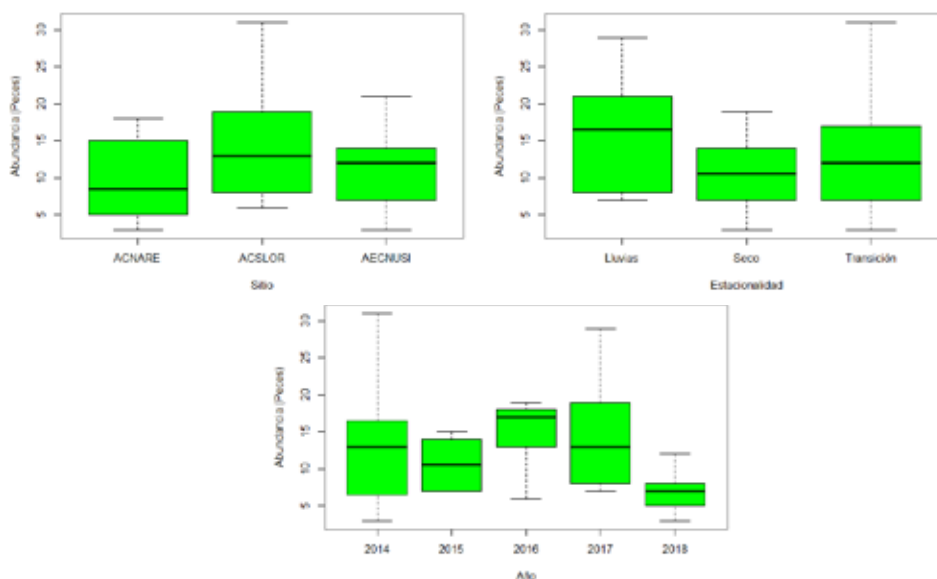


Figura 82. Distribución espacial y temporal de la abundancia de peces en los afluentes del sistema San Lorenzo, entre 2014 y 2018.

El GLM, ajustado a la familia gaussiana y aplicado a la ictiofauna, mostró un efecto negativo significativo del año 2018 y uno positivo de ACSLOR sobre la abundancia de peces ($p < 0,03$) $AIC = 269,9$ (figura 82). En cuanto a la diversidad, el año 2016 tuvo un efecto positivo sobre la diversidad Q0, Q1 y Q2, mientras que ACSLOR tuvo un efecto negativo significativo ($p < 0,05$) en todos los GLM analizados (figura 83). Ninguno de los parámetros analizados fue afectado significativamente por los fenómenos ENSO. Como puede verse en la figura 84, la abundancia y la riqueza de peces mostraron un comportamiento inverso en los sitios de muestreo: las mayores abundancias se presentaron en los sitios con menor riqueza de especies.

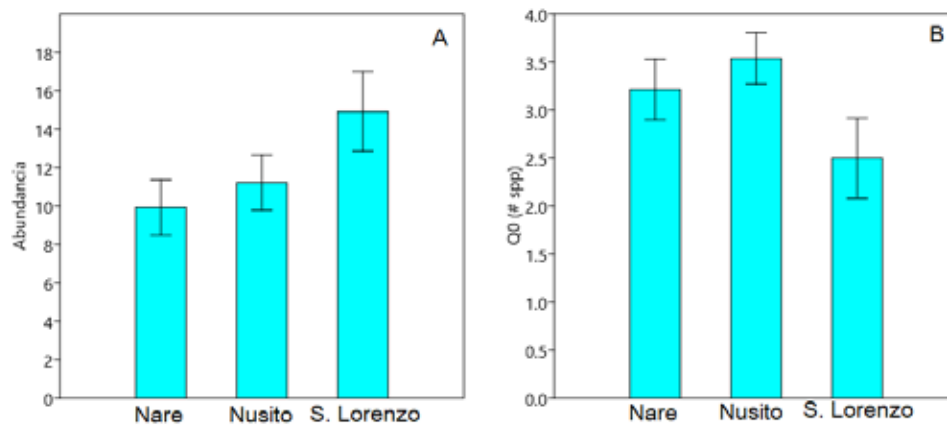


Figura 83. Variabilidad espacial y temporal de la riqueza de especies de peces en los afluentes al embalse San Lorenzo, entre 2014 y 2018.

ACSLOR presentó la menor diversidad debido a la abundancia de *B. henni*, que fue una de las especies más importantes como recurso pesquero en pequeños ríos de la cordillera central de Colombia (Ortega-Lara *et al.*, 2010). Esta especie se adapta mejor a la menor pendiente y la mayor cantidad de depósitos de arena, pero, además, la escasez de espacios entre las rocas también incrementó su probabilidad de captura en este sitio. Dichas condiciones de hábitat se acentúan en ACNARE, lo cual pudo restringir a *Chaetostoma*, *Cordylancistrus* y *Astroblepus*, al perder su capacidad de adherirse a los sustratos. En el caso de *Astroblepus* cf. *homodon*, Lasso *et al.* (2016), reportan que, debido a los hábitos bentónicos de la especie,

puede verse afectada por un aumento en la sedimentación. Estas especies se vieron favorecidas en AECNUSI, con un incremento de la diversidad, mientras que en ACNARE fueron más abundantes *Characiformes* como *Bryconamericus* y *Hemibrycon*. Estos últimos, dada su tolerancia ambiental y amplitud de dieta (Roman-Valencia *et al.*, 2008) prevalecieron a pesar de las condiciones ambientales de mala calidad propias del sitio. El detalle sobre la taxonomía y ecología de estos dos géneros fue descrito en el numeral 3.4.

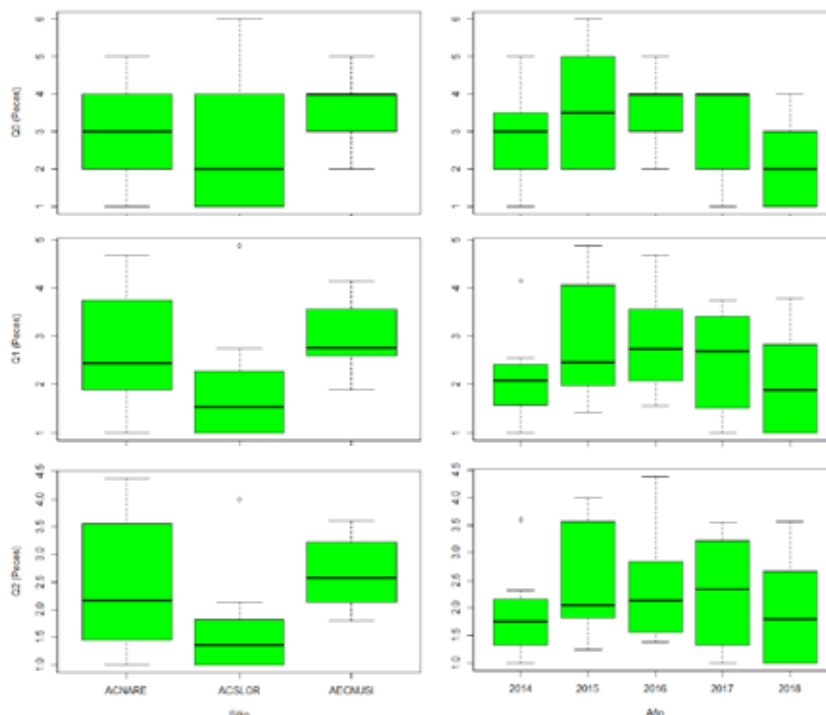


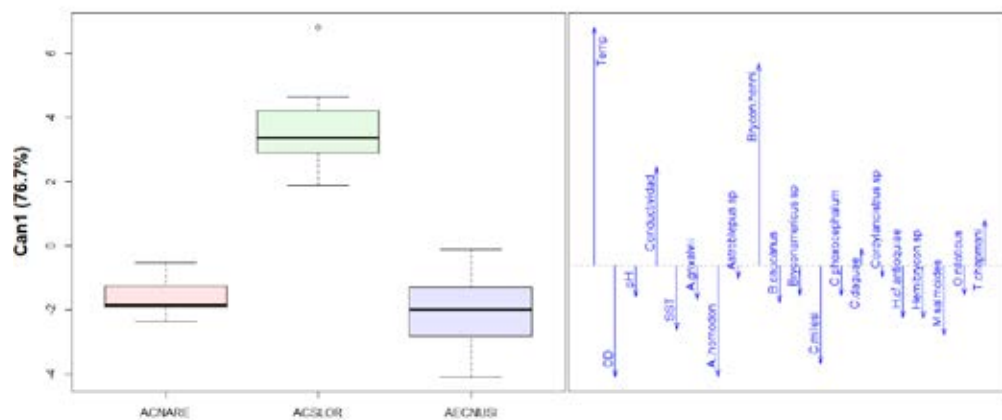
Figura 84. Distribución de abundancia y riqueza de especies de peces en los afluentes al embalse San Lorenzo, entre 2014 y 2018.

El análisis discriminante por sitio de muestreo (76 % de varianza explicada por el primer eje canónico) encontró que ACSLOR se diferenció de las otras estaciones por la abundancia de la familia *Bryconidae*, bajo condiciones de mayor temperatura y conductividad, mientras que ACNARE y AECNUSI presentaron la mayoría de otras especies, especialmente *Astroblepus homodon*, *Chaetostoma milesi* y *Micropterus salmoides*, bajo condiciones de mayor oxigenación y SST. El análisis discriminante temporal (47 % de varianza explicada)

dio cuenta de las diferencias entre 2014 y 2017, respecto a los otros años analizados, en este caso por la abundancia de *Brycon henni*, *Chaetostoma milesi*, *Bryconamericus caucanus*, *Hemibrycon* sp. y *Cordylancistrus daguae*, bajo mayores valores de temperatura. La composición de especies también diferenció el período Neutral del ENSO (66,6 % de varianza explicada) por la abundancia de las mismas especies, acompañadas por los géneros *Astroblepus* y *Trichomycterus* (figura 85).

Los valores de abundancia y riqueza totales también permitieron discriminar sitios y años de muestreo, aunque no los fenómenos ENSO. El sitio ACSLOR nuevamente mostró mayores abundancias y menores riquezas de peces, junto con las mayores temperaturas (87 % de varianza explicada) (figura 86), y los años 2014 y 2016 se diferenciaron por la mayor abundancia y riqueza de especies Q0 (66,9 % de varianza explicada). Especies raras como *Characidium phoxocephalum* y *Hemibrycon* cf. *antioquiae*, que solo se capturaron en 2016, causaron este incremento.

En 2018 se realizó la evaluación de la relación longitud-peso (figura 87) a las especies más abundantes en el sistema, *Brycon henni* (sabaleta) y *Astroblepus* cf. *homodon* (capitán), las cuales presentaron un crecimiento isométrico, puesto que el coeficiente b varió entre 2,8 y 3,1 (validado por el test de Student) e indicó que los individuos aumentaron de peso proporcionalmente a la longitud. El crecimiento isométrico se ha evidenciado en la mayoría de las especies y demuestra que los individuos están aumentando proporcionalmente de tamaño, y los que presentan valores fuera del rango de isometría se debe a muestras no representativas o especies particulares que presentan cambios morfológicos notables durante su ontogenia (Froese, 2006).



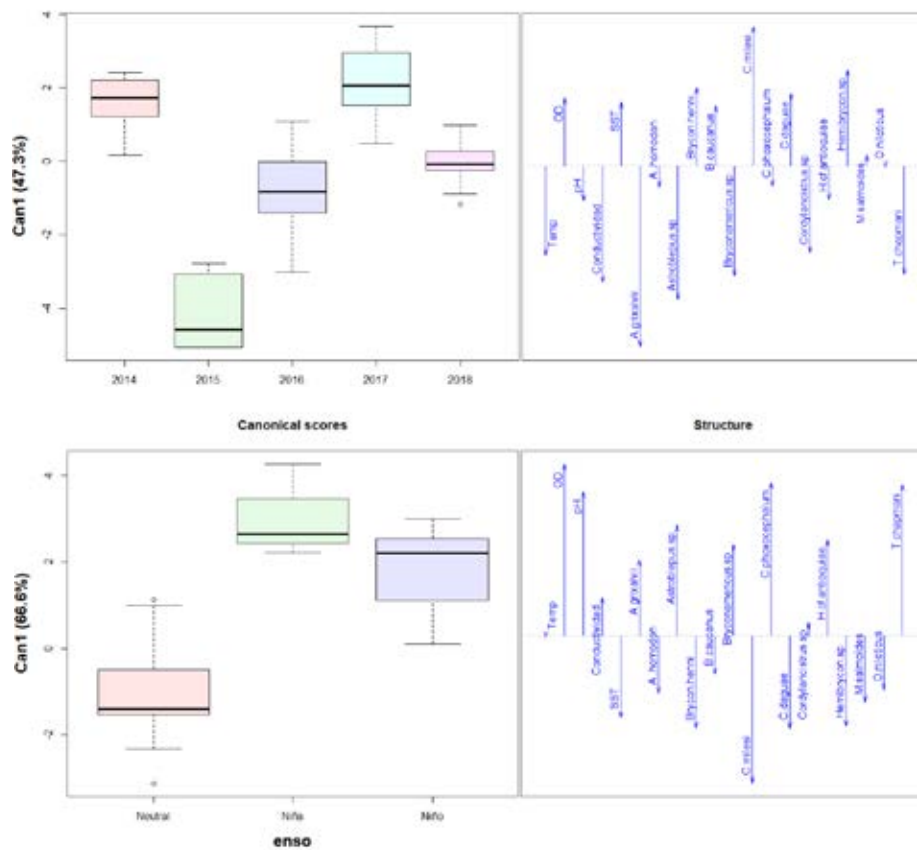
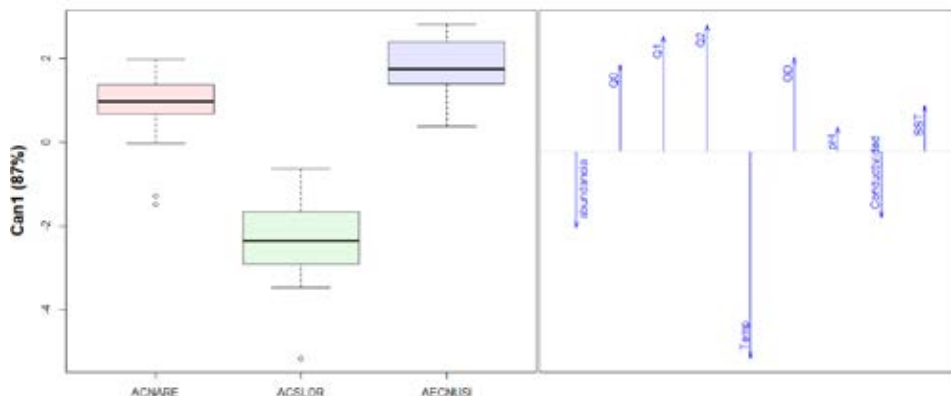


Figura 85. Análisis discriminante entre sitios, años y períodos ENSO, basados en las variables fisicoquímicas y la composición de especies ícticas en los afluentes al embalse San Lorenzo entre el 2014 y 2018.



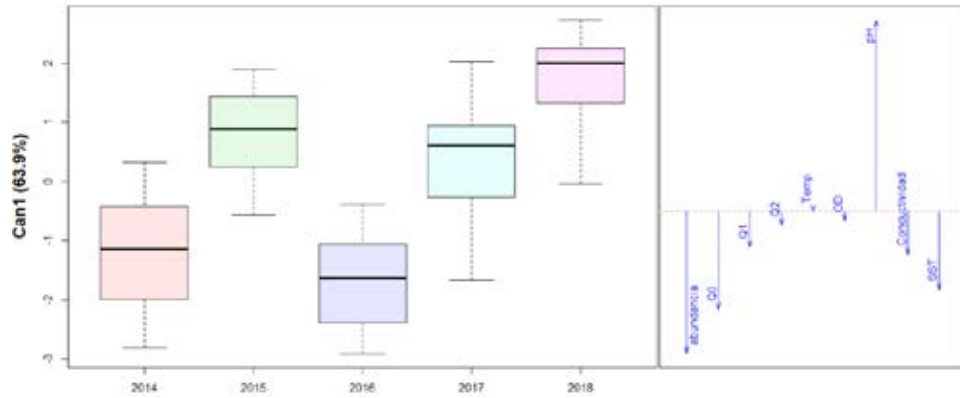


Figura 86. Análisis discriminante entre sitios y años, basados en las variables fisicoquímicas, la abundancia y riqueza de peces en los afluentes al embalse San Lorenzo entre el 2014 y 2018.

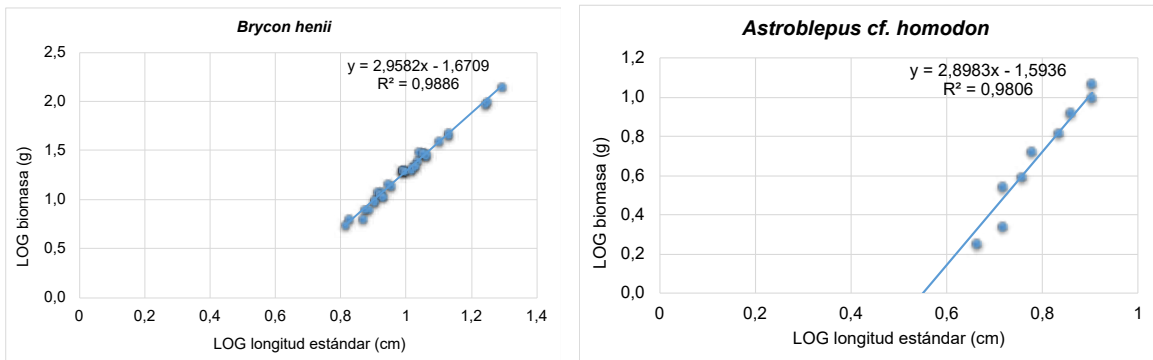


Figura 87. Gráfica doble logaritmo de la relación longitud-peso de *Brycon henni* (sabaleta) y *Astroblepus cf. homodon* capturados en ríos tributarios y canal de fuga del embalse San Lorenzo durante el monitoreo de 2018.

De las especies identificadas, nueve fueron endémicas para Colombia (Herrera-Collazos *et al.*, 2017) y dos, exóticas: *M. salmoides* y *Oreochromis niloticus*. En IUCN (2019), ocho de las especies nativas aparecen bajo la categoría LC, dado que no se dispone de suficiente información y una no ha sido evaluada (Tabla 13). En el caso de *Brycon henni* (Villa

Navarro *et al.*, 2016) y *Astroblepus homodon* (Lasso *et al.*, 2016), los autores mencionan que no hay datos sobre los tamaños poblacionales de estas especies, mientras que para *Astroblepus grivalvii* se argumenta que la población está decreciendo; las especies introducidas, *M. salmoides* (NatureServe, 2013) y *Oreochromis niloticus* (Snoeks *et al.*, 2018), reportan poblaciones aparentemente estables. Si bien según el Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2017) estas especies son introducidas e invasivas —y hay evidencias de los impactos generados por ellas en los ecosistemas naturales— en el caso particular de los afluentes al embalse San Lorenzo sus capturas fueron mínimas y ocasionales durante el período evaluado. En la tabla 13 se muestra el origen de las especies, las endémicas son reportadas en la *Lista de especies de peces de agua dulce de Colombia* (Herrera-Collazos *et al.*, 2017) y las introducidas son reportadas en el *Global register of introduced and invasive species- Colombia* (Baptiste *et al.*, 2018).

Tabla 13. Gremio trófico, estado de amenaza y origen de las especies de peces registrados en los ríos tributarios y en el efluente del embalse San Lorenzo entre el 2014 y 2018.

ESPECIE	NOMBRE COMÚN	CLASIFICACIÓN RIESGO	CÓDIGO	SEGÚN	ESTADO DE LOCALIDAD
<i>Astroblepus grivalvii</i>	Bagre de torrente	Menor preocupación	LC	UICN	Endémica
<i>Astroblepus homodon</i>	Capitán	Menor preocupación	LC	UICN	Endémica
<i>Brycon henni</i>	Sabaleta	Menor preocupación	LC	UICN	Endémica
<i>Bryconamericus caucanus</i>	Sardina	Menor preocupación	LC	UICN	Endémica
<i>Chaetostoma milesi</i>	Cucha	Especie no evaluada	NE	UICN	Endémica
<i>Characidium phoxocephalum</i>	Rollizo	Menor preocupación vulnerable	LC VU	UICN LRP	Endémica
<i>Cordylancistrus daguae</i>	Cucha	Menor preocupación	LC	UICN	Endémica
<i>Hemibrycon cf. antioquiae</i>	Sardina	Especie no evaluada	NE	UICN	Endémica
<i>Micropterus salmoides</i>	Trucha bass	Menor preocupación	LC	UICN	Exótica
<i>Oreochromis niloticus</i>	Tilapia	Menor preocupación	LC	UICN	Exótica
<i>Trichomycterus cf. chapmani</i>	Capitán	Menor preocupación	LC	UICN	Endémica

La única especie nativa de importancia económica es *Brycon henni* que, como se ha mencionado anteriormente, es una especie vedada por la Resolución 0127 de 1956 del Ministerio de Agricultura (reglamenta talla mínima y ejemplares por pescador), Resolución 0914

de 1962 del Ministerio de Agricultura (prohíbe su comercio a nivel nacional) y la Resolución 670 de 1971 del Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables y del Ambiente (prohíbe pesca, transporte y comercio en Antioquia) (Muñoz-Torres y Sanabria-Ochoa, 2011). En cuanto a la importancia de las especies para el consumo humano, *Brycon henni*, *Astroblepus cf. homodon*, *Chaetostoma milesi* y *Micropterus salmoides* son especies utilizadas como fuente de proteína, y aún cuando la primera de ellas presenta restricción para su comercialización, esta hace parte del comercio ilegal por parte de algunos pescadores, mientras que las demás especies, excepto *M. salmoides*, no son consideradas de importancia comercial y son consumidas por personas que viven cerca de las fuentes de agua (Lasso *et al.*, 2016).

El comercio de *M. salmoides* en la región es de baja importancia, aunque resulta apetecida por los pescadores deportivos. A continuación se describen algunos aspectos bioecológicos de las especies más relevantes. En el caso de *Brycon henni*, *Hemibrycon* y *Oreochromis*, dichos aspectos pueden ser consultados en el numeral 4.4 donde fueron previamente descritos. En la figura 88 se muestra el registro fotográfico de los peces más abundantes y frecuentes en la zona de estudio.

Astroblepus cf. homodon es una especie que habita ríos torrenciales de aguas claras (Jaramillo Villa *et al.*, 2010) y está presente en áreas con fondo arenoso y rocoso, con abundante material perifítico, pero es más común en arroyos y bocas de ríos grandes (Briñez-Vasquez, 2004; Maldonado-Ocampo *et al.*, 2005). Esta especie endémica de Colombia está presente en las cuencas de los ríos Magdalena-Cauca y del Pacífico Colombiano (Maldonado-Ocampo *et al.*, 2005; Villa-Navarro *et al.*, 2007). Su localidad tipo es Villeta, Cundinamarca, a una altura de 1000 m s.n.m (Regan, 1904). Ocurre en elevaciones entre 480 m y 2000 m.

Chaetostoma milesi está reportada para la cuenca del río Magdalena. Esta especie vive en arroyos, quebradas y ríos, prefiere sitios con abundantes piedras de gran tamaño para resguardarse (Zúñiga-Upegui, 2005). Es una especie con poca información bioecológica; en acuarios se reporta que son peces omnívoros que se alimentan de algas, pero en algunas ocasiones reciben alimento vivo como larvas de insectos, artemia y otros, además, pueden ser acostumbrados al alimento seco concentrado de fondo. En cuanto a sus hábitos reproductivos, no existe información, pero de *Chaetostoma thomsoni*, una especie similar, se sabe que deposita grupos de entre 40 y 60 huevos, que eclosionan a los 4 días (Mulca, 2013).

Micropterus salmoides es una especie originaria de las cuencas de los ríos St. Lawrence-Great Lakes, Hudson Bay (Red River) y Mississippi desde el sur de Quebec hasta Minnesota y al sur de Texas, la costa del Golfo y el sur de Florida, incluidos los drenajes del Atlántico desde Carolina del Norte hasta Florida y drenajes del Golfo desde el sur de Florida hasta el norte de México (Page y Burr, 1991). Se ha introducido a lo largo de los Estados Unidos, el sur de Canadá y gran parte del mundo. Es una especie que habita en aguas cálidas y tranquilas con baja turbidez, fondos blandos y lechos de plantas acuáticas. Muchas de las poblaciones más grandes se encuentran en lagos o reservorios mesotróficos a eutróficos. Ge-

neralmente, están en aguas más profundas en invierno que en verano. Los huevos se colocan en depresiones en nidos poco profundos hechos por los machos en la arena, grava o restos de desechos, a menudo a profundidades de 1 m a 2 m, máximo 7 m (Natureserve, 2013).

Cordylancistrus sp., que se ausentó en las capturas de agosto, es una especie nueva para la ciencia aún no descrita, según comunicación personal con Javier Alejandro Maldonado-Ocampo, coautor del libro *Peces de los Andes de Colombia* (Maldonado-Ocampo *et al.*, 2005), lo cual es llamativo, debido a que habita con especies introducidas a Colombia muy territoriales como la tilapia negra y la trucha bass (*Micropterus salmoides*) (Baptiste *et al.*, 2018).



Brycon henni (sabaleta)



Hemibrycon cf. *antioquiae* (sardina)



Astroblepus cf. *homodon* (capitán)



Chaetostoma milesi (cucha)



Cordylancistrus sp. (cucha)



Micropterus salmoides (basa)

Figura 88. Registro fotográfico de especies representativas de la ictiofauna de los ríos tributarios al embalse San Lorenzo.



 *Silvia Lucía Villabona-González*

 *Carlos Augusto Benjumea-Hoyos*

 *Carlos Eduardo Giraldo*

**Estado limnológico
e hidrobiológico
de los embalses
Punchiná y San Lorenzo**





1. Introducción

Los embalses son sistemas construidos por el hombre que representan un ambiente híbrido entre un río y un lago, en el cual el río embalsado regula y retarda su flujo y se extiende en forma de una capa de agua que alcanza un equilibrio más avanzado. De esta manera, la organización vertical del lago y la horizontal del río queda sustituida por otra organización intermedia y propia de este tipo de ambientes, donde la tasa de renovación del agua es más lenta que en un río y más rápida que en un lago (Margalef, 1983). Estos ecosistemas acuáticos tienen una extrema importancia estratégica, puesto que, además de ser reservorios de agua para consumo humano y generación hidroeléctrica, proporcionan una base teórica limnológica y ecológica en cuanto a la dinámica de la calidad del agua y los mecanismos de funcionamiento y sucesión de las comunidades hidrobiológicas (Tundisi y Matsumura-Tundisi, 2008; Villabona-González *et al.*, 2020).

Cuando el flujo de la corriente disminuye y el tiempo de retención aumenta en la transición de un sistema lótico a uno léntico, con la creación de un embalse, se establece un ambiente propicio para el desarrollo de comunidades que viven suspendidas en la columna de agua, como son el fitoplancton y el zooplancton (Marzolf, 1990). En el primer caso, organismos encargados de gran parte de la producción primaria de estos ecosistemas y en el segundo, una comunidad que juega un rol esencial dentro de las tramas tróficas de lagos y embalses al transferir materia y energía desde productores primarios a consumidores de niveles tróficos superiores (Jeppesen *et al.*, 2011).

En los embalses la dinámica de estas comunidades está condicionada en gran medida por las actividades antrópicas de la cuenca de drenaje. Particularmente, en las cuencas de los ríos Guatapé y Nare que surten a los embalses Punchiná y San Lorenzo, respectivamente, se presenta una alta presión por la suburbanización y el desarrollo agroindustrial (Benjumea Hoyos *et al.*, 2018; Consorcio POMCAS Oriente Antioqueño, 2017). No obstante, hasta el momento dichos embalses han sido catalogados como oligotróficos y con densidades planctónicas inferiores a las registradas en embalses de mayor estado trófico (Villabona-González *et al.*, 2020).

Además, en los embalses, los fenómenos climáticos naturales y el régimen de operación direccionan las variaciones temporales tanto de los afluentes como de los efluentes, lo que altera constantemente el tiempo de retención del agua y genera cambios importantes en la estruc-

tura de las comunidades de fitoplancton y zooplancton a largo y mediano plazo y en el eje longitudinal de estos sistemas (Marzolf, 1990; Paterson *et al.*, 2018; Tundisi y Straskraba, 1999). Por tanto, la identificación de taxones dominantes y la evolución histórica de la estructura de las comunidades planctónicas es de gran importancia para evidenciar cambios en la productividad y el estado trófico, los cuales pueden llegar a tener impactos sociales y económicos en las poblaciones que viven en el área de influencia de los embalses (Stockner *et al.*, 2000).

Otro aspecto de importancia en los embalses es que gracias a su característica léntica se presentan procesos de reacción, acumulación y exportación de compuestos suspendidos o disueltos, con lo cual surgen variaciones en la fisicoquímica del cuerpo de agua a nivel vertical, longitudinal y temporal. Aspectos importantes como la ocurrencia de estratificación térmica tienen un papel relevante en las condiciones de calidad del agua de estos sistemas, debido a que este fenómeno influye en muchos procesos fisicoquímicos y biológicos como la disponibilidad de oxígeno disuelto (OD), las tasas de reacción biológica y la síntesis de compuestos disueltos y particulados, entre otros (Zhang *et al.*, 2016).

La retención y transformación de nutrientes también es un aspecto a tener en cuenta en los embalses; la acumulación de las diferentes formas de nitrógeno y fósforo pueden generar fenómenos de enriquecimiento conocidos como *eutrofización*, los cuales han sido reportados ampliamente alrededor del mundo (Carlson, 1977; Salas y Martínó 1991; Vollenweider, 1968) y también influyen en los cambios espaciales y temporales de las diferentes variables de interés fisicoquímico. Por tanto, estudiar y entender la interacción de estas variables es beneficioso para la planificación y gestión adecuada del recurso hídrico.

2. Métodos de evaluación y monitoreo

El muestreo de las variables fisicoquímicas y biológicas se realizó en tres sitios de muestreo ubicados a lo largo del eje longitudinal de los embalses Punchiná y San Lorenzo. Los muestreos fueron realizados en momentos contrastantes del ciclo hidrológico (sequía, lluvias y transición). En total se llevaron a cabo tres jornadas de campo durante cada año entre 2010 y 2018. Los períodos de muestreo fueron categorizados respecto a las condiciones reinantes de los fenómenos ENSO, de acuerdo con Administración Nacional Oceánica y Atmosférica y los Centros Nacionales para la Predicción Ambiental (NOAA-NCEP, 2019) e Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM, 2019).

2.1 Muestreo tipo perfil in situ y toma de muestras fisicoquímicas

Para el muestreo tipo perfil se consideraron la temperatura del agua, OD, porcentaje de saturación de oxígeno, conductividad eléctrica y pH. Las mediciones se hicieron cada metro en los primeros 10 m; a partir de esta profundidad cada 2,0 m hasta los 20 m, y cada 5,0 m desde allí hasta el fondo. Las muestras fueron recolectadas mediante la ayuda de una botella

Schindler (15 l). En cuanto a las muestras para análisis en laboratorio, en cada estación de muestreo del embalse se tomaron muestras en 5 profundidades de la columna de agua, de la siguiente manera: 2 muestras en el epilimnion (subs superficie y fin de la zona fótica), 1 en la zona de mezcla y 2 en el hipolimnion (centro y a 3 m por encima del fondo). La zona fótica fue establecida con disco Secchi. La figura 89 presenta los equipos utilizados y metodología para la medición de variables *in situ* y toma de muestra para laboratorio. Las variaciones de superficie a fondo se establecieron para los parámetros *in situ* y para las variables en las cuales el modelo lineal generalizado (GLM) indicó diferencias significativas.

2.2 Modelo de eutrofización

Para la clasificación del estado trófico del embalse se empleó la metodología desarrollada por Salas y Martinó (1991) para lagos cálidos tropicales, mediante la aplicación del modelo vB LACAT 1.2 adaptado por la Universidad de Antioquia y basado en las concentraciones de PT en el cuerpo de agua. Este modelo ha sido ampliamente estudiado y validado en diversas investigaciones (De León y Chalar, 2003; Lacerda *et al.*, 2018; Santos *et al.*, 2017); y permite estimar la probabilidad de pertenecer a un estado trófico a partir de la concentración de fósforo en el embalse, o a partir de las cargas de fósforo influente.

2.3. Medición de variables hidrobiológicas en el embalse

La obtención de muestras hidrobiológicas se hizo simultáneamente con la toma de variables fisicoquímicas en los mismos sitios y momentos de muestreo, y se usaron métodos estandarizados para la recolección de fitoplancton y zooplancton. El detalle de los métodos para obtener las muestras fisicoquímicas y biológicas se evidencia en las figuras 90, 91 y 92.





Figura 89. Métodos de campo y laboratorio para la medición de variables fisicoquímicas.



Figura 90. Métodos de muestreo de fitoplancton y clorofila a.



Figura 91. Métodos de laboratorio para muestras de fitoplancton y clorofila α .



Figura 92. Métodos de muestreo y procesamiento de zooplancton.

3. Embalse Punchiná

El embalse Punchiná (Central Hidroeléctrica San Carlos) se ubica sobre el río Guatapé, tiene 3,4 km² y capacidad de almacenamiento de 72 millones de m³. La presa Punchiná es del tipo gravedad en tierra con 70 m de altura y 800 m de longitud. En la figura 93 se presentan los sitios de muestreo en el embalse Punchiná, los cuales se ubicaron en el gradiente longitudinal del embalse y corresponden a la zona de cola (EC3), zona media (EM2) y presa (EP3) (figura 93).

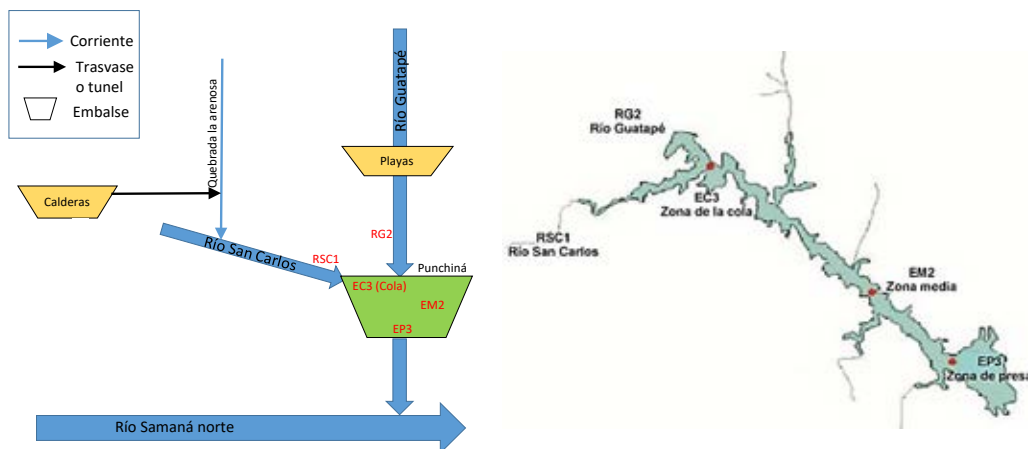


Figura 93. Localización los sitios de muestreo limnológico en el embalse Punchiná.

La EC3 se ubica al noroeste del embalse, es el punto de monitoreo donde se presentan condiciones de transición entre un sistema lótico y léntico, puesto que en este sector confluyen las aguas de los ríos San Carlos y Guatapé. Adicionalmente, es la zona con menor profundidad. La EM2 es más limnética que la anterior, se ubica al sureste, es un sector de transición en donde las condiciones hidráulicas y morfológicas permiten que se generen más claramente los procesos de sedimentación. Por último, la EP3 es un sector más lacustre, con velocidades de flujo muy bajas en donde el material en suspensión disminuye debido a que los procesos de sedimentación se ven mayormente favorecidos. El registro fotográfico de los tres sitios de muestreo puede verse en la figura 94.

**EC3** Zona de cola**EM2** Zona media**EP3** Zona de presa

Figura 94. Registro fotográfico de los sitios de muestreo en el embalse Punchiná.

3.1. Físicoquímica

Con el GLM se analizaron las diferentes variables físicoquímicas de interés durante el período del estudio. Los factores de análisis fueron los años, estación de monitoreo, profundidad, época y eventos macroclimáticos ENSO.

La figura 95 muestra el comportamiento de la temperatura en el embalse Punchiná en relación con las profundidades de medición, sitio de muestreo y los años de estudio. En esta figura se aprecian las características de un embalse cálido, con temperaturas promedio de 25,5 °C en las capas superficiales. Se evidenciaron estratificaciones en las capas superficiales y una zona homogénea entre las capas más profundas. El resultado del análisis mostró que las profundidades tuvieron un efecto negativo significativo sobre la temperatura del agua ($p < 2e^{-16}$).

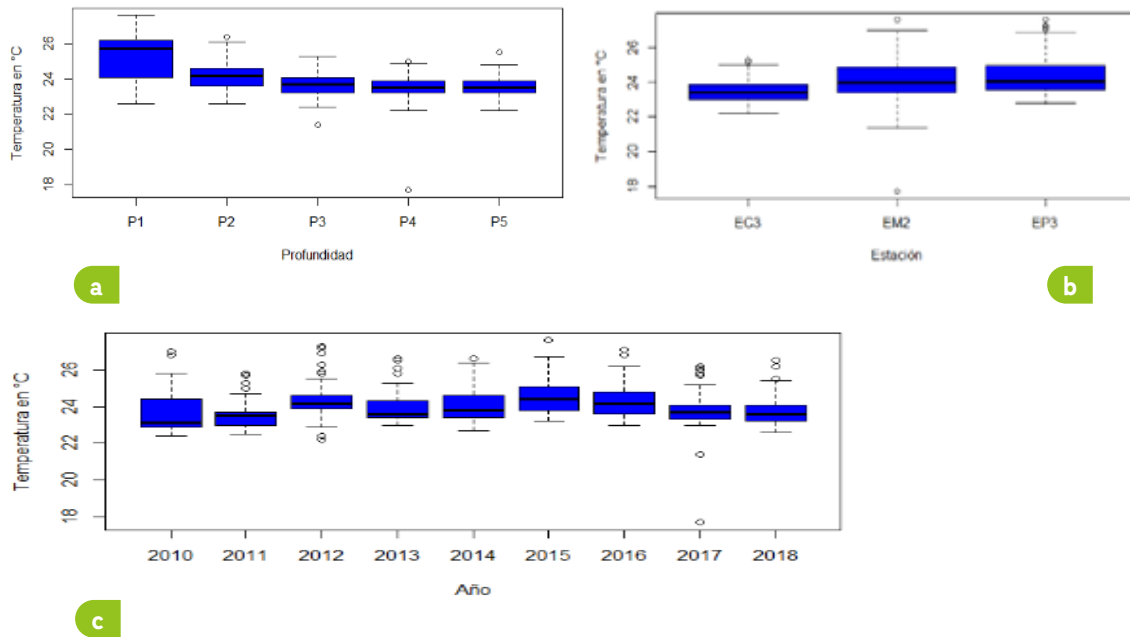


Figura 95. Comportamiento de la temperatura en el embalse Punchiná respecto a factores significativos: a) profundidad; b) sitio de muestreo; y c) años, entre 2010 y 2018

Las estaciones EM2 y EP3 presentaron una leve tendencia a ser más cálidas. Si bien no hubo diferencias claras de temperatura entre las estaciones del embalse Punchiná, estas dos estaciones han presentado históricamente estratificación térmica durante los muestreos. El resultado del GLM evidenció efecto positivo con este factor y la temperatura ($p = 2,66e^{-14}$ y $p < 2e^{-16}$, para EM2 y EP3, respectivamente).

En el transcurso del tiempo se observó cómo el 2010 y el 2011 se destacaron en la tendencia de su temperatura media como años «fríos», mientras que el 2015 y el 2016 presentaron una tendencia contraria, hacia años más «cálidos», con efecto significativo y positivo sobre la temperatura ($p = 0,002676$ y $p = 0,000741$, respectivamente). Sin embargo, en términos de las magnitudes de temperatura se observó una estabilidad en el comportamiento tanto a nivel temporal como espacial.

En el embalse Punchiná se evidenció una muy buena disponibilidad de OD de superficie a fondo; en las zonas más profundas (P5) se encontró un promedio histórico de 7,25 mg/l, lo cual correspondió a una media de saturación de 94 % (figura 96). En esta profundidad se observó un efecto negativo sobre la saturación, de acuerdo con el GML ($p = 2,9e^{-9}$).

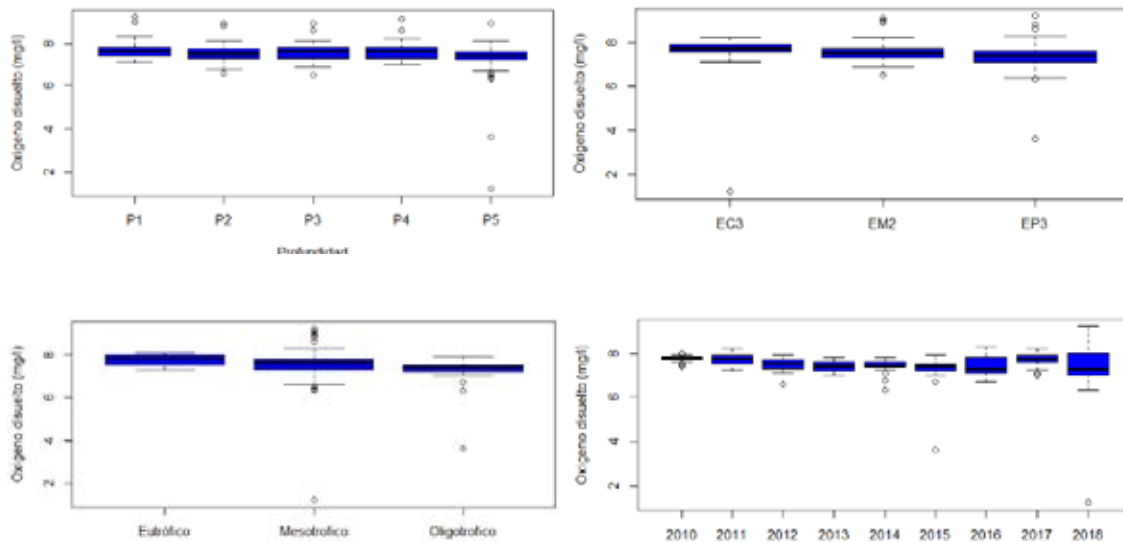


Figura 96. Comportamiento del oxígeno en el embalse Punchiná, respecto a factores significativos: profundidad, sitio de muestreo, años y estado trófico, entre 2010 y 2018

Para las estaciones, según el resultado del GLM, la estación EP3 presentó un efecto negativo significativo sobre el oxígeno ($p = 5,26e^{-7}$), es decir, menor concentración. Sin embargo, las concentraciones medias de este gas no difirieron en mayor medida de las encontradas en EM2 y EC3, lo que ambientalmente no tendría un efecto importante. Temporalmente, el comportamiento del oxígeno fue estable, con valores de concentración altos. Se destacaron los años 2015 y 2017 ($p = 0,00144$ y $p = 0,01404$, respectivamente) como el de menor y mayor promedio de OD, con valores medios de 7,3 mg/l y 7,69 mg/l, lo cual, nuevamente, no representaron una diferencia ambiental relevante.

Las variaciones del OD con respecto al estado trófico evidenciaron una tendencia a la baja conforme disminuyó la magnitud trófica y un efecto negativo significativo del estado mesotrófico ($p = 0,01393$). Sin embargo, la diferencia fue del orden de 0,2 mg/l de oxígeno entre cada estado trófico, lo cual se considera despreciable, dado que tanto en el estado oligotrófico (7,33 mg/l) como en el estado eutrófico (7,71 mg/l) se presentaron valores muy favorables de disponibilidad de OD en el embalse Punchiná.

La figura 97 muestra el comportamiento de la conductividad eléctrica en el embalse Punchiná con respecto a los años, estación, temporalidad y estado trófico. La conductividad

en el embalse Punchiná se caracterizó por ser baja, con valores por debajo de $66,1 \mu\text{S}/\text{cm}$. A nivel de la columna de agua (profundidad) no se registraron diferencias significativas en profundidad, lo cual fue un indicativo de homogeneidad en el perfil. El comportamiento de la variable en el transcurso de los años sugirió que en 2010, 2011 y 2013 se presentaron las medias más bajas ($35,1$; $36,3$ y $33,4 \mu\text{S}/\text{cm}$, respectivamente), que coincidieron con eventos de El Niño, mientras que los promedios más altos se dieron en los años 2012 y 2017, con valores de $42,6 \mu\text{S}/\text{cm}$ y $41,5 \mu\text{S}/\text{cm}$, correspondientes a períodos climáticos ordinarios. Para el período hidrológico y los eventos macroclimáticos relacionados con mayores temperaturas (época seca y neutral), la conductividad presentó valores medios superiores que para las clasificaciones restantes; en época seca la media histórica fue de $42,6 \mu\text{S}/\text{cm}$. Los efectos que reflejó el GLM fueron positivos para El Niño y La Niña con diferencias estadísticamente significativas ($p = 9,84e^{-13}$ y $p = 8,94e^{-6}$, respectivamente), mientras que para la época seca se reflejó un efecto negativo ($p = 0,000480$), tal como se evidencia en la figura y lo cual fue coherente con procesos de concentración de iones debido a mayores temperaturas. El efecto del estado meso— y oligotrófico sobre la conductividad fue significativamente negativo, con valores de $p = 0,004099$ y $p = 2,66e^{-6}$, respectivamente.

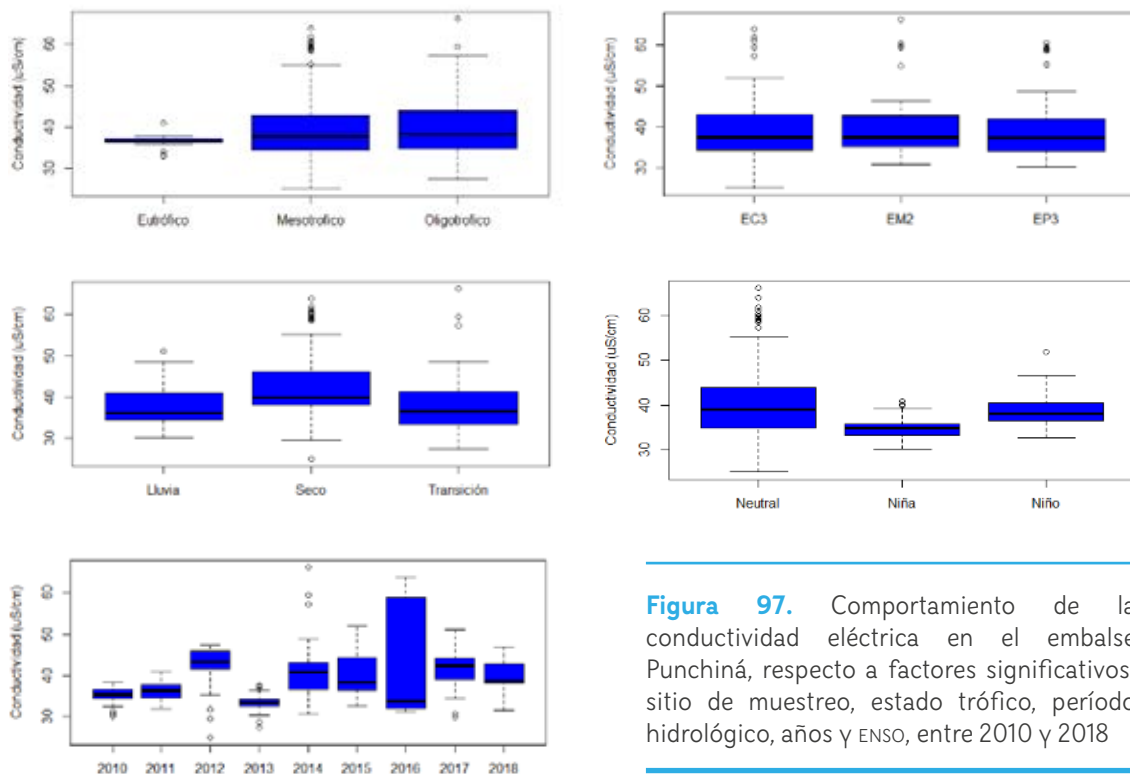


Figura 97. Comportamiento de la conductividad eléctrica en el embalse Punchiná, respecto a factores significativos: sitio de muestreo, estado trófico, período hidrológico, años y ENSO, entre 2010 y 2018

El pH en el embalse Punchiná fue ligeramente básico con fuerte tendencia a la neutralidad. se observó un ligero patrón de aumento conforme se descendió en la columna de agua, con efecto positivo en P5 ($p = 8,25e^{-5}$). Sin embargo, no se reflejaron variaciones ambientalmente importantes en las magnitudes medias del pH histórico, con una diferencia media entre superficie (P1) y fondo (P5) de tan solo 0,2 unidades de pH. La figura 98 muestra el diagrama de cajas para los factores más relevantes relacionados con el comportamiento temporal y espacial del pH.

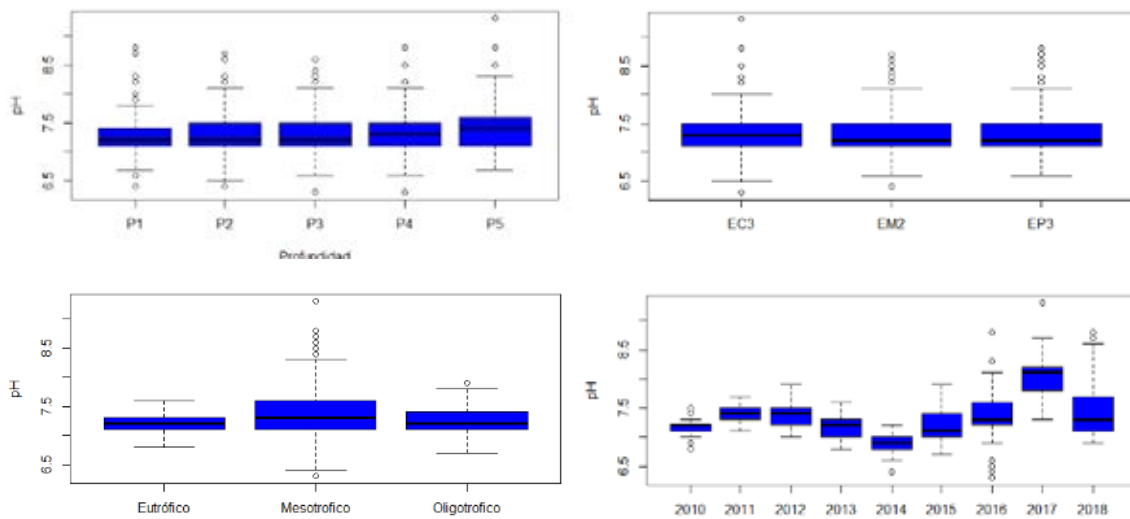


Figura 98. Comportamiento del pH en el embalse Punchiná, respecto a factores significativos: profundidad; sitio de muestreo, años y estado trófico, entre 2010 y 2018.

Espacialmente, los puntos de monitoreo mantuvieron una homogeneidad del pH, con una media general de 7,3 unidades. El comportamiento temporal anual mostró tendencias irregulares (aumento y disminución), pero con diferencias significativas ($p < 0,02277$), con las que se destacaron los años 2014 y 2017 al presentar el menor y mayor promedio del potencial de hidrógeno, con medias de 6,86 y 8,03 unidades de pH para 2014 y 2017, respectivamente. La condición trófica también presentó efectos significativos sobre el pH: el estado mesotrófico se destacó por un efecto positivo ($p = 6,29e^{-9}$) y un promedio general de esta condición trófica de 7,39 unidades de pH. Sin embargo,

los valores medios históricos de las condiciones de oligotrofia y eutrofia no difirieron en mayor medida de lo encontrado para la condición mesotrófica, con medias históricas de 7,22 y 7,24 unidades de pH, respectivamente.

El comportamiento de la materia orgánica expresada como demanda química de oxígeno (DQO) fue baja en todo el embalse, con un promedio general de 12,7 mg/l. Las variaciones importantes y significativas ($p < 0,004211$) se dieron con respecto a los años, como se aprecia en la figura 99. Sin embargo, en términos ambientales se apreció una baja carga orgánica para el comportamiento histórico, lo cual fue coherente con la alta disponibilidad de oxígeno en la columna de agua en todos los años.

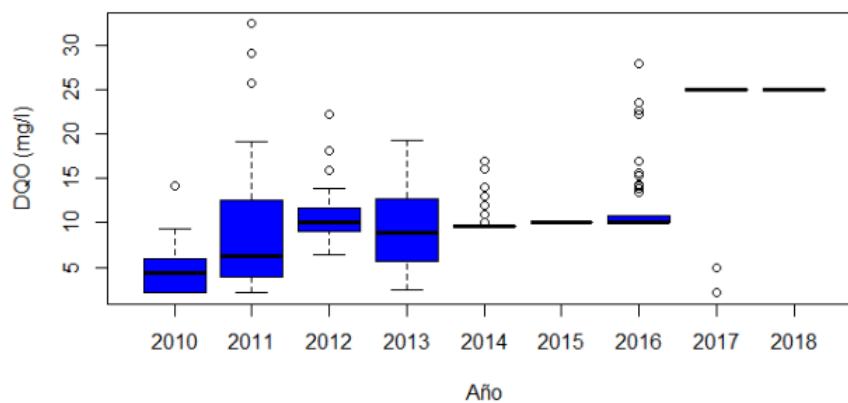


Figura 99. Comportamiento de la DQO en el embalse Punchiná durante los diferentes años de muestreo, entre 2010 y 2018.

Los sólidos suspendidos totales (SST) fueron bajos, propios de aguas claras, con baja turbidez y buena penetración de la luz. Se observaron variaciones significativas ($p < 0,0465$) y efectos positivos conforme se descendió en la columna de agua en el embalse Punchiná. Los valores medios máximos históricos se obtuvieron en P5 (23,1 mg/l) —que corresponde a 3 m por encima del fondo—, sin embargo, los valores son bajos si se considera la cercanía al fondo y la posibilidad de resuspensión del material. La figura 100 evidencia el comportamiento histórico de los SST con respecto a la profundidad y estaciones. Adicionalmente, se observó la presencia de algunas concentraciones extremas con relación a la profundidad, donde P5 fue la estación con los máximos históricos y una concentración de 252 mg/l en el año 2014.

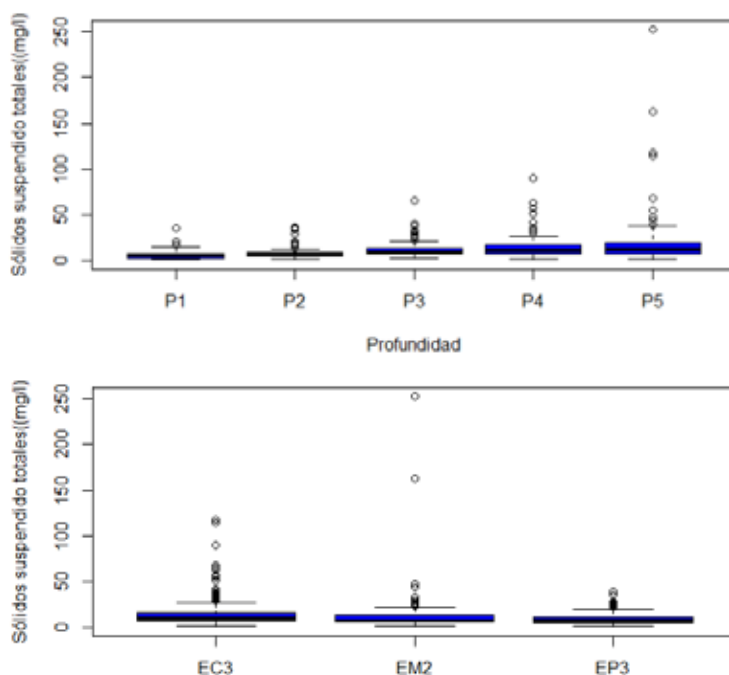


Figura 100. Comportamiento de los SST en el embalse Punchiná, respecto a factores significativos: profundidad y sitio de muestreo, entre 2010 y 2018.

Los resultados espaciales por estación evidenciaron cómo EP3 presentó un comportamiento significativo ($p = 0,000611$), con un efecto de descenso con respecto a las concentraciones de SST. En este sitio se presentó la concentración media más baja de esta fracción de sólidos suspendidos con 9,57 mg/l. No obstante, las demás estaciones, EC3 y EM2, asociadas a zona de cola y zona media del embalse, también se mantuvieron con promedios históricos bajos, 17,01 mg/l y 13,48 mg/l, respectivamente. Los sólidos suspendidos solo representaron una fracción cercana al 25 % de los promedios de sólidos totales, por lo que puede deducirse que la mayoría de los sólidos totales correspondían a disueltos, los cuales se relacionan directamente con la conductividad eléctrica.

En los nutrientes representados por el nitrógeno se encontraron variaciones relevantes para el nitrógeno total Kjeldahl (NTK) y los nitratos. La figura 101 muestra el comportamiento significativo del NTK en relación con algunos factores discriminantes.

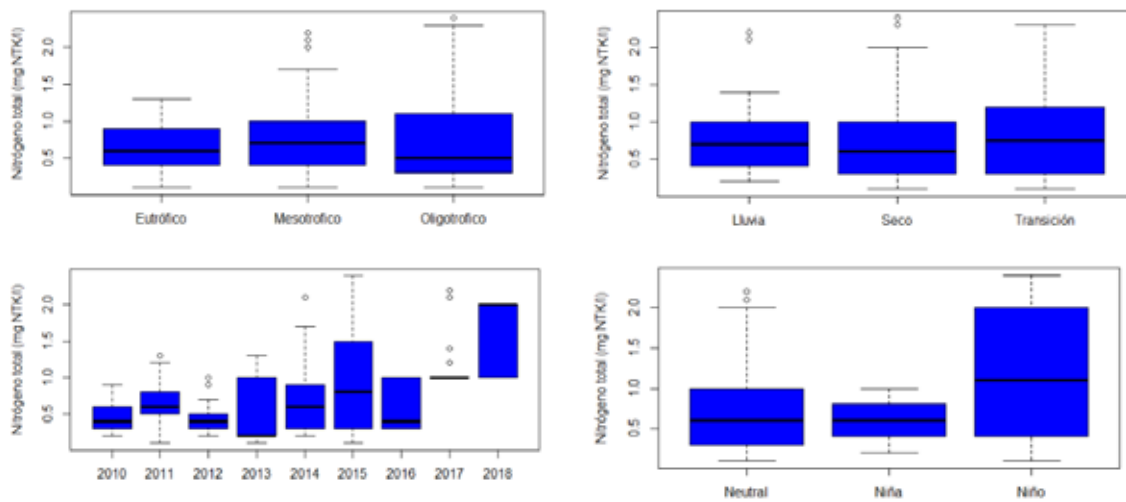


Figura 101. Comportamiento del NTK en el embalse Punchiná, respecto a factores significativos: estado trófico, período hidrológico, años y ENSO, entre 2010 y 2018.

El factor año fue importante y se observó una tendencia positiva, de manera que las concentraciones de NTK presentaron un incremento progresivo durante los años de muestreo. Todos los años presentaron efectos significativos importantes ($p < 5,87e^{-11}$) sobre esta forma de nitrógeno, la cual está conformada por el nitrógeno orgánico y el ion amonio, punto de partida para los procesos de nitrificación. El promedio general mínimo y máximo de la concentración se presentaron en 2010 y 2018 con valores de 0,46 y 1,67 mg/l, respectivamente. La temporalidad climática tuvo un efecto negativo significativo ($p < 1,31e^{-11}$) con respecto al NTK, puesto que el período de transición presentó históricamente el mayor promedio de concentración (0,88 mg/l), mientras que el fenómeno ENSO influyó positivamente y de forma significativa ($p < 1,7e^{-9}$) sobre esta forma de nitrógeno, donde las épocas de El Niño presentaron el mayor promedio de concentración con 1,12 mg/l de NTK. El estado trófico influyó de manera negativa significativa ($p < 2,09e^{-11}$) en el comportamiento del NTK; no obstante, las concentraciones medias no tuvieron variaciones relevantes y presentó la mayor concentración media en el estado mesotrófico (0,83 mg/l), y la mínima en el eutrófico (0,63 mg/l).

Los nitratos presentaron las concentraciones más altas de las diferentes formas de nitrógeno medidas en el embalse Punchiná, durante el análisis histórico realizado. En la figura 102 se evidencia el comportamiento significativo de los nitratos con respecto a los factores discriminantes más importantes.

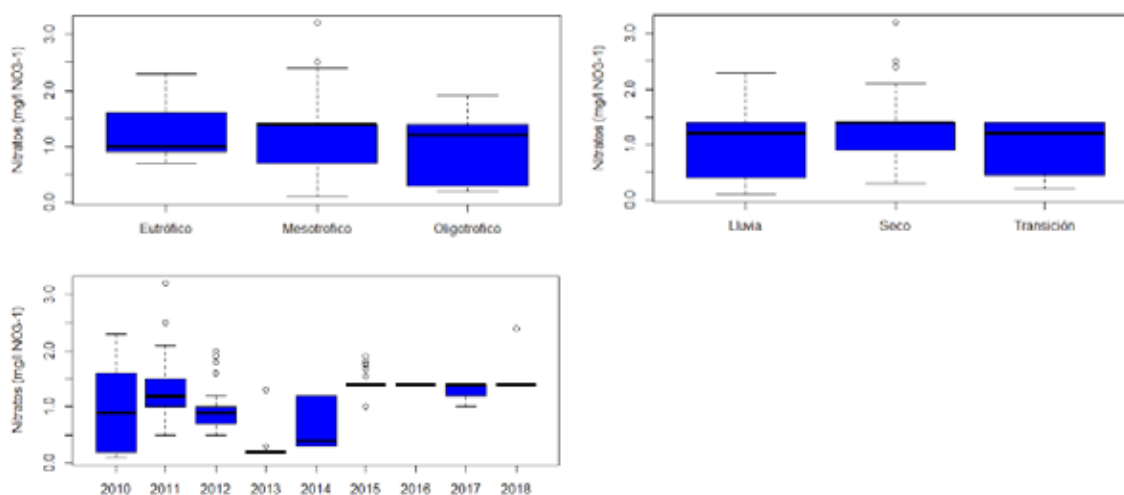


Figura 102. Comportamiento del nitrato en el embalse Punchiná, respecto a factores significativos: estado trófico, período hidrológico y año de muestreo, entre 2010 y 2018.

El factor año presentó una influencia significativa con respecto al nitrato, con efectos negativos entre los años 2013 y 2015 ($p < 0,00224$) y positivos entre los años 2016 y 2018 ($p < 1,4e^{-5}$). Como se aprecia en la figura, las concentraciones presentaron un comportamiento heterogéneo sin una tendencia particular en los años, con una media mínima y máxima histórica en 2013 y 2015, con valores de 0,24 mg/l y 1,44 mg/l, respectivamente.

La temporalidad climática tuvo un efecto negativo significativo ($p = 0,010736$) únicamente para la época de transición, puesto que este período presentó históricamente el menor promedio de concentración (0,99 mg/l), mientras que el fenómeno ENSO no mostró efecto sobre esta variable. La clasificación trófica también presentó diferencias significativas en el comportamiento del nitrato ($p < 0,001742$). En este sentido, las concentraciones medias discriminadas mediante este factor presentaron un patrón de comportamiento de máxima concentración en eutrofia (1,24 mg/l) y mínima en oligotrofia (0,95 mg/l). En ninguna de las formas de nitrógeno analizadas los factores espaciales presentaron diferencias significantes en el comportamiento, lo cual dio a entender que las concentraciones de nitrógeno fueron homogéneas tanto en los perfiles de profundidad como en los sitios de monitoreo.

El fósforo, uno de los nutrientes más importantes con influencias en la calidad ambiental de sistemas acuáticos, también fue analizado en su evolución histórica. En la figura 103 se muestran los diagramas de caja con relaciones más significativas del fósforo total (PT) con respecto a algunos factores discriminantes.

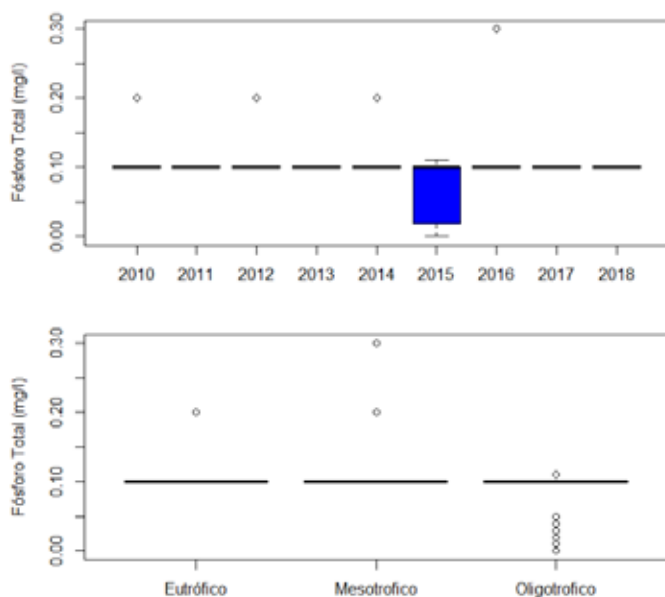


Figura 103. Comportamiento del PT en el embalse Punchiná, respecto a factores significativos: a) año y b) estado trófico, entre 2010 y 2018.

Como se mencionó en la metodología, la forma de fósforo utilizada en los modelos de eutrofización es el PT. En atención a ello, esta fue la forma evaluada estadísticamente. Además, se consideró que tanto en el PT como en el FeT se encuentran las demás formas, se hizo el análisis global y se relacionó con los parámetros correlacionados.

El comportamiento de PT presentó una homogeneidad generalizada tanto a nivel espacial (profundidad y estaciones) como en el tiempo; sin embargo, el año 2015 se destacó por su comportamiento diferencial significativo ($p = 0,00479$) y un efecto negativo, es decir, fue el año donde se registró el menor promedio de PT (0,0684 mg/l) en el embalse Punchiná, mientras que para los demás años el promedio general estuvo entre 0,0926 mg/l y 0,1030 mg/l (2010 y 2016, respectivamente), lo cual corroboró la poca variabilidad de las concentraciones de PT en tiempo y espacio.

El factor estado trófico no presentó diferencias significativas con respecto a PT en el embalse Punchiná, aun cuando este macronutriente es el elemento determinante para el cambio del estado trófico. De acuerdo con el modelo vB LACAT, en términos generales, del 2010 al 2017 las mayores probabilidades de la condición trófica fueron de oligotrofia-mesotrofia, con excepción de los años 2011 y 2012, que fueron excepcionalmente lluviosos y las mayores probabilidades fueron de mesotrofia-eutrofia.

La figura 104 evidencia el comportamiento del hierro total (FeT) con respecto a los factores más relevantes en cuanto a las tendencias de la variable en el embalse Punchiná. La profundidad presentó diferencias significativas ($p < 0,004035$) con respecto al FeT y un

efecto positivo, es decir, aumentó de superficie a fondo y las mayores concentraciones se presentaron hacia el fondo (P5). El promedio histórico en subsuperficie (P1) fue de 0,63 mg/l y en el fondo (P5) fue de 1,35 mg/l, con valores intermedios y ascendentes para las demás profundidades analizadas (P2, P3, P4).

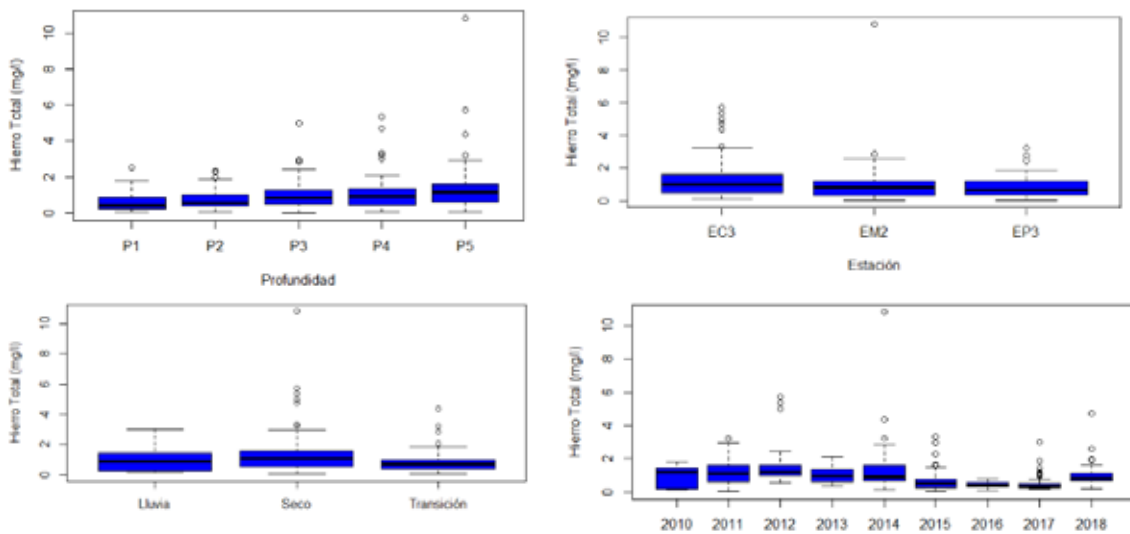


Figura 104. Comportamiento del FeT en el embalse Punchiná, respecto a factores significativos: profundidad, sitio de muestreo, período hidrológico y año, entre 2010 y 2018.

También se observaron efectos significativos y negativos ($p < 5,46e^{-5}$) de los sitios de muestreo sobre las concentraciones de hierro, de manera que las concentraciones medias históricas presentaron un descenso en la medida que se desplazó hacia la presa, con unos valores medios de EC3 = 1,22; EM2 = 0,88; y EP3 = 0,79 mg/l. En cuanto al comportamiento temporal anual, los valores no presentaron efectos significativos, salvo el año 2016 ($p = 0,00627$) en el que se registró la mínima concentración media histórica del FeT (0,42 mg/l). El período climático seco arrojó un efecto significativo positivo ($p = 0,01380$); las demás épocas climáticas ni los eventos macroclimáticos ENSO presentaron un patrón diferencial.

Los sulfuros en el embalse Punchiná registraron un comportamiento de estabilidad en la columna de agua con respecto a las profundidades analizadas. La figura 105 muestra el comportamiento del sulfuro con relación a los factores más significativos históricamente.

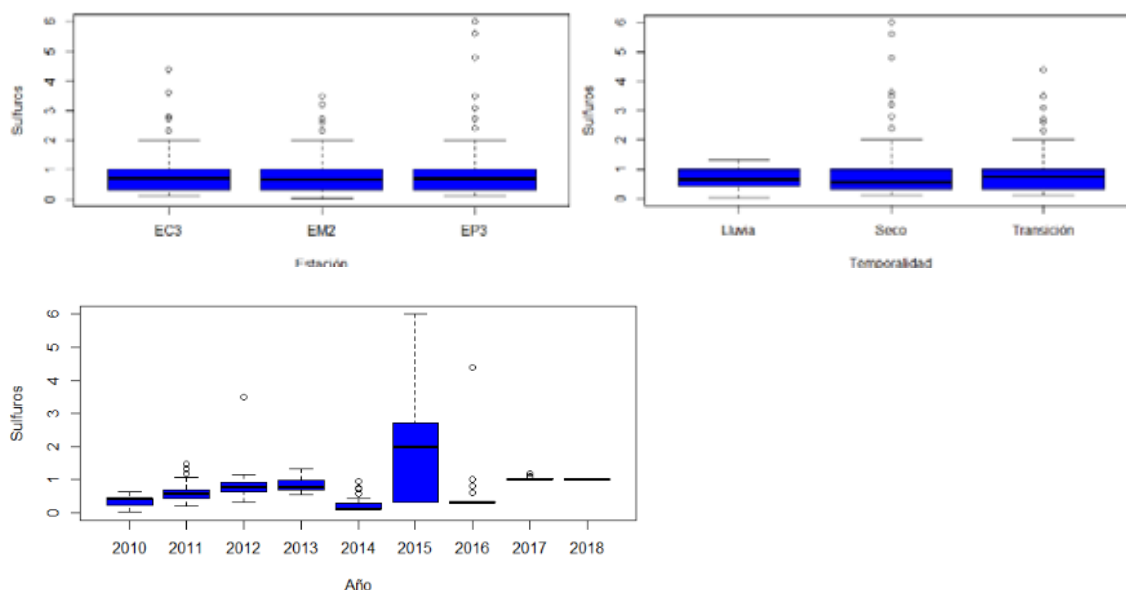


Figura 105. Comportamiento de los sulfuros en el embalse Punchiná, respecto a factores significativos: sitio de muestreo, período hidrológico y año, entre 2010 y 2018.

Para las estaciones, según el GLM se presentaron diferencias significativas ($p < 0,02578$); no obstante, las concentraciones medias históricas no reflejaron un comportamiento que tuviera relevancia ambiental, con una media histórica mínima en EM2 (0,73 mg/l) y máxima en EP3 (0,84 mg/l). Los factores temporales presentaron efectos significativos ($p < 0,021482$). Se destacaron los años 2010 y 2015 con el menor y mayor promedio histórico de sulfuros (0,30 mg/l y 1,87 mg/l, respectivamente). Las temporalidades climáticas también ofrecieron diferencias significativas ($p < 0,000113$) con un efecto negativo sobre las concentraciones de sulfuros; la concentración media mínima se presentó durante las lluvias (0,66 mg/l) y la máxima en época seca (0,89 mg/l), sin embargo, estas diferencias no tuvieron un efecto ambiental relevante debido a la poca diferencia entre las concentraciones de este parámetro.

3.2. Fitoplancton

Durante el monitoreo realizado entre los años 2010 y 2018 en el embalse Punchiná fueron identificados 146 taxones fitoplanctónicos. Estos taxones pertenecen a ocho divisiones de algas (*Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, *Charophyta*, *Cryptophyta*, *Cyanobacteria*, *Di-*

nophyta, *Euglenozoa* y *Ochrophyta*), dentro de las cuales sobresalieron *Chlorophyta* (algas verdes) y *Bacillariophyta* (diatomeas) con el 36 % y 28 % (53 y 41 taxones) de los taxones de cada una (tabla 14).

Tal como lo resaltan Naselli-Flores y Barone (2000), las algas verdes constituyen el grupo más heterogéneo de algas fitoplanctónicas y muestran una variabilidad enormemente amplia de forma, tamaño y hábito. Su crecimiento depende de los nutrientes y de la luz, cuya disponibilidad está estrechamente relacionada con condiciones físicas como la transparencia, la hidrodinámica, la temperatura y la conductividad, entre otros. Sin embargo, la habilidad de algunos géneros respecto a la explotación de recursos puede ser muy diferente, y puesto que las diferentes combinaciones de estos factores fluctúan drásticamente en poco tiempo se puede dar lugar una variedad de escenarios que causan una diversidad muy alta.

La importancia de las diatomeas (*Bacillariophyta*) en el embalse refleja la influencia que ejercen los ríos San Carlos y Guatapé no solo desde el punto de vista físico y químico, sino también biológico, debido a que desde aguas arriba favorecen el desprendimiento de diatomeas y su posterior transporte que deriva en el embalse. En la cola son favorecidas por la turbidez y turbulencia, este último factor las mantiene en suspensión (Talling *et al.*, 2009).

Los organismos identificados se caracterizaron por una amplia variedad de hábitos o modos de vida, entre los que resaltan los siguientes: organismos unicelulares móviles (*Trachelomonas*, *Euglena*, *Cryptomonas*) y no móviles (*Chlorococcum* y *Schroederia*), colonias mucilaginosas (*Sphaerocystis*, *Dictyosphaerium* y *Oocystis*) y formadoras de floraciones algales (*Microcystis*), colonias en forma de cadenas en zigzag (*Tabellaria* aff. *flocculosa*) y cadenas (*Cyclotella*, *Melosira* y *Aulacoseira*), colonias en forma de cenobios (*Scenedesmus*, *Desmodesmus* y *Coelastrum*) y ramos (*Dinobryon*), filamentos sin ramificaciones (*Planctonema*), así como formas especulares (si se dividen por la mitad ambas partes son idénticas, *Cosmarium*, *Staurastrum*) y organismos tecados (las células están conformadas por diferentes placas de celulosa, *Ceratium* cf. *furcoides* y *Peridinium* cf. *gatunense*) (tabla 14). Todos estos hábitos están estrechamente relacionados a unos rasgos morfológicos y funcionales que permiten la coexistencia de diferentes organismos con cierta similaridad en su nicho dentro de un mismo sistema, incluso gracias a estos rasgos un organismo puede tener mejor o peor desempeño ecológico, ser el dominante ecológico o un organismo raro.

De los 146 géneros observados, el 11 % (*Achnanthes* sp.; *Ceratium* cf. *furcoides*; *Cryptomonas* sp.; *Cyclotella* sp.; *Cymbella* sp.; *Dinobryon* sp.; *Euglena* sp.; *Gomphonema* sp.; *Lyngbya* sp.; *Merismopedia* sp.; *Navicula* sp.; *Nitzschia* cf. *acicularis*; *Oscillatoria* sp.; *Parvodinium* sp.; *Scenedesmus* sp.; *Schroederia* sp.) fue registrado durante los 9 años de monitoreo (resaltados con verde en la tabla 14). Este resultado indica cómo, a pesar de los cambios espaciales y temporales en las condiciones ambientales, estos taxones han logrado persistir en el sistema e incluso algunos de ellos ser muy importantes en la comunidad. De acuerdo con Kruk *et al.*, (2010), esta excelente adecuación biológica se debe a la presencia de

diferentes rasgos funcionales como su morfología, fisiología (concentración y composición de los pigmentos fotosintéticos) y comportamiento (movilidad). Adicionalmente, demuestra cómo estos rasgos funcionales van mucho más allá de las barreras taxonómicas, puesto que a pesar de pertenecer a grupos distintos su respuesta frente a la adquisición de nutrientes y luz, condiciones de disturbio, pérdidas por hundimiento y por consumo de los depredadores ha sido muy similar.

El 59 % de los taxones (86) presentó una frecuencia menor al 43 %, que fue la frecuencia de ocurrencia promedio de los géneros fitoplanctónicos en el embalse durante los 9 años y, en general, la comunidad estuvo conformada por taxones que, además de presentar una densidad baja, estuvieron restringidos a 1 solo año de monitoreo (34 % [49 taxones] resaltados con azul en la tabla 14). Weithoff (2003) ha destacado propiedades ecológicas significativas de los taxones raros y ha indicado que son importantes reservorios de material genético y diversidad. Además, estos conforman una copia de seguridad de la diversidad que responde rápidamente a posibles perturbaciones y facilita el incremento de la capacidad de recuperación del ecosistema. Una de las explicaciones más probables que permite dar cuenta de la predominancia de géneros raros es el bajo tiempo de retención hidráulica del embalse, debido a que causa continuos «reset o reinicios» en el sistema, los cuales se traducen en la ocurrencia de microgradientes que permiten la colonización de nuevos géneros.

Tabla 14. Densidad (ind/ml) promedio anual de los géneros fitoplanctónicos reportados en el embalse Punchiná entre el 2010 y 2018.

DIVISIÓN	TAXÓN	AÑO							
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Bacillariophyta	<i>Achnanthes cf. inflata</i>							1	
	<i>Achnanthes</i> sp.	2	6	11	9	6	17	12	12
	<i>Achnantheidium</i> sp.			3	2	2	3	2	
	<i>Amphora</i> sp.			2		2		1	
	<i>Anomoneoneis</i> sp.		2		2	1	1		1
	<i>Aulacoseira</i> sp.			2	2	1		1	2
	<i>Capartogramma</i> sp.						1		
	<i>Cocconeis</i> sp.	2		23	2	2	1	1	2
	<i>Cyclotella</i> sp.	2	13	6	5	25	6	32	3
	<i>Cymbella</i> sp.	2	6	12	6	3	4	20	4
	<i>Diademsis</i> sp.						1	12	
	<i>Eunotia</i> sp.	3	2	2	2	1	2		2
	<i>Fragilaria</i> sp.			2	2				4
	<i>Frustulia</i> sp.		2	2	2		1	1	1
	<i>Gomphonema cf. augur</i>						1	1	
	<i>Gomphonema cf. parvulum</i>		3	2	2	2	1		
	<i>Gomphonema cf. truncatum</i>			2				1	
	<i>Gomphonema</i> sp.	2	2	5	2	1	1	2	3
	<i>Gyrosigma</i> sp.			2					1
	<i>Hannaea</i> sp.			2		2			2
	<i>Hantzschia</i> sp.					2			
	<i>Luticola</i> sp.		2	3	2	2	1	1	1
	<i>Melosira</i> sp.			3			1	1	1
	<i>Meridinium</i> sp.								1
	<i>Navicula</i> sp.	2	4	6	7	6	5	5	4
	<i>Nitzschia cf. acicularis</i>	2	3	2	2	2	1	2	2
	<i>Nitzschia cf. claussi</i>	3		2	2	1	1		1
	<i>Nitzschia cf. linearis</i>						1		1
<i>Nitzschia cf. sigmaidea</i>		2							

DIVISIÓN	TAXÓN	AÑO							
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Bacillariophyta	<i>Nitzschia</i> sp.	3	6	9	7	4	8	6	7
	<i>Pinnularia</i> sp.	2	2		2	1		2	
	<i>Reimeria</i> sp.			2		2	4	1	3
	<i>Rhoicosphenia</i> sp.						1		1
	<i>Rhopalodia</i> sp.			2	2		1	1	
	<i>Sellaphora</i> sp.								1
	<i>Stenopterobia</i> sp.						1		
	<i>Surirella</i> sp.			2	2	1	1	1	1
	<i>Synedra</i> sp.		3	11					
	<i>Tabellaria flocculosa</i>		2		3	1	3	2	2
	<i>Ulnaria</i> sp.				4	3	3	4	1
	<i>Urosolenia</i> sp.							1	
Euglenozoa	<i>Anisonema</i> sp.					2			1
	<i>Cryptoglana</i> sp.								2
	<i>Euglena</i> cf. <i>acus</i>								2
	<i>Euglena</i> sp.	2	2	2	3	1	1	1	2
	<i>Lepocinclis</i> sp.								1
	<i>Phacus</i> sp.	3							
	<i>Strombomonas</i> sp.	3	2			2		1	3
	<i>Trachelomonas</i> cf. <i>volvocina</i>		5	2	5	3	2	4	4
	<i>Trachelomonas</i> sp.	2	3	2	2	1		2	3
Charophyta	<i>Actinotaenium</i> sp.						1		
	<i>Arthrodesmus</i> sp.		2						
	<i>Closterium</i> sp.	2							1
	<i>Cosmarium</i> sp.		2	2	2	1	1	1	6
	<i>Elakatothrix</i> sp.		2	9	2	10	1	2	2
	<i>Euastrum</i> sp.						1		
	<i>Gonatozygon</i> sp.			2					2
	<i>Mesotaenium</i> sp.								10
	<i>Mougeotia</i> sp.								2
	<i>Onychonema</i> sp.							1	
	<i>Staurastrum</i> cf. <i>renardii</i>					2			
	<i>Staurastrum</i> sp.			2	2	1	1	1	2
	<i>Stauroidesmus</i> sp.				2		1		3
	<i>Streptonema</i> sp.			2	2	1			
<i>Teilingia</i> sp.					2			2	

DIVISIÓN	TAXÓN	AÑO							
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Charophyta	<i>Pectinodesmus</i> sp.					3			
	<i>Pediastrum</i> sp.		2			1			
	<i>Phytelios</i> sp.	2	2	5				1	1
	<i>Planctonema</i> sp.							1	1
	<i>Pteromonas</i> sp.								1
	<i>Raphidonema</i> sp.				6				
	<i>Scenedesmus</i> cf. <i>acuminatus</i>					1			
	<i>Scenedesmus</i> cf. <i>denticulatus</i>								2
	<i>Scenedesmus</i> sp.	2	2	2	2	1	1	9	2
	<i>Schroederia</i> sp.	2	6	6	7	2	3	3	5
	<i>Selenastrum</i> sp.								2
	<i>Siderocelis</i> sp.							1	
	<i>Sphaerocystis</i> sp.		2			1	18	141	8
	<i>Stauridium</i> cf. <i>tetras</i>						1		
	<i>Tetraëdron caudatum</i>		3	2	2	20	10	7	5
	<i>Tetraëdron minimum</i>			3		1	1	1	
	<i>Tetrastrum</i> sp.								2
	<i>Ulothrix</i> sp.								
	<i>Verrucodesmus</i> sp.								3
	<i>Volvulina</i> sp.						1		1
Cryptophyta	<i>Cryptomonas</i> sp.	24	22	67	72	68	182	105	153
	<i>Goniomonas</i> sp.								291
	<i>Aphanocapsa</i> sp.			2					1
	<i>Borzia trilocularis</i>	2	2	3	2	1			
	<i>Chroococcus</i> cf. <i>minutus</i>			2		7	9	4	
	<i>Coelosphaerium</i> sp.	2		2	2	2	1		

DIVISIÓN	TAXÓN	AÑO							
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
	<i>Cylindrospermopsis cf. raciborskii</i>	2	3	2	3		1	1	2
	<i>Dolichospermum</i> sp.			3					
	<i>Lyngbya</i> sp.	2	60	2	3	1	4	5	1
	<i>Merismopedia</i> sp.	9	5	15	3	2	6	22	7
Cyanobacteria	<i>Microcystis cf. wesenbergii</i>							1	
	<i>Microcystis</i> sp.			3				1	
	<i>Planktolynghya</i> sp.		2						1
	<i>Pseudanabaena</i> sp.							1	1
	<i>Radiocystis</i> sp.			2					
	<i>Raphidiopsis</i> sp.	2							
	<i>Snowella</i> sp.								2
	<i>Oscillatoria</i> sp.	2	2	2	2	3	4	3	1
Dinophyta	<i>Ceratium cf. furcoides</i>	2	7	4	2	3	2	63	2
	cf. <i>Durinskia</i> sp.								4
	<i>Parvodinium</i> sp.	3	27	43	18	32	68	15	35
	<i>Peridinales</i> sp.								2
	<i>Peridinium cf. gatunense</i>							1	2
Ochrophyta	<i>Centritractus</i> sp.								4
	<i>Dinobryon</i> sp.	3	10	21	9	5	25	86	78
	<i>Mallomonas</i> sp.	2	3	7		2	2	9	5
	<i>Ochromonas</i> sp.							127	87
	<i>Synura</i> sp.		2						6
TOTAL RIQUEZA		34	48	63	54	63	64	71	96

Si se tienen en cuenta todos los muestreos analizados, la división *Cryptophyta* dominó la densidad total en el embalse (39 %), aunque con solo dos taxones, *Cryptomonas* sp. —que contribuyó con el 25 % de la densidad— y *Goniomonas* sp. —con el 14 %—. La división *Ochrophyta* también dominó la densidad, debido a que *Dinobryon* sp. igualmente representó el 14 % del total de individuos registrados. Los demás taxones concentraron menos del 10 % de la densidad total. *Cryptomonas* fue uno de los organismos dominantes durante los años analizados. *Goniomonas* corresponde a un género recientemente registrado en el embalse, desde 2017, y de acuerdo con Guiry y Guiry (2018), es ampliamente conocido en sistemas de agua dulce donde presenta una distribución cosmopolita, pero es muy poco abundante.

Los dos taxones de la división *Cryptophyta* se caracterizaron por una presencia permanente durante todo el año. Las poblaciones presentes en densidades bajas aumentaron de manera intermitente, a menudo después de la disminución de las poblaciones de otros organismos dominantes o después de períodos de turbulencia del agua —cuando circulan con aguas más profundas ricas en nutrientes y cuando se puede reducir el pastoreo—. Este comportamiento oportunista se ve favorecido por su comportamiento r-seleccionado, es decir, la capacidad de responder rápidamente a la disponibilidad de recursos ambientales y de aprovechar las altas tasas de crecimiento potenciales. Por su parte, las especies de *Dinobryon* existen en aguas pobres de fósforo (Sandgren, 1988) y son significativas en términos de nutrición bacteriana (Bird y Kalf, 1987) y mixotrofia. Los estudios de Kristiansen (2005) han demostrado que la presencia de algunos géneros como *Dinobryon* pueden indicar oligotrofia; sin embargo, este también puede ocurrir en sistemas mesotróficos y eutróficos (Naselli-Flores y Barone, 2000).

La figura 106 muestra el registro fotográfico de algunos taxones del fitoplancton encontrados en el embalse Punchiná durante el 2018.

La densidad media fluctuó entre 34 ind/ml en junio de 2010 y 1124 ind/ml en noviembre de 2018. De acuerdo con la escala propuesta por Izaguirre *et al.* (1990), estos valores se consideran bajos y característicos de ambientes oligotróficos y con baja retención hidráulica. Según De León y Chalar (2003), la densidad media es típica de sistemas oligotróficos y mesotróficos, como el embalse.

Los resultados del GML, ajustado a la familia gaussiana, evidenciaron que los sitios de muestreo dentro del embalse fueron determinantes en la variación de la estructura del fitoplancton (densidad AIC = 1140,8, $p = 0,016$; Q0 AIC = 515,5, $p = 0,0006$; Q1 AIC = 447,13, $p < 2e^{-16}$; Q2 AIC = 410,94, $p = 2,63e^{-9}$). La EC3 se caracterizó por presentar la menor densidad (promedio = 173 ind/ml) y riqueza Q0 (promedio = 23 taxones), pero la mayor diversidad de especies comunes (promedio Q1 = 12 taxones) y de especies dominantes (promedio Q2 = 8 taxones) en relación a las zonas media (promedio EM2 = 411 ind/ml, Q0 = 26 taxones) y

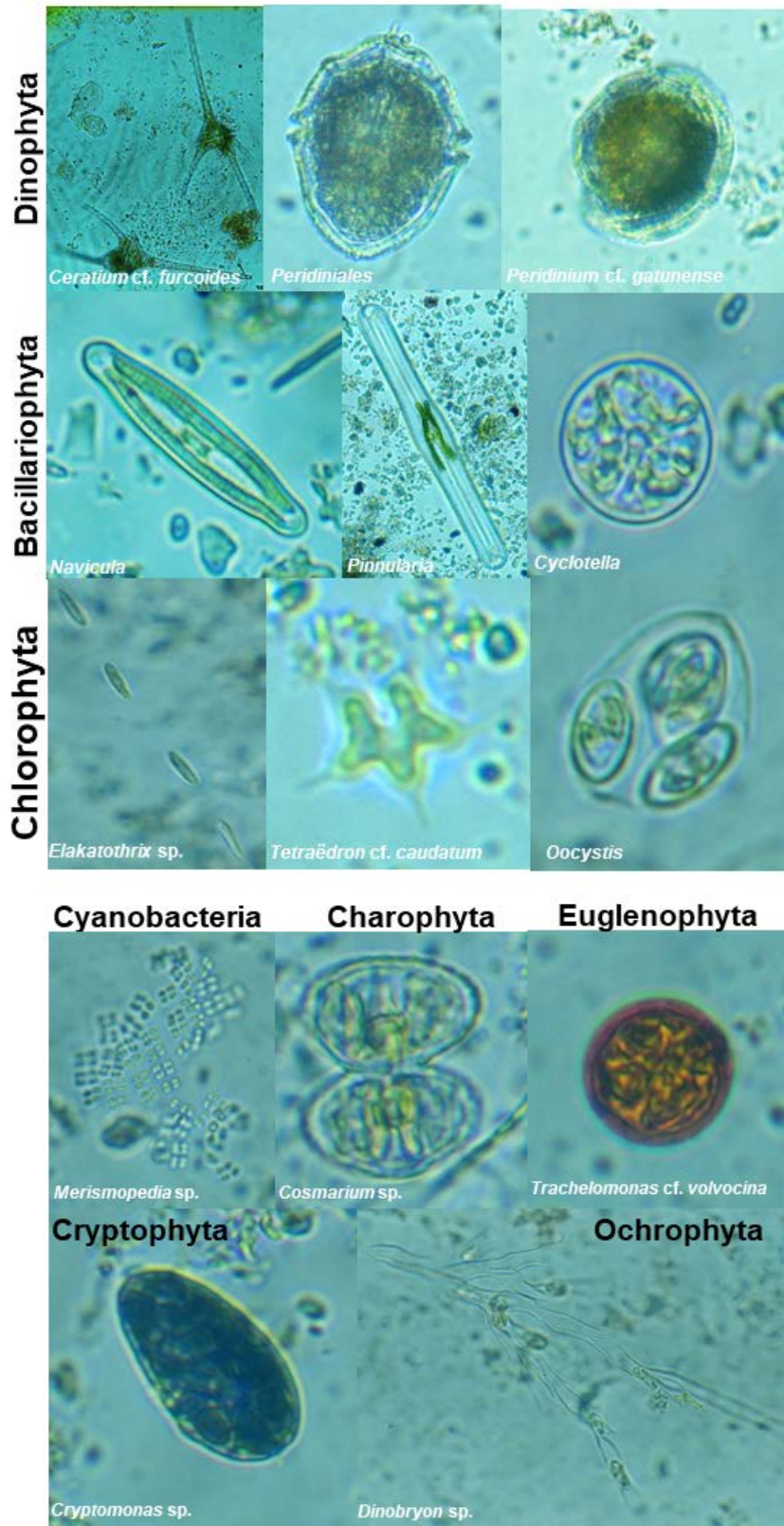


Figura 106. Algunos taxones del fitoplancton registrados en el embalse Punchiná durante el 2018. Fuente: Isabel Cristina Gil-Guarín (2017).

de presa (promedio EP3 = 452 ind/ml, Q0 = 26 taxones). En EC3 la diversidad de especies comunes Q1 fue 1,5 veces mayor que en EM2 y en EP3, y la de especies dominantes Q2 fue 1,6 veces mayor (figura 107). Este resultado evidenció que, durante el monitoreo, en la cola del embalse, el desarrollo del fitoplancton estuvo limitado por las condiciones ambientales, entre las que cabe mencionar la turbulencia, turbidez y menor tiempo de residencia del agua.

De acuerdo con Becker *et al.* (2008), variables físicas como la estabilidad de la columna de agua afectaron la estructura del fitoplancton de dos maneras: directamente, al seleccionar algunas formas de acuerdo con la intensidad de la turbulencia; e indirectamente, al modificar la disponibilidad de nutrientes. No obstante, dentro de esa menor densidad y riqueza en EC3, la comunidad aprovechó los recursos ofrecidos de una manera más similar que en las otras dos zonas de muestreo, lo que favoreció su mayor diversidad, puesto que los 23 taxones hallados en promedio equivalen a una comunidad virtual donde en promedio 12 de ellos tendrían la misma abundancia y 8 serían dominantes.

Ni el mes ni la temporada de muestreo afectaron significativamente la estructura del fitoplancton, mientras que el año, sí. En 2012, y en especial en 2016, 2017 y 2018, el fitoplancton fue significativamente más abundante en comparación con los demás años, mientras que su riqueza de especies (Q0) incrementó de forma significativa en todos los años en relación con el 2010, especialmente en 2017 y 2018. En 2012 se evidenció un incremento significativo en su diversidad de especies comunes (Q1), que en promedio fue el doble de la registrada en 2015, cuando se halló un promedio mínimo de 6 y fue 1,5 veces mayor que los promedios de los años 2010, 2016 y 2018, los cuales fueron de 8 especies cada uno de ellos (figura 107).

En términos de calidad ecológica, el comportamiento anual de la diversidad demostró que el embalse se ha mantenido dentro de un rango de condiciones ambientales favorables para esta comunidad, lo cual ha permitido incluso una mayor colonización en los últimos años. Adicionalmente, si se consideran los valores de riqueza, composición, densidad y estructura del fitoplancton observados en este análisis histórico, es posible afirmar que el embalse mantiene su condición de oligo-mesotróficos gracias a características biológicas, físicas, químicas e hidráulicas que favorecen este estado.

A diferencia de lo hallado en otros estudios sobre cambios temporales en la estructura del fitoplancton en embalses (Gil-Guarín, 2017), en Punchiná esta comunidad evidenció que a nivel temporal tiende a mantener una estructura estable, que se modifica en una escala más amplia, la anual, probablemente como consecuencia de una mayor estabilidad. De acuerdo con Hastings *et al.* (2018), los cambios temporales en las comunidades también pueden ocurrir desacoplados de las condiciones ambientales subyacentes, debido a una respuesta tardía al medio ambiente o como resultado de procesos que operan simultáneamente a múltiples escalas temporales.

Los eventos climáticos solo influyeron significativamente sobre la densidad, y el fitoplancton fue más abundante durante el fenómeno de El Niño (figura 107), tal vez por la

contracción de la masa de agua, que lleva a un incremento en el número de organismos por unidad de volumen (González y Rodríguez, 2016). Existen muy pocos estudios sobre el efecto de los fenómenos climáticos sobre las comunidades planctónicas de sistemas dulcea-cuícolas (Pineda *et al.*, 2019), por lo cual este resultado es uno de los primeros reportados tanto en el país como en el trópico en general. A diferencia de lo registrado en este embalse tropical, Doan-Nhu *et al.* (2016) encontraron que los fenómenos ENSO influyeron significativamente en la diversidad del fitoplancton, puesto que los índices tradicionales de diversidad (diversidad de Shannon y dominancia de Simpson) fueron bajos durante El Niño y La Niña.

3.3. Zooplancton

Entre el 2010 y el 2018 se registró un total de 122 taxones en el embalse, de los cuales el 81 % fueron rotíferos (99 taxones); el 8 %, cladóceros (10 taxones); el 5 %, copépodos adultos (6 taxones); y el 2 %, larvas de copépodos (copepoditos de *Calanoida*, *Cyclopoida* y nauplios). Adicionalmente, se registraron 3 protozoos (2 %) y 1 ostrácodo (1 %), los cuales pueden considerarse accidentales debido a que el muestreo, conteo y determinación de estos grupos son diferentes a los de los otros grupos zooplanctónicos (tabla 15). Una riqueza y distribución de los grupos muy similar fue hallada por Takahashi *et al.* (2009) en un embalse tropical.

La dominancia de rotíferos en la composición de la comunidad es un patrón común en el embalse San Lorenzo y en otros embalses colombianos (Giraldo-Giraldo y Villabona-González, en preparación). Los cortos ciclos de vida de los rotíferos y su fácil dispersión hacen de estos un grupo que responde rápidamente a las interacciones con el ambiente (biótico y abiótico) y, por tanto, se adapta fácilmente a los cambios de nivel que caracterizan estos sistemas (García-Chicote, 2015). Por el contrario, los ciclos de vida más complejos y, en algunos casos, la mayor sensibilidad a las fluctuaciones del ambiente de los microcrustáceos (Tundisi y Matsumura-Tundisi, 2008), hacen que frecuentemente sean menos diversos en las aguas dulces.

La composición del zooplancton muestra la importancia que tienen los ríos Nare, San Lorenzo y Nusito, y posiblemente el litoral y/o el sedimento del embalse en la estructuración del zooplancton, en especial, de los rotíferos (Margalef, 1983), puesto que, aunque el muestreo se realizó en zonas limnéticas, los individuos de las familias más diversas de este grupo, *Lecanidae* y *Trichocercidae*, tienen un pie con sustancias adhesivas que les permiten vivir adheridos a los sustratos. Además, se registraron individuos de otras familias como *Collothecidae*, *Flosculariidae*, *Euchlanidae* y *Gastropodidae*, que también son de hábitos bentónicos, por lo cual posiblemente derivan de los afluentes o de los hábitats antes mencionados.

La comunidad estuvo compuesta principalmente por especies cosmopolitas y muy frecuentes en embalses colombianos (Villabona-González, 2012). Dentro de estas especies, el rotífero *Filinia longiseta* y el cladócero *Moina micrura* son clasificados por Pedrozo y Rocha

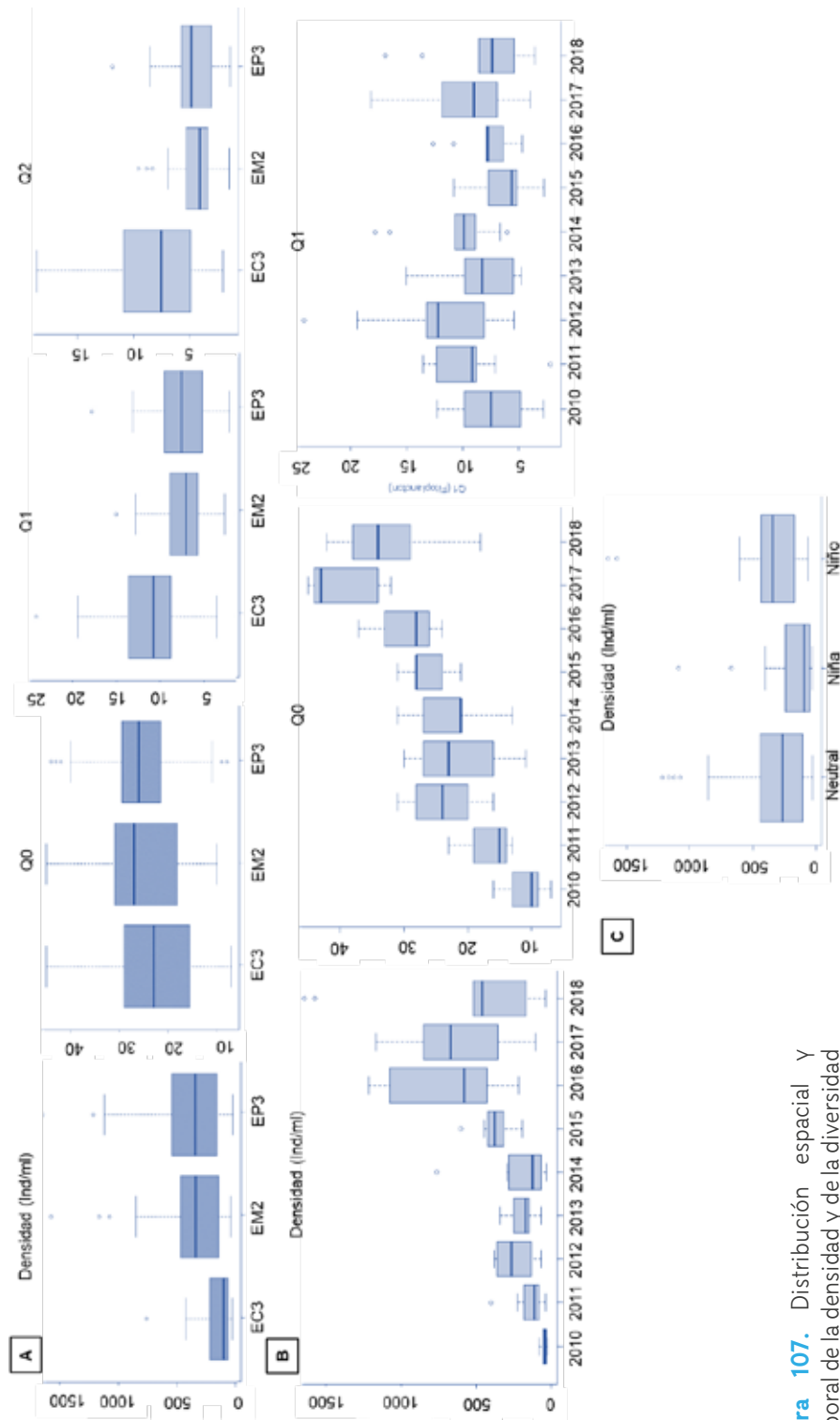


Figura 107. Distribución espacial y temporal de la densidad y de la diversidad verdadera de fitoplancton en el embalse Punchiná entre el 2010 y 2018. a) Sitios de muestreo; b) año; y c) período ENSO.

(2005) como tolerantes a la polución orgánica, los rotíferos *Keratella americana*, *K. cochlearis* y los cladóceros *Ceriodaphnia cornuta cornuta* y *Diaphanosoma birgei*, como indiferentes a la polución orgánica, y el cladócero *Moina minuta*, como sensible a esta condición.

La riqueza específica en cada año de muestreo presentó una variación media ($cv = 22\%$), con un rango entre 33 (en 2010) y 62 taxones (en 2017 y 2018). En 2012, 2014, 2017 y 2018 la riqueza fue mayor al promedio de los 9 años (46 taxones), mientras que en 2010, 2011, 2013 y 2015 y 2016 fue menor (tabla 15). De acuerdo con el estudio de Sánchez-Colomer (2001), la riqueza promedio del zooplancton en embalses es de 23 ± 6 especies, con valores entre 13 y 41 especies, y el 66 % de los embalses tienen entre 20 y 29 especies de zooplancton; y de acuerdo con la recopilación de varios estudios en embalses colombianos (Villabona-González, 2012), esta riqueza en el país fluctúa entre 12 y 46 especies, aproximadamente. Sin embargo, en un embalse colombiano sometido a alta tensión ambiental (La Chapa, Boyacá), Aranguren-Riaño y Monroy-González (2014) hallaron solo 9 taxones. Por lo anterior, es claro que la riqueza en el embalse Punchiná se encuentra dentro de los rangos hallados en general para este tipo de sistemas y que, al ser superior a la del embalse La Chapa, sugeriría la ausencia de perturbaciones importantes para el establecimiento de las poblaciones.

El 14 % de los taxones (resaltados en rosado en la tabla 15) fueron registrados durante los 9 años analizados, por lo que se consideraron habitantes permanentes del sistema, mientras que el 43 % (resaltados en azul) solo fueron registrados en 1 de los 9 años. El 35 % de los taxones presentó una frecuencia mayor al promedio de todos los años —que fue del 38 %—, lo que demostró que, a pesar de los cambios en la presencia/ausencia de algunas poblaciones, varios de los zooplancteres hallados habitaron frecuentemente el embalse. Por tanto, durante este período de tiempo, el sistema ofreció condiciones estables para la colonización de diferentes poblaciones zooplanctónicas y no se presentaron disturbios de gran magnitud que pudieran haber cambiado significativamente su composición en el embalse.

En todos los monitoreos los rotíferos fueron el grupo más diverso y abundante. La mayor riqueza de rotíferos es usual en aguas continentales del trópico y se ha reportado comúnmente en otros embalses colombianos (Aranguren-Riaño y Monroy-González, 2014; Giraldo-Giraldo y Villabona-González, en preparación), puesto que sus características oportunistas (estrategas r), su plasticidad alimenticia, su capacidad de alcanzar la madurez sexual antes que los microcrustáceos y la baja presión de depredación que experimentan por su tamaño pequeño, les permite ser exitosos en ambientes dinámicos como los embalses, al punto de ser los dominantes tanto en riqueza como en abundancia.

GRUPO	TAXÓN	AÑO									
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	
	<i>Keratella americana</i>	1	1	30	2	9	5	3	4	26	
	<i>Keratella cochlearis</i>	1	1	64	6	29	7	6	68	46	
	<i>Keratella lenzi</i>					1			1	1	
	<i>Keratella tropica</i>	1	1	1	1	1	1	1	7	2	
	<i>Keratella valga</i>								1		
	<i>Lecane bulla</i>			1		1		1	1	1	
	<i>Lecane cf. lunaris</i>	1						1			
	<i>Lecane cf. stichaea</i>			1		1					
	<i>Lecane cf. arcuata</i>					1					
	<i>Lecane cf. closteroerca</i>						1				
	<i>Lecane cf. copeis</i>					1	1				
	<i>Lecane cf. signifera</i>						1				
	<i>Lecane cf. thienemanni</i>							1			
	<i>Lecane cf. undulata</i>									1	
	<i>Lecane closteroerca</i>								1	1	
	<i>Lecane curvicornis</i>	1			1		1	1			
	<i>Lecane flexilis</i>					1				1	
	<i>Lecane hamata</i>			1	1					1	
	<i>Lecane inermis</i>								1		
	<i>Lecane leontina</i>	1	1						1		
	<i>Lecane luna</i>			1							
	<i>Lecane lunaris</i>			1	1	1	1	1	1	1	
	<i>Lecane monostyla</i>				1		1	1	1	1	
	<i>Lecane papuana</i>									1	
	<i>Lecane pusilla</i>								1		
	<i>Lecane pyriformis</i>								1		
	<i>Lecane quadridentata</i>								1		
	<i>Lecane rhenana</i>			1							
	<i>Lecane rhytida</i>									1	
	<i>Lecane sp.</i>			1		1	1		1	1	
	<i>Lecane stenroosi</i>					1				1	
	<i>Lecane stichaea</i>									1	
	<i>Lecane thienemanni</i>								1	1	
	<i>Lecane undulata</i>									1	
	<i>Lepadella cf. patella</i>								1	1	
	<i>Lepadella patella</i>			1	1						
	<i>Lepadella sp.</i>			1		1		1		1	
	<i>Lindia cf. pallida</i>								1		
	<i>Monommata sp.</i>									1	
	<i>Platyias quadricornis</i>						1	1			
	<i>Ploesoma hudsoni</i>			1							
	<i>Ploesoma truncatum</i>			1						1	
	<i>Polyarthra vulgaris</i>	1	1	103	65	26	60	68	65	77	

GRUPO	TAXÓN	AÑO								
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
	<i>Ptygura cf. pilula</i>			1						
	<i>Ptygura libera</i>	1	1	3		4	1	1		2
	<i>Ptygura</i> sp.								1	
	Indeterminado								1	
	<i>Synchaeta cf. stylata</i>		1							
	<i>Synchaeta jollyae</i>							4	3	2
	<i>Synchaeta stylata</i>			17	1				1	
	<i>Trichocerca cf. gracilis</i>			1						
	<i>Trichocerca cf. mus</i>						1	3		
	<i>Trichocerca cf. pusilla</i>									1
	<i>Trichocerca cf. stylata</i>									2
	<i>Trichocerca chattoni</i>			10						
	<i>Trichocerca cylindrica</i>	1	1	1	1	1		1		1
	<i>Trichocerca mus</i>				1	1			1	1
	<i>Trichocerca similis</i>	1	1	6	1	1	1	6	1	1
	<i>Trichocerca</i> sp.			1			1	1	1	1
Cladóceros	<i>Bosmina freyi</i>		1	1	2	1			2	
	<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	0	2	4	2	1	6	1	4	4
	<i>Daphnia ambigua</i>								2	
	<i>Daphnia gessneri</i>	7	6	7	10	2	8	5	6	18
	<i>Daphnia pulex</i>	3	2	2	1	1	6	2	1	1
	<i>Diaphanosoma birgei</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	<i>Diaphanosoma brevireme</i>		1							
	<i>Diaphanosoma</i> sp. <i>inulosum</i>		1		1	1	1	1		
	<i>Moina micrura</i>	1	1			1		1	0	
	<i>Moina minuta</i>		1							
Copépodos	<i>Arctodiaptomus dorsalis</i>	1	1	1	1	1	1	1		1
	<i>Harpacticoida</i> sp.									1
	<i>Notodiaptomus</i> cf. <i>coniferoides</i>	1								
	<i>Notodiaptomus coniferoides</i>		1		1	1	1	1	1	1
	<i>Notodiaptomus simillimus</i>		1			1	1		1	1
	<i>Thermocyclops decipiens</i>	1	2	1	1	1	7	1	1	1
Larvas copépodos	<i>Copepodito Calanoida</i>	1	1	2	1	1	2	1	1	2
	<i>Copepodito Cyclopoida</i>	3	5	6	7	9	14	15	4	9
	<i>Nauplios</i>	5	5	15	10	13	31	22	11	39
Ostrácodos	<i>Ostracodo</i> sp.	1	1	1	1	2	2	1	1	2
Protozoos	<i>Campanella</i> sp.	1	1	1						
	<i>Thecamoeba</i> sp.	1	1	1						
	<i>Vorticella</i> sp.		1							
TOTAL		33	42	49	40	48	39	41	62	62

Los zooplancteres que parecieron estar mejor adaptados a las condiciones del embalse fueron los rotíferos *Polyarthra vulgaris* y *Keratella cochlearis* (tabla 15), los cuales, además de tener una frecuencia del 100 % en los 9 años, aportaron el 34 % y 16 % de la densidad total. De acuerdo con Giraldo-Giraldo y Villabona-González (en preparación) la dominancia de *P. vulgaris* es de vital importancia para los embalses, puesto que controla las poblaciones de criptomonadales, crisomonadales y diatomeas (García-Chicote, 2015), muy abundantes en Punchiná. Además de esto, *P. vulgaris* es un habitante permanente de las aguas dulces, es indicadora de condiciones betamesosaprobias y tiene preferencia hacia aguas oxigenadas (Sládecek, 1983), como las del embalse. García-Chicote (2015) reportan a este rotífero como propio de embalses eutróficos; no obstante, este no es el caso del embalse Punchiná. *K. cochlearis* es uno de los rotíferos ampliamente distribuidos en los sistemas tropicales, euritérico, que se alimenta de forma indiscriminada de una gran cantidad de algas, así como de detritos y bacterioplancton (De Manuel, 2000).

Los nauplios —otros organismos de pequeño tamaño y tasa de reproducción rápida— también fueron muy numerosos y aportaron el 11 % de la densidad total hallada. El gran aporte de estos organismos al zooplancton de los embalses colombianos es un patrón hallado comúnmente (Giraldo-Giraldo y Villabona-González, en preparación) y se debe, en general, a la reproducción continua de los copépodos en las altas temperaturas tropicales (Iannacone y Alvarino, 2007) y a la alta tasa de renovación que caracteriza estos sistemas. Adicionalmente, la relación adultos-nauplios ($<0,07$) sugirió que las condiciones ambientales dentro del embalse dificultaron el reclutamiento de los copépodos hacia formas adultas, como se halla frecuentemente.

De esta manera, es claro que la densidad del microzooplancton como rotíferos y larvas fue muy superior a la de macrozooplancton, como cladóceros y copépodos, que además fueron muy escasos en EC3. Los microcrustáceos generalmente representan la mayor proporción de biomasa zooplanctónica en embalses; sin embargo, las rápidas tasas de recambio de los rotíferos hacen que estos sean muy importantes en la dinámica trófica de las comunidades de agua dulce (Wallace *et al.*, 2015).

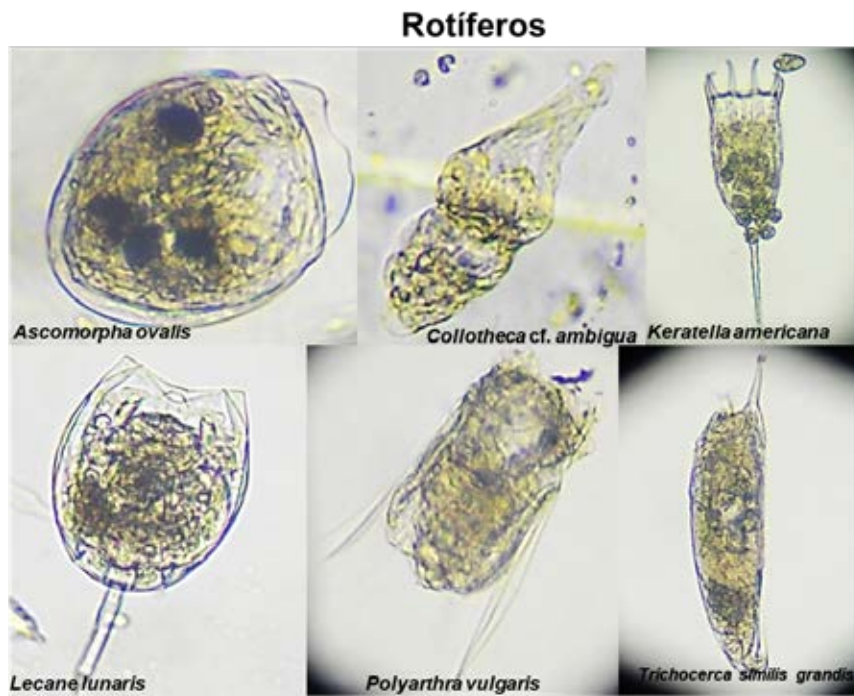
Durante los 27 muestreos, el zooplancton del embalse presentó una densidad media que varió entre 18 ind/l en septiembre de 2010 a 428 ind/l en septiembre de 2012. Estos valores fueron inferiores a lo reportado en embalses andinos de mayor estado trófico (Giraldo-Giraldo y Villabona-González, en preparación). Además, coinciden con lo registrado por González *et al.* (2011) en embalses venezolanos oligo— y mesotróficos como Lagartijo y El Andino, y es acorde con los resultados de las variables fisicoquímicas, que catalogan a Punchiná como un embalse oligomesotrófico.

De acuerdo con el GLM, ajustado a la familia gaussiana (densidad AIC = 1033,7, $p = 0,017$; Q0 AIC = 433,88, $p = 9,35e^{-10}$; Q1 AIC = 369,36, $p = 6,38e^{-9}$; Q2 AIC = 334,96, $p = 5,03e^{-14}$) (figura 108), las estructuras de las comunidades zooplanctónicas y fitoplanctónicas fueron

afectadas significativamente por la zona dentro del embalse, y esta fue inferior en relación con el número de individuos y de taxones en EC3 (promedio = 36 ind/l, 18 taxones) en comparación con EM2 (promedio = 208 ind/l, 22 taxones) y EP3 (promedio = 214 ind/l, 21 taxones).

Esta tendencia espacial de la densidad, que además coincidió con la del fitoplancton, es previsible en este tipo de sistemas, puesto que en las zonas de presa y media predominan condiciones lénticas y es común que este ensamblaje de hábitos errantes encuentre en ellas las condiciones óptimas para su desarrollo (Roldán y Ramírez, 2008). Por el contrario, en la EC3 de los embalses aún existen ciertas condiciones del ecosistema lótico, como la turbulencia y la alta turbidez, que pueden restringir la presencia de muchas poblaciones del zooplancton, debido a que una gran proporción de ellas flotan a merced de la corriente y presentan hábitos filtradores (Roldán y Ramírez, 2008).

La figura 108 muestra el registro fotográfico de algunos taxones del zooplancton encontrados en el embalse Punchiná durante el 2018.



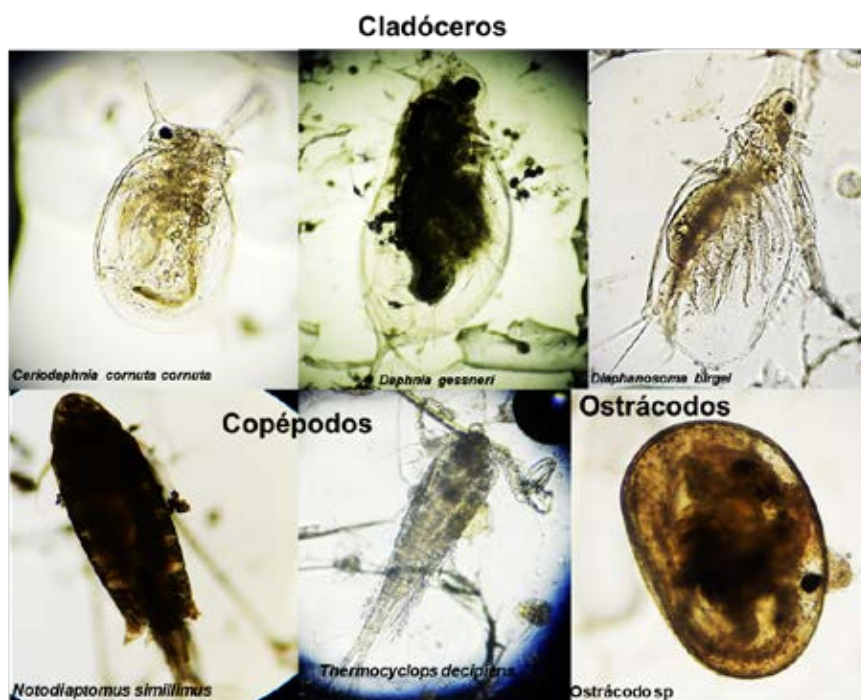


Figura 108. Algunos taxones del zooplancton registrados en el embalse Punchiná durante el 2018. Fotografía: Yuri Catalina López.

La turbidez tiene efectos negativos sobre la dinámica trófica del zooplancton, puesto que altas concentraciones de sedimentos pueden disminuir la capacidad de captación de carbono por parte de algunas especies de esta comunidad (Arendt *et al.*, 2011). No obstante, la zona de cola tuvo mayor diversidad de especies comunes (Q1) y dominantes (Q2), lo cual evidenció un aprovechamiento más homogéneo de los recursos en esta zona donde ingresa el río. En promedio, en EM2 los 22 taxones fueron equivalentes a una comunidad virtual donde 7 tuvieron la misma abundancia y 5 fueron dominantes; en EP3 de los 21 taxones, 8 fueron comunes y 5 dominantes; mientras que de los 18 taxones en EC3, 9 tuvieron la misma abundancia y 6 fueron dominantes (figura 108).

Solo el año de muestreo, y en menor medida la temporada, influyeron en la estructura del zooplancton, debido a que el mes y los eventos climáticos no presentaron ningún efecto sobre esta. A partir del 2011 la densidad zooplanctónica presentó un incremento importante, principalmente en 2012, 2017 y 2018. La diversidad de orden 0 también estuvo influenciada significativamente por el año de muestreo, con una mayor cantidad de taxones a partir de 2011, en especial, durante 2014, 2017 y 2018 (figura 108). Tanto el comportamiento anual

como el espacial fueron similares al de la densidad y riqueza fitoplanctónica, lo que indicó un acople importante entre ambas comunidades. El zooplancton es el enlace fundamental en la transferencia de carbono y energía desde el fitoplancton hacia los siguientes niveles tróficos en ecosistemas acuáticos, puesto que regula las poblaciones algales mediante interacciones tróficas conocidas como control por depredación o *top down* (Davis y Gobler, 2011), especialmente en sistemas con bajo enriquecimiento por nutrientes como el embalse Punchiná. De acuerdo con López y Hernández (1999), el zooplancton abunda en el momento en que puede aprovecharse de una alimentación abundante. Grupos como diatomeas o criptofíceas, dominantes en el embalse, son altamente palatables gracias a su alto contenido de carbono y nitrógeno, que proporcionan mayor cantidad de material nutritivo utilizable (Infante, 1978).

Solo el 2017 tuvo un efecto positivo sobre la diversidad de orden Q1, que fue en promedio de 10 taxones igualmente abundantes dentro de una comunidad de 26 taxones. Por el contrario, la menor diversidad de orden Q1 se halló en 2010, cuando de los 14 taxones encontrados en promedio, solo 6 tuvieron la misma densidad. En Punchiná la temporalidad tuvo un efecto significativo sobre la diversidad de especies comunes (Q1) y dominantes (Q2), puesto que, durante la época de lluvias, Q1 fue 1,17 veces menor que en la transición; y Q2, 1,15 veces menor (figura 108). Nogueira *et al.* (1999) indican que las lluvias pueden ser importantes reguladoras de la estructura del zooplancton en los embalses tropicales y subtropicales, debido a las variaciones en la disponibilidad de nichos.

En general, la estructura del zooplancton demostró que el ecosistema ofrece hábitats adecuados para el establecimiento de diferentes poblaciones zooplanctónicas y que sigue siendo un sistema sometido a perturbaciones medias, propias de variaciones naturales y artificiales del pulso de inundación, pero que en ninguno de los años estuvo sometido a alta tensión ambiental, como se ha hallado en otros embalses colombianos (Aranguren-Riaño y Monroy-González, 2014).



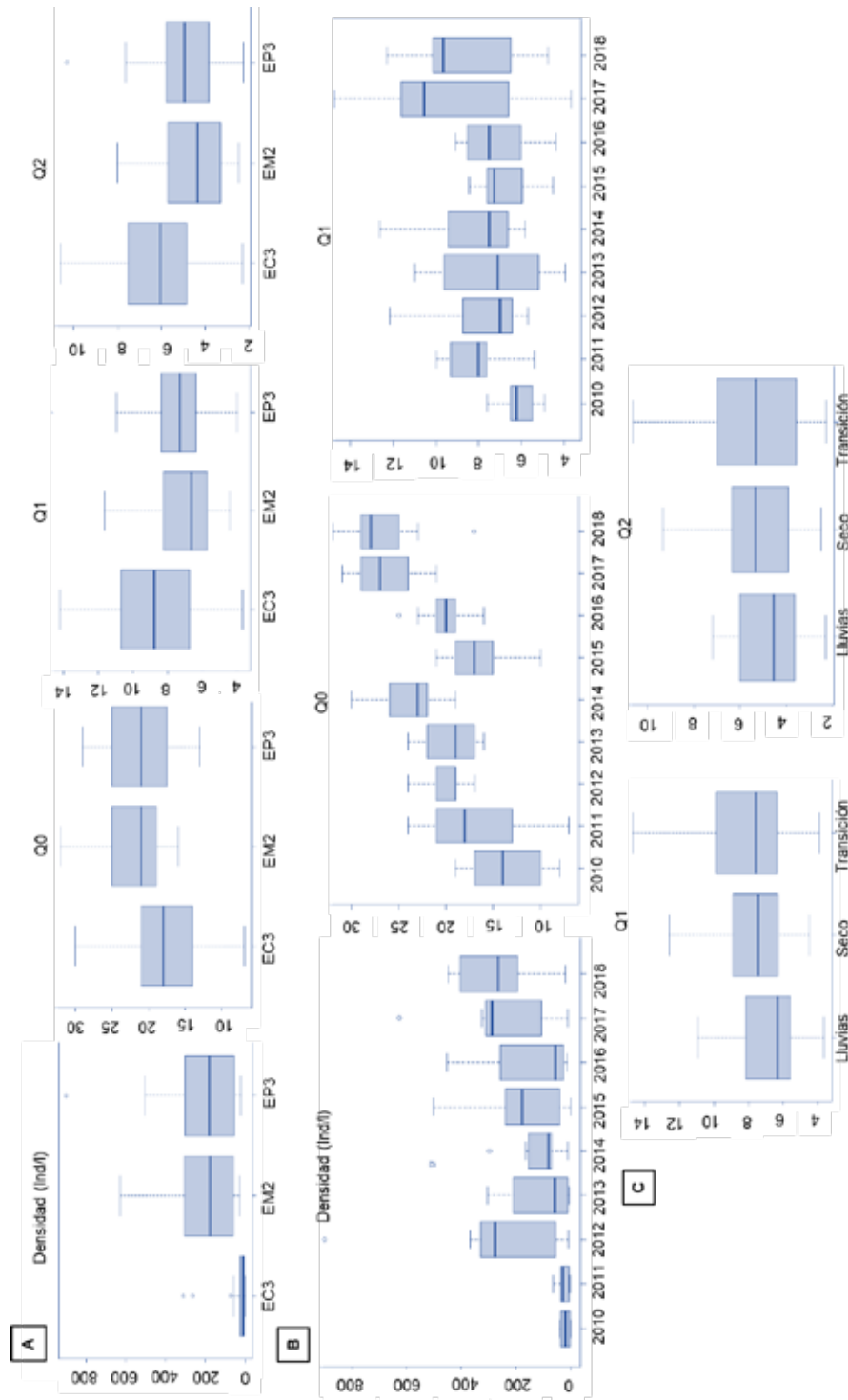


Figura 109. Distribución espacial y temporal de la densidad y de la diversidad verdadera de zooplancton en el embalse PUNCHINÁ entre el 2010 y 2018. a) Sitios de muestreo; b) año; y c) temporada.

4. Embalse San Lorenzo

El embalse San Lorenzo (Central Hidroeléctrica Jaguas) tiene 10,6 km² de extensión y una capacidad de 185,5 millones de m³. La presa Guillermo Cano sobre el río Nare, 1 km aguas abajo de la confluencia con el río San Lorenzo, consiste en una estructura del tipo gravedad en tierra con 63 m de altura y 580 m de longitud en la cresta. La figura 110 demuestra la localización de las estaciones de monitoreo limnológico e hidrobiológico en el embalse San Lorenzo y sus afluentes. El sitio EM1 se ubica más al norte, sobre el embalse San Lorenzo, es el punto de monitoreo más somero y está bajo la influencia directa de los afluentes principales, Nare y Nusito; adicionalmente ingresa en ese sector una fuente menor, el río San Miguel. La estación ECSLOR se encuentra hacia el suroeste del embalse, es influenciado directamente por el río San Lorenzo y presenta una zona fótica profunda. Por último, el sitio ECAPT se ubica al sureste del embalse; es el punto de monitoreo con mayor profundidad total y la mayor zona fótica. No recibe influencia directa de afluentes de importancia y se encuentra a una distancia considerable del muro que represa las aguas en el embalse San Lorenzo (figura 111).

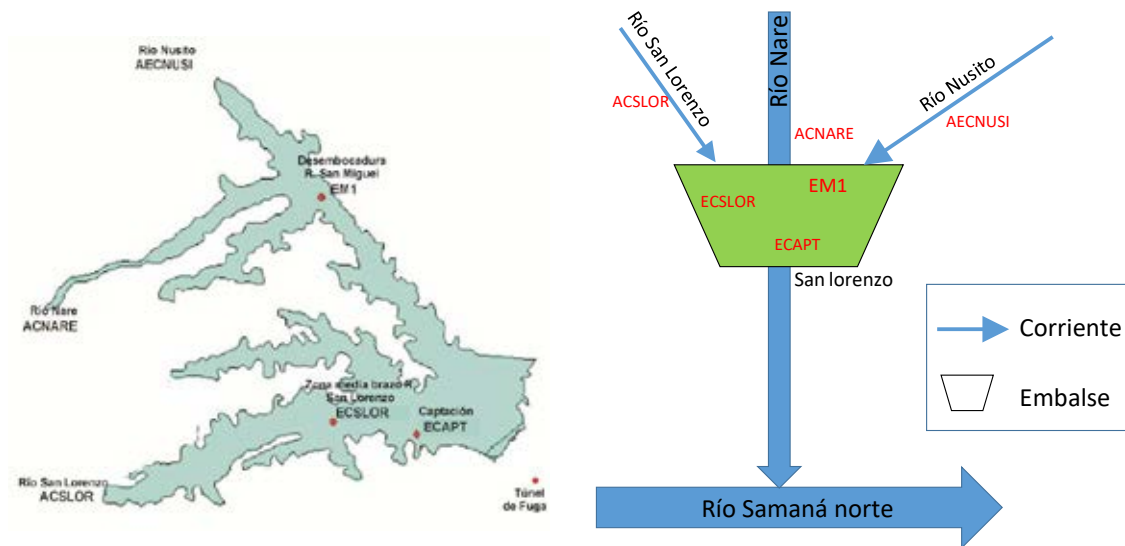


Figura 110. Localización de las estaciones de muestreo limnológico en el embalse San Lorenzo.



ECSLOR: Zona media brazo del río San Lorenzo



EM1: Zona media por la desembocadura del río San Miguel



ECAPT: Zona de captación

Figura 111. Registro fotográfico de los sitios de muestreo en el embalse San Lorenzo.

4.1. Físicoquímica

La figura 112 evidencia el comportamiento de la temperatura en el embalse San Lorenzo en el período comprendido entre 2010 y 2018 en cuanto a los factores más relevantes según el GLM. Los datos corresponden a las características de un embalse cálido, con temperaturas promedio de 26,4 °C en las capas superficiales (P1). Además, se observó una estratificación térmica entre las profundidades P1 y P2, las cuales hacen parte del epilimnion. El

resultado del análisis mostró que las profundidades tuvieron un efecto negativo significativo sobre la temperatura del agua ($p < 2e^{-16}$), y se observó una disminución progresiva de la temperatura con la profundidad. Históricamente, no se presentaron diferencias significativas con tendencias claras en el comportamiento de la temperatura; se destacaron los años 2011 y 2018 con la menor temperatura media en el embalse San Lorenzo y los años 2012 y 2015 (23,7 °C), con la media máxima de temperatura (24,5 °C) en el análisis histórico. El fenómeno ENSO en su fase cálida (El Niño) presentó diferencias significativas ($p = 0,0207$) con efecto negativo sobre la temperatura; para las fases La Niña y Neutral no se registraron diferencias estadísticamente significativas. Adicionalmente, la temporalidad climática arrojó un efecto significativo y positivo ($p = 0,0187$) sobre esta variable en la época seca con una media histórica de 24,5 °C. Espacialmente, los puntos de monitoreo no registraron diferencias significativas en su comportamiento, con lo cual se evidenció una homogeneidad relativa en la temperatura en el eje principal del embalse San Lorenzo.

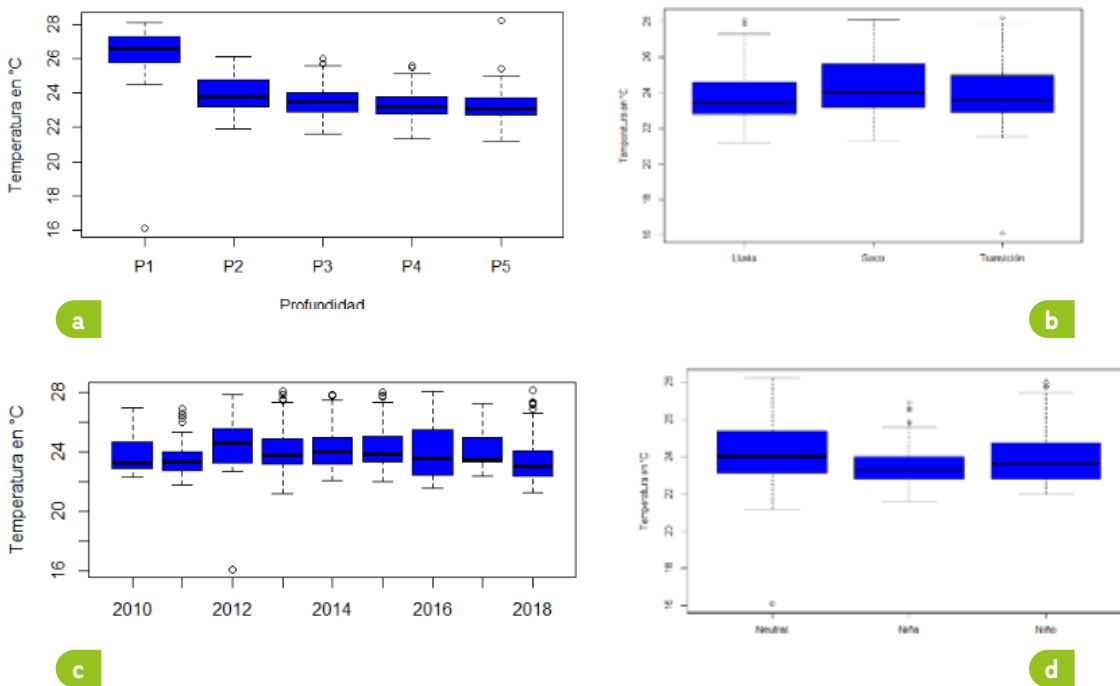
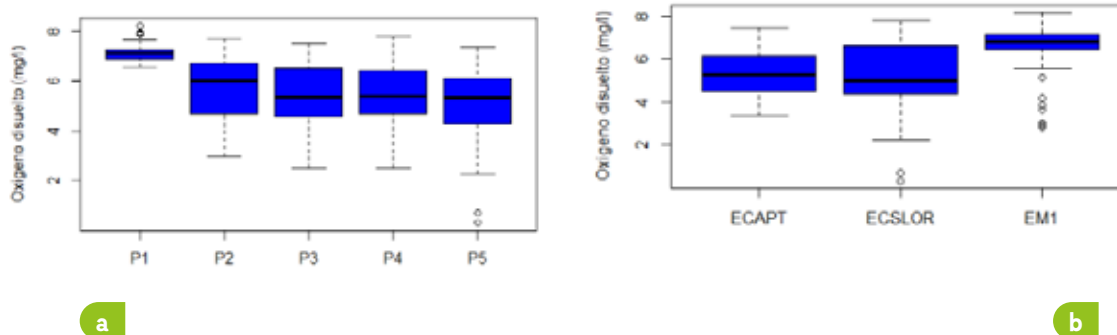


Figura 112. Comportamiento de la temperatura en el embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: a) profundidad; b) período hidrológico; c) año y d) ENSO, entre 2010 y 2018

El embalse San Lorenzo presentó una buena disponibilidad de OD de superficie a fondo. Para las mediciones en subsuperficie (P1) se presentaron los valores máximos de este gas y un promedio general histórico de 7,1 mg/l, mientras que en las zonas más profundas (P5) se encontró un promedio histórico de 5,1 mg/l. El factor profundidad presentó diferencias significativas y un efecto negativo en las concentraciones ($p < 2e^{-16}$), es decir, un descenso conforme se avanzó hacia el fondo, con lo cual se presentó un gradiente vertical de concentración importante con este gas, principalmente entre las profundidades P1 y P2.

Las estaciones de monitoreo presentaron diferencias estadísticamente significativas con respecto al OD ($p < 0,020199$). Las concentraciones medias más bajas se dieron en las estaciones ECAPT y ECSLOR, con valores de 5,4 mg/l y 5,2 mg/l, respectivamente. Este comportamiento se debió, en especial, a que EM1 (desembocadura del río San Miguel) históricamente estuvo bien saturada de oxígeno de superficie a fondo, mientras que las 2 estaciones restantes registraron saturaciones más bajas (figura 113).

Temporalmente, el comportamiento del OD presentó diferencias significativas y un efecto negativo ($p < 0,035327$), se destacaron los años 2015 y 2017 ($p = 2,57e^{-7}$ y $p = 1,27e^{-7}$) como los de menor promedio histórico, con valores medios de 5,49 mg/l. Las variaciones del OD con respecto al estado trófico cuantificado en el embalse registraron diferencias significativas solo para la oligotrofia ($p = 0,007149$). El oxígeno presentó una tendencia a disminuir, en comparación con las demás condiciones tróficas. En la condición de oligotrofia se registró una concentración media general de 5,6 mg/l, mientras que para la condición de hipereutrofia la media histórica fue de 6,1 mg/l. El comportamiento de las concentraciones de oxígeno con respecto al fenómeno de El Niño registró diferencias significativas ($p = 0,000356$); sin embargo, la concentración media histórica cuantificada para esta clasificación (5,6 mg/l) no difiere en mayor medida de las calculadas para La Niña y Neutral (5,8 mg/l).



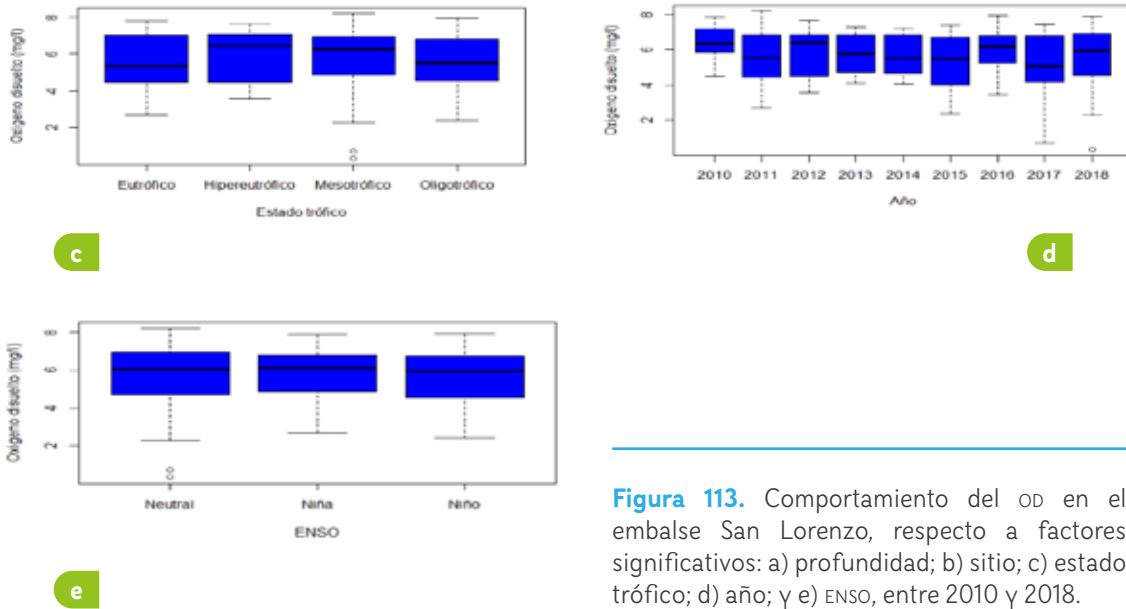
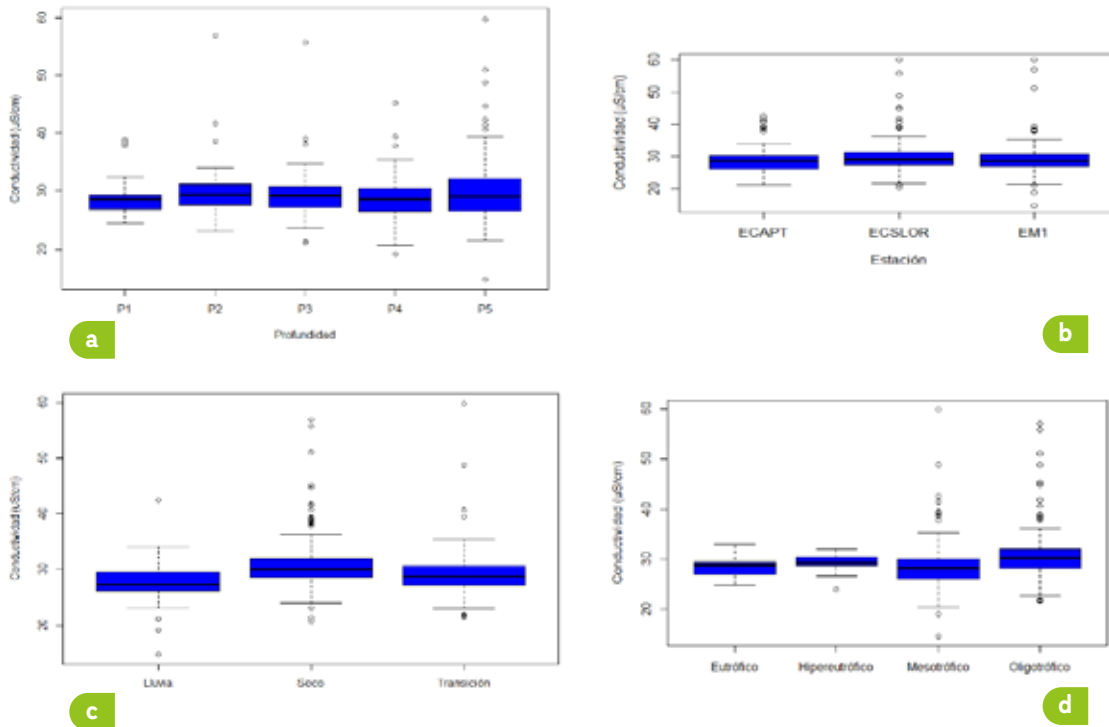


Figura 113. Comportamiento del OD en el embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: a) profundidad; b) sitio; c) estado trófico; d) año; y e) ENSO, entre 2010 y 2018.

La figura 114 evidencia el comportamiento de la conductividad eléctrica en el embalse San Lorenzo con respecto a los factores de interés más importantes registrados mediante el GLM.



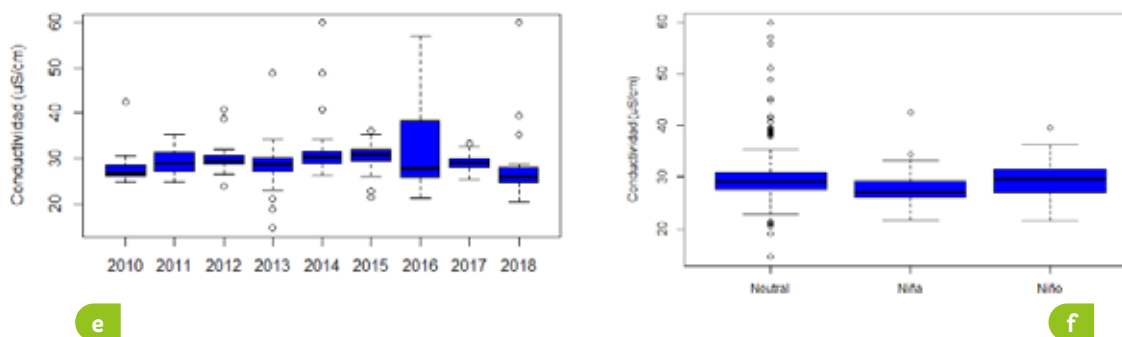


Figura 114. Comportamiento la conductividad eléctrica en el embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: a) profundidad; b) sitio de muestreo; c) período hidrológico; d) estado trófico; e) año; y f) ENSO, entre 2010 y 2018.

La conductividad en el embalse San Lorenzo se caracterizó por ser baja, con valores por debajo de $60 \mu\text{S}/\text{cm}$. A nivel de la columna de agua (profundidad) no se registraron mayores variaciones en el comportamiento de esta variable, salvo en la zona con más profundidad (P5), donde se registraron diferencias estadísticamente significativas ($p = 0,000302$); sin embargo, analizando la media histórica de conductividad en P5 ($31 \mu\text{S}/\text{cm}$) se observó que no difirió en mayor medida de la mínima concentración media por profundidad que se dio en P1 ($28,7 \mu\text{S}/\text{cm}$), lo cual fue un indicativo de una homogeneidad de iones o sólidos disueltos en el perfil de profundidad. El análisis de la conductividad eléctrica con respecto a los años presentó diferencias significativas únicamente en el 2018 ($p = 0,021257$), cuando se registró la media general mínima de conductividad con $27,5 \mu\text{S}/\text{cm}$; el máximo de conductividad media se presentó en el 2016 ($31,9 \mu\text{S}/\text{cm}$). Estos resultados corroboraron una estabilidad relativa en cuanto a iones en espacio y tiempo para el embalse San Lorenzo.

Para la temporalidad climática, la época seca registró diferencias significativas con un efecto negativo ($p = 0,000168$) y una media histórica de $31,4 \mu\text{S}/\text{cm}$, mientras que la conductividad media mínima se registró durante la época lluviosa con $27,8 \mu\text{S}/\text{cm}$, no obstante, no hubo diferencias estadísticamente significativas para este período lluvioso. Los eventos macroclimáticos El Niño y La Niña también mostraron diferencias significativas ($p = 0,032319$ y $p = 0,009702$, respectivamente); sin embargo, en términos de la magnitud de la variable, sus valores medios históricos discriminados por estos dos factores no mostraron mayores diferencias ($27,8 \mu\text{S}/\text{cm}$ y $29,5 \mu\text{S}/\text{cm}$ para El Niño y La Niña, respectivamente), lo que dio a entender una uniformidad en la concentración de iones en todo el embalse. La condición oligotrófica presentó diferencias significativas ($p = 0,008929$) con un promedio histórico de $31,4 \mu\text{S}/\text{cm}$, conductividad más alta en cuanto a la discriminación por el factor trófico.

El embalse San Lorenzo se caracterizó por un pH ligeramente básico con fuerte tendencia a la neutralidad; se observó un ligero patrón de descenso conforme se profundizó en la columna de agua; el factor profundidad presentó diferencias significativas ($p < 0,02457$) con esta variable. Sin embargo, en relación con las magnitudes medias del pH histórico no se reflejaron variaciones ambientalmente importantes, con una diferencia media entre superficie (P1) y fondo (P5) de tan solo 0,1 unidades de pH. La figura 115 muestra el diagrama de cajas para los factores más relevantes asociados con el comportamiento histórico y espacial del pH.

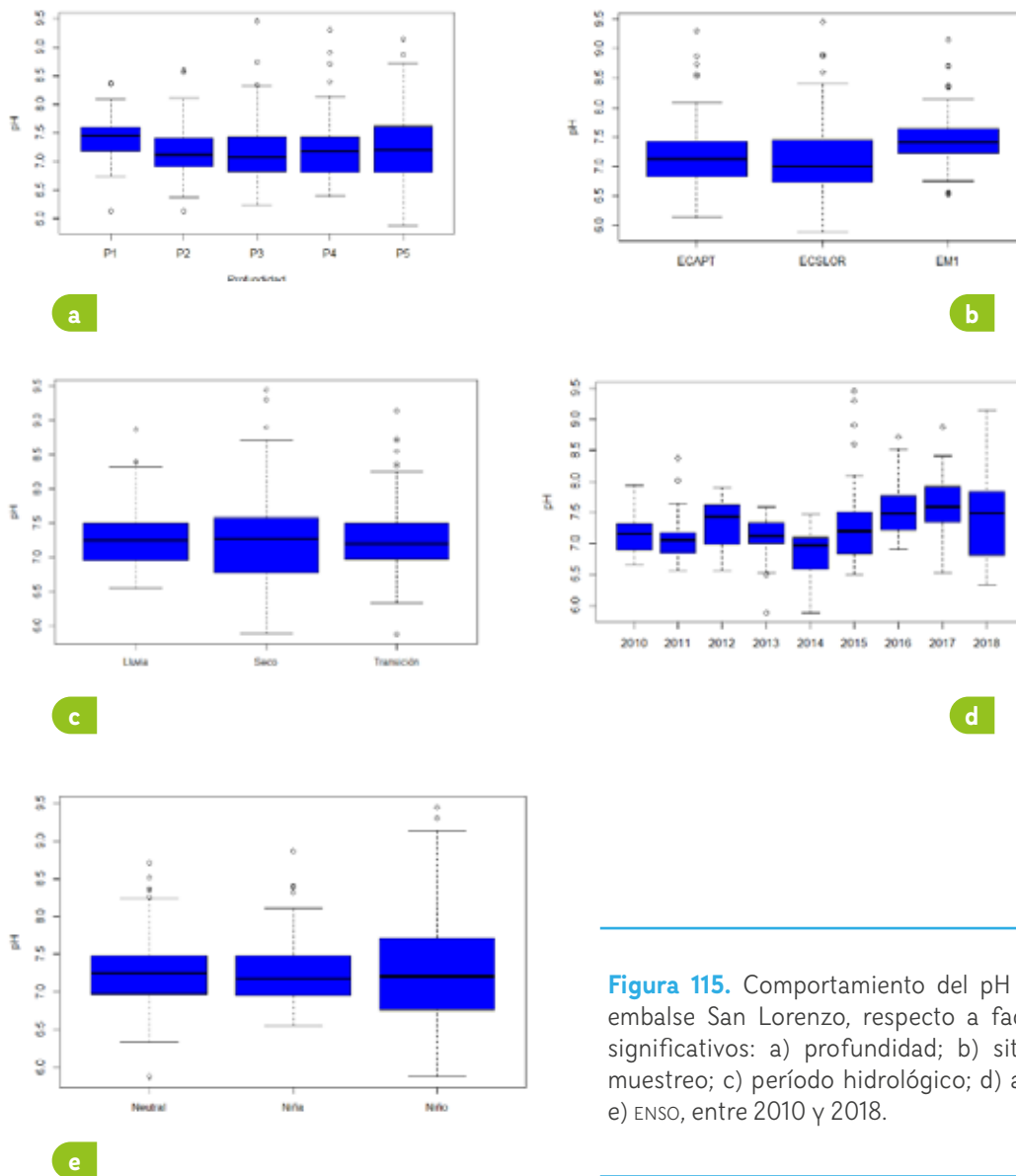


Figura 115. Comportamiento del pH en el embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: a) profundidad; b) sitio de muestreo; c) período hidrológico; d) año; y e) ENSO, entre 2010 y 2018.

Los puntos de monitoreo mantuvieron una homogeneidad relativa del pH, con una media general de 7,3 unidades; sin embargo, la estación EM1 se destacó siempre por presentar mayores tendencias a la basicidad en comparación a los puntos restantes (ECAPT y ECSLOR). Adicionalmente, se presentaron diferencias significativas con un efecto positivo en esta estación ($p = 1,8e^{-9}$) y una media general de 7,5 unidades de pH al considerar las 5 profundidades monitoreadas en la columna de agua. La variación temporal anual no mostró un patrón de comportamiento determinado (aumento o disminución); se destacaron los años 2012, 2016, 2017 y 2018 por presentar diferencias estadísticamente significativas en este factor ($p < 0,007108$). El promedio general mínimo de pH se presentó durante el 2014 con 6,8 unidades de pH y el máximo durante 2017 con 7,6 unidades de pH.

Los episodios climáticos locales registraron diferencias significativas para el período de transición y lluvias ($p = 0,002699$ y $p = 0,001152$, respectivamente) y una media histórica de 7,2 y 7,3 unidades de pH en transición y lluvia, respectivamente. Los eventos macroclimáticos El Niño y La Niña también mostraron diferencias significativas ($p < 9,53e^{-5}$); sin embargo, en términos de la magnitud de la variable, sus valores medios históricos discriminados por estos dos factores no difirieron (7,3 unidades de pH).

La figura 116 evidencia el comportamiento de DQO en el embalse San Lorenzo durante el período de estudio. El comportamiento de la materia orgánica expresada como DQO fue baja en todo el embalse, con un promedio general de 12,6 mg/l. Las variaciones importantes y significativas ($p < 0,000728$) se dieron con respecto a los años, como se aprecia en la figura. Sin embargo, en términos ambientales se apreció una baja carga orgánica para el comportamiento histórico, lo cual fue coherente con la alta disponibilidad de oxígeno en la columna de agua en todos los años.

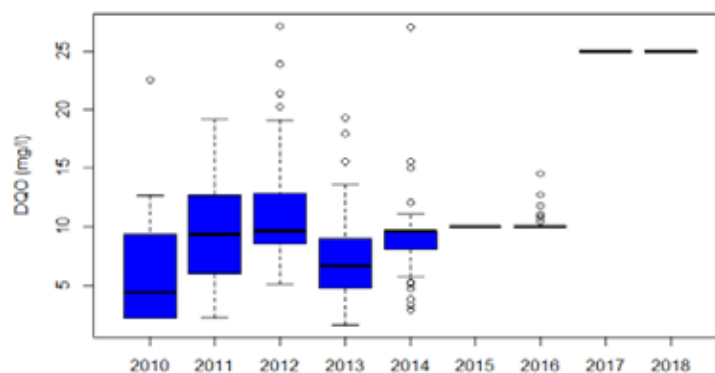


Figura 116. Comportamiento de la DQO del embalse San Lorenzo entre 2010 y 2018.

En el embalse San Lorenzo históricamente los SST fueron bajos, asociados a baja turbidez, con lo cual la penetración de la luz en la columna de agua se vio favorecida. La figura 117 muestra el comportamiento histórico de los SST con respecto a los factores más relevantes arrojados por el GLM. Se observaron variaciones significativas ($p < 0,003752$) y efecto positivo; el patrón de comportamiento de la concentración de SST fue ascendente conforme se descendió en la columna de agua. Los valores medios máximos históricos se obtuvieron en P5 (14,4 mg/l), y en subsuperficie (P1) se registraron los valores medios mínimos (3,9 mg/l). Adicionalmente, se observó cómo se presentaron algunas concentraciones extremas con relación a la profundidad, ubicadas principalmente en P5, y en la que se destacó la ocurrida durante 2013 con 163 mg/l.

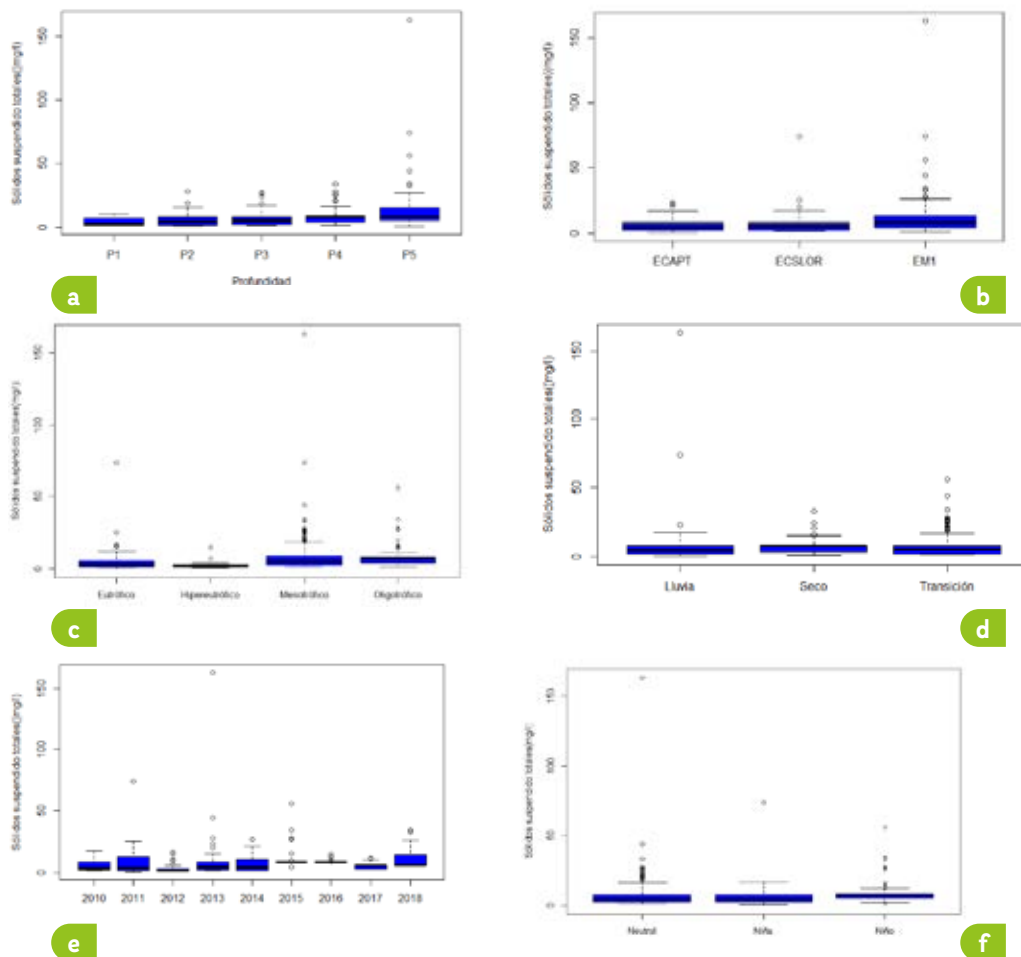


Figura 117. Comportamiento de los SST en el embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: a) profundidad; b) sitio de muestreo; c) estado trófico; d) período hidrológico; e) año; y f) ENSO, entre 2010 y 2018.

Los resultados espaciales por punto de monitoreo presentaron diferencias significativas ($p = 5,7e^{-10}$) y con un efecto positivo. Se observó un patrón de descenso conforme se avanzó hacia la zona más limnética, es decir, EM1 presentó la concentración media más alta, con 11,8 mg/l; posteriormente, ECSLOR con 6 mg/l y ECAPT con 5 mg/l. En cuanto al efecto del tiempo, relacionado con los años de monitoreo, se evidenciaron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,00818$). No se presentó un patrón de comportamiento marcado en los años. Sin embargo, se destacaron 2012 y 2015 como el de menor y mayor promedio en la concentración media de SST, con 3,4 mg/l y 10,6 mg/l, respectivamente. La condición climática también arrojó diferencias significativas ($p < 1,83e^{-12}$) con respecto a la concentración de SST; el comportamiento de esta fracción de sólidos presentó un patrón ascendente en la concentración media, el cual estuvo asociado con el aumento de las lluvias, puesto que esta época fue la de mayor concentración media histórica (8,3 mg/l), mientras que la época seca, la de menor (6,6 mg/l). El fenómeno macroclimático en su fase El Niño presentó diferencias estadísticamente significativas ($p = 0,002458$), al punto de evidenciar la mayor concentración media general, con 9,4 mg/l; los eventos La Niña y Neutral no arrojaron diferencias significativas. No obstante, sus valores medios no distaron en gran medida de la concentración media de El Niño: 7,5 mg/l y 7,1 mg/l para La Niña y Neutral, respectivamente. El estado trófico en las condiciones de oligo— y mesotrofia presentó diferencias estadísticamente significativas ($p < 9,01e^{-5}$), y fueron estas clasificaciones tróficas las de mayor promedio histórico en concentración de SST, con 8,5 mg/l y 7,7 mg/l para meso— y oligotrofia, respectivamente.

El nitrógeno fue evaluado para las dos formas más representativas, NTK y nitratos. La figura 118 muestra el comportamiento significativo del NTK con respecto a algunos factores discriminantes, según los resultados del GLM en el embalse San Lorenzo. Espacialmente, se presentaron diferencias estadísticamente significativas para las profundidades P4 y P5 ($p = 3,23e^{-13}$ y $p = 0,043671$, respectivamente), y se ubicaron en estos dos puntos de la columna de agua el mínimo y máximo promedio de concentración histórica, con 0,735 mg/l y 0,790 mg/l para P4 y P5, respectivamente. Sin embargo, esta diferencia no es relevante en términos ambientales, puesto que sus concentraciones no difieren en mayor medida en toda la columna de agua. En los puntos de monitoreo también se dieron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,010700$); no obstante, la concentración de NTK y su influencia ambiental en estos puntos no presentaron tales diferencias. La estación ECSLOR presentó la mínima concentración media histórica con 0,741 mg/l, mientras que el punto de monitoreo EM1 presentó la máxima media histórica con 0,782 mg/l.

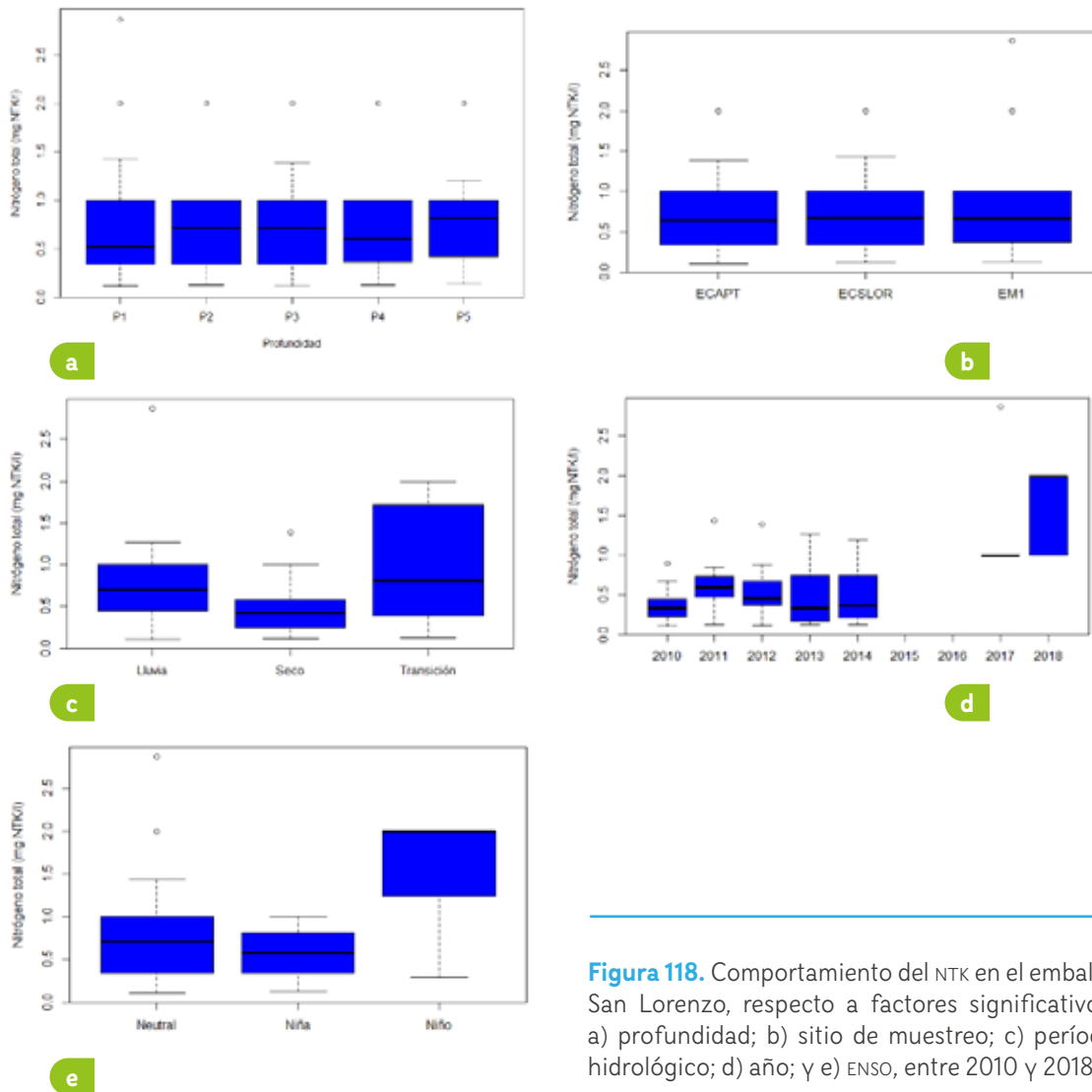


Figura 118. Comportamiento del NTK en el embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: a) profundidad; b) sitio de muestreo; c) período hidrológico; d) año; y e) ENSO, entre 2010 y 2018.

El factor año fue importante, presentó diferencias significativas con efecto positivo ($p < 0,044165$) en relación con esta forma de nitrógeno y se observó una tendencia al aumento de las concentraciones de NTK conforme avanzó el tiempo. El promedio general mínimo y máximo de la concentración se presentó en 2010 y 2018, con valores de 0,395 mg/l y 1,667 mg/l, respectivamente. La temporalidad climática también tuvo un efecto estadístico significativo ($p < 0,000639$) con respecto al NTK: el período de transición presentó históricamente el mayor promedio de concentración (0,946 mg/l); por su parte, el fenómeno ENSO influyó negativamente y de manera significativa ($p = 0,000576$) en su fase La Niña, con el menor promedio de concentración de NTK (0,593 mg/l).

Los nitratos presentaron las concentraciones más altas con respecto a las diferentes formas de nitrógeno medidas en el embalse San Lorenzo durante el seguimiento histórico realizado. En la figura 119 se muestra el comportamiento significativo de los nitratos con respecto a los factores discriminantes más importantes.

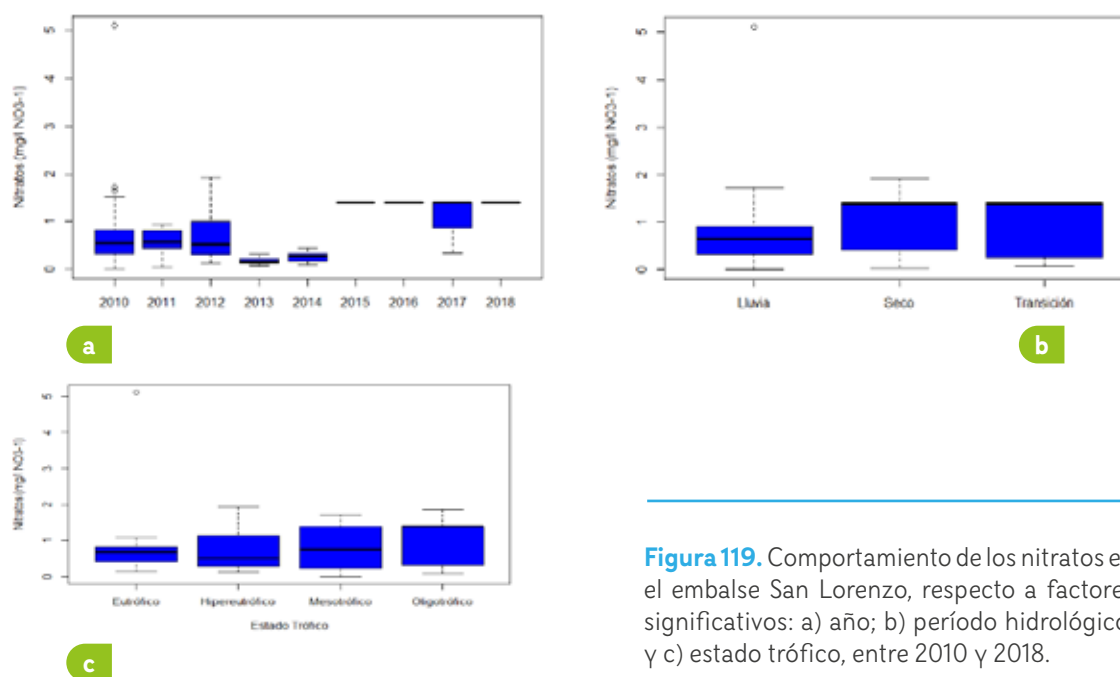


Figura 119. Comportamiento de los nitratos en el embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: a) año; b) período hidrológico; y c) estado trófico, entre 2010 y 2018.

El factor año presentó una influencia significativa con respecto al nitrato, con efectos negativos para los años comprendidos entre el 2010 y el 2014 ($p < 0,003331$) y positivos para los años 2015-2018 ($p < 8,12e^{-5}$). Como se aprecia en la figura, las concentraciones presentaron un comportamiento heterogéneo sin una tendencia particular con respecto a los años; con una media mínima y máxima histórica en 2010 y 2015, con valores de 0,395 mg/l y 1,667 mg/l, respectivamente. Los procesos climáticos también tuvieron influencia estadísticamente significativa ($p < 0,035721$) sobre las concentraciones de nitrato. Se destacaron las épocas seca y de transición con la menor y mayor concentración media histórica de esta variable (0,507 mg/l y 0,946 mg/l, respectivamente). El fenómeno ENSO no presentó diferencias significativas para esta variable. La clasificación trófica también presentó diferencias significativas en el comportamiento del nitrato ($p < 0,032204$). En este sentido, las concentraciones medias discriminadas mediante este factor no presentaron un patrón de comportamiento específico. Se produjo la máxima concentración en mesotrofia (0,919 mg/l) y la mínima, en eutrofia (0,478 mg/l).

El PT solo presentó diferencias estadísticamente significativas en dos de los factores analizados (estación y estado trófico) en la evolución histórica. En la figura 120 se evidencian los diagramas de caja con relaciones más significativas del PT con respecto a algunos factores discriminantes.

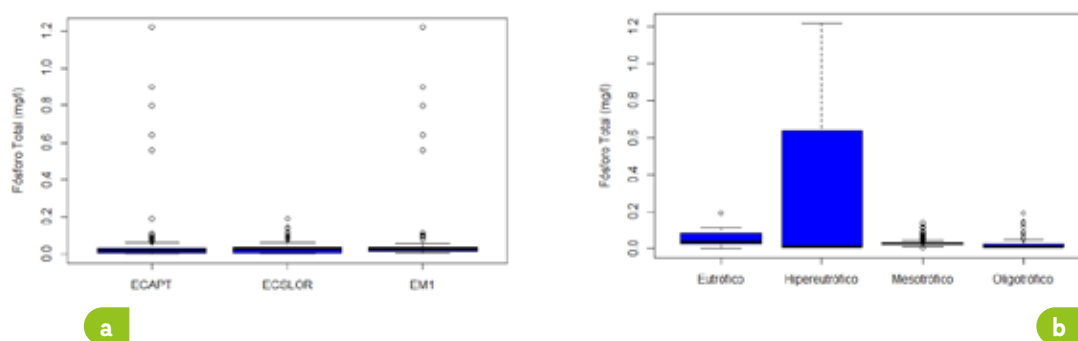


Figura 120. Comportamiento del PT en el embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: a) sitio de muestreo; y b) estado trófico, entre 2010 y 2018.

El comportamiento del PT en el embalse San Lorenzo presentó una homogeneidad generalizada tanto a nivel espacial (profundidad y estaciones) como en tiempo; sin embargo, se destacó por su comportamiento diferencial significativo ($p = 0,016231$) en la estación ECOLOR, con una concentración media mínima de 0,032 mg/l, la cual no distó en mayor medida del promedio histórico encontrado en ECAPT y EM1 (0,058 mg/l, en ambas).

El factor estado trófico presentó diferencias significativas ($p < 2e^{-16}$) con respecto a PT solo en la condición hipereutrófica, la cual se evidenció durante el 2012. El comportamiento del PT relacionado con este factor presentó un patrón de incremento en la medida en que se avanzó en el nivel trófico, donde la oligotrofia representó la condición con menor promedio histórico en la concentración del PT (0,024 mg/l) y la hipereutrofia, la de mayor (0,279 mg/l). No obstante, luego del cálculo con el modelo vB LACAT, la tendencia predominante en el embalse San Lorenzo fue de mesotrofia con algunas probabilidades menores hacia la oligotrofia. Los factores climáticos y del ENSO no presentaron influencia significativa en el comportamiento del PT en el período estudiado.

La figura 121 muestra el comportamiento del FeT con respecto a los factores más relevantes asociados con las tendencias de la variable en el embalse San Lorenzo. La profundidad presentó diferencias significativas ($p < 0,00343$) con relación al FeT y un efecto positivo, es decir, aumentó de superficie a fondo y las mayores concentraciones se presentaron hacia el fondo (P5). El promedio histórico en subsuperficie (P1) fue de 0,327 mg/l y en el fondo (P5)

fue de 0,975 mg/l, con valores intermedios y ascendentes para las demás profundidades analizadas (P2, P3, P4). El comportamiento de las concentraciones de FeT también presentó diferencias significativas ($p < 0,00239$) en las estaciones; las concentraciones medias históricas presentaron un descenso en la medida que se desplazó hacia la presa, con unos valores medios de EM1 = 0,827; ECSLOR = 0,529; y ECAPT = 0,424 mg/l. Igualmente, los valores presentaron diferencias significativas en el comportamiento temporal anual ($p < 0,04805$), donde en el 2017 se registró la mínima concentración media histórica del FeT (0,347 mg/l) y en 2012, la máxima (0,994 mg/l). El período climático de transición presentó diferencias significativas con efecto negativo ($p = 0,02661$) y la menor concentración media de FeT (0,466 mg/l) discriminada por temporalidad climática; las demás épocas climáticas no presentaron diferencias estadísticamente significativas. El evento macroclimático de La Niña presentó diferencias estadísticamente significativas ($p = 3,7e^{-6}$) en cuanto a los fenómenos ENSO y evidenció el promedio máximo histórico (0,818 mg/l) para este factor en relación con el FeT.

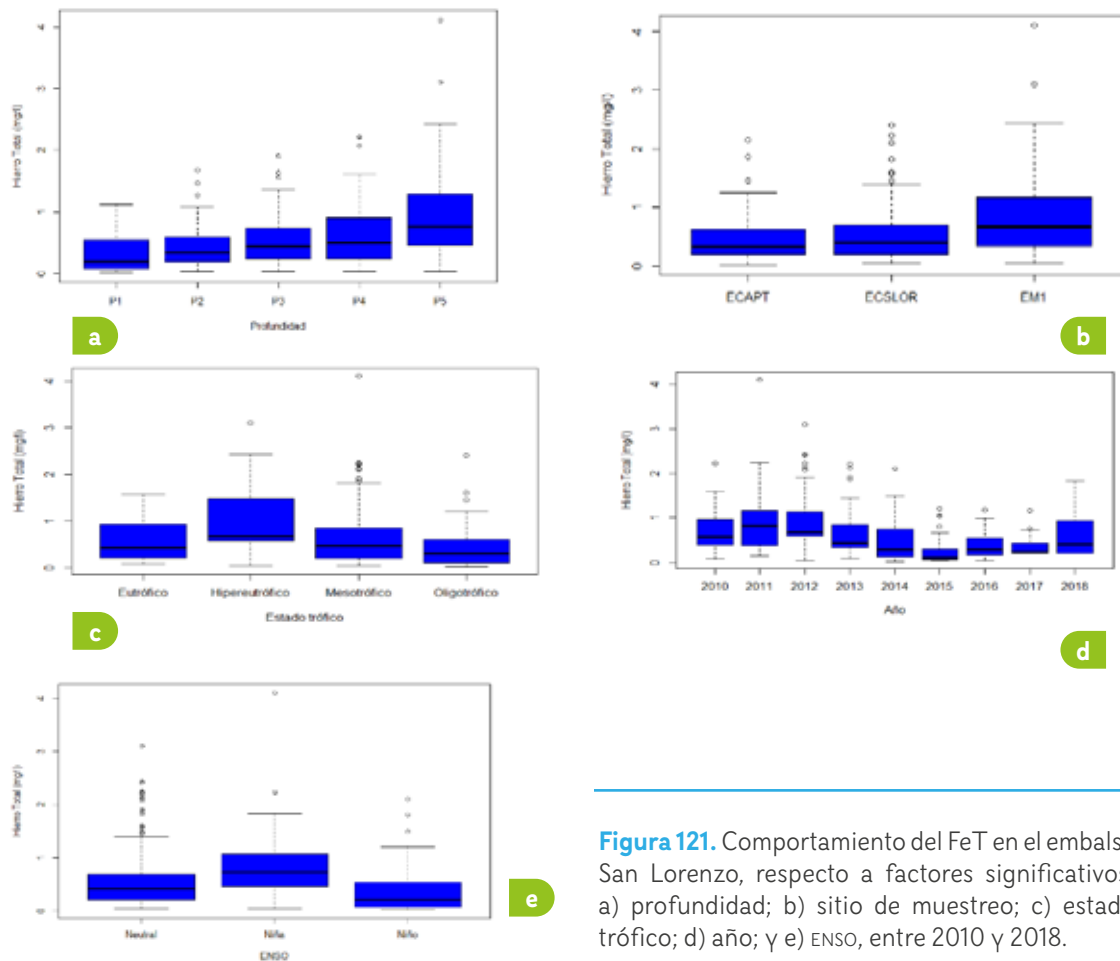


Figura 121. Comportamiento del FeT en el embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: a) profundidad; b) sitio de muestreo; c) estado trófico; d) año; y e) ENSO, entre 2010 y 2018.

Los sulfuros en el embalse San Lorenzo registraron un comportamiento de estabilidad en la columna de agua con relación a las profundidades analizadas y no presentaron diferencias significativas con respecto a este factor. La figura 122 muestra el comportamiento del sulfuro en relación con los factores históricamente más significativos.

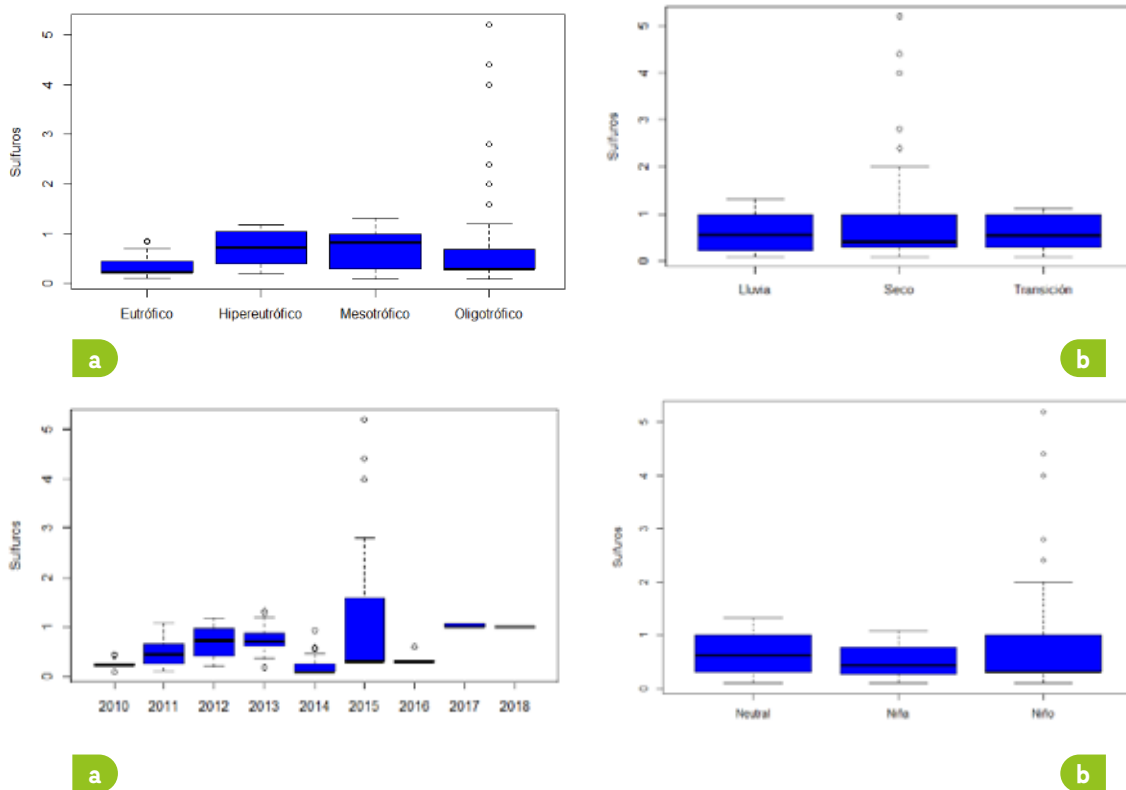


Figura 122. Comportamiento de los sulfuros en el embalse San Lorenzo, respecto a factores significativos: a) estado trófico; b) período hidrológico; c) año; y d) ENSO, entre 2010 y 2018.

El factor temporal año reflejó diferencias significativas ($p < 0,018194$) con respecto a las concentraciones de sulfuro, pero el comportamiento de esta variable no evidenció un patrón de comportamiento en específico. Se destacaron los años 2014 y 2015 con el menor y mayor promedio histórico de sulfuros (0,20 y 1,13 mg/l, respectivamente). La temporalidad climática transición presentó diferencias significativas ($p = 0,0106$) con un efecto negativo sobre las concentraciones de sulfuros; y la concentración media mínima se presentó durante

esta época (0,57 mg/l). No obstante, este valor no se alejó en mayor medida de la concentración media máxima, la cual se obtuvo para la época seca (0,79 mg/l). En cuanto a los eventos macroclimáticos, los períodos de El Niño y La Niña presentaron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,001747$), con el mínimo y máximo promedio de concentración de sulfuros para el período de interés (0,53 mg/l y 0,92 mg/l, respectivamente).

La clasificación trófica para el estado de mesotrofia presentó diferencias estadísticamente significativas para las concentraciones de sulfuros. La concentración media histórica discriminada por este factor fue de 0,68 mg/l.

4.2. Fitoplancton

La riqueza del fitoplancton fue de 119 taxones. Las divisiones algales presentes en el embalse fueron *Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, *Charophyta*, *Cryptophyta*, *Cyanobacteria*, *Dinophyta*, *Euglenozoa* y *Ochrophyta*, dentro de las cuales sobresalieron por la riqueza *Bacillariophyta* o diatomeas (38 taxones, 32 %) y *Chlorophyta* o algas verdes (33 taxones, 28 %), como se registró también en el embalse Punchiná (tabla 16).

En diferentes embalses colombianos, entre los que caben mencionar Betania, El Peñol-Guatapé, Amani, La Fe, Chuza, San Rafael, La Regadera y Chisacá, diferentes autores (Aguirre *et al.*, 2007; Duque y Donato, 1988; León-López *et al.*, 2012; Ramírez *et al.*, 2012) han registrado la predominancia de *Chlorophyta* y *Bacillariophyta* en términos de riqueza taxonómica. La alta frecuencia de estos grupos se explica porque representan cerca del 80 % de las especies fitoplanctónicas de agua dulce (John *et al.*, 2002) y su alta diversidad morfológica y fisiológica, especialmente en el caso de las clorofitas, les permite desarrollarse en ambientes con condiciones muy variadas (Salusso y Moraña, 2014). Su crecimiento depende de los nutrientes y de la luz, cuya disponibilidad está estrechamente relacionada con condiciones físicas como la transparencia, la hidrodinámica, la temperatura y la conductividad eléctrica, entre otras. Sin embargo, la habilidad de algunos géneros respecto a la explotación de recursos puede ser muy diferente y, dado que las diferentes combinaciones de estos factores fluctúan drásticamente en poco tiempo, da lugar a una variedad de escenarios que causan una diversidad sorprendentemente alta.

Los organismos identificados presentan una amplia variedad de hábitos o modos de vida, como los siguientes: organismos unicelulares móviles (*Trachelomonas*, *Euglena*, *Cryptomonas*) y no móviles (*Chlorococcum*, *Schroederia*), colonias mucilaginosas (*Sphaerocystis*, *Oocystis*) y formadoras de floraciones algales (*Cylindrospermopsis* cf. *raciborskii*), colonias en forma de cadenas en zigzag (*Tabellaria flocculosa*) y cadenas (*Cyclotella*, *Melosira*), colonias en forma de cenobios (*Coelastrum*) y ramos (*Dinobryon*), filamentos sin ramificaciones (*Oedogonium*), así como formas especulares (si se dividen por la mitad ambas partes son idénticas, *Cosmarium*, *Staurastrum*) y organismos tecados (las células están conforma-

das por diferentes placas de celulosa (*Ceratium* cf. *furcoides* y *Peridinium* cf. *gatunense*). Todos estos hábitos evidencian una amplia diversidad morfológica y funcional del fitoplancton dentro del embalse, que brinda patrones de respuesta básicos a factores energéticos, de recursos y a aspectos morfométricos del sistema acuático (Reynolds *et al.*, 2002).

Desde el 2010 se registraron un total de 119 taxones, con un rango entre 32 (2010) y 71 (2017), un promedio de 54 y un coeficiente de variación medio (23,40 %) que indicó mediana variación de la riqueza fitoplanctónica. En los años 2010, 2011 y 2013 se presentaron riquezas menores al promedio general (32, 37 y 49 taxones, respectivamente) (tabla 16). En términos de calidad ecológica, esta similitud evidenció que el embalse ha conservado un rango de condiciones ambientales que ha permitido la permanencia de un número considerable de taxones. Algunos de ellos se encuentran muy bien adaptados a las variaciones espaciales y temporales.

Las divisiones *Chlorophyta* (algas verdes) y *Bacillariophyta*, principalmente la clase *Bacillariophyceae* (diatomeas), han sido los grupos que más han aportado siempre a la riqueza. La alta diversidad morfológica, plasticidad ambiental y la capacidad de desarrollarse en un rango muy amplio de variables ambientales permiten explicar la importancia de estos grupos.

De los 119 taxones reportados, el 15 % (18) se registró durante los 9 años de monitoreo realizados (resaltados con verde en la tabla 16), por lo cual se consideraron habitantes permanentes del embalse, mientras que el 25 % (30 taxones) aparecieron solo en uno de los monitoreos anteriores al 2018 (resaltados con azul en la tabla 16).

Este comportamiento de la composición fitoplanctónica evidenció que: a) no se presentaron disturbios o situaciones de estrés de gran magnitud y frecuencia que pudieran haber desencadenado la desaparición de un organismo constante en el sistema; y b) en general, la comunidad estuvo conformada por taxones raros que, además de una densidad baja, aparecieron solo en algunos períodos de monitoreo. Weithoff (2003) ha resaltado propiedades ecológicas muy importantes de los taxones raros y ha manifestado que son importantes reservorios de material genético y alta diversidad, lo cual depende precisamente del establecimiento de especies raras. Además, ellas conforman una copia de seguridad de este índice que responde rápidamente a posibles perturbaciones y facilita el incremento de la capacidad de recuperación del ecosistema. Una de las explicaciones más probables que permiten interpretar la predominancia de géneros raros es el bajo tiempo de retención hidráulica del embalse, debido a que causa continuos «reset o reinicios» en el sistema, los cuales se traducen en la ocurrencia de microgradientes que permiten la colonización de nuevos géneros.

Tabla 16. Densidad (ind/ml) promedio anual de los géneros fitoplanctónicos reportados en el embalse San Lorenzo entre el 2010 y 2018.

DIVISIÓN	TAXÓN	AÑO								
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Bacillariophyta	<i>Achnanthes cf. inflata</i>		2							
	<i>Achnanthes</i> sp.	4	6	5	7	6	9	11	11	33
	<i>Achnantheidium</i> sp.		3		3	1	2	3		
	<i>Amphora</i> sp.		2	2		2				
	<i>Aulacoseira</i> sp.			2		1				
	<i>Capartogramma</i> sp.								1	
	<i>Cocconeis</i> sp.		2			2	1	1	1	1
	<i>Cyclotella</i> sp.	4	39	5	66	22	26	30	9	13
	<i>Cymbella</i> sp.	2	6	9	4	3	2	3	3	6
	<i>Diatoma</i> sp.					7				
	<i>Diploneis</i> sp.					1				
	<i>Eunotia</i> sp.		2	2	2	2	1		1	1
	<i>Fragilaria</i> sp.			2					3	3
	<i>Frustulia</i> sp.	2		2	2	1	3	2	1	1
	<i>Gomphonema cf. augur</i>									1
	<i>Gomphonema cf. parvulum</i>	2		2						
	<i>Gomphonema cf. truncatum</i>							1		
	<i>Gomphonema</i> sp.	2	3	2	2	2	1	2	1	4
	<i>Hannaea</i> sp.								2	7
	<i>Hantzschia</i> sp.				2					1
	<i>Luticola</i> sp.		3		2		1	1	1	1
	<i>Melosira</i> sp.							1		1
	<i>Navicula</i> sp.	4	5	6	5	5	4	5	2	5
	<i>Nitzschia cf. acicularis</i>	2	3	2	3	2	1	1	1	2
	<i>Nitzschia cf. claussi</i>				2					1
	<i>Nitzschia cf. linearis</i>					1		1	1	
	<i>Nitzschia cf. sigmoidea</i>				2					
	<i>Nitzschia</i> sp.	2	5	5	2	3	3	6	2	5
	<i>Pinnularia</i> sp.			2		1		1	1	1
	<i>Reimeria</i> sp.						2	3	1	2
<i>Rhoicosphenia</i> sp.								2		
<i>Rhopalodia</i> sp.				2		3				

DIVISIÓN	TAXÓN	AÑO								
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Bacillariophyta	<i>Sellaphora</i> sp.		2		2			1	1	1
	<i>Stenopterobia</i> sp.					2	3	1	1	1
	<i>Surirella</i> sp.					1	1	1		
	<i>Synedra</i> sp.			2						
	<i>Tabellaria flocculosa</i>		6	2	2	1	2	2	1	1
	<i>Ulnaria</i> sp.				2	2	1	1	1	2
Euglenozoa	<i>Euglena</i> cf. <i>acus</i>								1	
	<i>Euglena</i> sp.	2		3	2	3	1	2	1	2
	<i>Lepocinclis</i> sp.								1	
	<i>Phacus</i> sp.	3		2				1	1	
	<i>Strombomonas</i> sp.	3	2							
	<i>Trachelomonas</i> cf. <i>volvocina</i>	3	3	4	4	6	2	3	6	4
	<i>Trachelomonas</i> sp.	4		4	2	1	1	1	4	
Charophyta	<i>Actinotaenium</i> sp.			2			1	1		1
	<i>Arthrodesmus</i> sp.	5					3			
	<i>Cosmarium</i> sp.			2		1		1	1	1
	<i>Elakatothrix</i> cf. <i>viridis</i>								6	
	<i>Elakatothrix</i> sp.	3	2	6	2	6	2	2	4	3
	<i>Euastrum</i> sp.						1			
	<i>Gonatozygon</i> sp.							1		1
	<i>Mesotaenium</i> sp.			2						
	<i>Mougeotia</i> sp.					1	1		1	
	<i>Staurastrum</i> cf. <i>renardii</i>									0
	<i>Staurastrum rotula</i>								1	1
	<i>Staurastrum</i> sp.					1	1		1	
	<i>Stauroidesmus</i> sp.								1	
<i>Streptonema</i> sp.		2	4	2	2					
<i>Teilingia</i> sp.						1				
Chlorophyta	<i>Botryococcus</i> sp.								3	1
	cf. <i>Westella</i> sp.		4							
	<i>Chlamydomonas</i> sp.						2			6
	<i>Chlorococcum</i> sp.	8	14	4	96	15	1	1	1	
	<i>Chlorolobion</i> sp.									3
	<i>Cladophora</i> sp.							1		
	<i>Coelastrum</i> cf. <i>reticulatum</i>								1	
	<i>Coelastrum</i> sp.								4	8
	<i>Crucigenia</i> cf. <i>tetrapedia</i>								2	3
	<i>Crucigenia</i> sp.		5	5	5	4	2	1	4	59
	<i>Crucigeniella</i> cf. <i>pulchra</i>								14	4
	<i>Crucigeniella</i> sp.			2		20	10	3	6	
	<i>Desmodesmus</i> sp.				2	1		1		
	<i>Dictyosphaerium</i> sp.	8	51	6	22	1	1	1		1
<i>Golenkinia</i> sp.						1	1			

DIVISIÓN	TAXÓN	AÑO								
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Cryptophyta	<i>Kirchneriella</i> sp.						7		3	
	<i>Korschikovella</i> sp.			2	2		1			1
	<i>Monoraphidium</i> sp.			2			2		1	
	<i>Nephrocytium</i> sp.				7	19	10	37	29	4
	<i>Oedogonium</i> sp.			2		2	1	1	1	2
	<i>Oocystis</i> sp.	2	7	3	7	4	5	3	13	6
	<i>Phytelios</i> sp.	6	4	2		2	1			
	<i>Planctonema</i> sp.							2	3	
	<i>Raphidonema</i> sp.		13		370	4				
	<i>Scenedesmus</i> sp.			2		1	1		1	
	<i>Schroederia</i> sp.	2		3	3	3	2	3	2	2
	<i>Siderocelis</i> sp.			2						
	<i>Sphaerocystis</i> sp.						91	62	12	25
	<i>Tetraëdron caudatum</i>	7	15	5	6	35	51	16	73	35
	<i>Tetraëdron minimum</i>			10	2	2	12	1	1	1
	<i>Tetrastrum</i> sp.								3	12
	<i>Verrucodesmus</i> sp.								19	
	<i>Volvulina</i> sp.			2						
	<i>Cryptomonas</i> sp.	34	134	135	103	51	132	38	114	133
<i>Goniomonas</i> sp.								53	33	
Cyanobacteria	<i>Anabaena</i> sp.					1				
	<i>Aphanocapsa</i> sp.		7							
	<i>Borzia trilocularis</i>		2	2	2	1	3			
	<i>Calothrix</i> sp.							4		
	<i>Chroococcus</i> cf. <i>minutus</i>	2	351	5	3	4	123	2	2	6
	<i>Coelosphaerium</i> sp.			2	2	1				14
	<i>Cylindrospermopsis</i> cf. <i>raciborskii</i>	2	5	2	2			1		2
	<i>Dolichospermum</i> sp.			2				1	1	1
	<i>Eucapsis</i> sp.	8								
	<i>Lyngbya</i> sp.	5	7	45	2	1	1	1	3	9
	<i>Merismopedia</i> sp.	26	21	14	36	15	18	12	20	17
	<i>Microcystis</i> sp.				2	2	1		1	
	<i>Oscillatria</i> sp.	5		3	2	2	1	1	2	2
	<i>Phormidium</i> sp.					1				
	<i>Pseudanabaena</i> sp.				2		1	1	6	1
<i>Synechocystis</i> sp.			2							
Dinophyta	<i>Ceratium</i> cf. <i>furcoides</i>	9	46	9	8	8	2	25	4	19
	cf. <i>Durinskia</i> sp.								2	4
	<i>Parvodinium</i> sp.	13	68	54	94	60	93	19	64	75
	<i>Peridinales</i> sp.								1	2
	<i>Peridinium</i> cf. <i>gatunense</i>							2	2	2
Ochrophyta	<i>Dinobryon</i> sp.	7	33	45	14	21	9	133	134	242
	<i>Mallomonas</i> sp.			2	2	7		1	5	6
	<i>Ochromonas</i> sp.				38			32		
TOTAL RIQUEZA		32	37	54	49	57	58	59	71	65

Chlorophyta, *Cryptophyta* y *Ochrophyta* contribuyeron con el 25 %, 20 % y 16 % de la densidad total, respectivamente. *Bacillariophyta*, *Cyanobacteria* y *Dinophyta* aportaron entre el 9 % y el 14 %, mientras que *Charophyta* y *Euglenozoa* aportaron solo el 1 % durante los 9 años de muestreo.

Raphidonema sp. fue el alga más abundante de las clorofitas. Este género se reproduce exclusivamente de forma asexual, lo que favorece su proliferación en el embalse. No obstante, no presenta pigmentos protectores frente a la radiación UV, lo cual puede ser una desventaja competitiva frente a algas que sí los presentan (Komárek *et al.*, 1973). La densidad de *Cryptophyta* estuvo determinada por *Cryptomonas* sp. y *Goniomonas* sp. organismos unicelulares flagelados, con alta frecuencia y densidad en sistemas de agua dulce de diferentes estados tróficos. Este grupo de organismos puede alcanzar sus densidades máximas muy por debajo de la superficie: en la profundidad donde el equilibrio entre la disponibilidad de nutrientes y la luz requerida para sostener la fotosíntesis proporciona tasas de crecimiento capaces de equilibrar las pérdidas producidas por el pastoreo de zooplancton. Dicho comportamiento se ve favorecido por la presencia de pigmentos accesorios en las células, que los hacen capaces de fotoadaptación y recolección de luz de alta eficiencia en ambientes mal iluminados.

Ochrophyta estuvo determinada por la densidad de *Dinobryon* sp., un representante de las algas doradas, muy frecuente y abundante en el plancton de sistemas de aguas transparentes. Forma colonias con apariencia de racimo y sus células tienen forma de cucurucho. Con ayuda de dos flagelos se desplaza hacia diferentes sectores de la columna de agua. Sus preferencias ambientales son muy amplias y cuando es altamente abundante puede causar olores en el agua. Es mayormente fagótrofo, su depredación de bacterias puede ser considerablemente significativa en la red trófica. Su desempeño ecológico puede considerarse excelente y su presencia permanente y abundante en el embalse puede atribuirse a un prolongado período de estabilidad de las condiciones ambientales (de Zaburlín *et al.*, 2013).

La figura 123 muestra el registro fotográfico de algunos taxones del fitoplancton encontrados en el embalse San Lorenzo durante el 2018.

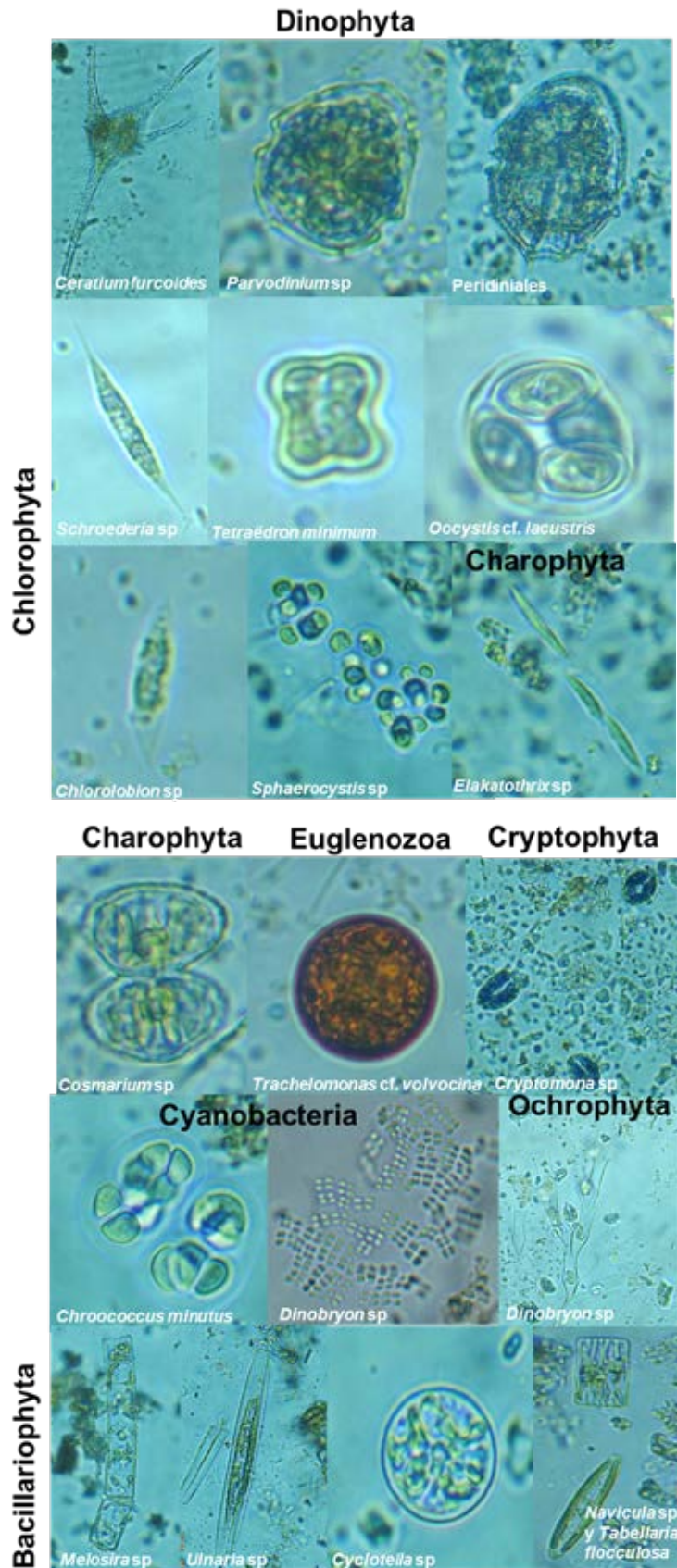


Figura 123. Algunos taxones del fitoplancton registrados en el embalse San Lorenzo durante el 2018. Fuente: Isabel crítica Gil-Guarín (2017).

La densidad promedio de los 27 muestreos realizados tuvo un rango típico de ambientes oligotróficos y con baja retención hidráulica (Izaguirre *et al.*, 1990), con valores entre 103 ind/ml en junio de 2010 y 1579 ind/ml en junio de 2013. El valor máximo por muestra fue de 2250 ind/ml (ECAPT en septiembre de 2011), lo cual indicó que, de acuerdo con el fitoplancton registrado, el embalse mantuvo su condición de bajo enriquecimiento (Giraldo-Giraldo y Villabona-González, en preparación) por cuanto este fue menor a 5000 ind/ml (De León y Chalar, 2003),

De acuerdo con GLM, ajustado a la familia gaussiana, los sitios dentro del embalse no presentaron un efecto significativo sobre la estructura del fitoplancton, a diferencia de lo hallado en el embalse Punchiná y otros embalses colombianos (Gil-Guarín, 2017), donde el gradiente longitudinal establecido por el ingreso de los afluentes es determinante en la estructuración de dicha comunidad. Esto es posiblemente por la morfometría y comportamiento hidráulico del embalse San Lorenzo, que generan homogeneidad relativa a lo largo del eje principal en variables determinantes sobre el fitoplancton, como la temperatura del agua, conductividad eléctrica, nitratos y PT.

El mes de muestreo influyó significativamente sobre la estructura de la comunidad, puesto que durante noviembre el número de individuos disminuyó drásticamente respecto a junio y septiembre, mientras que la diversidad de especies comunes y dominantes aumentó significativamente (densidad AIC = 1209,9, $p = 0,06$; Q1 AIC = 395,61, $p = 3,04e^{-10}$; Q2 AIC = 346,91, $p < 2e^{-16}$). El año tuvo un efecto significativo solo sobre la densidad y la riqueza Q0 (AIC = 479,7; $p = 3,69e^{-10}$) (figura 124), las cuales evidenciaron una tendencia al incremento con el tiempo, y es frecuente en estos sistemas donde la masa de agua se va estabilizando gradualmente y la disponibilidad de nutrientes se va incrementando con el paso del tiempo (Paterson *et al.*, 2018). Esto favorece la proliferación de dichos productores primarios que viven suspendidos en la columna de agua (Roldán y Ramírez, 2008). Por su parte, Huo *et al.* (2019) registraron un incremento de la biomasa fitoplanctónica en un sistema embalsado a partir de 2007, como consecuencia del calentamiento climático y el aumento de la carga de nutrientes de origen antropogénico.

Al igual que lo registrado en el embalse Punchiná, en San Lorenzo el fitoplancton no fue afectado por las temporadas climáticas de sequía y lluvia, pero cuando estas últimas se incrementaron en gran magnitud durante el fenómeno de La Niña, la estructura fitoplanctónica sufrió alteraciones significativas y disminuyó su número de individuos (GLM ajustado a gamma inverso; densidad AIC = 1107,6; $p = 6,97e^{-7}$), de taxones y su diversidad en general (figura 124). En embalses colombianos y del trópico en general existen muy pocos estudios sobre los efectos de los fenómenos ENSO sobre la comunidad algal (Hernández-Roa, 2014; Pineda *et al.*, 2019); sin embargo, en otros sistemas se ha reportado también la disminución de la diversidad durante las fuertes lluvias causadas por el fenómeno de La Niña (Doan-Nhu *et al.*, 2016) y un descenso de la biomasa algal por el incremento del nivel del agua (Pan *et al.*, 2018), debido al efecto de dilución.

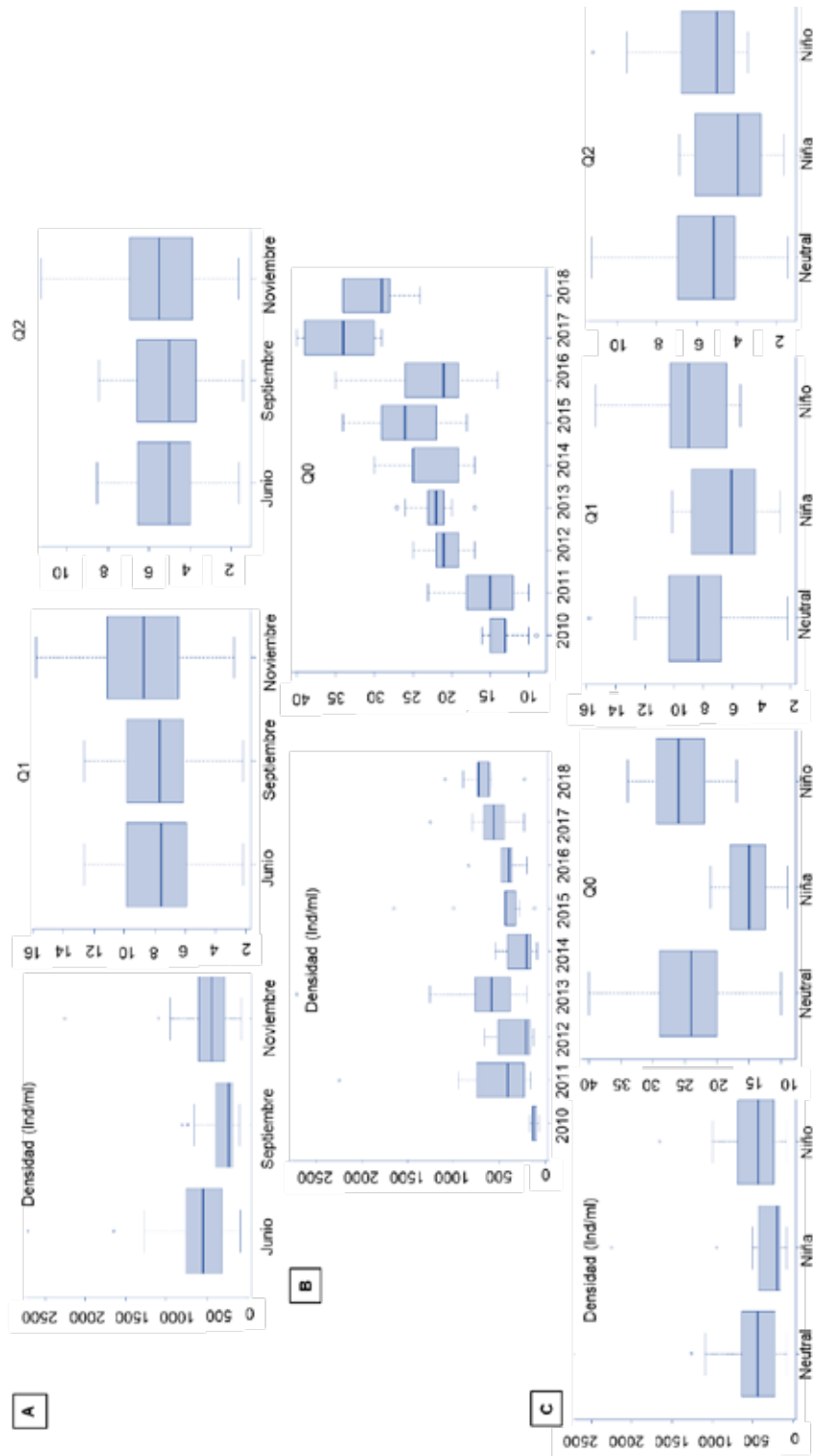


Figura 124. Distribución espacial y temporal de la densidad y de la diversidad verdadera de fitoplancton en el embalse San Lorenzo entre el 2010 y 2018. a) Mes; b) año; y c) período ENSO.

4.3. Zooplancton

Durante los años analizados se registraron en el embalse San Lorenzo 90 taxones de zooplancton, incluyendo tres estadios larvales de copépodos: nauplios, copepoditos de *Cyclopoida* y copepoditos de *Calanoida* (3 %). La composición estuvo dominada por los rotíferos, que constituyeron el 77 % de la comunidad (69 taxones), seguidos de los cladóceros con un 10 % (9 taxones) y de los copépodos adultos con un 7 % (6 taxones). Adicionalmente, se registraron dos protozoarios (2 %) y un ostrácodo (1 %), los cuales se consideraron accidentales, debido a que su recolección, preservación e identificación requiere métodos diferentes (tabla 17).

Lo anterior corrobora la adaptación de los rotíferos a las variaciones hidrológicas del embalse y, por tanto, su éxito en la colonización de los diversos hábitats que allí se establecen, lo cual puede estar relacionado con su alta fecundidad (Sampaio *et al.*, 2002) y su amplio espectro alimenticio que incluye bacterias, algas y detritos de diferentes tamaños (Arora y Mehra, 2003). En consecuencia, los rotíferos son los que mayor número de especies presentan en los embalses tropicales de diferentes estados tróficos. (Esteves y Sendacz, 1988). Por el contrario, el mayor tamaño (hasta 1 mm aproximadamente), los ciclos de vida más complejos, la mayor especialidad alimenticia y, en algunos casos, la mayor sensibilidad a las fluctuaciones del ambiente (Tundisi y Matsumura-Tundisi, 2008), hacen que frecuentemente los microcrustáceos (cladóceros y copépodos) sean menos diversos en las aguas dulces.

Aunque el muestreo se realizó en la zona de aguas abiertas del embalse, más de la mitad de los taxones son de hábitos bentónicos, como en el caso del ostrácodo y de los rotíferos de las familias *Collothecidae*, *Conochilidae*, *Euchlanidae*, *Flosculariidae*, *Gastropodidae*, *Lepadellidae*, *Notommatidae*, *Trichocercidae*, *Trichotriidae*, *Trochosphaeridae* y *Lecanidae*, de las cuales, esta última fue la familia más diversa (16 taxones). Por el contrario, las cuatro familias de cladóceros, *Bosminidae*, *Daphnidae* (la más diversa, con 5 especies), *Moinidae* y *Sididae* y las dos de copépodos (*Diaptomidae* y *Cyclopidae*) son generalmente típicas de aguas abiertas. Esta composición mixta entre hábitos planctónicos y bentónicos sugirió una influencia muy importante de los afluentes (ríos Nare, San Lorenzo y Nusito) y tal vez del litoral y/o del sedimento del embalse en la estructuración del zooplancton, particularmente de los rotíferos (Margalef, 1983).

La mayoría de las especies registradas en el embalse presentan una amplia distribución tropical y habitan frecuentemente los embalses del país (Villabona-González, 2012). Algunas de ellas, como *Brachionus caudatus*, *B. angularis* y *Moina micrura*, han sido catalogadas como tolerantes a la polución orgánica y *Keratella americana*, *K. cochlearis*, *K. tropica*, *Ceriodaphnia cornuta* y *Diaphanosoma birgei*, como indiferentes (Pedrozo y Rocha, 2005). Ninguno de los taxones registrado fue catalogado por estos autores como sensible a dicha condición.

Durante el período de estudio, la riqueza del zooplancton fue poco variable, con un rango ligeramente inferior al hallado en Punchiná, con valores entre 27 y 47 taxones y un co-

eficiente de variación del 18 %, lo cual evidenció estabilidad en las condiciones del embalse y ausencia de episodios de alta perturbación. La riqueza hallada fue similar a la registrada en otros embalses andinos colombianos (Giraldo-Giraldo y Villabona-González, en preparación) y fue superior al rango establecido por Sánchez-Colomer (2001) en embalses, que es de 23 ± 6 especies, con valores entre 13 y 41 especies.

De los 90 taxones, 12 (13 %) permanecieron constantes en el embalse durante los 9 años de monitoreo (resaltados en rosado en la tabla 17) y 36, en su mayoría con muy bajas densidades, fueron reportados solo durante 1 de los 9 años (resaltados en azul en la tabla 17). El promedio de la frecuencia fue de 42 %, lo cual demostró que, a pesar de los cambios en la presencia/ausencia de algunas poblaciones, la mayoría de los zooplancteres hallados habitaron frecuentemente el embalse en una o varias de las épocas analizadas y que, por tanto, el sistema ofreció condiciones estables para la colonización de diferentes poblaciones zooplanctónicas y no se presentaron disturbios de gran magnitud que pudieran haber cambiado significativamente la composición del zooplancton en el embalse.

Tabla 17. Densidad (ind/l) promedio anual de los taxones zooplanctónicos reportados en el embalse San Lorenzo entre el 2010 y 2018.

GRUPO	TAXÓN	AÑO								
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Rotíferos	<i>Anuraeopsis</i> sp.			1		1	2		2	1
	<i>Ascomorpha ovalis</i>		1	15	2	4	9	21	6	3
	<i>Ascomorpha saltans</i>									12
	<i>Ascomorpha</i> sp.			1	2	2	5	2	3	3
	<i>Asplanchna girodi</i>	2	2	1						
	<i>Asplanchna</i> sp.							2	1	19
	<i>Bdelloideo</i> sp.		1	1	1	2	2	2	2	2
	<i>Brachionus angularis</i>		1							
	<i>Brachionus caudatus</i>			1						
	<i>Brachionus cf. angularis</i>			1						
	<i>Brachionus falcatus</i>	1	1							
	<i>Cephalodella cf. gibba</i>									1
	<i>Collotheca ambigua</i>		2							
	<i>Collotheca cf. ambigua</i>				2	8			9	2

GRUPO	TAXÓN	AÑO								
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Rotíferos	<i>Collotheca cf. ornata</i>						2			
	<i>Collotheca cf. pelagica</i>	5	8	17	4	14	36	22	44	28
	<i>Collotheca sp.</i>	3		2	2	1	6	4	6	6
	<i>Colurella sp.</i>					1			1	1
	<i>Conochilus dossuarius</i>	1	1	2	1	2	2	2	2	1
	<i>Euchlanis sp.</i>							2		
	<i>Filinia longiseta</i>			1					1	2
	<i>Filinia opoliensis</i>	1	2	2		1		5		
	<i>Filinia terminalis</i>						2			
	<i>Gastropus sp.</i>								2	3
	<i>Hexarthra sp.</i>		1	2	2	2	3	1	7	4
	<i>Keratella americana</i>	1	2	42	4	28	20	26	33	26
	<i>Keratella cochlearis</i>	1	1	41	9	11	8	24	45	22
	<i>Keratella lenzi</i>					2			6	
	<i>Keratella tropica</i>		1	1	1	1			1	
	<i>Lecane bulla</i>			1		1		1		1
	<i>Lecane cf. homemanni</i>			1						
	<i>Lecane cf. arcuata</i>				2					
	<i>Lecane cf. flexilis</i>						2			
	<i>Lecane cf. inermis</i>								2	
	<i>Lecane closterocerca</i>									2
	<i>Lecane curvicornis</i>	1	1	1						
	<i>Lecane flexilis</i>			1	1					
	<i>Lecane hamata</i>			1						1
	<i>Lecane hornemanni</i>									1
	<i>Lecane leontina</i>	1		1	1			1		
	<i>Lecane lunaris</i>			1	1	2	1	1		1
	<i>Lecane monostyla</i>							1		
	<i>Lecane signifera f. ploenensis</i>			1						
	<i>Lecane sp.</i>							2		
	<i>Lecane stichaea</i>		1							
	<i>Lepadella cf. patella</i>						2			
	<i>Lepadella patella</i>			2					2	
	<i>Macrochaetus cf. collinsi</i>	1	1							
	<i>Ploesoma cf. hudsoni</i>		1							
	<i>Ploesoma sp.</i>	1								
	<i>Ploesoma truncatum</i>								4	4
	<i>Polyarthra vulgaris</i>	1	1	37	20	23	35	28	20	15
	<i>Ptygura cf. libera</i>						8			
	<i>Ptygura libera</i>	1	12	4	3	9		16	41	29
<i>Ptygura sp.</i>		1						1		

GRUPO	TAXÓN	AÑO								
		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Rotíferos	sp.								2	
	<i>Squatinella lamellaris</i>								2	2
	<i>Synchaeta</i> sp.					2				
	<i>Synchaeta stylata</i>			1						
	<i>Trichocerca</i> cf. <i>rattus</i>			1						
	<i>Trichocerca</i> cf. <i>cavia</i>							2		
	<i>Trichocerca</i> cf. <i>mus</i>						3		3	1
	<i>Trichocerca</i> cf. <i>pusilla</i>					2				1
	<i>Trichocerca cylindrica</i>	2	1	1		2	2		3	2
	<i>Trichocerca inermis</i>			1						
	<i>Trichocerca mus</i>							2		
	<i>Trichocerca similis</i>	1	1	2	1	2	4	2	4	4
	<i>Trichocerca</i> sp.		1	1	2	4	3	1	3	2
	<i>Trichocerca uncinata</i>								2	
Cladóceros	<i>Bosmina freyi</i>		1	1	1	1		3	1	2
	<i>Ceriodaphnia cornuta</i>		1	1	1	2	2	2	2	2
	<i>Daphnia ambigua</i>							2	2	
	<i>Daphnia gessneri</i>	4	3	3	4	5	3	9	2	4
	<i>Daphnia laevis</i>									2
	<i>Daphnia pulex</i>	2	2	3	1	1	3		2	2
	<i>Diaphanosoma birgei</i>	1		2	1	1	2	3	2	1
	<i>Diaphanosoma spinulosum</i>	1		1		1				
	<i>Moina micrura</i>							1		
Copépodos	<i>Arctodiaptomus dorsalis</i>	2	1	1					1	
	<i>Harpacticoida</i> sp.				1					
	<i>Notodiaptomus coniferoides</i>		1		1	1	2	2	2	2
	<i>Notodiaptomus simillimus</i>			1	1	1	1	2	2	
	sp.		1							
	<i>Thermocyclops decipiens</i>	2	2	1	1	1	2	2	2	1
	<i>Copepodito Calanoida</i>	1	1	2	1	2	2	3	1	1
	<i>Copepodito Cyclopoida</i>	1	3	4	6	1	8	17	2	3
<i>Nauplios</i>	2	5	11	6	6	22	55	7	17	
Ostrácodos	<i>Ostracodo</i> sp.	3	2	2	1	17	4	3	6	3
Protozoos	<i>Campanella</i> sp.	1	1	1		1				
	<i>Vorticella</i> sp.		1							
TOTAL RIQUEZA		27	37	47	32	39	31	36	44	43

Los taxones que más aportaron a la densidad zooplanctónica del embalse (entre 10 % y 14 %) se caracterizaron por ser de pequeño tamaño y ciclos de vida corto, como fue el caso de *Polyarthra vulgaris*, *Keratella americana*, *K. cochlearis*, *Collotheca cf. pelagica* y de los nauplios. La dominancia de *P. vulgaris* puede asociarse con sus hábitos de captura de alimento y su capacidad de alimentarse de varios ítems: algas de las familias *Cryptomonadaceae*, *Chrysophyceae*, diatomeas centrales y organismos flagelados (Bastidas-Navarro y Modenutti, 2007; García-Chicote, 2015), lo cual le confiere una ventaja competitiva frente a otros zooplancteres.

K. americana está ampliamente distribuida en embalses tropicales y, en algunos casos, ha mostrado una relación positiva con la concentración de clorofila *a* (Rodríguez y Matsu-mura-Tundisi, 2000). Adicionalmente, se ha postulado (Vásquez *et al.*, 1991) que esta especie se ve favorecida por una mayor disponibilidad de partículas alimenticias, lo cual puede estar asociado con su dominancia numérica en San Lorenzo, puesto que existe una oferta alimenticia de diversas clases de fitoplancton que son ampliamente palatables para el zooplancton. *K. cochlearis* ha dominado la densidad en diversos embalses colombianos, entre ellos, Punchiná (Villabona-González, 2012), probablemente por ser eurifágico (amplia plasticidad alimenticia) y presentar amplios rangos de tolerancia a las variaciones ambientales (de Manuel, 2000). Además, los géneros *Keratella* y *Polyarthra* presentan un aparato masticador virgado, que les permite succionar selectivamente fluidos celulares (Nogrady *et al.*, 1993).

La dominancia de *Collotheca cf. pelagica* pudo obedecer a que este rotífero es considerado depredador de emboscada, tanto de fitoplacton como de zooplancton (Meksuwan *et al.*, 2013), mientras que la de los nauplios pudo ser el resultado de la alta tasa de renovación del embalse. Además, esta predominancia de estadios larvales indicaría un gran esfuerzo reproductivo y una alta tasa de mortalidad de los copépodos, puesto que muy pocos individuos alcanzaron el estado adulto (Simões *et al.*, 2008). La menor proporción de los adultos (<0,08) sugiere condiciones adversas que afectan el reclutamiento de las larvas hacia los estadios más avanzados, como podrían ser la falta de alimento adecuado o la depredación (González *et al.*, 2002). También se debe tener en cuenta que dichos estadios larvales incluyen los seis taxones de copépodos hallados, así como individuos en diferentes etapas de desarrollo.

La figura 125 muestra el registro fotográfico de algunos taxones del zooplancton encontrados en el embalse San Lorenzo durante el 2018.

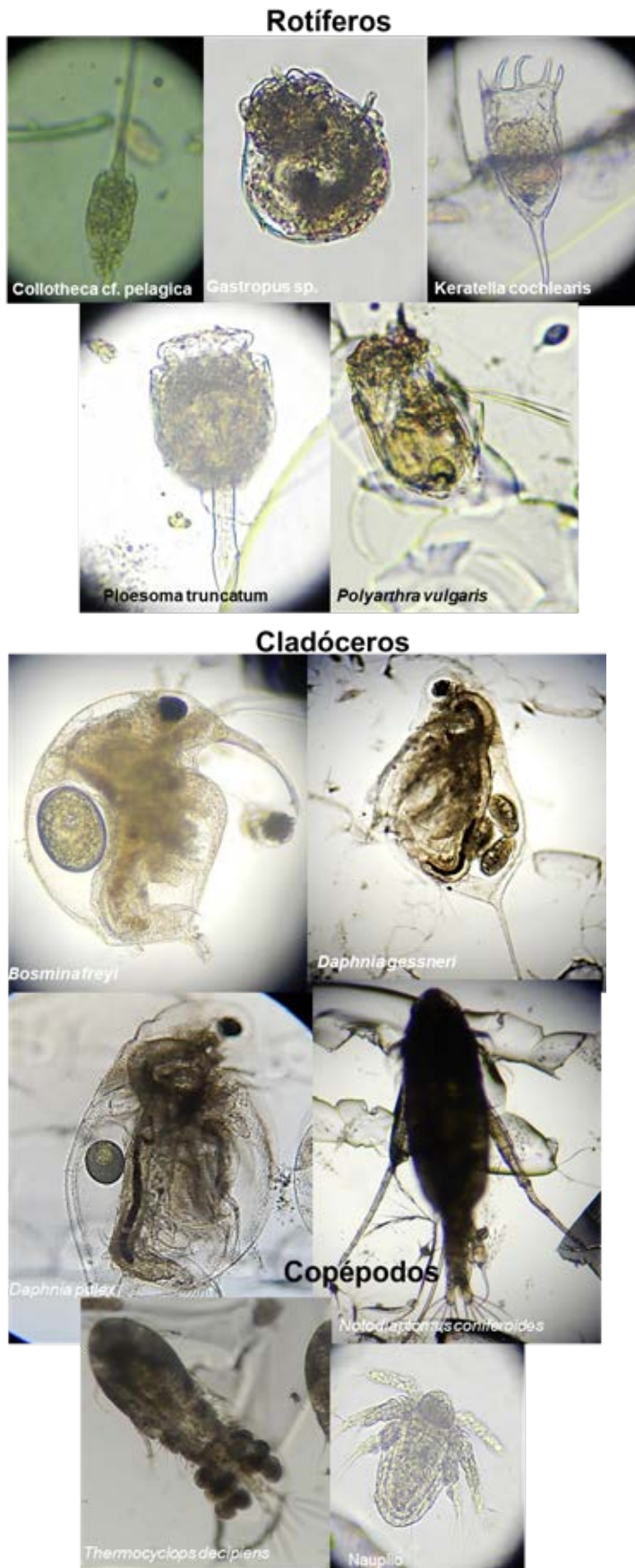


Figura 125. Algunos taxones del zooplancton registrados en el embalse San Lorenzo durante el 2018. *Fotografía:* Yuri Catalina López.

La densidad del zooplancton en los 27 muestreos presentó un amplio rango de variación, entre valores promedio bajos (22 ind/l, en junio de 2010), hasta valores considerados altos (519 ind/l, en junio de 2012), en relación con lo hallado en otros embalses colombianos (Villabona-González, 2012). Los valores de densidad de San Lorenzo fueron muy similares a los registrados en Punchiná y menores a los de embalses colombianos eutróficos e hipereutróficos (Giraldo-Giraldo y Villabona-González, en preparación). Además, coincidieron con lo registrado en embalses venezolanos oligo— y mesotróficos, como Tierra Blanca y El Andino (González *et al.*, 2011). Lo anterior coincidió con las concentraciones de PT que categorizaron al embalse como un sistema oligo— a mesotrófico, principalmente.

El GLM, ajustado a la familia gaussiana, evidenció que los sitios del embalse no tuvieron un efecto significativo sobre la estructura de la comunidad, lo cual difirió de lo registrado en el embalse Punchiná y en otros embalses colombianos (Universidad Católica de Oriente [UCO] e ISAGÉN, 2016; Villabona-Gonzales *et al.*, 2015), pero coincidió con el patrón hallado para el fitoplancton en San Lorenzo, lo cual indicó que ambas comunidades respondieron de forma similar a las condiciones poco variantes que se establecieron en el eje longitudinal y, al mismo tiempo, que tal vez el fitoplancton fue un recurso considerablemente importante para el zooplancton del embalse.

El mes tuvo efectos diferenciales sobre la estructura. Como ocurrió con el fitoplancton, en noviembre la densidad disminuyó, puesto que pasó de un promedio de 182 ind/l en junio y 152 ind/l en septiembre, a 101 ind/l. En septiembre la riqueza (Q0) fue en promedio 1,14 veces mayor que en junio y la diversidad de especies comunes Q1 aumentó (densidad AIC = 979,16, $p = 0,01668$; Q0 AIC = 422,51, $p < 2e^{-16}$; Q1 AIC = 356,79, $p = 1,06e^{-9}$). El año tuvo un efecto muy similar a lo ocurrido en Punchiná, con valores significativamente superiores de densidad y riqueza en 2012 ($\bar{x} = 239$ ind/l; 25 taxones), 2016 ($\bar{x} = 213$ ind/l), 2017 ($\bar{x} = 255$ ind/l; 26 taxones) y 2018 ($\bar{x} = 179$ ind/l; 23 taxones), en comparación con el 2010 ($\bar{x} = 26$ ind/l; 15 taxones) (figura 126). El incremento en 2012 coincidió con la tendencia de hipereutrofia que se reportó en el embalse, cuando ingresaron elevadas concentraciones de fósforo desde los ríos Nare, San Lorenzo y Nusito.

La diversidad de especies comunes (Q1) fue 1,29 veces mayor en 2012; 1,48 veces en 2017; y 1,38 veces en 2018, en comparación con el 2010. Además, en el primer año de análisis, la diversidad de especies dominantes (Q2 AIC = 328,24, $p = 3,51e^{-8}$) fue 1,16 veces menor, en relación con el 2012, y 1,33 veces menor con respecto al 2017 y 2018. La temporada de sequía afectó negativamente la diversidad de especies dominantes, por lo que una comunidad de 21 taxones en promedio equivaldría a una comunidad virtual donde seis serían dominantes, mientras que en lluvias una comunidad virtual de 19 taxones en promedio equivaldría a una comunidad virtual donde también seis taxones serían dominantes. No obstante, esta diferencia no fue altamente significativa, puesto que el valor p del GLM estuvo cerca al 0,05 (0,043) (figura 126).

A diferencia de lo registrado en los pocos estudios sobre diversidad verdadera que existen en Colombia (Arias, 2019; Hoyos-Rincón y Osorio-Santa, 2018), en este estudio, la riqueza y la diversidad de especies comunes y dominantes varió en función de los cambios en la escala temporal. Pedrozo *et al.* (2012) observaron una tendencia de mayor riqueza después del llenado de un embalse en Brasil, lo cual también se asoció con un aumento en el número de organismos. En estos sistemas controlados por pulsos naturales y artificiales, los detalles de lo que ocurre después de esta etapa y la respuesta de las comunidades son impredecibles (Pedrozo *et al.*, 2012). Particularmente, en San Lorenzo es claro que, después de más de 25 años de operación, en los últimos años ha habido una tendencia de aumento en la colonización y diversidad del zooplancton, probablemente relacionada con la disponibilidad en cantidad y calidad de alimento, como se ha registrado en otros embalses (Takahashi *et al.*, 2009).

Los fenómenos climáticos solo influyeron en la densidad, puesto que de acuerdo con el GML, ajustado a gamma inverso ($AIC = 890,43$, $p = 1,29e^{-8}$), durante el fenómeno de La Niña, el zooplancton —al igual que el fitoplancton— fue menos abundante (figura 126). Se ha documentado que la alteración del clima puede influir en la dinámica del plancton y su biodiversidad, debido a que es un mecanismo de respuesta a la variabilidad climática (Hernández-Roa, 2014), y durante La Niña las fuertes lluvias causan una inestabilidad del agua en los embalses que causan perturbaciones externas atípicas (Câmara *et al.*, 2015).



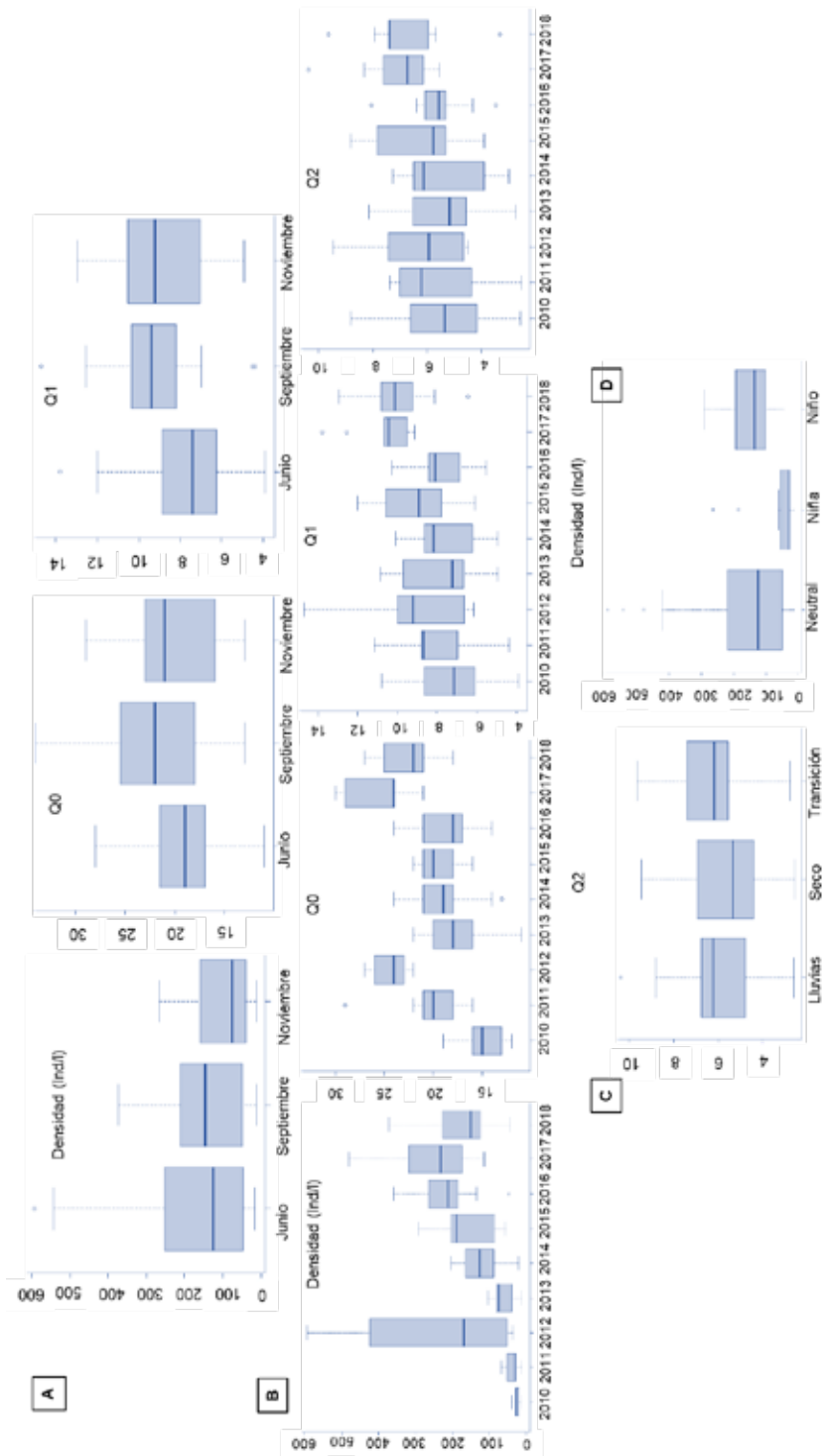


Figura 126. Distribución espacial y temporal de la densidad y de la diversidad verdadera de zooplancton en el embalse San Lorenzo entre el 2010 y 2018. a) Mes; b) año; c) temporada; d) período ENSO.

5. Discusión aspectos químicos y físicos de los embalses Punchiná y San Lorenzo

Los embalses Punchiná y San Lorenzo presentaron temperaturas cálidas, propias de la ubicación geográfica donde se encuentran. Las capas más cálidas de agua se ubicaron entre la subsuperficie (P1) y el fin de la zona fótica (P2); en esta misma zona se ubicó una termoclina que podría ser más estable en el embalse San Lorenzo debido al mayor gradiente de temperatura entre ambas capas (2,4 °C de diferencia), mientras que para el embalse Punchiná este fue menor (1,03 °C). Sin embargo, en embalses tropicales, como lo plantea Lewis (1987), la estabilidad térmica es menor en comparación con lo que se encuentra en climas templados, debido a una mayor variabilidad en cortos períodos del epilimnion, causada por eventos de vientos fuertes o períodos de baja incidencia de radiación solar.

Las temperaturas del embalse Punchiná presentaron variabilidad tanto a lo largo del eje del embalse como hacia la profundidad. En la EC3, las temperaturas oscilaron entre 23,1 °C y 24,4 °C en superficie; valores típicos para sistemas lenticos de la zona (Benjumea Hoyos *et al.* 2020). El escaso gradiente hacia el fondo demostró que este es un punto de monitoreo generalmente mezclado. Esto, asociado principalmente a su poca profundidad y, por ende, a una mayor influencia del esfuerzo del viento sobre la columna de agua, lo cual provoca un proceso de mezcla importante, tal como lo afirman Imberger y Parker (1985). Los puntos de monitoreo más limnéticos, EM2 y EP3, mostraron rasgos más cálidos con temperaturas medias superficiales superiores a los exhibidos en EC3. Este comportamiento evidenció la presencia de termoclinas más marcadas en estas 2 estaciones, las cuales se encontraron entre la zona de subsuperficie y final de la zona fótica (P1 y P2, respectivamente) y en promedio presentaron un gradiente de temperatura media de 1,5 °C entre estas dos profundidades para ambos puntos de medición. Para los estratos más profundos, P3 hasta el fondo, los gradientes de temperatura fueron bajos, de tal forma que presentaron diferencias de 0,2 °C en promedio.

La evolución histórica de la temperatura en el embalse Punchiná no evidenció una relación directa con los eventos macroclimáticos del ENSO y durante el período analizado; caso contrario se ha presentado en embalses tropicales como Amaní (Marín, 2015) y La Fe (Román-Botero *et al.*, 2013).

El embalse San Lorenzo mostró una capa epilimnética más pronunciada que el embalse Punchiná, y también ubicada entre las profundidades P1 y P2. Luego de P3 se presentó una disminución progresiva de la temperatura con la profundidad, sin marcar un cambio evidente en esta variable. El comportamiento de los perfiles de temperatura no presentó diferencias significativas entre puntos de monitoreo y fueron relativamente homogéneos; caso contrastante con el embalse Punchiná, donde la cola no evidenció una estratificación pronunciada. Aunque los períodos reportados como El Niño y la influencia del ciclo anual lluvia-sequía mostraron alguna influencia sobre el comportamiento de la temperatura, los cambios

principales en la temperatura del cuerpo de agua pudieron estar asociados principalmente a las condiciones hidrológicas de los afluentes y a la operación del sistema de generación de energía. Adicionalmente, para tiempos de retención hidráulico de 4,1 y 52,1 días en Punchiná y San Lorenzo, se podría asegurar que presentaron estratificaciones inestables, en contraste con lo que plantean González *et al.* (2004) y Henry (1999), quienes hablan de estratificación térmica estable en embalses con tiempos de residencia mayores a 200 días.

La conductividad eléctrica en ambos embalses fue baja y no superó en promedio general los 40 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en el período de estudio. Este valor es típico de aguas con baja carga de en iones, dentro de los cuales podrían estar las formas solubles de nutrientes, carbonatos, bicarbonatos e iones asociados a la dureza. Los resultados obtenidos para estos ambientes lén-ticos en relación con la concentración de sólidos en solución estuvo por debajo de sistemas de montaña colombianos similares como el embalse La Fe (Ramírez, 2015; Román-Botero *et al.*, 2013) y El Peñol (Bedoya, 2017). En términos generales, la conductividad evidenció homogeneidad espacial, tanto en el eje vertical de la columna de agua como horizontal en el sentido de flujo hacia la presa. Esta situación sugiere un sistema acuático mezclado, hecho que contrasta con los gradientes de temperatura encontrados en ambos embalses, puesto que no se evidenció mediante esta variable una estratificación química influenciada por los cambios de temperatura, principalmente relacionados con la profundidad. Caso contrario sucede en los embalses La Fe (Ramírez, 2015) y Porce II (Largo, 2011), donde se presentaron aumentos de conductividad en el perfil vertical y horizontal, respectivamente. En cuanto al comportamiento temporal, los cambios se asociaron principalmente a las épocas climáticas, en especial al período seco, cuando tanto para el embalse Punchiná como San Lorenzo se dieron las máximas conductividades medias históricas, lo cual se podría vincular a la concentración de iones en solución debido a un menor volumen de agua durante estas condiciones climáticas. Situación similar se presentó en los embalses de Sau (Armengol *et al.*, 1999) y Riogrande II (Mazo *et al.*, 2015), donde los cambios de conductividad se relacionar principalmente a las variaciones climáticas.

En el embalse Punchiná los valores de pH presentaron una tendencia muy cercana a la neutralidad a nivel espacial (profundidad y estaciones). Adicionalmente, esta variable permaneció considerablemente estable en el análisis histórico, hecho que contrastó con lo evidenciado en el embalse San Lorenzo, donde el pH presentó variaciones significativas con la profundidad, al punto de tender a la disminución del potencial a medida que se descendió en la columna de agua, mientras que en Punchiná el perfil de pH fue homogéneo con una leve tendencia al aumento en las zonas más profundas. En este sentido, el embalse San Lorenzo tuvo un comportamiento típico, según lo plantean Roldán y Ramírez (2008), para embalses tropicales, y lo encontrado en otros ambientes similares como el embalse La Fe (Ramírez, 2015) y El Peñol (Aguirre *et al.*, 2007), donde la zona hipolimnética presentó tendencias a la acidez. El contraste en el comportamiento de pH con la profundidad en Punchiná y San

Lorenzo también se puede asociar a las diferencias en las concentraciones de OD en las zonas más profundas, puesto que si bien ambos presentaron condiciones de oxígeno adecuadas, la tendencia de las concentraciones de OD en el embalse San Lorenzo fue siempre a estar por debajo de las concentraciones encontradas en Punchiná. Esto favorece la presencia de CO₂ y, por tanto, de ácido carbónico que beneficia una leve acidez en las zonas más profundas (Margalef, 1983; Wetzel, 2001).

La variación temporal con respecto a los años no presentó un patrón de comportamiento claro, con aumentos y descensos en el pH, pero siempre con tendencia a la neutralidad en ambos embalses. En relación con la influencia temporal de los períodos climáticos, las épocas secas en la evolución temporal presentaron los menores potenciales, debido a la influencia de una mayor temperatura en el agua, que ocasiona un aumento en la ionización una disminución eventual en el potencial de hidrogeniones.

Las concentraciones de OD en los embalses Punchiná y San Lorenzo mantuvieron unas magnitudes adecuadas para el sostenimiento de la vida acuática en la temporalidad de estudio. El embalse Punchiná presentó niveles de oxígeno superiores en toda la columna de agua, en comparación con los registrados en San Lorenzo. La poca variabilidad en la vertical de los perfiles de OD fue característico de un sistema mezclado, con muy débil estratificación, tal como se discutió anteriormente. Cabe resaltar que en las zonas más profundas no hay actividad fotosintética, por lo cual un factor adicional que aportaría OD en estos estratos estaría constituido por las corrientes de densidad de los afluentes, tal como lo plantean Marín (2015) en el embalse Amaní y Román-Botero *et al.* (2013) en el embalse La Fe. Adicionalmente, las altas concentraciones de oxígeno en toda la columna de agua fueron favorecidas por la poca presencia de material orgánico, asociado a las bajas concentraciones de DQO registradas en todo el embalse Punchiná durante el período de estudio, las cuales, en términos generales, estuvieron muy cercanas o asociadas a los límites de detección del método (LDM). Bajo las condiciones evidenciadas de esta variable, y en relación con las condiciones de temperatura, se puede clasificar al embalse Punchiná como un ambiente polimíctico, gracias a su baja profundidad y presencia de débiles estratificaciones (Roldán y Ramírez, 2008).

Por el contrario, se observó que el embalse San Lorenzo, aun cuando presenta buena disponibilidad en concentraciones de OD, sí reflejó históricamente gradientes más marcados en la columna de agua, principalmente entre el epilimnion y metalimnion (P1 y P2, respectivamente) del sistema acuático y con disminución progresiva hacia el fondo, pero sin llegar a condiciones de anoxia en los estratos más profundos (P4 y P5). Este comportamiento es típico en sistemas lénticos estratificados, tal como se ha observado en los embalses La Fe, Riogrande, Amaní y El Peñol (Bedoya, 2017; Marín, 2015; Mazo *et al.*, 2015; Ramírez, 2015). Los embalses Punchiná y San Lorenzo presentaron buena disponibilidad de oxígeno hacia el fondo, aspecto que contrasta con lo expuesto por Esteves (2011) y Ruttner (1953), quienes plantean que en sistemas tropicales el fondo es generalmente anóxico, debido a las

altas temperaturas de esta zona con el consecuente aumento de las tasas de mineralización hacia los estratos más profundos por ser zonas de acumulación de materia orgánica y nutrientes. En ese sentido, ambos embalses presentaron poca evidencia de demanda de oxígeno por materia orgánica (DQO y DBO), con valores bajos (muy cercanos o por debajo del LDM) de estas variables tanto a nivel espacial como temporal, influyendo este factor también en la buena disponibilidad del este gas durante todo el período de estudio.

Las concentraciones de OD fueron mayores en la profundidad subsuperficial (P1) tanto para el embalse Punchiná como San Lorenzo, lo cual es típico en sistemas lénticos debido a la mayor influencia del fitoplancton en esta zona por los procesos de fotosíntesis. En cuanto a los puntos de monitoreo, las estaciones asociadas a los ríos de entrada (EC3 en Punchiná y EM1 en San Lorenzo) presentaron históricamente una mayor magnitud en las concentraciones de oxígeno, gracias a las características más fluviales de estos sitios del embalse en comparación a las zonas más leníticas. Esto es común con lo observado en otros embalses tropicales (Aguirre *et al.*, 2007; Mazo *et al.*, 2015). En la relación del OD con la condición trófica no se observó el patrón de comportamiento propuesto por Roldán y Ramírez (2008), para condiciones de eutrofia, puesto que se plantea que las concentraciones de este gas serán altas en la superficie y bajas o nulas en el fondo. Esto no se evidenció históricamente: durante el período de estudio toda la columna de agua estuvo bien oxigenada de superficie a fondo, incluso en condiciones de tendencias eutróficas.

Los SST guardaron una estrecha relación con la turbidez y adecuada penetración de la luz en el cuerpo de agua. Estos componentes a su vez se asociaron directamente con la producción primaria y en el flujo de energía dentro de estos sistemas lénticos. Los SST, espacialmente, presentaron valores más altos en la zona de la cola de ambos embalses EC3 y EM1 (para Punchiná y San Lorenzo, respectivamente), lo cual estuvo asociado a los aportes de detritus o sólidos en las corrientes afluentes. Adicionalmente, el comportamiento en función de la profundidad fue similar en ambos sistemas con los menores valores en la superficie y una leve tendencia de incremento hacia el fondo, lo cual guarda relación con posibles procesos de resuspensión de sedimentos en esta zona y con corrientes intrusivas que se profundizan y tienden a aumentar esta carga de sólidos. Comportamientos de este tipo han sido evidenciados en el embalse Amaní (Marín, 2015) y El Peñol (Bedoya, 2017). A nivel del eje longitudinal también se registraron similitudes entre Punchiná y San Lorenzo, con una reducción en las concentraciones de SST conforme se avanzó hacia la presa. Esto gracias a que son sectores con características más lacustres que las colas y, por tanto, el material en suspensión disminuyó porque los procesos de sedimentación se acentúan sobre las partículas de mayor peso en las estaciones precedentes. En términos del promedio histórico global de SST, los embalses Punchiná y San Lorenzo presentaron concentraciones bajas, con fluctuaciones en la temporalidad relacionadas con el régimen hidrológico, con mayor ingreso de material alóctono en lluvias y menor en sequías, procesos típicos asociados a las cuencas tributarias

(Benjumea Hoyos *et al.*, 2018; Paudel *et al.*, 2019). Los elementos que constituyen los SST y sus magnitudes en sistemas lénticos reflejan una relación estrecha y dinámica entre los aportes de los ríos, la producción autóctona, los procesos de resuspensión, la escorrentía y la sedimentación (Lindström *et al.*, 1999; Malmaeus y Håkanson, 2003).

Los nutrientes, representados en las distintas formas de nitrógeno y fósforo, son los precursores de los procesos de aumento en el nivel trófico en sistemas lénticos (Vollenweider, 1968). Este proceso tiene adicionalmente otras variables involucradas, entre las que se destacan la edad del embalse, el tiempo de retención hidráulico y los aportes desde la cuenca afluyente (Benjumea Hoyos *et al.*, 2018; Roldán y Ramírez, 2008; Wetzel, 2001;). Las concentraciones de nitritos tanto a nivel espacial como temporal fueron muy bajas y generalmente estuvieron cercanas o por debajo del LDM, aspecto típico en ambientes con muy buena disponibilidad de oxígeno, como fue el caso de los embalses Punchiná y San Lorenzo. Esta forma de nitrógeno es inestable y de paso intermedio en el proceso de nitrificación, el cual se vio favorecido en ambos ambientes acuáticos (Esteves, 2011; Roldán y Ramírez, 2008; Wetzel, 2001). De allí sus bajas concentraciones en la evolución histórica de ambos reservorios.

El NTK, que constituye la fuente de nitrógeno orgánico y amoniacal disponible para el proceso de nitrificación, no presentó variaciones importantes a nivel espacial en el embalse Punchiná, pero en San Lorenzo se presentaron estadísticamente diferencias significativas a nivel de las profundidades y sitios de monitoreo. No obstante, al comparar la media global histórica entre estaciones y profundidades de ambos embalses no se observó una diferencia ambientalmente significativa: Punchiná tuvo 0,79 mg/l de NTK y San Lorenzo, 0,76 mg/l de NTK. Los registros de esta variable se consideran bajos en comparación con embalses tropicales como El Peñol (Aguirre *et al.*, 2007) y sistemas templados como los embalses Travis y Lyndon B. Johnson, en Estados Unidos (Gámez *et al.*, 2019), donde la media de esta fracción de nitrógeno fue muy superior. Estos bajos valores se pueden asociar con aportes alóctonos moderados desde los afluentes, además de que las condiciones aerobias de ambos embalses favorecieron la rápida transformación de esta fracción de nitrógeno a nitratos, los cuales representaron la mayor proporción de nitrógeno en los embalses Punchiná y San Lorenzo.

El nitrato no presentó variaciones significativas en cuanto al componente espacial, al igual que el NTK, con lo cual se puede hablar de una estabilidad en sus concentraciones a nivel de la columna de agua y puntos de monitoreo. Esta forma de nitrógeno es de gran relevancia gracias a su influencia directa en los procesos de eutrofización (Vollenweider, 1968; Wetzel, 2001), puesto que se convierte en la principal fuente de nitrógeno para el fitoplankton. Se observó una leve diferencia entre las concentraciones promedio de ambos sistemas (1,07 mg/l y 0,87 mg/l para los embalses Punchiná y San Lorenzo, respectivamente), aunque los resultados históricos estuvieron por encima de embalses como Riogrande II (promedio de 0,66 mg/l), un embalse tropical utilizado para potabilización (González y Palacio, 2013). En la relación del nitrógeno con los factores temporales, tanto el nitrato como el NTK tendieron a

augmentar con los años, lo cual se asocia con lo planteado por Tundisi (1985): estos sistemas de embalses son considerados concentradores y digestores de diferentes elementos alóctonos provenientes de la cuenca. Adicionalmente, los embalses también pueden considerarse como testigos de información fisicoquímica y ecológica en cuanto a las transformaciones ocurridas con el tiempo. El comportamiento del NTK presentó una relación más evidente con los procesos climáticos en ambos embalses a diferencia de los nitratos, puesto que se observaron registros con tendencia al aumento para las épocas climáticas secas y de transición, las cuales se relacionan directamente con el evento de El Niño registrado en el período de estudio. Este fenómeno se puede relacionar a una disminución en los volúmenes de agua con la subsiguiente concentración de estas formas principalmente orgánicas de nitrógeno. Por último, el comportamiento de las formas de nitrógeno asociado con su influencia en los procesos de eutrofización se relaciona con una evolución histórica de oligo— a mesotrofia, según el comportamiento expuesto con el aumento de sus concentraciones con los años; no obstante, estas concentraciones se mantuvieron en un rango bajo, de acuerdo con lo propuesto por Esteves (2011) para la clasificación de la eutrofización por nitrógeno.

El PT en los embalses Punchiná y San Lorenzo no presentó variaciones significativas considerables a nivel espacial, tanto a nivel de la columna de agua como del eje longitudinal. Sin embargo, se observó que San Lorenzo (0,049 mg/l) presentó concentraciones medias relativamente menores que las encontradas en Punchiná (0,094 mg/l). Con base en el comportamiento de las concentraciones se utilizó la metodología para la evaluación de la eutrofización de lagos cálidos tropicales (Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente [CEPIS], 2001). Claramente, el factor estado trófico fue el que presentó un comportamiento estadísticamente significativo con esta variable y se observó que el embalse Punchiná presentó mayores probabilidades de situarse en un estado entre oligotrófico-mesotrófico, con excepción del año 2016, en el cual fue principalmente mesotrófico; para el año 2011, las mayores probabilidades fueron de mesotrofia-eutrofia; y en el año 2012 presentó probabilidades principalmente de eutrofia-hipereutrofia. Es de anotar que estos dos últimos años fueron excepcionalmente lluviosos, lo cual influyó en el proceso de aportes alóctonos desde la cuenca por procesos de escorrentía y lixiviación de sus laderas. Desde el 2013 al 2015 el embalse fue tendiendo a la oligotrofia, pero entre 2016 y 2018 cambió esta tendencia hacia mayor probabilidad de mesotrofia. San Lorenzo también presentó variaciones en su condición trófica. Se observó que osciló entre la oligotrofia y la mesotrofia, excepto en 2011 y 2012, años de intensas lluvias, cuando tendió a una eutrofización más intensa, especialmente en el 2012 y en 2015 cuando presentó la menor probabilidad de eutrofización. Sin embargo, en términos generales, las mayores probabilidades fueron de tendencias ultraoligotróficas y oligotróficas. Estos procesos de evolución en el estado trófico son condiciones normales debido al tiempo y la acumulación de nutrientes. Un ejemplo de ellos es el embalse Monaicito-Piedra Azul (Venezuela), donde se observó que en los primeros 20 años el embal-

se presentó un comportamiento mesotrófico y, a partir de allí, por efectos de la acumulación del fósforo en el vaso, la condición del embalse pasó a eutrófica (Espinosa *et al.*, 2012).

Los valores registrados de FeT en el embalse Punchiná presentaron un valor medio histórico de 0,97 mg/l, la distribución espacial presentó valores más altos para la EC3, seguida de EM2 y EP3. Las mayores concentraciones en la zona de presa se asociaron con los aportes de cargas de material orgánico e inorgánico provenientes de las cuencas afluentes al embalse. El comportamiento de las concentraciones en los dos puntos de monitoreo restantes (EM2 y EP3) podría indicar que los procesos de liberación de compuestos férricos desde el fondo no fueron significativos en la columna de agua debido al corto tiempo de retención del embalse (4,1 días aproximadamente). Para San Lorenzo, el FeT presentó una concentración media histórica menor (0,59 mg/l), lo cual contrastó con el embalse Punchiná. En general, las estaciones EM1 y ECSLOR registraron las mayores concentraciones medias de este mineral, debido a que fueron las más influenciadas por las entradas de los sedimentos de las cuencas aportantes. Para ambos sistemas se presentaron diferencias significativas de las concentraciones con la profundidad y se produjeron los menores registros en las zonas epilimnéticas y las mayores en las hipolimnéticas. Esto se encuentra asociado directamente con la presencia de OD en la columna de agua, el cual ayuda a la precipitación de este elemento y al aumento general de las concentraciones hacia el fondo. Comportamientos similares se han registrado en el embalse Riogrande II (Arcos-Arango *et al.*, 2010), donde se tuvieron concentraciones de hasta 0,3 mg/l en el límite de la zona fótica y de hasta 1,4 mg/l en el fondo. Esto se equipara con lo presentado en la laguna Hinze en Australia (Zaw y Chiswell, 1999), donde el hierro en el epilimnion fue menor de 0,2 mg/l, con valores de OD superiores a 5 mg/l, mientras que en el hipolimnion este metal tendió a aumentar significativamente debido a un descenso considerable en las concentraciones de OD en esta zona.

Las formas de azufre cuantificadas en Punchiná y San Lorenzo fueron los sulfuros, los cuales son la combinación del azufre con algún otro elemento químico. En términos generales, los valores medios fueron bajos en ambos sistemas, con promedios generales históricos de 0,8 mg/l y 0,65 mg/l en Punchiná y San Lorenzo, respectivamente. Este comportamiento se asoció también con la buena disponibilidad de OD en toda la columna de agua durante el análisis histórico desarrollado, puesto que en ambientes cuyo epilimnio es anóxico los valores de sulfuros tienden a presentar concentraciones superiores a los 50mg/l (Roldán y Ramírez, 2008), esto gracias a la presencia del ácido sulfhídrico (H_2S). Un comportamiento que contrasta con lo planteado por diversos autores (Esteves, 2011; Roldán y Ramírez, 2008; Wetzel, 2001) es lo encontrado en relación con las concentraciones medias durante el período de lluvias, las cuales tendieron a ser más bajas que durante la época seca, debido a que se ha evidenciado que las lluvias son grandes aportantes de elementos azufrados, tanto por los compuestos de azufre en la atmósfera como por la disolución de rocas y demás compuestos asociados a la litología de la zona.



- iD *María Isabel Ríos-Pulgarín*
- iD *Carlos Augusto Benjumea-Hoyos*
- iD *Silvia Lucía Villabona-González*
- iD *Carlos Eduardo Giraldo*

**Análisis general de
tendencias en el
comportamiento limnológico
de los ríos y embalses del
sistema Calderas–Punchiná–
San Lorenzo**





1. Introducción

Los mecanismos que vinculan los cambios hidrológicos y la estructura de las comunidades acuáticas en ríos están estrechamente relacionados con las condiciones de hábitat, las cuales a su vez dependen del régimen de caudales circulantes (Bunn y Arthington, 2002; Ríos Pulgarín *et al.*, 2016b). Si bien la calidad química del agua siempre ha sido protagonista en nuestras explicaciones de los cambios en la diversidad biológica, una visión integral de cualquier río debe involucrar el ciclo hidrológico y la respuesta particular de cada sistema frente a su variabilidad en el tiempo. Dicha respuesta singular se basa en aspectos naturales como la geomorfología e hidrología, que han direccionado los procesos adaptativos de las especies a nivel local. Pero también hay singularidad en las afectaciones sobre la cobertura vegetal y el recurso hídrico en cada microcuenca. Más aún cuando se trata de sistemas regulados por embalses. En este escenario, fuentes de variabilidad adicionales como los fenómenos macroclimáticos generan nuevas interrogantes sobre las respuestas de las comunidades bénticas o la ictiofauna en condiciones en las cuales convergen múltiples factores, puesto que eventos multianuales que históricamente hacen parte de la hidrología, como El Niño, pueden actuar en sinergia con la regulación, al punto de alterar la dinámica de los ecosistemas. Nuestra capacidad para gestionar y/o conservar los ríos andinos está sujeta a reconocer y entender esa compleja dependencia entre los organismos, su hábitat y el particular régimen hidrológico del río en dichos escenarios de intervención y cambio global.

La variación en la abundancia y diversidad de algas, macroinvertebrados o peces, así como la presencia de bioindicadores, siguen siendo una importante fuente de información del estado de los ríos y su evolución, dado que cada una de estas comunidades responde a los cambios ambientales en escalas de tiempo y espacio diferentes, de las cuales, las primeras son las pequeñas comunidades bentónicas (Peña-Salamanca *et al.*, 2005), en comparación con organismos móviles de mayor tamaño como los peces. Además, representan niveles tróficos diferentes, de modo que los cambios en la oferta de

recursos se reflejan de manera diferencial. Por ello, analizar la hidrobiota fluvial como un conjunto, permite tener una visión integral del sistema.

Los embalses, como sistemas particulares, tienen la característica de ser colectores de eventos y presentar dinámicas en su comportamiento fisicoquímico potencialmente diferentes a las que se dan en ecosistemas lénticos como lagos, humedales y ciénagas, y esto se debe a su origen y operación hidráulica (Tundisi y Matsumura-Tundisi, 2008). Su presencia en diferentes ubicaciones geográficas y la sensibilidad que presentan ante los diferentes cambios ambientales y usos de sus cuencas abastecedoras los hacen relevantes como objeto de estudio en función de sus variaciones y evolución fisicoquímica. Es por esto que el comportamiento de las diferentes variables fisicoquímicas en los embalses merece un análisis continuo en función del tiempo y espacio, para que —en conjunto con los aspectos bióticos y ambientales en general— sirvan de herramienta para una adecuada gestión y manejo de este recurso hídrico.

Dentro de los embalses, el fitoplancton ha sido ampliamente utilizado como un indicador de la calidad general del agua por la gran diversidad de especies, la rápida tasa de crecimiento y la facultad de responder rápidamente (días u horas) a los cambios físicos, químicos y biológicos que pueden ocurrir en las masas de agua por procesos naturales o actividades antrópicas (Tundisi y Straskraba, 1999). Así mismo, la estructura del zooplancton es altamente sensible a las variaciones ambientales, al punto de ser influenciada por numerosos factores como el tiempo de retención del agua, la temperatura, el estado trófico, la calidad y la disponibilidad de alimento, la competencia y la depredación (Zapata *et al.*, 2019). Por lo anterior, es claro que el comportamiento histórico en la composición, densidad, estructura y distribución de estas comunidades puede ser un indicador altamente eficiente de la calidad ecológica y de las alteraciones naturales o antrópicas de los embalses (Bonecker *et al.*, 2013; González *et al.*, 2003).

2. Patrones y tendencias

2.1. Análisis espacial de tendencias para el sistema Calderas

Entre 2016 y 2018 las comunidades acuáticas del sistema Calderas fueron dominadas por algas perifíticas de las divisiones con alta plasticidad fenotípica y amplios gradientes de tolerancia como *Bacillariophyta* (diatomeas) y *Cyanobacteria*, en particular fueron importantes los géneros *Cymbella*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Achnanthes*, *Ulnaria*

y *Navicula* sp. La asociación de macroinvertebrados fue dominada por *Ephemeroptera*, *Tricoptera*, *Coleoptera* y *Díptera*, especialmente las familias *Elmidae*, *Baetidae*, *Lep-toceridae*, *Leptohyphidae* y *Chironomidae*. Al igual que en el ficoperifiton, los géneros dominantes son generalistas, pero indicadores de buena calidad en su mayoría, con gran diversidad de hábitos y presentan adaptaciones morfológicas frente a la variabilidad de los caudales y el arrastre. La comunidad íctica solo presentó 11 especies, en su mayoría endémicas, principalmente pequeños siluriformes de la familia *Astroblepidae* y *Chara-ciformes* como *Brycon henni* (sabaleta), única especie reófila, importante en la pesca que presenta períodos de veda. Todas las especies de las diferentes comunidades están morfológicamente adaptadas para la variabilidad hidrológica.

El análisis multivariado exploratorio sugirió que la riqueza de macroinvertebrados se correlaciona positivamente con la temperatura, más que a cualquier otra variable fisicoquímica en el sistema Calderas. Esto es soportado por la regresión lineal, donde los sitios y las muestras con mayores temperaturas mostraron una mayor riqueza de especies, con un incremento promedio de 5,29 especies por cada grado de temperatura incrementado ($p = 9,02e^{-10}$; $r = 0,66789$; pendiente = 5,2885). Sin embargo, es de resaltar que los sitios con regulación presentaron en promedio una menor riqueza bajo temperaturas similares. Esto fue soportado por el análisis de varianza-covarianza (ANCOVA) que, aunque denota pendientes similares ($p = 0,9187$) entre sitios regulados y no regulados, exhibe una media inferior para la riqueza de los sitios regulados. Para el caso de los peces, el análisis multivariado exploratorio mostró resultados similares a los de los macroinvertebrados, donde la riqueza y la abundancia se correlacionan positivamente a la temperatura, más que a cualquier otra variable fisicoquímica. Esto fue soportado por las regresiones lineales, tanto para la riqueza (figura 127) como para la temperatura (figura 128), donde los sitios y las muestras con mayores temperaturas evidenciaron una mayor riqueza de especies y abundancia de individuos. Sin embargo, es de resaltar que los sitios sin regulación presentaron casi el doble de individuos que los sitios regulados. Para el caso del perifiton, el análisis multivariado exploratorio no mostró patrones tan claros como los de macroinvertebrados y peces. No obstante, los sólidos disueltos totales (SDT) presentaron una correlación positiva con la riqueza (figura 124), resultados soportados por la regresión lineal ($r = 0,46508$; $p = 8,34e^{-5}$).

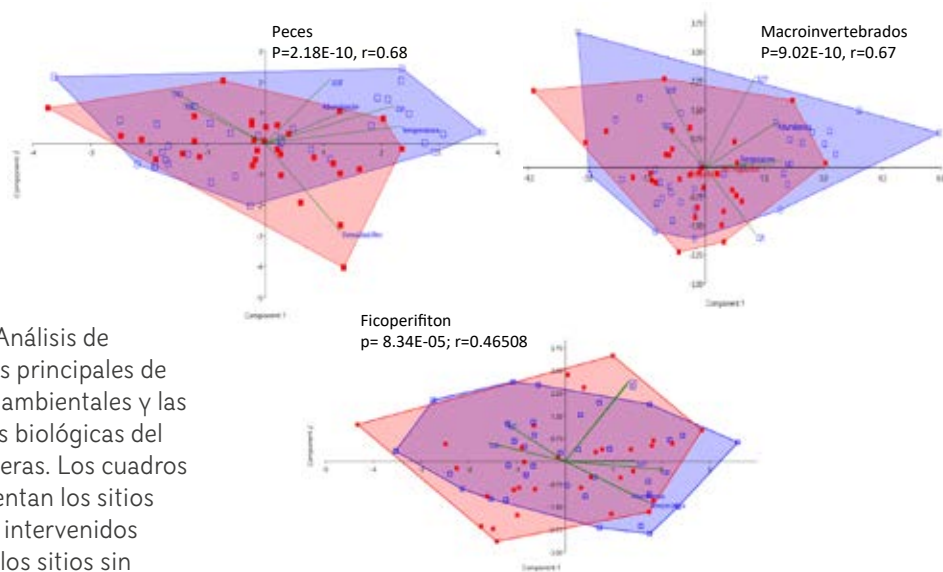


Figura 127. Análisis de componentes principales de las variables ambientales y las comunidades biológicas del sistema Calderas. Los cuadros rojos representan los sitios de muestreo intervenidos y los azules, los sitios sin intervención.

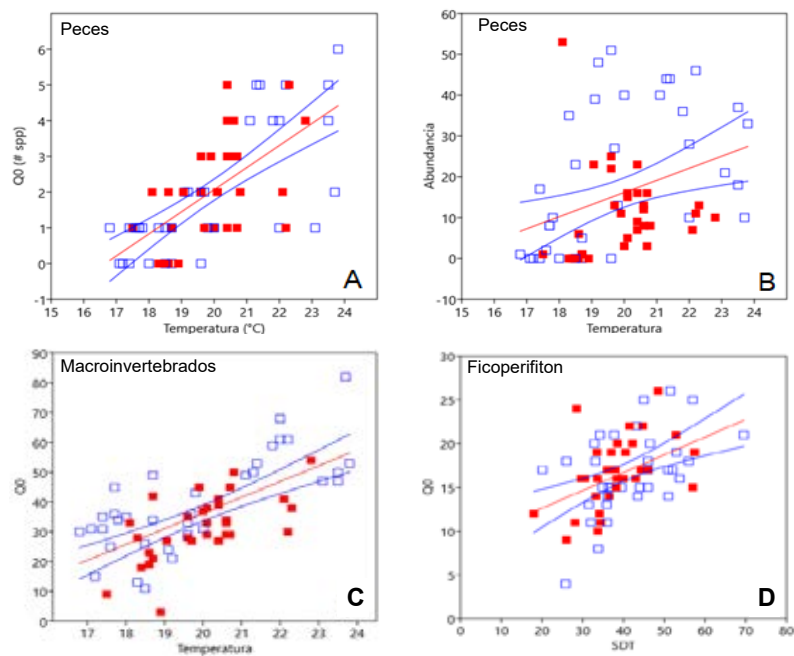


Figura 128. Regresión lineal entre la temperatura y los siguientes factores: a) la riqueza de especies de peces Q0; b) la abundancia de peces; c) la riqueza de macroinvertebrados; y d) representa la regresión entre SDT y la riqueza de perifiton. Los cuadros rojos denotan los sitios intervenidos y los azules, los sitios sin intervención.

Un análisis de regresión canónica con particionamiento jerárquico mostró el efecto de las diferentes variables ambientales y biológicas (oferta de recursos tróficos) del sistema sobre la riqueza y abundancia de peces. Si bien dicho análisis presentó un coeficiente relativamente bajo, fue significativo para ambas variables, $p < 0,05$ y $r^2 =$ entre 0,6 y 0,7 (figura 129). De acuerdo con los resultados, las variables ambientales fueron más importantes que las biológicas: la temperatura tuvo una mayor relación positiva con la riqueza, mientras que la abundancia tuvo una mayor relación con el pH. No obstante, la abundancia de macroinvertebrados es el segundo parámetro en importancia para explicar tanto las diferencias en abundancia como en riqueza de peces, mostrando una correlación positiva. De ello se concluye que la oferta de recursos tróficos juega un papel importante, a pesar de la preponderancia del control ambiental de la comunidad. Este efecto simultáneo de la temperatura y el pH, como de la oferta de recursos tróficos, ha sido documentado por Ríos-Pulgarín *et al.* (2016b) en ríos tropicales de piedemonte.

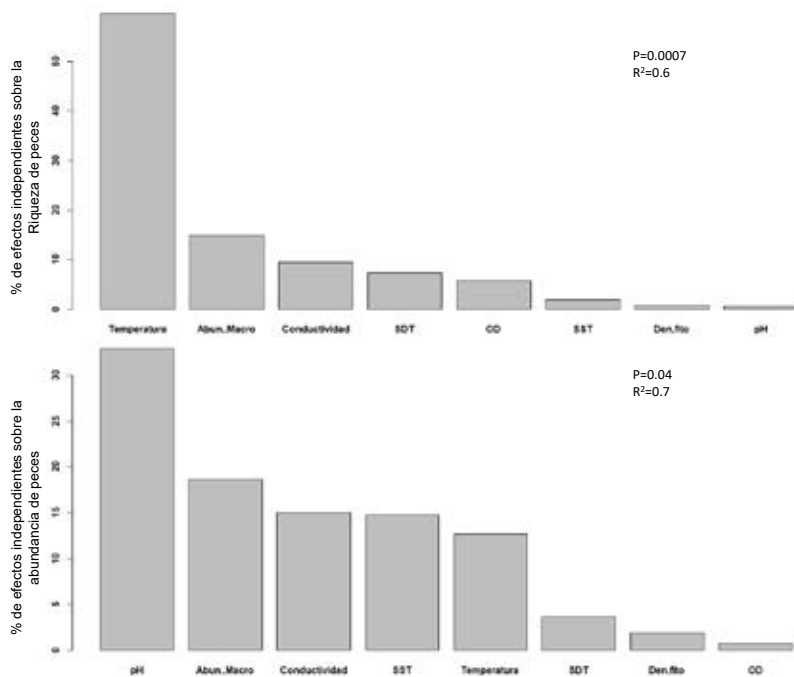


Figura 129. Regresión múltiple relacionando los efectos de las variables ambientales y biológicas sobre la riqueza y la abundancia de peces en el sistema Calderas entre 2016 y 2018

Si bien se presentó una disminución en la riqueza y/o abundancia de las diferentes comunidades durante 2017 y un cambio moderado en la composición de especies durante el fenómeno de El Niño, las comunidades acuáticas del sistema Calderas presentaron escasa variabilidad temporal entre 2016 y 2018 y fueron estructuradas principalmente por las diferencias espaciales asociadas al gradiente altitudinal de la cuenca, la cobertura vegetal y las condiciones de regulación, tales como la profundidad, temperatura del agua y el material suspendido. Bunn y Arthington (2002) han discutido ampliamente estas relaciones entre la geomorfología-hábitat-comunidad y ratifican el efecto determinante de la regulación sobre las características y la estabilidad del hábitat y la disponibilidad de recursos como la hojarasca. En este sentido, fue la quebrada La Arenosa, antes de la descarga (S5), la que ofreció mejores condiciones para todos los grupos, especialmente macroinvertebrados y peces, lo cual se reflejó en descriptores emergentes como la abundancia y la riqueza de especies. Así mismo, todos los grupos fueron más abundantes y diversos en los tramos del sistema no regulados, mientras que los tramos regulados, dada su pérdida de estacionalidad, presentaron una composición más pobre y con pocos cambios temporales. En el caso de los peces se presentó, además, un gradiente de incremento en la diversidad creciente entre el río Tafetanes y la quebrada La Arenosa, que coincidió con la disminución de la altitud y pendiente de las microcuencas.

2.2. Análisis de tendencias para el sistema Punchiná–San Lorenzo

2.2.1. Afluentes

Los ríos afluentes a los embalses Punchiná y San Lorenzo presentaron una comunidad perifítica dominada por la clase *Bacillariophyceae* (diatomeas) tanto en densidad como en riqueza. Sin embargo, también se encontró alta abundancia de *Chlorophyta* y alta riqueza de *Cyanobacteria*, todas representadas por géneros que pueden desarrollarse en un amplio rango de condiciones y soportan gradientes muy marcados, mediante especializaciones frente al estrés hidráulico y el déficit de luz asociado a la turbidez. Entre los géneros más frecuentes y abundantes destacaron los siguientes: *Oscillatoria*, *Navicula*, *Achnanthes*, *Lyngbya*, *Synedra* sp., *Encyonema*, *Gomphonema*, *Eunotia*, *Luticola*, *Nitzschia* sp., *Fragilaria*, *Cymbella*, *Ulnaria*, *Cylindrocystis* sp. Más del 50 % de las especies fueron clasificadas como raras, lo cual supone una utilización relativamente eficiente de los recursos en la comunidad algal de ambos sistemas. La alta densidad y relativamente baja riqueza es propia de ambientes regulados en los cuales la comunidad se desarrolla bajo condiciones de estrés (Casco y Toja, 2003; Pedraza-Garzón y Donato-Rondón, 2011).

Los macroinvertebrados más abundantes en los ríos San Carlos y Guatapé (Punchiná) fueron los gasterópodos como *Melanoides* y *Physella* (anteriormente conocido como *Physa*), *Ephemeroptera* de la familia *Baetidae*, chironomidos, tricópteros como *Leptonema*. En los ríos Nare, San Lorenzo y Nusito (Afluentes al embalse San Lorenzo), *Ephemeroptera* y *Tri-*

choptera fueron igualmente importantes, pero no los gasterópodos. En ambos casos se repitió la tendencia a la predominancia de especies con adaptaciones frente al arrastre, diversidad trófica y amplitud en usos del hábitat. La prevalencia de estas adaptaciones, tanto en las algas como en los macroinvertebrados, se corresponde con los principios expuestos por Bunn y Arthington (2002), según los cuales las especies acuáticas han evolucionado estrategias en su historia de vida, principalmente en respuesta directa al régimen natural de caudales que definen las características del hábitat.

La asociación de especies ícticas en los ríos del sistema Punchiná-San Lorenzo presentó relativamente pocas especies en cada afluente. En todos los casos, *Brycon henni* fue una especie abundante y frecuente, pero dadas las características de hábitat, en los ríos San Carlos y Guatapé se encontró más prevalencia de pequeños charácidos como *Characidium phoxocephalum*, mientras que en los ríos Nare, Nusito y San Lorenzo (menos profundos y con sustratos rocosos emergidos) fueron más importantes los siluriformes de las familias Astroblepidae y Loricaridae. En ambos sistemas se presentaron capturas de especies introducidas —*Micropterus salmoides* y *Oreochromis niloticus*—, pero en ninguna de las corrientes fueron abundantes, debido a características de hábitat desfavorables, como la escasa profundidad, que restringe su colonización (Baptiste *et al.*, 2018). Aún así, la asociación de especies pobres en reófilos reflejó el efecto de aislamiento generado por los embalses.

En el sistema Punchiná, el análisis exploratorio inicial no mostró patrones tan claros como los del sistema Calderas entre las relaciones de las variables fisicoquímicas y los indicadores de diversidad de los diferentes grupos taxonómicos. El análisis multivariado realizado sobre los afluentes, río Guatapé y San Carlos, sugirió que el comportamiento o estructura de las comunidades biológicas no presentaron una tendencia clara en el tiempo. Si bien se observó una correlación positiva con la riqueza de macroinvertebrados y otras variables ambientales como el nitrógeno total, demanda química de oxígeno (DQO) o coliformes y una correlación negativa con la abundancia de peces a lo largo del tiempo, dichas correlaciones fueron débiles y poco significativas ($p = 0,8$; $r = 0,03$) en relación con la influencia del sitio de muestreo ($p = 0,006$; $r = 0,56$). Esto es soportado por la regresión lineal (figura 130 y figura 131) y tampoco se encontró un efecto significativo de los fenómenos ENSO.

Los análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés) posteriores permitieron encontrar una asociación de los grupos de artrópodos y no artrópodos a los dos ríos bajo análisis. Los artrópodos *Ephemeroptera*, *Trichoptera* y *Plecoptera* (ETP) y otros artrópodos fueron mucho más abundantes en el río San Carlos que en el río Guatapé, donde los macroinvertebrados no artrópodos fueron mucho más abundantes, así como el conteo de coliformes totales. Estas diferencias no se presentaron para la riqueza. De manera similar, la comunidad de peces en el sistema Punchiná no mostró una asociación entre las variables fisicoquímicas y los indicadores de diversidad de macroinvertebrados, pero sí se evidenciaron diferencias entre los ríos bajo análisis (río San Carlos y río Guatapé) en términos de su

abundancia. Curiosamente, la relación se invirtió, con mayores abundancias de peces en el río Guatapé que en el río San Carlos. Para el caso del perifiton, las variables fisicoquímicas no mostraron un patrón claro de relación con la abundancia o la riqueza.

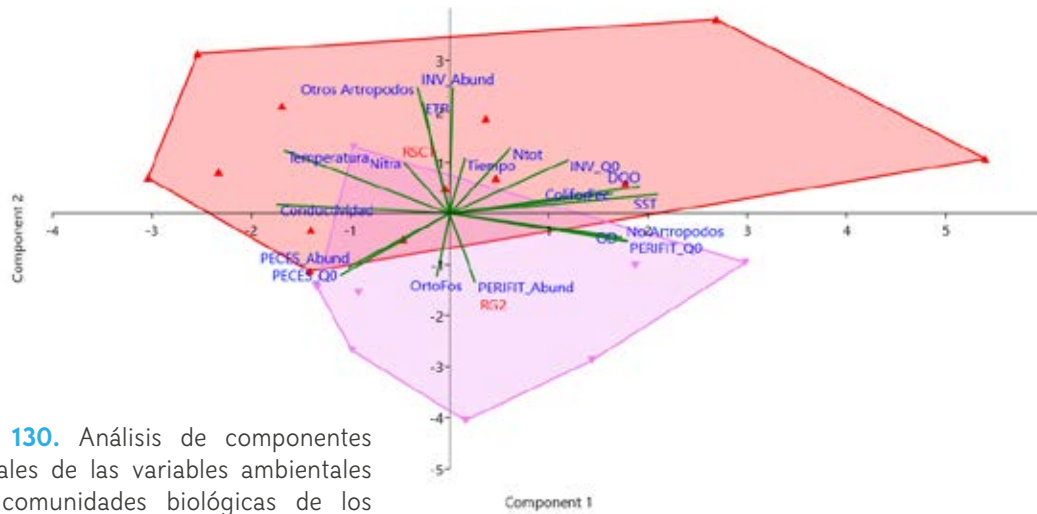


Figura 130. Análisis de componentes principales de las variables ambientales y las comunidades biológicas de los afluentes del embalse Punchiná. Los triángulos rojos representan el río San Carlos y los triángulos rosa, el río Guatapé.

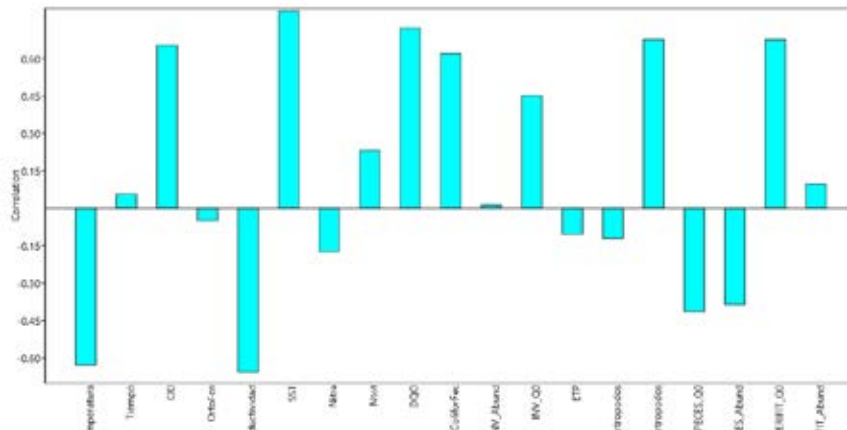


Figura 131. Análisis de correlación entre las variables ambientales y las comunidades biológicas de los afluentes del embalse Punchiná.

De manera similar, la comunidad de macroinvertebrados de los afluentes al embalse San Lorenzo no mostró patrones claros relacionados con las variables fisicoquímicas en el análisis exploratorio inicial. Sin embargo, los PCA permitieron encontrar una asociación de los grupos de artrópodos y no artrópodos en los tres ríos (Nare, San Lorenzo y Nusito). Tanto los artrópodos de importancia en bioindicación (ETP) como otros artrópodos fueron mucho más abundantes en los ríos Nusito y San Lorenzo, donde fueron menos abundantes los macroinvertebrados no artrópodos, así como el conteo de coliformes totales. Estas diferencias no se presentaron para la riqueza. Los análisis para la comunidad de peces y para la comunidad perifítica no mostraron un patrón de asociación a las variables fisicoquímicas. Es de notar, no obstante, que los coliformes fecales fueron más abundantes en el río Nare, donde la abundancia de peces fue menor. Si bien se presentaron disminuciones en las comunidades perifíticas durante algunos años, el comportamiento de las comunidades biológicas en el tiempo no presentó ninguna tendencia, y la variable tiempo solo presentó una positiva, pero poco significativa en relación con la concentración de nutrientes (figura 132 y figura 133).

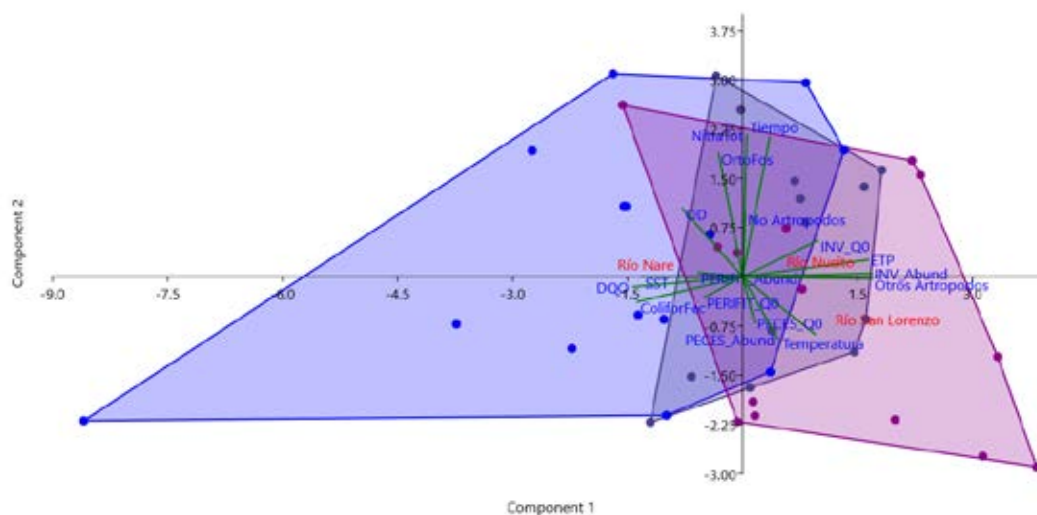


Figura 132. Análisis de componentes principales de las variables ambientales y las comunidades biológicas de los afluentes del embalse San Lorenzo. Los círculos azules representan el río Nare, los fucsia, el río San Lorenzo y los violeta, el río Nusito.

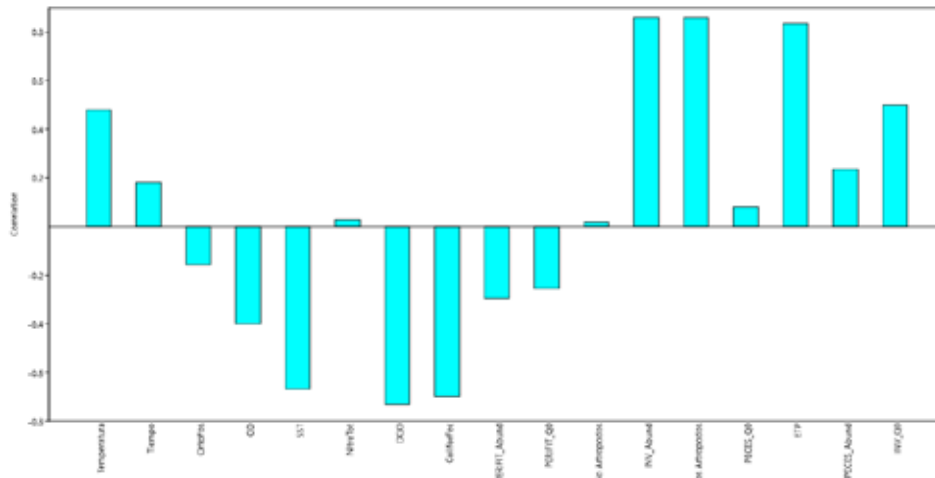


Figura 133. Análisis de correlación entre las variables ambientales y las comunidades biológicas de los afluentes del embalse San Lorenzo.

Un análisis de regresión múltiple con particionamiento jerárquico solo fue significativo en los afluentes del sistema Punchiná. Las mayores relaciones identificadas en el sistema Punchiná mostraron correlaciones positivas entre la densidad de ficoperifiton y la abundancia de macroinvertebrados ETP y la temperatura, mientras que se observó una relación negativa con los nitratos. Dicho análisis presentó un coeficiente $r^2 = 0,62$, y $p = 0,01$. Así mismo, se presentó una correlación positiva entre la riqueza ($r^2 = 0,83$) y la abundancia de peces ($r^2 = 0,57$) con sólidos suspendidos y una correlación negativa con la conductividad (figura 134). Aunque su correlación no fue significativa, oxígeno y conductividad fueron importantes para explicar tanto la abundancia como la riqueza de la ictiofauna, pero la densidad de las comunidades bentónicas, no. De ello se concluye que, en el sistema Punchiná, la oferta de recursos tróficos como perifiton fue más determinante para los macroinvertebrados, particularmente los ETP que ejercen pastoreo sobre el perifiton, mientras que en la ictiofauna predominó el control ambiental de la comunidad. El sistema San Lorenzo no presentó correlaciones significativas, sin embargo, se ratificó la importancia de variables como sólidos suspendidos totales (SST) y temperatura, así como la dependencia entre ficoperifiton y macroinvertebrados ETP. Martínez y Donato (2003), Effenberger *et al.* (2011), Winemiller *et al.* (2014) y Ríos-Pulgarín *et al.* (2016b) han demostrado el rol de las interacciones tróficas en la estructura de comunidades acuáticas durante períodos de estabilidad ambiental. Dicha

estabilidad puede derivarse de fenómenos macroclimáticos o de la regulación, de manera que es posible la presentación de variaciones considerables en la importancia relativa de las variables ambientales y las interacciones tróficas en el sistema entre ríos que presentan diferente grado de regulación.

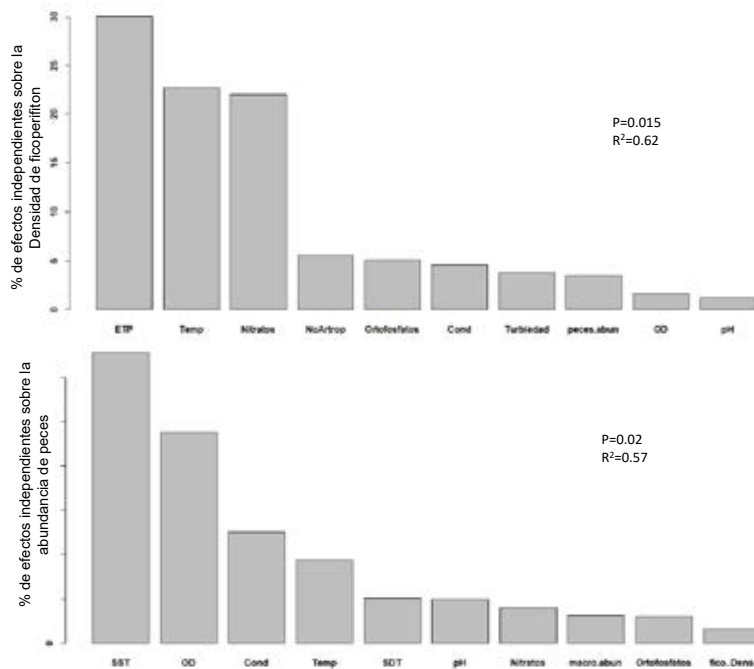


Figura 134. Regresión múltiple relacionando los efectos de las variables ambientales y biológicas sobre la densidad de ficoperifiton y la abundancia de peces en los afluentes del embalse Punchiná entre 2014 y 2018.

La temperatura tiene un efecto conocido sobre el metabolismo de los peces y el consumo de oxígeno, mientras que el pH afecta los procesos de intercambio en las agallas, tanto de oxígeno como de amonio, que genera toxicidad endógena. Además, el pH afecta el desarrollo de perifiton y, por tanto, la red trófica y la productividad del sistema (Ríos-Pulgarín *et al.*, 2016b). El escaso efecto de los nutrientes sobre el ficoperifiton podría responder a que ambientes ricos en cianobacterias (fijadores de nitrógeno) son un importante subsidio de nitrógeno autóctono en la biopelícula que puede ser aprovechado en lugar del circulante en la columna de agua (Peterson y Grimm, 1992).

Todos los grupos mostraron una notable variabilidad espacial. En el caso del embalse Punchiná, si bien las condiciones hidrogeomorfológicas de los afluentes fueron semejantes, los ríos San Carlos y Guatapé fueron afectados por diferente grado de regulación de embalses aguas arriba. Particularmente, el río Guatapé, que recibe las aguas turbinadas del embalse Playas y vertimientos puntuales. Ello ha creado condiciones de hábitat desfavorables para macroinvertebrados y peces, pero favorables para el ficoperifiton, dada la mayor concentración de nutrientes y el menor pastoreo en este sitio, condiciones que estuvieron acompañadas por un incremento de especies indicadoras de mala calidad ambiental, tales como el molusco *Melanoides* o dípteros adaptados a condiciones de mala calidad química y sedimentos finos o peces perciformes propios de sistemas lénticos como *Oreochromis* y *Micropterus Salmoides*.

En los afluentes al embalse San Lorenzo, las diferencias en la composición de especies evidenciaron las condiciones desfavorables del río Nare, en relación con los ríos San Lorenzo y Nusito. En particular, el efecto negativo de la minería con draga, que incrementa la turbidez, remueve el lecho y compacta los sustratos, así como la pérdida de cobertura vegetal que reduce la oferta de hojarasca. Bajo estas condiciones se reduce la oferta de hábitat y recursos tróficos para muchas especies de artrópodos (Ríos-Pulgarín *et al.*, 2016a), así como para peces bentónicos como astroblepídeos y loricaridos que reducen, no solo su alimento, sino la capacidad de adherencia a los sustratos (Lasso *et al.*, 2016). Dado que se presentan diferencias físicas entre los ríos, pero simultáneamente los procesos de regulación y de uso del suelo tienen un efecto homogeneizador, la estructura de las comunidades acuáticas obedecería principalmente a los caudales prevalentes, las características del sustrato y la oferta de recursos que condicionan las interacciones entre las especies (por ejemplo, el pastoreo sobre el perifiton) (Allan y Castillo, 2007; Beisel *et al.*, 2000; Quinn *et al.*, 1997).

No se encontró una respuesta biológica clara a los fenómenos ENSO en ninguna de las comunidades del sistema Punchiná, con excepción de un efecto positivo del fenómeno de El Niño sobre la diversidad de especies dominantes de macroinvertebrados como gasterópodos, odonatos y efemerópteros. La sensibilidad de esta comunidad al ENSO es conocida y el efecto favorable de El Niño se relacionan con el incremento en la temperatura y la oferta de hábitat (Blanco, 2003; Ríos-Pulgarín *et al.*, 2006b). En los afluentes del San Lorenzo, la diversidad algal presentó la mayor respuesta temporal con disminuciones importantes en la diversidad en 2011, 2013 y 2017 (no constituyó tendencia) e incrementos durante La Niña. Este efecto obedeció a cambios en la composición, que incrementó el número de especies raras ticoepífitas, fotoreguladoras y mixotróficas durante La Niña. Devercelli (2010) ha documentado que cambios en la disponibilidad de luz son una importante fuerza selectiva en la dinámica algal durante estos períodos. En su estudio, La Niña cambió la composición e incrementó la densidad, mientras que, en El Niño, la densidad disminuyó. No obstante, en ambos casos hubo una rápida reorganización de la comunidad después del evento. Los macroinvertebrados del sistema San Lorenzo no presentaron respuestas temporales ni en abundancia ni en riqueza,

mientras que la ictiofauna mostró un incremento en la riqueza en 2016 y una disminución en la abundancia en 2018, así como cambios en la composición que diferenciaron los períodos Neutrales de El Niño y La Niña.

Los fenómenos ENSO en los ríos afluentes fueron atenuados por la regulación, de manera que solo se presentaron picos de respuesta biológica en correspondencia con el cambio ambiental extremo, pero hubo una rápida recuperación. Los cambios biológicos producidos por el ENSO son específicos de cada ecosistema, en función de características locales como la oferta de hábitat, recursos, temperatura y caudal, como ha sido sugerido por Rosenberg y Resh (1993), Blanco (2003) y Ríos-Pulgarín *et al.* (2016b). No se encontró un patrón de respuesta general, excepto una mayor incidencia del ENSO sobre la composición de especies que sobre la abundancia o la riqueza total. Las comunidades se observaron estables durante los años estudiados, en un aparente equilibrio dinámico favorecido por la regulación.

2.2.2 Embalses

Tanto en Punchiná como en San Lorenzo, la riqueza fitoplanctónica fue dominada por las divisiones *Chlorophyta* y *Bacillariophyta*, que agrupan respectivamente a las algas verdes y diatomeas, muy frecuentes y abundantes en los sistemas de agua dulce debido a su amplia variabilidad morfológica, lo cual les permite tener un excelente desempeño ecológico bajo un amplio rango de condiciones ambientales. En particular, las diatomeas, que fueron las que más contribuyeron a la riqueza taxonómica en las escalas espacial y temporal, reflejaron la influencia de los ríos afluentes sobre los embalses, puesto que su hábito es esencialmente adherido sobre los sustratos ubicados en las orillas de los ríos. En ambos embalses dominaron en densidad algas que poseen la ventaja competitiva de un metabolismo autótrofo y heterótrofo al mismo tiempo, como *Cryptomonas* sp., *Goniomonas* sp. (*Cryptophyta*) y *Dinobryon* sp. (*Ochrophyta*) (Bird y Kalff, 1987) y particularmente en San Lorenzo también una clorofita (*Raphidonema* sp.), que alcanzó tal vez las mayores densidades gracias a su estrategia de reproducción exclusivamente asexual (Komárek *et al.*, 1973).

Al igual que en la mayoría de los embalses colombianos, los rotíferos fueron el grupo de zooplancton que mejor se adaptó a las condiciones de Punchiná y San Lorenzo, puesto que su fisiología y sus características de historia de vida les permiten una mayor proliferación y colonización de nichos y una mayor tolerancia a las oscilaciones causadas por el ingreso de los afluentes y la dinámica de operación de estos sistemas (García-Chicote, 2015). Por el contrario, los microcrustáceos tuvieron una menor representación tanto en riqueza como en densidad, debido a su mayor especialidad y a su relación negativa con las variaciones ambientales (Tundisi y Matsumura-Tundisi, 2008). Los taxones que mejor se adaptaron a las condiciones de los dos embalses (*Polyarthra vulgaris*, *Keratella americana* y *K. cochlearis*) han sido considerados como los de mayor importancia en varios embalses de zonas templa-

das y tropicales, entre ellos, Colombia. Probablemente, estos taxones son tan exitosos dentro de Punchiná y San Lorenzo porque allí encuentran una amplia oferta trófica, constituida, en espacial, por algas de las divisiones *Chlorophyta*, *Cryptophyta* y *Ochrophyta*, las cuales son altamente nutritivas y palatables para estos rotíferos.

Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales para el embalse Punchiná retuvieron una varianza de 32,41 % y 15,05 %, respectivamente. El primer componente (autovalor = 4,21) fue explicado por la evolución temporal del embalse, evidenciado por la varianza del vector tiempo (0,87) en el cuadrante positivo. En él se observó que la riqueza (Q0) del fitoplancton y del zooplancton y el número de individuos del fitoplancton aumentó a lo largo del tiempo, lo cual se relacionó positivamente con las concentraciones de la demanda bioquímica de oxígeno (DBO) y nitrógeno total (NTot) (tabla 18 y figura 135).

Este comportamiento tiene su lógica, por cuanto frente a un aumento en el tiempo de vida del embalse hay una acumulación gradual de materia dentro del sistema y se genera una mayor estabilidad de la columna de agua (Paterson *et al.*, 2018). Esto permite una mayor proliferación y colonización de diversos organismos planctónicos y, por tanto, un aumento en la magnitud de las variables que cuantifican material orgánico, en este caso la DQO y el NTot. No obstante, a diferencia de otros embalses colombianos con tiempos de operación similares o incluso menores (Roldán y Ramírez, 2008), los valores, tanto de la densidad de las comunidades planctónicas como de las concentraciones de ambos parámetros fisicoquímicos en el comportamiento temporal, estuvieron dentro de unos rangos bajos y de buena calidad (De León y Chalar, 2003; Duré *et al.*, 2018; Giraldo-Giraldo; Rennella, 2007; Rondón *et al.*, 2010 Villabona-González *et al.*, 2020) Esto se debió posiblemente a que las cuencas de los ríos afluentes a Punchiná presentaron mejor uso del suelo, mayor cobertura vegetal y menores impactos antrópicos, en comparación con cuencas de embalses con mayor acumulación de material orgánico (Arteaga-Carrera *et al.*, 2011; Centro de Tecnología de Antioquia [CTA] y Agencia Suiza para el desarrollo y la Cooperación [COSUDE], 2013; Consorcio POMCAS Oriente Antioqueño, 2017; Vélez Otálvaro y Área Metropolitana del Valle de Aburrá, 2005).

El segundo componente (autovalor = 1,96) correspondió a la variación espacial dentro del embalse que muestra que, durante los 9 años de muestreo, la zona de cola (EC3) tendió a diferenciarse de las zonas media (EM2) y de presa (EP3) porque allí, generalmente, el zooplancton fue menos abundante y la temperatura, menor, pero el oxígeno, el NTot y los sólidos totales fueron mayores que en las zonas más limnéticas (tabla 18 y figura 135). La estación EC3 se caracterizó por tener influencia más directa de los 2 tributarios que fluyen hacia el embalse Punchiná, ríos Guatapé y San Carlos, y una menor profundidad en comparación con los puntos de monitoreo restantes, EM2 y EP3. En este sentido, fue coherente el resultado arrojado por PCA en relación con las bajas temperaturas y la mayor concentración de oxígeno en EC3 porque estas dos variables tienen una correlación inversa en cuanto a su comportamiento. No obstante, como se expuso anteriormente, el embalse Punchiná presentó,

en general, concentraciones altas de oxígeno tanto a nivel espacial (estaciones y profundidad), como en la evolución temporal (años), lo cual contrastó con el comportamiento de este gas en sistemas de embalses colombianos (Bedoya, 2017; Marín, 2015; Mazo *et al.*, 2015; Ramírez, 2015), donde tienden a ser inferiores en comparación con lo encontrado durante el período de estudio en Punchiná.

Diversos estudios en embalses tropicales (Takahashi *et al.*, 2008; Velho *et al.*, 2005) han demostrado que los rotíferos, cladóceros y copépodos son numéricamente importantes en las zonas más limnéticas de estos sistemas (EM2 y EP3), donde sus tasas reproductivas compensan las pérdidas por muerte y desplazamiento aguas abajo (Marzolf, 1990). Por el contrario, cuando en los embalses existe un gradiente longitudinal pronunciado, en la zona de ingreso de los tributarios (EC3) se disminuyen sus tasas reproductivas y su colonización. Esto es previsible por tratarse de una zona donde prevalecen condiciones del ecosistema lótico, como la turbulencia y la alta turbidez, que pueden restringir la presencia de muchas poblaciones, puesto que una gran proporción de ellas flotan a merced de la corriente y presentan hábitos filtradores (Roldán y Ramírez, 2008). Por tanto, la mayor concentración de sólidos suspendidos en esta zona puede disminuir la capacidad de captación de carbono por algunas especies de esta comunidad (Arendt *et al.*, 2011), en especial de los adultos que son más sensibles a dichas condiciones.

Tabla 18. Coordenadas de las variables bióticas y abióticas del análisis de componentes principales en el embalse Punchiná entre el 2010 y el 2018.

VARIABLE	COMPONENTE 1	COMPONENTE 2
Temperatura	0,27216	-0,74215
Tiempo	0,87623	0,21215
Oxígeno disuelto	0,11338	0,59982
Fósforo total	0,013324	-0,23771
Conductividad eléctrica	0,33447	-0,20517
Sólidos suspendidos totales	-0,065487	0,47905
Nitrato	0,31729	0,23497
Nitrógeno total Kjeldahl	0,57365	0,512
Demanda química de oxígeno	0,75988	0,2329
Densidad fitoplancton	0,73008	-0,025117
Densidad zooplancton	0,60388	-0,50313
Riqueza fitoplancton	0,87588	-0,0084996
Riqueza zooplancton	0,75529	-0,21764

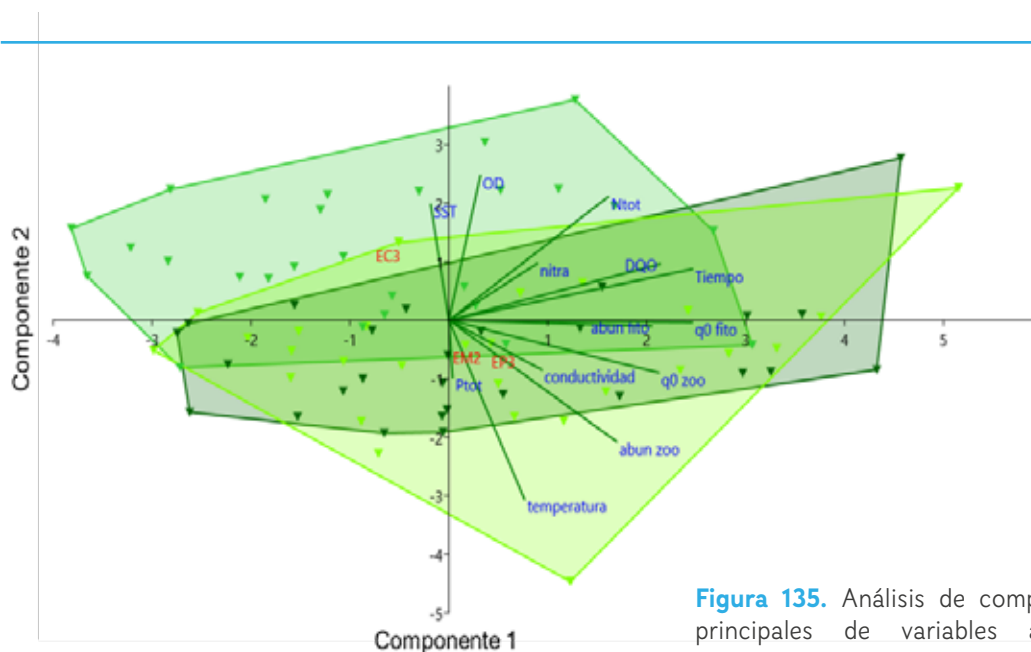


Figura 135. Análisis de componentes principales de variables abióticas y la estructura de las comunidades planctónicas en el embalse Punchiná entre el 2010 y el 2018. Verde claro: EC3; verde oscuro: EM2; verde limón: EP3.

Como lo indican los valores de los coeficientes de correlación y la significancia estadística ($\alpha < 0,05$), en el embalse Punchiná la riqueza del fitoplancton se asoció positivamente con la riqueza del zooplancton ($p = 1,96e^{-9}$; $r = 0,61$), al igual que la densidad algal con la densidad zooplanctónica ($p = 2,10e^{-6}$; $r = 0,50$) (figura 136), lo cual evidenció el acople entre ambas comunidades dentro del embalse. Estudios de modelos tróficos en sistema acuáticos muestran que los patrones en la estructura de las comunidades de fitoplancton y zooplancton son dependientes del enriquecimiento del cuerpo de agua (Santos, 2010). Así, el vínculo entre el fitoplancton y el zooplancton es más fuerte en sistemas con bajo enriquecimiento como el embalse Punchiná, y se va debilitando a medida que incrementa el estado trófico, cuando el fitoplancton está dominado por organismos que normalmente no son aprovechados directamente por el zooplancton y aumenta la importancia de la red trófica del detritus, del cual el zooplancton se alimenta en mayor proporción (Gliwicz, 1969; Lampert, 1987).

Es bien conocido que la calidad alimenticia (ingestibilidad, digestibilidad, toxicidad, contenido de lípidos, proteínas y carbohidratos) que el fitoplancton ofrece al zooplancton puede afectar en gran magnitud las interacciones en las redes tróficas. Particularmente, en el embalse Punchiná las algas más abundantes (*Cryptomonas* sp., *Goniomonas* sp. y *Dinobryon* sp.) son altamente nutritivas y palatables gracias a su alto contenido de carbono y nitróge-

no y a su pared delgada, que proporciona mayor cantidad de material nutritivo utilizable (Infante y Litt, 1985). Además, es importante resaltar que a diferencia de lo que ocurre en embalses altamente enriquecidos (González *et al.*, 2016), durante los nueve años de estudio nunca se registró un *bloom* de ningún tipo de algas, como podría ser de cianobacterias. Estas algas verde azules en la mayoría de los casos son un alimento inadecuado, principalmente para grandes filtradores, por la interferencia mecánica que generan algunas especies de gran tamaño, por su composición química que puede reducir la eficiencia del crecimiento y la reproducción de algunos zoopláncteres y por las toxinas que contienen muchas de sus cepas (Lampert, 1987). (Lampert, 1987).

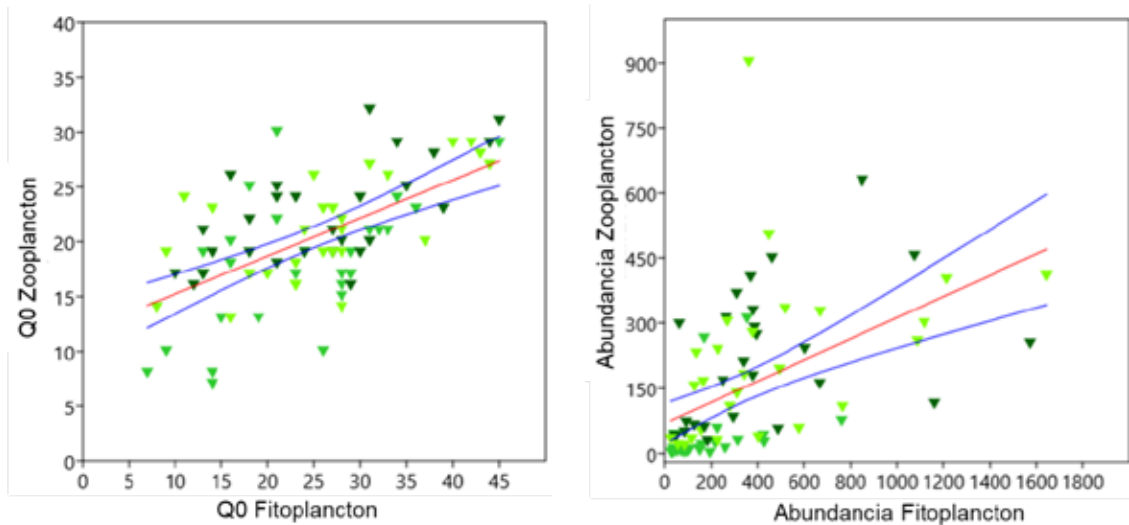


Figura 136. Análisis de correlación entre la riqueza y entre la densidad de las comunidades de fitoplancton y zooplancton del embalse Punchiná entre el 2010 y 2018. Verde claro: EC3; verde oscuro: EM2; verde limón: EP3.

De acuerdo con los resultados del análisis de componentes principales, en el embalse San Lorenzo los primeros dos componentes explicaron el 44,13 % de la variación total de los datos. Similar a lo que ocurrió en el embalse Punchiná, el componente 1 (31,22 %, autovalor = 4,05) estuvo determinado por la variación en el tiempo a lo largo de los nueve años de estudio, en especial por el incremento temporal de la riqueza (Q0) de fitoplancton y

zooplancton y de la cantidad de individuos de zooplancton que estuvieron asociadas positivamente a la DQO y al NTot (tabla 19; figura 137). Esto corroboró lo expuesto anteriormente para Punchiná en cuanto a la estabilidad del embalse y la acumulación de material orgánico. Además, en San Lorenzo las densidades del fitoplancton y zooplancton, así como las concentraciones de la DQO y el NTot, también fueron bajas e indicadoras de buena calidad del agua (De León y Chalar, 2003; Duré *et al.*, 2018; Giraldo-Giraldo y Villabona-González, en preparación; Rennella, 2007; Rondón *et al.*, 2010;) a lo largo del estudio.

Opuesto a lo ocurrido en el embalse Punchiná, el análisis indicó una asociación positiva entre la abundancia de la comunidad de zooplancton y los sólidos suspendidos, los cuales tendieron a incrementar con los años. Aunque en los dos embalses la concentración de estos sólidos fue baja (Beltrán-Vargas y Churio, 2012; Gómez y Dalence, 2014) durante los nueve años, en el embalse Punchiná fue levemente superior que en San Lorenzo. No obstante, al parecer esta diferencia fue suficiente para causar una respuesta diferencial del zooplancton, de tal manera que en San Lorenzo no se vió afectado por la cantidad de sustancias suspendidas en el agua, mientras que en Punchiná, sí.

En el cuadrante positivo del componente dos (12,92 %, autovalor = 1,67) se observó que las variables que más aportaron a la variación se relacionaron con la mayor disponibilidad de sustancias disueltas (fósforo total [PT] y conductividad eléctrica) y el incremento de la temperatura del agua. Sin embargo, este comportamiento no implicó el establecimiento de un patrón temporal, ni de un gradiente longitudinal en San Lorenzo, como el que se registró en el embalse Punchiná. En el cuadrante negativo del componente las variables asociadas tuvieron bajos aportes a la varianza con valores menores a 0,34 (tabla 19; figura 137). Este comportamiento diferencial entre ambos embalses se puede relacionar principalmente a sus diferencias en la morfometría, control hidráulico y ubicación de los puntos de monitoreo al interior de cada uno.

Punchiná presenta una morfología más encañonada del cuerpo de agua, con el ingreso de los ríos San Carlos y Guatapé en la zona norte, lo que establece una compartimentalización longitudinal evidente en las zona de cola, media y presa. En San Lorenzo esto no ocurre, debido a su conformación morfológica más irregular y dendrítica y a su influencia por los ríos Nusito y Nare en la zona norte, donde se ubica el sitio EM1, y por el río San Lorenzo en el sur, cerca a los sitios ECSLOR y ECAPT. Así, las estaciones de monitoreo pudieron reflejar estos patrones morfométricos diferenciales, aspecto relevante y que ha sido estudiado por diferentes autores en cuanto a su influencia en las características limnológicas de los cuerpos de agua lénticos (Barbosa y Tundisi, 1980; Benjumea Hoyos *et al.*, 2008; Wetzel, 2001). Sin embargo, cabe ratificar que estas diferencias fisicoquímicas y de calidad de agua entre ambos embalses se enmarcaron en rangos considerados como de buena calidad del agua, tal como se ha descrito previamente. Esto contrasta con los tiempos de operación de los mismos, que superan los 25 años.

Tabla 19. Coordenadas de las variables bióticas y abióticas del análisis de componentes principales en el embalse San Lorenzo entre el 2010 y 2018.

VARIABLE	COMPONENTE 1	COMPONENTE 2
Temperatura	0,31983	0,50254
Tiempo	0,8976	-0,14798
Oxígeno disuelto	0,047372	-0,023609
Fósforo total	0,022044	0,63525
Conductividad eléctrica	0,10148	0,56548
Sólidos suspendidos totales	0,47842	0,3407
Nitrato	0,41919	0,36564
Nitrógeno total Kjeldahl	0,75686	-0,33512
Demanda química de oxígeno	0,85508	-0,30074
Densidad fitoplancton	0,33304	0,099482
Densidad zooplancton	0,6174	0,41416
Riqueza fitoplancton	0,80934	-0,12154
Riqueza zooplancton	0,53156	-0,17707

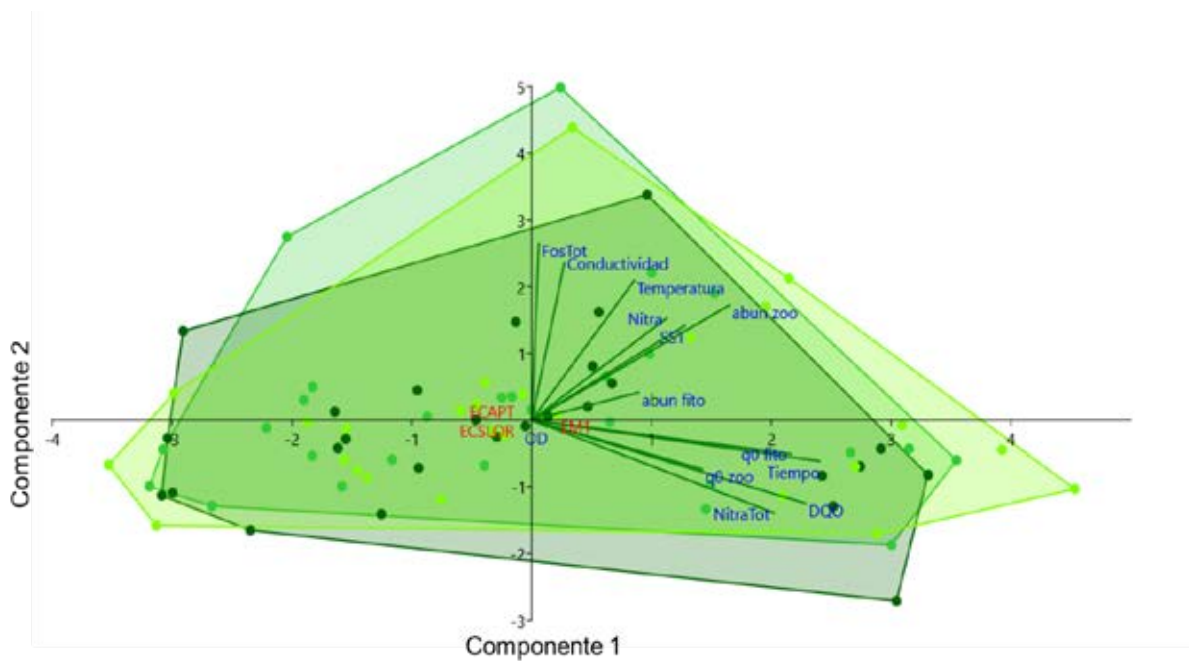


Figura 137. Análisis de componentes principales de variables abióticas y la estructura de las comunidades planctónicas en el embalse San Lorenzo entre el 2010 y 2018. Verde claro: E-CAPT; verde oscuro: E-CSLOR; verde limón: E-M1.

El análisis de correlación indicó que, al igual que en Punchiná, la riqueza de fitoplancton en el embalse San Lorenzo se asoció significativamente y de forma positiva ($p = 0,00023661$; $r = 0,40$) con la riqueza de zooplancton, lo cual es esperable, puesto que, de acuerdo con Jiménez-Valverde y Hortal (2003), al aumentar el esfuerzo de muestreo, el número de especies recolectadas dentro las comunidades es mayor, en especial si se trata de ambientes poco impactados como estos embalses. Aunque la densidad de ambas comunidades tuvo un patrón histórico muy similar, este no se relacionó significativamente en el embalse San Lorenzo, debido a que el número de individuos de la comunidad algal presentó una menor variación a lo largo de los años (figura 138). En una represa del Suroeste antioqueño (Colombia), Trujillo *et al.* (2019) encontraron que el fitoplancton fue la comunidad que mayor estabilidad presentó en la relación de individuos/consumo de recursos, por lo que necesitó menor oferta para establecer sus procesos funcionales, así como menor disponibilidad de hábitat. De esta manera, el fitoplancton constituye la comunidad de hidrobiota que más procesos tiene para retrasar su entropía máxima.

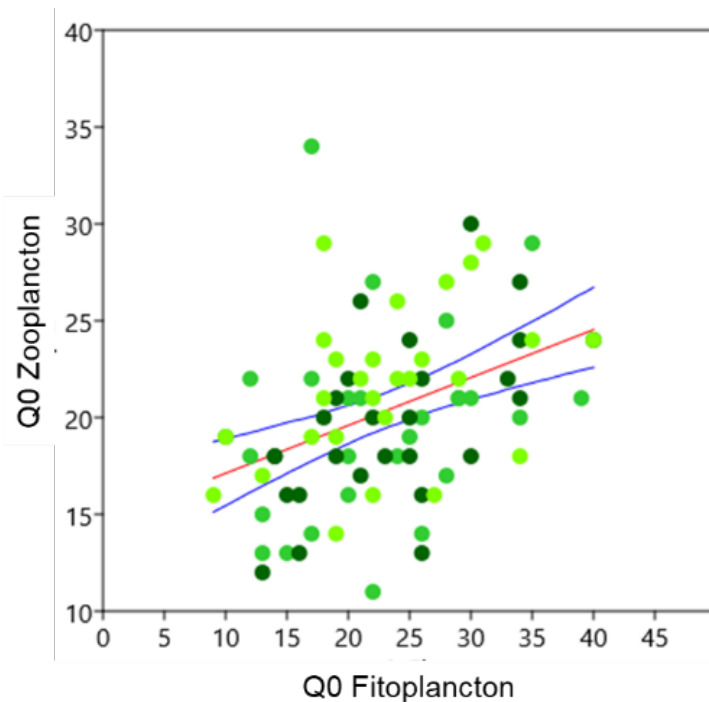


Figura 138. Análisis de correlación entre la riqueza de las comunidades de fitoplancton y zooplancton del embalse San Lorenzo entre el 2010 y 2018. Verde claro: ECAPT; verde oscuro: ECSLOR; verde limón: EM1.

3. Conclusiones generales

La calidad física y química del agua de los afluentes de los embalses Punchiná y San Lorenzo no presentó variaciones significativas a lo largo del tiempo, mientras que especialmente sí presentaron diferencias en algunos parámetros como sólidos suspendidos totales (SST), temperatura y conductividad eléctrica, por tratarse de corrientes independientes con características propias. No obstante, se puede decir que todos presentaron condiciones fisicoquímicas de buena calidad. Las comunidades hidrobiológicas presentaron la misma tendencia, con prevalencia de organismos con adaptaciones en respuesta al régimen natural de caudales que definen las características del hábitat local en cada río. Un factor que debe considerarse en esta diferenciación es que los sitios de monitoreo estuvieron ubicados a diferentes altitudes, lo cual crea condiciones climáticas diferenciadas. Otros factores fueron las condiciones físicas locales, como pendientes, estructura del lecho e impactos antrópicos (minería o vertimientos puntuales) que los cuerpos de agua tienen capacidad de asimilar rápidamente. Dicha estructura física resultó ser más relevante para las comunidades acuáticas que la calidad química del agua, principalmente en los ríos Nare y San Carlos, en los cuales las condiciones de hábitat desfavorables restringieron organismos indicadores de buena calidad como los efemerópteros, tricópteros y plecópteros, al punto de causar valores medio-bajos en los índices biológicos de calidad de agua en estos sistemas.

Ni el ciclo hidrológico ni los eventos macroclimáticos generaron cambios determinantes en la calidad fisicoquímica o biológica de los afluentes y esto sería efecto de la estabilización generada por la regulación que se presenta aguas arriba de muchos de estos. No obstante, en los afluentes del río San Lorenzo, donde se presenta menor regulación, se evidenciaron respuestas puntuales de la hidrobiota frente al ENSO, que se reflejaron en cambios temporales en la composición de especies, con una rápida recuperación de la estructura. La estabilización del sistema también tuvo un efecto sobre la dinámica de las comunidades acuáticas de los afluentes, lo cual favoreció que las interacciones biológicas, como el pastoreo, ganaran importancia en el control de las densidades de las comunidades bentónicas como algas y macroinvertebrados.

Ambos embalses presentaron buena disponibilidad de oxígeno de superficie a fondo durante el período de estudio. Se destaca que el embalse Punchiná presentó saturaciones superiores respecto a San Lorenzo, asociado a que, en este último, los procesos de estratificación fueron más evidentes que en Punchiná, gracias a un mayor gradiente vertical de temperatura. El pH siempre permaneció cercano a la neutralidad, lo que reflejó una buena capacidad *buffer* en ambos embalses. Existieron algunas diferencias en el comportamiento en profundidad entre ellos en relación con la temperatura, con una leve tendencia hacia la acidez en San Lorenzo. Los dos sistemas presentaron conductividades bajas, típicas de sistemas de montaña con baja concentración de iones. En los nutrientes se presentó generalmente una

adecuada disponibilidad de fósforo para los procesos metabólicos de los ecosistemas; ambos embalses presentaron mayores probabilidades de ser clasificados como mesotróficos, con tendencia menor a la oligotrofia, excepto durante dos años particularmente lluviosos, 2011 y 2012, cuando las mayores probabilidades fueron hacia la eutrofia en Punchiná e hipereutrofia en San Lorenzo. Las diferentes formas de nitrógeno medidas presentaron concentraciones bajas (al igual que en los afluentes) y los nitritos y el nitrógeno amoniacal presentaron valores por debajo del límite de detección del método empleado. Este comportamiento evidenció la alta capacidad de oxidación y, en consecuencia, de nitrificación en ambos embalses, donde la forma predominante fueron los nitratos. Las variables que cuantifican la demanda de oxígeno (DBO₅ y DQO), presentaron bajas concentraciones, lo cual corroboró que la materia orgánica biodegradable y no biodegradable fue escasa y, en muchos casos, imperceptible para las metodologías de cuantificación.

Los embalses tienen alta capacidad de asimilación de nutrientes que se evidenció en los picos de enriquecimientos observados en algunos períodos con una rápida recuperación a estados menos impactados, lo que constituyó evidencia de su resiliencia. Si bien ellos cuentan con más de 25 años de operación, las condiciones fisicoquímicas no reflejaron la disminución en la calidad ambiental esperada. Esto podría estar asociado al tiempo de retención y la calidad fisicoquímica de los afluentes, los cuales han mantenido buenas condiciones fisicoquímicas. Además, la mayoría de ellos han sido embalsados aguas arriba, con la consecuente depuración que esto implica. Esto también se reflejó en el comportamiento y tendencia general de la estructura de las comunidades planctónicas, puesto que la composición, densidad y diversidad verdadera sugieren la ausencia de perturbaciones ambientales fuertes y un estado trófico que tiende principalmente a la mesotrofia. Así mismo, la ausencia de *blooms* de algas potencialmente tóxicas, como algunas especies de cianobacterias y el vínculo entre el fitoplancton y el zooplancton, evidenció adecuadas condiciones ambientales que permitieron el establecimiento de una red trófica controlada principalmente por la vía del pastoreo, más que por la del detrito.

Mientras que en los ríos no se presentaron tendencias claras en el tiempo, sino respuestas biológicas a eventos puntuales como el ENSO, con alta resiliencia, en los embalses se evidenció una afectación de las comunidades planctónicas durante el fenómeno de La Niña y una evolución temporal clara en cuanto a la acumulación de riqueza y densidad planctónica asociada a variables que cuantifican material orgánico, lo cual no implicó detrimento en la calidad del agua. Por tanto, la estructura del hábitat en los ríos no favoreció la acumulación de efectos por tratarse de aguas corrientes que los trasladan a sistemas colectores como los embalses. Se puede afirmar, entonces, que el sistema Punchiná-San Lorenzo fue generalmente estable y altamente resiliente durante estos nueve años, en los cuales permaneció en equilibrio dinámico.

Referencias bibliográficas

- Administración Nacional Oceánica y Atmosférica y los Centros Nacionales para la Predicción Ambiental [NOAA-NCEP]. (2019). ENSO: Recent Evolution, Current Status and Predictions. https://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/lanina/enso_evolution-status-fcsts-web.pdf.
- Aguirre, N., Palacio, J. y Ramírez, J. (2007). Características limnológicas del embalse el Peñol-Guatapé, Colombia. *Revista Ingenierías Universidad de Medellín*, 6(10), 53-66.
- Allan, J. y Castillo, M. (2007). *Stream ecology; Structure and Function of Running Waters* (2nd ed.). Springer.
- Alonso, J. C. y Jiménez-Segura, L. (2016). *Characidium phoxocephalum*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/species/49830112/61473758>.
- Amaya, A. (2008). Colonización de sustratos artificiales por macroinvertebrados: influencia de las variables hidrológicas. En J. Donato (Ed.), *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (río Tota, Boyacá)*. (pp. 167-180). Universidad Nacional de Colombia.
- Angarita, H., Wickel, A., Sieber, J., Chavarro, J., Maldonado-Ocampo, J., Herrera-R., G., Delgado, J. y Purkey, D. (2018). Basin-scale Impacts of Hydropower Development on the Mompós Depression Wetlands, Colombia. *Hydrology and Earth System Sciences*, (22), 2839–2865. <https://doi.org/10.5194/hess-22-2839-2018>.
- Aranguren-Riaño, N. J. y Monroy-González, J. D. (2014). Respuestas del zooplancton en un sistema tropical (embalse La Chapa, Colombia) con alta tensión ambiental. *Acta Biológica Colombiana*, 19(2), 281-290.
- Arboleda, L., Olivera, M., Tabares, C. J., Echeverri, A. y Serna, D. F. (2005). Maduración gonadal en hembras de sabaleta (*Brycon henni*) y su relación con variables medioambientales. *Revista Politécnica*, 1, 95-103.
-

-
- Arcos-Arango, Y., Betancur-Urhan, J., Peñuela, G. y Aguirre, N. J. (2010). Relación entre las formas solubles de hierro y manganeso y la presencia de bacterias oxidadoras de ambos elementos en el embalse Riogrande II-Don Matías (Antioquia, Colombia). *Revista Facultad de Ingeniería*, (55), 45-54.
- Arendt, K. E., Dutz, J., Jónasdóttir, S. H., Jung-Madsen, S., Mortensen, J., Møller, E. F. y Nielsen, T. G. (2011). Effects of Suspended Sediments on Copepods Feeding in a Glacial Influenced sub-Arctic Fjord. *Journal of Plankton Research*, 33(10), 1526-1537.
- Arias, L. (2019). *Relación de la estructura del zooplancton con algunas variables ambientales en dos humedales urbanos del Oriente antioqueño* [Trabajo de grado, Universidad Católica de Oriente]. Repositorio Institucional Universidad Católica de Oriente. <http://repositorio.uco.edu.co/handle/123456789/448>.
- Armengol, J., Comerma, M., García, J. C., Romero, M., Rodríguez, J. J., Valero, F. y Vidal, A. (1999). Contribució al coneixement de l'ecologia aquàtica de l'embassament de Sau. Evolució de l'embassament al 1999. *Quaderns Aigües Ter Llobregat*, 3, 1-97.
- Arora, J. y Mehra, N. K. (2003). Species Diversity of Planktonic and Epiphytic Rotifers in the Backwaters of the Delhi Segment of the Yamuna River, with Remarks on New Records from India. *Zoological Studies-Taipei*-, 42(2), 239-247.
- Arteaga-Carrera, J., Cuellar-Márquez, W. y Ríos-Gallego, S. (2011). Los embalses Porcentaje y Riogrande II: Radiografía de nuestras cuencas Antioquia-Colombia. *Eolo*, (15), 194-202.
- Baptiste, P. E. M., García, M. L. L., Acevedo-Charry, O., Acosta, A., Alarcón, J., Arévalo, E., Avella, C. G., Blanco, A., Botero, E. J., Caicedo-Portilla, R. J., Martínez, C. C., Camelo-Calvo, M. P., Certuche-Cubillos, K., Chasqui, L., Cifuentes, Y., Contreras, J., Córdoba, S., Correa, J., Díaz, F. M., Do Nascimento, C., ... Pagad, S. (2018). *Global Register of Introduced and Invasive Species- Colombia. Version 1.2. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset*. <https://doi.org/10.15468/yznr8v>.
- Barber-James, H. M., Gattolliat, J., Sartori, M. y Hubbard, M. D. (2008). Global Diversity of Mayflies (*Ephemeroptera*, Insecta) in Freshwater. *Hydrobiologia*, (595), 339-350.
- Barbosa, F. A., R. y Tundisi, J. G. (1980). Diel Variations in a Shallow Tropical Brazilian Lake I. The Influence of Temperature Variation on the Distribution of Dissolved Oxygen and Nutrients. *Archiv für Hydrobiologie*, (116), 333-349.
- Barrera-Olarte, J. A. (2018). *Estimación de caudal ambiental mediante enfoques ecosistémicos para la cuenca del río Nare en el departamento de Antioquia, enmarcada en la metodología de ELOHA* [Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia]. Repositorio Institucional UN. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/63458>.
-

-
- Bastidas-Navarro, M. y Modenutti, B. (2007). Efecto de la estructuración por macrofitas y por recursos alimentarios en la distribución horizontal de tecamebas y rotíferos en un lago andino patagónico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80(3), 345-362.
- Becker, V., Huszar, V. L. M., Naselli-Flores, L. y Padisak, J. (2008). Phytoplankton Equilibrium Phases During Thermal Stratification in a Deep Subtropical Reservoir. *Freshwater Biology*, (53), 952-963.
- Bedoya, C. M. (2017). *Dinámica espacial y temporal de la estructura térmica del embalse Peñol-Guatapé* [Tesis doctoral, Universidad Nacional de Colombia-Sede Medellín]. Repositorio Institucional UN. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/63848>.
- Beisel, J. N., Usseglio-Polatera, P. y Moreteau, J. C. (2000). The Spatial Heterogeneity of a River Bottom: A Key Factor Determining Macroinvertebrate Communities. *Hydrobiologia*, (422/423), 163-171.
- Bejarano, H., David, J. E., Roldán, A. y Giraldo, S. M. (2009). *II. Laboratorio de Paz Oriente antioqueño. Proyecto Turismo Para la Paz - Plan subregional de turismo del Oriente antioqueño 2009-2020*.
- Beltrán-Vargas, J. E. y Churio, J. O. R. (2012). Modelación dinámica de los sólidos suspendidos totales en el humedal Jaboque, Bogotá (Colombia). *Colombia Forestal*, 15(2), 191-205.
- Benjumea Hoyos, C. A., Suárez-Segura, M. A. y Villabona-González, S. L. (2018). Variación espacial y temporal de nutrientes y total de sólidos en suspensión en la cuenca de un río de alta montaña tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 42(165), 353-363.
- Benjumea Hoyos, C. A., Villada, A. y Castaño, J. D. (2020). Comportamiento de la estructura térmica y características morfométricas de un humedal de montaña tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 329-343.
- Benjumea Hoyos, C. A., Wills, Á. y Aguirre, N. J. (2008). Principales aspectos morfométricos de la ciénaga de Cachimero, Santander-Colombia. *Gestión y Ambiente*, 11(2), I-VIII.
- Biggs, B. J. F., Goring, D. G. y Nikora, V.I. (1998). Subsidy and Stress Responses of Stream Periphyton to Gradients in Water Velocity as a Function of Community Growth Form. *Journal of Phycology*, 34(4), 598-607.
-

-
- Bird, D. F. y Kalff, J. (1987). Algal Phagotrophy: Regulating Factors and Importance Relative to Photosynthesis in Dinobryon (Chrysophyceae). *Limnology and Oceanography*, 32(2), 277-284.
- Bispo, P. C., Froehlich, C. G. y Oliveira, L.G. (2002). Stonefly (Plecoptera) Fauna of Streams in a Mountainous Area of Central Brazil: Abiotic Factors and Nymph Density. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19, 325-334.
- Blanco, J. F. (2003). Interannual Variation of Macroinvertebrate Assemblages in a Dry-For-ested Stream in Western Cordellera: A Role for El Niño and La Niña. *Boletín Ecotropica: Ecosistemas Tropicales*, (37), 3-30.
- Bonecker, C. C., Simões, N. R., Minte-Vera, C. V., Lansac-Tôha, F. A., Velho, L. F. M. y Agostinho, Â. A. (2013). Temporal Changes in Zooplankton Species Diversity in Response to Environmental Changes in an Alluvial Valley. *Limnologica*, 43(2), 114-121.
- Borror, D., De Long, D. y Triplehorn, C. (1995). *An Introduction to the Study of Insects*. (6th ed.). Saunders College Publishing.
- Briñez-Vasquez, G. N. (2004). *Distribución altitudinal, diversidad y algunos aspectos ecológicos de la familia Astroblepidae (pisces: siluriformes) en la cuenca del río Coello (Tolima)* [Trabajo de grado, Universidad del Tolima]. Repositorio Institucional Universidad del Tolima – RIUT.
- Builes J. y Uran A. (1974). Estudio del ciclo sexual de la sabaleta *Brycon henni Eigenmann*. Su comportamiento y fecundación artificial. *Actualidades Biológicas*, 2 (7), 2-12.
- Bunn, S. E. y Arthington, A. H. (2002). Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environmental Management*, 30(4), 492–507.
- Buss, D. F. y Salles, F. F. (2007). Using *Baetidae* Species as Biological Indicators of Environmental Degradation in a Brazilian River Basin. *Environmental Monitoring and Assessment*, 130(1-3), 365-372.
- Câmara, F. R. A., Rocha, O., Pessoa, E. K. R., Chellappa, S. y Chellappa, N. T. (2015). Morphofunctional Changes of Phytoplankton Community During Pluvial Anomaly in a Tropical Reservoir. *Brazilian Journal of Biology*, 75(3), 628-637.
- Carlson, R. E. (1977). A Trophic State Index for Lakes 1. *Limnology and Oceanography*, 22(2), 361-369.
- Caron, D. A., Porter, K. G. y Sanders, R. W. (1990). Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Budgets for the Mixotrophic Phytoflagellate *Poterioochromonas Malhamensis* (Chrysophyceae) During Bacterial Ingestion. *Limnology and Oceanography*, 35(2), 433-443.
-

-
- Carrick, H. J. y Steinman, A. D. (2001). Variation in Periphyton Biomass and Species Composition in Lake Okeechobee Florida (USA): Distribution of Algal Guilds Along Environmental Gradients. *Archiv für Hydrobiologie*, 152, 411–438.
- Carvajal-Quintero, J. D., Januchowski-Hartley, S. R., Maldonado-Ocampo, J. A., Jezequel, C., Delgado, J. y Tedesco, P. (2017). Damming Fragments Species Ranges and Heightens Extinction Risk. *Conservation Letters*, 10(6), 708-716.
- Carvajal-Quintero, J. D., Maldonado-Ocampo, J. A. y Urbano-Bonilla, A. (2015). Climbing Behavior of *Cordylancistrus* sp. in the Colombian Andes. *Universitas Scientiarum*, 20(2), 209-215.
- Casco, M. A. y Toja, J. (2003). Efecto de la fluctuación del nivel del agua en la biomasa, la diversidad y las estrategias del perifiton de los embalses. *Limnetica* 22(1-2), 115-134.
- Castro, M. y Donato, J. C. (2008). Patrones de generales de emergencia de macroinvertebrados. En J. Donato (Ed.), *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (río Tota, Boyacá)*. (pp. 167-180). Universidad Nacional de Colombia.
- Centro de Tecnología de Antioquia [CTA] y Agencia Suiza para el desarrollo y la Cooperación [COSUDE]. (2013). *Evaluación de la huella hídrica en la cuenca del río Porce, mayo 2013*. <https://cta.org.co/biblionet/evaluacion-de-la-huella-hidrica-en-la-cuenca-del-rio-porce/>.
- Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente [CEPIS]. (2001). *Metodología simplificada para la evaluación de la eutroficación en lagos cálidos tropicales*. Programa Regional CEPIS/HPE/OPS.
- Chará-Serna A. M., Chará J. D., Zúñiga M. del C., Pedraza G. X. y Giraldo L. P. (2010). Clasificación trófica de insectos acuáticos en ocho quebradas protegidas de la ecorregión cafetera colombiana. *Universitas Scientiarum*, 15(1), 27-36.
- Chorus I. y Bartram J. (1999). *Toxic Cyanobacteria in Water: a Guide to Public Health Significance. Monitoring and Management*. E&FN Spon. https://www.who.int/water_sanitation_health/resourcesquality/toxcyanbegin.pdf?ua=1
- Consortio POMCAS Oriente Antioqueño. (2017). Formulación del plan de ordenación y manejo de la cuenca hidrográfica del río Nare (código 2308-04). <http://cia.corantioquia.gov.co/cgi-bin/koha/opac-detail.pl?biblionumber=16797>.
- Corporación Autónoma Regional de las cuencas de los ríos Negro y Nare [CORNARE]. *Cuencas*. <http://www.cornare.gov.co/corporacion/divisionsocio-ambiental/cuencas>
- Cortes, R. M. V., Ferreira, M. T., Oliveira, S. V. y Godinho, F. (1998). Contrasting Impact of Small Dams on the Macroinvertebrates of Two Iberian Mountain Rivers. *Hydrobiologia*, (389), 51-61.
-

-
- Courtney, G. W. y Merritt, R. W. (2008). Aquatic Diptera. Part One: Larvae of Aquatic Diptera. En R. W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg (Eds.), *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. (4th ed., pp. 687-722). Kendall/Hunt Publishing Company.
- Cummins, K. W. (1973). Trophic Relations of Aquatic Insects. *Annual Review of Entomology* 18(1), 183-206.
- Davis, T. W. y Gobler, C. J. (2011). Grazing by Mesozooplankton and Microzooplankton on Toxic and non-Toxic Strains of Microcystis in the Transquaking River, a Tributary of Chesapeake Bay. *Journal of Plankton Research*, 33(3), 415-430.
- De Crop, W., Pauwels, E., Van Hoorebeke, L. y Geerinckx, T. (2013). Functional Morphology of the Andean Climbing Catfishes (*Astroblepidae*, *Siluriformes*): Alternative ways of Respiration, Adhesion, and Locomotion using the Mouth. *Journal of Morphology*, 274(10), 1164-1179.
- De León, L. y Chalar, G. (2003). Abundancia y diversidad del fitoplancton en el embalse de Salto Grande (Argentina-Uruguay). Ciclo estacional y distribución espacial. *Limnetica*, 22(1-2), 103-113.
- De Manuel, J. (2000). The Rotifers of Spanish Reservoirs: Ecological, Systematical and Zoogeographical Remarks. *Limnética* 19(1), 91-167.
- de Zaburlín, N. M., Vogler, R. E., Llano, V. M. y Martens, I. S. M. (2013). Fitoplancton del embalse Yacyretá (Argentina-Paraguay) a una década de su llenado. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(1), 225-239.
- Devercelli, M. (2010). Changes in Phytoplankton Morpho-Functional Groups Induced by Extreme Hydroclimatic Events in the Middle Paraná River (Argentina). *Hydrobiologia*, (639), 5-19.
- Devezé, M. P., Reta, M. J. L., y Sánchez, L. B. (2004). Cultivo de *Poecilia reticulata* (Pisces: *Poeciliidae*) en cuerpos de agua tropicales, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 52(4), 1-10.
- Díaz-Quiroz, C. y Rivera-Rondon, C. (2004). Diatomeas de pequeños ríos andinos y su utilización como indicadoras de condiciones ambientales. *Caldasia*, (26), 381-394.
- Doan-Nhu, H., Nguyen-Ngoc, L. y Nguyen, C. T. (2016). ENSO and Anthropogenic Impacts on Phytoplankton Diversity in Tropical Coastal Waters. *Progress in Oceanography*, 140, 1-13.
- Domínguez, E. y Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo.
-

-
- Domínguez, E., Molineri, C., Pescador, M. L., Hubbard, M. D. y Nieto, C. (2006). Ephemeroptera of South America. En J. Adis, J. R. Arias, G. Rueda-Delgado y K. M. Wantzen (Eds.), *Aquatic Biodiversity of Latin America* (Vol. 2, pp. 1-646). Pensoft.
- dos Santos, A. L. B., Pessanha, A. L. M., Da Costa, M. R. y Araújo, F. G. (2004). Relação peso-comprimento de *Orthopristis ruber* (Cuvier) (Teleostei, Haemulidae) na Baía de Sepetiba, Río de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(2), 185-187.
- Duque, S. y Donato, J. C. (1988). Estudio del fitoplancton durante las primeras etapas de llenado del embalse de la central hidroeléctrica de Betania, Huila-Colombia. *Universitas Scientiarum*, 1(2), 29-52.
- Duré, G. A. V., Rodas, G. A. B. y Goralewski, K. B. N. (2018). Influencia de los factores ambientales en la comunidad de zooplancton de las lagunas artificiales del Parque Ñu Guasú, Departamento Central, Paraguay. *Investigación Agraria*, 20(1), 58-66.
- Edmunds, G. F. (1973). Invitational Lecture: Trends and Priorities in Mayfly Research. En W. L. Peters y J. G. Peters (Eds.), *Proceedings of the First International Conference on Ephemeroptera* (pp. 7-11). EJ Brill.
- Effenberger, M., Diehl, S., Gerth, M. y Matthaei, C. D. (2011). Patchy Bed Disturbance and Fish Predation Independently Influence the Distribution of Stream Invertebrates and Algae. *Journal of Animal Ecology* 80(3), 603-614.
- Eschmeyer, W. N. y Fricke, R. (2016). Catalog of Fishes. [http:// research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp](http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp)
- Espinosa, C., Márquez, K. y Rodríguez, J. (2012). Evaluación del riesgo de eutrofización del embalse monaquito-piedra azul, estado Trujillo, Venezuela. *Revista de la Facultad de Ingeniería Universidad Central de Venezuela*, 27(4), 33-42.
- Esteves, F. de A. (2011). Fundamentos de limnología. (3ª ed.). Editora Interciência.
- Esteves, K. E. y Sendacz, S. (1988). Relações entre a biomassa do zooplâncton eo estado trófico de reservatórios do Estado de São Paulo. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 2, 587-604.
- Ferrington, L. C. (2008). Global Diversity of non-Biting Midges (*Chironomidae*; Insecta-Diptera) in Freshwater. *Hydrobiologia*, (595), 447-455. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9130-1>.
- Flecker, A. S. y Feifarek, B. (1994). Disturbance and the Temporal Variability of Invertebrate Assemblages in two Andean Streams. *Freshwater Biology*, 31(2), 131-142.
- Flecker, A. S., Taylor, B. W., Bernhardt, E. S., Hood, J. M., Cornwell, W. K., Cassatt, S. R., Vanni M. J. y Altman, N. S. (2002). Interactions between Herbivorous Fishes and Limiting Nutrients in a Tropical Stream Ecosystem. *Ecology*, 83(7), 1831-1844.
-

-
- Flowers, R. W., y De La Rosa, C. (2010). Ephemeroptera. *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 63-93.
- Flowers, W. R. (2009). A New Species of *Thraulodes* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae, Atalophlebiinae) from a Highly Altered River in western Ecuador. *Zootaxa*, 2052(1), 55-61.
- Forero, L. C., Longo, M., Ramírez, J. J. y Chalar, G. (2014). Índice de calidad ecológica con base en macroinvertebrados acuáticos para la cuenca del río Negro (ICERN-MAE), Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 62(2), 231-245.
- Froese, R. (2006). Cube Law, Condition Factor and Weight-Length Relationships: History, Meta-Analysis and Recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), 241-253.
- Froese, R., Thorson J. T. y Reyes, R. B. (2013). A Bayesian Approach for Estimating Length-Weight Relationships in Fishes. *Journal of Applied Ichthyology*, 30(1), 78-85.
- Galdean, N., Callisto, M. y Barbosa, F. A. R. (2001). Biodiversity Assessment of Benthic Macroinvertebrates in Altitudinal Lotic Ecosystems of Serra do Cipó (MG, Brazil). *Revista Brasileira de Biologia*, 61(2), 239-248.
- García, C. B., Troncoso, W., Sánchez, S. y Perdomo, L. (2008). Contribution to Vital Statistics of a Guppy *Poecilia Reticulata* Peters (*Pisces: Cyprinodontiformes: Poeciliidae*) Pond Population in Santa Marta, Colombia. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 3(3), 335-339.
- García, M. C., Botero, A. P., Quiroga, F. A. B., y Robles, E. A. (2012). Variabilidad climática, cambio climático y el recurso hídrico en Colombia. *Revista de Ingeniería*. (36), 60-64.
- García-Chicote, J. (2015). *El zooplankton como indicador de la calidad del agua en embalses: Un estudio en el ámbito de actuación de la confederación hidrográfica del Júcar* [Tesis de doctorado, Universitat de València]. Repositorio Institucional RODERIC. <http://roderic.uv.es/handle/10550/44058>
- Gari, N. y Corigliano, M. del C. (2004). La estructura del perifiton y la deriva algal en arroyos serranos. *Limnetica*, 23(1-2), 11-24.
- Giacometti, J. C. y Bersosa, F. (2006). Macroinvertebrados acuáticos y su importancia como bioindicadores de calidad del agua en el río Alambi. *Boletín Técnico 6, Serie Zoológica*, 2, 17-32.
- Gil-Guarín, I. C. (2017). *Tendencias en la variación espacial y temporal de la estructura taxonómica y de los grupos funcionales del fitoplancton en el embalse El Peñol-Guatapé, Antioquia* [Tesis de maestría, Universidad de Antioquia].
- Giraldo-Giraldo, V. y Villabona-González, S. L. (en preparación). Estructura de comunidades planctónicas y su relación con la calidad de agua en embalses andinos colombianos.
-

-
- Gliwicz, Z. M. (1969). Studies on the Feeding of Pelagic Zooplankton in Lakes with Varying Trophy. *Ekologia Polska*, 17, 663-708.
- Global Biodiversity Information Facility [GBIF]. (2017). *Micropterus Salmoides* (Lacepède, 1802) in GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. <https://doi.org/10.15468/39omei>.
- Gómez, J. L. y Dalence, J. S. (2014). Determinación del parámetro sólidos suspendidos totales (SST) mediante imágenes de sensores ópticos en un tramo de la cuenca media del río Bogotá (Colombia). *UD y la Geomática*, (9), 19-27.
- González, E. J., Matos, M. L., Peña-Herrera, C. y Merayo, S. (2011). Zooplankton Abundance, Biomass and Trophic State in Some Venezuelan Reservoirs. En E. Atazadeh (Ed.), *Biomass and Remote Sensing of Biomass*. (pp. 57-74). Intech Open.
- González, E. J., Ortaz, M., Matos, M. L., Mendoza, J., Peña-Herrera, C. y Carrillo, V. (2002). Zooplankton de dos embalses neotropicales con distintos estados tróficos. *Interciencia*, 27(10), 551-558.
- González, E. J., Ortiz, M., Peña-Herrera, C. y Infante, A. (2004). Physical and Chemical Features of a Tropical Hypertrophic Reservoir Permanently Stratified. *Hydrobiologia*, 522(1-2), 301-310.
- González, E. J., Ortiz, M., Peña-Herrera, C., Montes, E., Matos, M. L. y Mendoza, J. (2003). Fitoplancton de cinco embalses de Venezuela con diferentes estados tróficos. *Limnetica*, 22(1-2), 15-35.
- González, E., López, D. y Rodríguez L. (2016). Variaciones espaciales y temporales de la comunidad planctónica del embalse Camatagua (estados Aragua y Guárico, Venezuela). *Memorias del Instituto de Biología Experimental*, (8), 81-84.
- González, M. C. y Palacio, J. A. (2013). Nutrientes y carbono orgánico disuelto en el agua natural para un proceso de potabilización y su relación con el nivel del embalse afluente. *Revista Politécnica*, 9(17), 27-37.
- González-Córdoba, M., Zúñiga, M. del C., Manzo, V. (2016). *Elmidae (Insecta: Coleoptera: Byrrhoidea)* de Colombia. Tercer Congreso Latinoamericano de Macroinvertebrados de Agua Dulce. Biodiversidad y Ecología Funcional en el Neotrópico.
- Gordillo-Guerra, J. G. (2014). *Composición y estructura de la comunidad fitoperifítica de la cuenca del río Alvarado (Tolima-Colombia)* [Trabajo de grado, Universidad del Tolima]. Repositorio Institucional Universidad del Tolima – RIUT. <http://repository.ut.edu.co/handle/001/1372>.
- Grill, G., Lehner, B., Thieme, M., Greenen, B., Antonelli, F., Tickner, D., Antonelli, F., Babu, S., Borrelli, P., Cheng L., Crochetiere, H., Ehalt Macedo, H., Filgueiras, R., Goichot,
-

-
- M., Higgins, J., Hogan, Z., Lip, B., McClain, M. E., Meng, J., Mulligan, M., ... Zarfl, C. (2019). Mapping the world's free-flowing rivers. *Nature*, 569, 215-221. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1111-9>.
- Guillén, A. (2013). *Evolución del proceso de contaminación y eutrofización en lago de Sanabria (Zamora)*. https://www.biodiversidadvirtual.org/taxofoto/sites/default/files/evolucion_contaminacion_lago_sanabria_0.pdf.
- Guiry, M. D. y Guiry, G. M. (2018). AlgaeBase, World-Wide Electronic Publication. <https://www.algaebase.org/about/?tc=accept&undefined>
- Gutiérrez, J. D. (2006). *Caracterización del metabolismo y de la oferta de recursos de materia orgánica para la fauna de macroinvertebrados bentónicos en una quebrada de montaña de orden menor* [Tesis de doctorado, Universidad Nacional de Colombia].
- Hahn-Von Hessberg, C., Toro, D., Grajales-Quintero, A., Duque-Quintero, G. y Serna-Uribe, L. (2009). Determinación de la calidad del agua mediante indicadores biológicos y fisicoquímicos, en la estación piscícola, Universidad de Caldas, municipio de Palestina, Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 13(2), 89-105.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. (2001). Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electrónica*. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hanson, P., Springer, M. y Ramírez, A. (2010). Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*, 58(4), 3-37
- Hastings, A., Abbott, K. C., Cuddington, K., Francis, T., Gellner, G., Lai, Y., Morozov, A., Petrovskii, S., Scranton, K. y Zeeman, M. (2018). Transient Phenomena in Ecology. *Science*, 361(6406).
- Henry, R. (1999). Heat budgets, thermal structure and dissolved oxygen in Brazilian reservoirs. En J. G. Tundisi y M. Straskraba (Eds.), *Theoretical Reservoir Ecology and Its Applications*. (pp. 125-151). International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Sciences y Backhuys Publishers.
- Hernández-Roa, H. (2014). *Efectos del fenómeno de El Niño como factor condicionante de las floraciones algales en el Embalse el Hato municipio de Carmén de Carupa (Cundinamarca, Colombia)* [Tesis de maestría, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano]. Expedito Repositorio Institucional Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. <https://expeditiorepositorio.utadeo.edu.co/handle/20.500.12010/1763>.
-

-
- Herrera-Collazos, E. E., Herrera-R, G., Do Nascimento, C. y Maldonado-Ocampo, J. A. (2017). *Lista de especies de peces de agua dulce de Colombia / Checklist of the freshwater fishes of Colombia. Version 2.5*. Asociación Colombiana de Ictiólogos. Checklist Dataset. <https://doi.org/10.15472/numrso>.
- Holdridge, L. R. (1982). *Ecología basada en zonas de vida*. (Trad. Humberto Jiménez). IICA. (Trabajo original publicado en 1967).
- Holzmann, R. (1993). Seasonal Fluctuations in the Diversity and Compositional Stability of Phytoplankton Communities in Small Lakes in Upper Bavaria. *Hydrobiologia*, 249, 101-109. <https://doi.org/10.1007/BF00008846>.
- Hoyos-Rincón, L. F. y Osorio-Santa, N. (2018). *Evaluación de la calidad de hábitat de dos humedales urbanos del Oriente antioqueño, con base en la estructura de la comunidad fitoplanctónica* [Trabajo de grado, Universidad Católica de Oriente].
- Huo, S., Zhang, H., Ma, C., Xi, B., Zhang, J., He, Z., Li, X. y Wu, F. (2019). Algae Community Response to Climate Change and Nutrient Loading Recorded by Sedimentary Phytoplankton Pigments in the Changtan Reservoir, China. *Journal of Hydrology*, 571, 311-321. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2019.02.005>.
- Hurtado, S., García-Trejos, F. y Gutiérrez-Yurrita, P. J. (2005). Importancia ecológica de los macroinvertebrados bentónicos de la subcuenca del Río San Juan, Querétaro, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 44(3), 271-286.
- Iannacone, J. y Alvarino, L. (2007). Diversidad y abundancia de comunidades zooplanctónicas litorales del humedal Pantanos de Villa, Lima, Perú. *Gayana*, 71(1), 49-65.
- Imberger, J. y Parker, G. (1985). Mixed Layer Dynamics in a Lake Exposed to a Spatially Variable wind Field. *Limnology and Oceanography*, 30(3), 473-488.
- Infante, A. (1978). Natural Food of Herbivorous Zooplankton of Lake Valencia (Venezuela). *Archiv für Hydrobiologie*, 82(1-4), 347-358.
- Infante, A. y Litt, A. H. (1985). Differences between two Species of Daphnia in the Use of 10 Species of Algae in Lake Washington 1. *Limnology and Oceanography*, 30(5), 1053-1059.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales [IDEAM]. (2019) Boletín climatológico mensual. <http://www.ideam.gov.co/web/tiempo-y-clima/climatologico-mensual>.
- International Union for Conservation of Nature [IUCN]. (2019). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2018-2. <http://www.iucnredlist.org>.
- ISAGÉN y Universidad Católica de Oriente [UCO]. (2018). *Programa de monitoreo limnológico*
-

-
- co y de comunidades hidrobiológicas (peces, macroinvertebrados y ficoperifiton) en el río Calderas, quebrada La Arenosa y río Tafetanes. Informe final PMA.
- ISAGÉN. (2020). *ISAGÉN Energía Productiva*. <https://www.isagen.com.co/es/>
- Izaguirre, I., Del Giorgio, P., O'farrell, I. y Tell, G. (1990). Clasificación de 20 cuerpos de agua andino-patagónicos (Argentina) en base a la estructura del fitoplancton estival. *Cryptogamie. Algologie*, 11(1), 31-46.
- Jacobsen, D., Cressa, C., Mathooko, J. y Dudgeon, D. (2008). Macroinvertebrates: Composition, Life Histories and Production. En D. Dudgeon (Ed.), *Tropical Stream Ecology*. (pp. 65-105). Academic Press.
- Jaramillo-Montoya, S. P. y Suárez-Marín, L. A. (2019). *Lecciones aprendidas de los impactos ambientales en los proyectos de generación de energía hidráulica en el Oriente antioqueño: una transición de las grandes centrales a las pequeñas centrales de generación de energía hidroeléctrica* [Tesis de Maestría, Universidad EAFIT]. Repositorio Institucional Universidad EAFIT. <https://repository.eafit.edu.co/handle/10784/13729>
- Jaramillo-Villa, U., Maldonado-Ocampo, J. A. y Bogotá-Gregory, J. D. (2008). Peces del Oriente de Antioquia, Colombia. *Biota Colombiana*, 9(2), 279-293.
- Jaramillo-Villa, U., Maldonado-Ocampo, J. A. Y Escobar, F. (2010). Altitudinal Variation in Fish Assemblage Diversity in Streams of the Central Andes of Colombia. *Journal of Fish Biology*, 76, 2401-2417.
- Jeppesen, E., Nøges, P., Davidson, T. A., Haberman, J., Nøges, T., Blank, K., Lauridsen, T. L., Søndergaard, M., Sayer, C., Laugaste, R., Johansson, L. S., Bjerring, R. y Am-sinck, S. L. (2011). Zooplankton as Indicators in Lakes: A Scientific-Based plea for Including Zooplankton in the Ecological Quality Assessment of Lakes According to the European Water Framework Directive (wFD). *Hydrobiologia*, 676, 279-297.
- Jiménez-Segura, L. F., Restrepo-Santamaría, D., López-Casas, S., Delgado, J., Valderrama, M., Álvarez, J. y Gómez, D. (2014). Ictiofauna y desarrollo del sector hidroeléctrico en la cuenca del río Magdalena-Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 15(2), 3-25.
- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 31, 151-161.
- John, D. M., Whitton, B. A. y Brook, A. J. (2002). *The freshwater algal flora of the British Isles: an identification guide to freshwater and terrestrial algae* (Vol. 1). Cambridge University Press. <http://dx.doi.org/10.5860/choice.40-3394>.
-

-
- Komárek, J., Hindák, F. y Javornický, P. (1973) Ecology of the Green Kryptophilic Algae from Belanske Tatry Mountains (Czechoslovakia). *Archiv für Hydrobiologie*, (9), 427-449.
- Komárek, J., Komárková, J. y Kling, H. (2003). Filamentous Cyanobacteria. En J. D. Wehr y R. G. Sheath (Eds.), *Freshwater Algae of the United States*. (pp. 117-196). Academic Press.
- Kristiansen, J. (2005). *Golden Algae-a Biology of Chrysophytes*. ARG Gantner Verlag Kommanditgesellschaft.
- Kruk, C., Huszar, V. L. M., Peeters, E. T. H. M., Bonilla, S., Costa, L., Lüring, M., Reynolds, C. S. y Scheffer, M. (2010). A Morphological Classification Capturing Functional Variation in Phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55(3), 614-627.
- Kutka, F. J. y Richards, C. (1996). Relating Diatom Assemblage Structure to Stream Habitat Quality. *Journal of the North American Benthological Society*, 15(4), 469-480.
- Lacerda, L. D., Santos, J. A., Marins, R. V. y Silva, F. A. D. (2018). Limnology of the Largest Multi-Use Artificial Reservoir in NE Brazil: The Castanhão Reservoir, Ceará State. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 90(2), 2073-2096.
- Ladrera, R. (2012). Los macroinvertebrados acuáticos como indicadores del estado ecológico de los ríos. *Páginas de Información Ambiental*, 24(39), 1-6.
- Lake, P. S. (2000). Disturbance, Patchiness, and Diversity in Streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 19(4), 573-592.
- Lampert, W. (1987). Feeding and Nutrition in Daphnia. En R. H. Peters y R. De Bernardi (Eds.), *Daphnia*. (pp. 143-192). Instituto Italiano di Idrobiologia.
- Largo, D. C. G. (2011). *Caracterización espacio-temporal de la estructura térmica del embalse Porce II* [Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia-Sede Medellín]. Repositorio Institucional UN. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/9221>
- Lasso, C., Sanchez-Duarte, P., Usma, S. y Mesa-Salazar, L. (2016). *Astroblepus homodon*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T49830258A61473863.en>.
- León-López, N., Rivera-Rondón, C. A., Zapata, Á., Jiménez, J., Villamil, W., Arenas, G., Rincón, C. y Sánchez, T. (2012). Factors Controlling Phytoplankton in Tropical High-Mountain Drinking-Water Reservoirs. *Limnetica*, 31(2), 305-322.
- Letelier, S., Ramos, A. M. y Huaquín, L. G. (2007). Moluscos dulceacuícolas exóticos en Chile. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 9-13.
- Lewis, W. M. (1987). Tropical Limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 159-184.
-

-
- Lie, A. A., Liu, Z., Terrado, R., Tatters, A. O., Heidelberg, K. B. Y Caron, D. A. (2017). Effect of Light and Prey Availability on Gene Expression of the Mixotrophic *Chrysophyte*, *Ochromonas* sp. *BMC Genomics*, 18(1), 163
- Lima, F. C. T. y Moreira, C. R. (2003). Three New Species of *Hyphessobrycon* (*Characiformes*: *Characidae*) from the Upper río Araguaia Basin in Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 1(1), 21-33.
- Lindegaard, C. y Brodersen, K. P. (1995). Distribution of Chironomidae (Diptera) in the river continuum. En P. Cranston (Ed.), *Chironomids: From Genes to Ecosystems*. (pp. 257-271). CSIRO Publishing.
- Lindström, M., Håkanson, L., Abrahamsson, O. y Johansson, H. (1999). An Empirical Model for Prediction of Lake Water Suspended Particulate Matter. *Ecological Modelling*, 121(2-3), 185-198.
- Loaiza-Santana, C. A. y Jiménez-Segura, L. F. (2013). Áreas y momentos de reproducción de algunos *Characiformes* en el área de influencia de los embalses Porce II y Porce III: Algunos aspectos de las estrategias de vida [Trabajo de grado, Universidad de Antioquia].
- Longo, M., Zamora, H., Guisande, C. y Ramírez, J. (2010). Dinámica de la comunidad de macroinvertebrados en la quebrada Potrerillos (Colombia): Respuesta a los cambios estacionales de caudal. *Limnetica*, 29(2), 195-210.
- López, E. O. (2013). *Composición y estructura de la comunidad de peces y sus relaciones con la calidad de la vegetación riparia y algunas variables ambientales en dos ríos de Bosque Seco Tropical (bs-t), Tolima (Colombia)* [Tesis de maestría, Universidad del Tolima]. Repositorio Institucional Universidad del Tolima – RIUT. <http://repository.ut.edu.co/jspui/handle/001/1456>.
- López, E. y Hernández, J. A. (1999). Variación estacional del zooplanctón del embalse Ignacio Allende, Guanajuato, Mexico y su relación con el fitoplanctón y factores ambientales. *Revista Biologica Tropical*, 47(4), 643-657.
- López-Muñoz, M. T. y Pérez-Gallego, C. M. (2014). Dinámica espacial y temporal de los géneros ficoperifíticos del río La Miel (cuenca del río Magdalena), aguas abajo del embalse Amaní (Caldas, Colombia), entre 2006 y 2009. *Biota Colombiana*, 15(2), 127-151.
- Loreau, M. y Hector, A. (2001) Partitioning Selection and Complementarity in Biodiversity Experiments. *Nature*, 412, 72-76.
-

-
- Lozano, L. O. (2005). La bioindicación de la calidad del agua: Importancia de los macroinvertebrados en la cuenca alta del río Juan Amarillo, Cerros Orientales de Bogotá. *Umbral Científico*, (7), 5-11.
- Magurran, A. (2005). Species Abundance Distributions: Pattern or Process? *Functional Ecology*, 19(1), 177-181.
- Maldonado-Ocampo, J. A., Ortega-Lara, A., Usma-Oviedo, J. S., Galvis, V. G., Villa-Navarro, F. A., Vásquez, G. L., Prada-Pedrerros, S. y Ardila, R. C. (2005). *Peces de los Andes de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Malmaeus, J. M. y Håkanson L. (2003). A Dynamic Model to Predict Suspended Particulate Matter in Lakes. *Ecological Modelling*, 167(3), 247-262.
- Margalef, R. (1983). *Limnología*. Omega.
- Marín, A. R. (2015). *Corrientes de densidad en el embalse Amaní y su influencia en la estructura térmica y la calidad del agua* [Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia-Sede Medellín]. Repositorio Institucional UN. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/54599>.
- Maroneze, D. M., Tupinambás, T. H., França, J. S. y Callisto, M. (2011). Effects of Flow Reduction and Spillways on the Composition and Structure of Benthic Macroinvertebrate Communities in a Brazilian River Reach. *Brazilian Journal of Biology*, 71(3), 639-651.
- Martínez, L. y Donato, J. (2003). Efectos del caudal sobre la colonización de algas en un río de alta montaña tropical. *Caldasia*, 25(2), 337-354.
- Marzolf, G. R. (1990). Reservoirs as Environments for Zooplankton. En K. W. Thornton, B. L. Kimmel y F. E. Payne (Eds.), *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives* (1st ed., pp. 195-208). Wiley-Interscience.
- Mazo, D., Ramírez, J. J. y Díaz, A. (2015). Caracterización física y química del embalse Riogrande II (Antioquia), Colombia. *Actualidades Biológicas*, 37(103), 155-168.
- McAleece, N., Gage, J. D. G., Lamshead, P. J. D. y Paterson, G. L. J. (1997). BioDiversity Professional Statistics Analysis Software. <https://www.sams.ac.uk>
- Medina, B. y Pérez, B. (2010). *Thraulodes eduardorum* (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) nueva especie para Venezuela. *Entomotropica*, 25(2), 49-62.
- Meksuwan, P., Pholpunthin, P. y Segers, H. (2013). The *Collotheceae* (Rotifera, *Collotheceae*) of Thailand, with the Description of a New Species and an Illustrated Key to the Southeast Asian Fauna. *Zookeys*, (315), 1-16.
-

-
- MERRIT R.W. y CUMMINS K.W. 2008. An introduction to the aquatic insects of North America. 3^a ed. Kendall/Hunt Publishing Company. Dubuque. Iowa. 862 p.
- Milner, V. S., Yarnell, S. M. y Peek, R. A. (2019). The Ecological Importance of Unregulated Tributaries to Macroinvertebrate Diversity and Community Composition in a Regulated River. *Hydrobiologia*, 5(1), 291-305. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3840-4>.
- Mojica, J. I., Galvis, G., Sánchez-Duarte, P., Castellanos, C. y Villa-Navarro, F. A. (2006). Peces del valle medio del río Magdalena. *Biota Colombiana*, 7(1), 23-38.
- Mojica, J. I., Usma, J. S., Álvarez-León, R. y Lasso, C. A. (2012). *Libro rojo de peces dulceacuícolas de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, WWF Colombia y Universidad de Manizales.
- Montoya-Moreno, Y. y Aguirre, N. (2013). Estado del arte del conocimiento sobre perifiton en Colombia. *Gestión y Ambiente*, 16(3), 91-117.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1249-1261.
- Mulca, P. (2013). *Chaetostoma milesi (Bulldog pleco)*. <http://www.pezadicto.com/chaetostoma-milesi-bulldog-pleco/>
- Muñoz-Torres, S. E. y Sanabria-Ochoa, A. I. (2011). Normativa vigente para algunas especies pesqueras continentales de Colombia. En C. A. Lasso, F. de P. Gutiérrez, M. A. Morales-Betancourt, E. Agudelo, H. Ramírez-Gil y R. E. Ajiaco-Martínez (Eds.), *Pesquerías continentales de Colombia: cuencas del Magdalena: Cauca, Sinú, Canalete, Atrato, Orinoco, Amazonas y vertiente del Pacífico*. (Vol. II, pp. 28-47). Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Naselli-Flores, L. y Barone, R. (2000). Phytoplankton Dynamics and Structure: A Comparative Analysis in Natural and Man-Made Water Bodies of Different Trophic State. *Hydrobiologia*, 438(1-3), 65-74.
- NatureServe. (2013). *Micropterus salmoides*. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T61265A18229518>
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the World*. (4th ed.) John Wiley & Sons.
- Nilsson, C., Reidy, C. A., Dynesius, M. y Revenga, C. (2005). Fragmentation and Flow Regulation of the World's Large River Systems. *Science*, 308(5720), 405-408.
-

-
- Nogrady, T., Wallace, R. L. y Snell, T. W. (1993). *Rotifera. Biology, Ecology and Systematics*. (Vol. 1). SPB Academic Publishing.
- Nogueira, M. G, Henry, R. y Maricatto, F. E. (1999). Spatial and Temporal Heterogeneity in the Jurumirim Reservoir, São Paulo, Brazil. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 4(3-4), 107-120.
- Oliveira, C., Avelino, G. S., Abe, K. T., Mariguela, T. C., Benine, R. C., Ortí, G., Corrêa, E. y Castro, R. M. (2011). Phylogenetic Relationships Within the Speciose Family *Characidae* (*Teleostei: Ostariophysi: Characiformes*) Based on Multilocus Analysis and Extensive Ingroup Sampling. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 275.
- Olrik, K. (1998). Ecology of Mixotrophic Flagellates with Special Reference to *Chrysophyceae* in Danish Lakes. *Hydrobiologia*, (369), 329-338.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura [FAO]. (2018). *Programa de información de especies acuáticas Oreochromis niloticus (Linnaeus, 1758). Fisheries and Aquaculture Department*. http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Oreochromis_niloticus/es
- Ortega-Lara, A., Murillo, O., Pimienta, C. y Sterling, E. (1999). *Los peces del alto Cauca. Catálogo de especies*. Informe presentado a la Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC.
- Ortega-Lara, A., G. C. Sánchez-Garcés, L. F. JiménezSegura, N. J. Mancera-Rodríguez, R. Álvarez-León y M. A. Morales-Betancourt. 2010. Brycon henni (Characiformes, Characidae). Capítulo 7. Pp. 198-200. En: Lasso, C. A., E. Agudelo Córdoba, L. F. JiménezSegura, H. Ramírez-Gil, M. Morales-Betancourt, R. E. Ajiaco-Martínez, F. de Paula Gutiérrez, J. S. Usma, S. E. Muñoz Torres y A. I. Sanabria Ochoa (Eds.). I. Catálogo de los recursos pesqueros continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia
- Page, L. M. y Burr, B. M. (1991). *A Field Guide to Freshwater Fishes: North America north of Mexico*. Houghton Mifflin Company.
- Paggi, A. C. (2003). Los quironómidos (*Diptera*) y su empleo como bioindicadores. *Biología Acuática*, (21), 50-57.
- Palau, A. (1998). Estudio limnológico del ecosistema fluvial afectado por los vaciados del embalse de Barasona. *Limnética*, 14, 1-15.
- Pan, Y., Guo, S., Li, Y., Yin, W., Qi, P., Shi, J. y Zhu, J. (2018). Effects of Water Level Increase on Phytoplankton Assemblages in a Drinking Water Reservoir. *Water*, 10(3), 256.
-

-
- Passos, M. I. S., De Miranda, G. S. y Nessimian, J. L. (2015). Three New Species of Macrelmis Motschulsky (Coleoptera: Elmidae: Elminae) from Southeastern Brazil with New Definition of Species Groups to the Genus. *Zootaxa*, 4058(2), 195-210.
- Passy, S. I. (2007). Diatom Ecological Guilds Display Distinct and Predictable Behavior Along Nutrient and Disturbance Gradients in Running Waters. *Aquatic Botany*, 86(2), 171-178.
- Paterson, M. J., Beaty, K. G., Findlay, D. L., Findlay, W. J., Schiff, S. L., St. Louis, V. L. y Venkiteswaran, J. J. (2018). Long-term Changes in Nutrient Dynamics and Plankton Communities Following the Creation of a New Reservoir. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(8), 1459-1469.
- Paudel, B., Montagna, P. A. y Adams, L. (2019). The Relationship between suspended solids and nutrients with variable hydrologic flow regimes. *Regional Studies in Marine Science*, 29, 100657.
- Pedraza-Garzón, E. y Donato-Rondón, J. (2011). Diversidad y distribución de diatomeas en un arroyo de montaña de los andes colombianos. *Caldasia*, 33(1), 177-191.
- Pedrozo, C. D. S. y Rocha, O. (2005). Zooplankton and Water Quality of Lakes of the Northern Coast of Río Grande do Sul State, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 17(4), 445-464.
- Pedrozo, C. D. S., Schneck, F., Schwarzbald, A. y Farias, R. N. D. (2012). Respostas da comunidade zooplanctônica à formação do reservatório de Dona Francisca, Río Grande do Sul, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, 102(2), 142-149.
- Peña-Salamanca, E. J., Palacios-Peñaranda, M. L. y Ospina-Álvarez, N. (2005). *Algas como indicadoras de contaminación*. Programa Editorial Universidad del Valle.
- Peterson, C. G. y Grimm, N. B. (1992). Temporal Variation in Enrichment Effects During Periphyton Succession in a Nitrogen-Limited Desert Stream Ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*, 11(1), 10-36.
- Pineda, A., Peláez, Ó., Dias, J. D., Segovia, B. T., Bonecker, C. C., Velho, L. F. M. y Rodrigues, L. C. (2019). The El Niño Southern Oscillation (ENSO) is the Main Source of Variation for the Gamma Diversity of Plankton Communities in Subtropical Shallow Lakes. *Aquatic Sciences*, 81(3), 49.
- Pineda, H., Arboleda, L., Echeverry, A., Urcuqui, S., Pareja, S., Olivera, M. y Builes, J. (2007). Caracterización de la diversidad genética en el pez *Brycon henni* (Characiformes: Characidae) en Colombia central por medio de marcadores RAPD. *Revista de Biología Tropical*, 55(3-4), 1025-1035.
-

-
- Posada, J. A. y Roldán, G. (2003). Clave ilustrada y diversidad de las larvas de *Trichoptera* en el nor-occidente de Colombia. *Caldasia*, 25(1), 169-192.
- Quinn, J. M., Cooper, A. B., Davies-Colley, R. J., Rutherford, J. C. y Williamson, R. B. (1997). Land Use Effects on Habitat, Water Quality, Periphyton, and Benthic Invertebrates in Waikato, New Zealand, hill-country streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 31(5), 579-597.
- R Team Core. (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/>
- Ramírez, J. J. (2000). *Fitoplancton de agua dulce: aspectos ecológicos, taxonómicos y sanitarios*. Editorial Universidad de Antioquia.
- Ramírez, J. J. (2015). Comportamiento diario y estacional de las estructuras óptica y térmica en un embalse tropical colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39(150), 77-90.
- Ramírez, J. J., González-Ballesteros, R. y Gutiérrez, F. L. (2012). Establecimiento del nutriente limitante con base en los cambios de la estructura del ensamblaje fitoplanctónico en un embalse tropical colombiano. *Caldasia*, 34 (2), 421-441.
- Regan, C. T. (1904). A Monograph of the Fishes of the Family Loricariidae. *Transactions of the Zoological Society of London*, 17(3), 191-350.
- Rennella, A. (2007). *Relevancia de las interacciones tróficas en la determinación de la estructura del zooplancton en grandes lagunas pampeanas* [Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires].
- Reynaga, M. (2009). Hábitos alimentarios de las larvas de *Trichoptera* (*Insecta*) de una cuenca subtropical. *Ecología austral*, 19, 207-214.
- Reynolds, C. S. (1993). Scales of Disturbance and their Importance in Plankton Ecology. *Hydrobiologia*, 249, 157-171.
- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. y Melo, S. (2002). Towards a Functional Classification of the Freshwater Phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24(5), 417-428.
- Rimet, F. y Bouchez, A. (2012). Life Forms, Cell Sizes and Ecological Guilds of Diatoms in European Rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. (406), 01-12.
- Ríos-Pulgarín, M. I., Barletta, M. y Mancera-Rodríguez, N. J. (2016b). Hydrological Cycle Effects on the Aquatic Community in a Neotropical Stream of the Andean Piedmont During the 2007–2010 ENSO Events. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 131-156. <https://doi.org/10.1111/jfb.12885>.
-

-
- Ríos-Pulgarín, M. I., Barletta, M., Arango-Jaramillo, M. C. y Mancera-Rodríguez, N. J. (2016a). The Role of the Hydrological Cycle on the Temporal Patterns of Macroinvertebrate Assemblages in an Andean Foothill Stream in Colombia. *Journal of Limnology*, 75, 107-120.
- Rodríguez, M. P. y Matsumura-Tundisi, T. (2000). Variation of Density, Species Composition and Dominance of Rotifers at a Shallow Tropical Reservoir (Broa Reservoir, SP, Brazil) in a Short Scale Time. *Revista Brasileira de Biologia*, 60(1), 01-09.
- Rodríguez-Barríos, J., Ospina-Torres, R. y Turizo-Correa, R. (2011). Grupos funcionales alimentarios de macroinvertebrados acuáticos en el río Gaira, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 59(4), 1537-1552.
- Roessler, M. A., Beardsley, G. L. y Tabb, D. C. (1977). New Records of the Introduced Snail, *Melanoides tuberculata* (Mollusca: Thiaridae) in south Florida. *Florida Scientist*, 40, 87-94.
- Roldán, G. (1988). *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquia*. Fondo para la Protección del Medio Ambiente "José Celestino Mutis".
- Roldán, G. (1996). *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquia*. Pama Editores Ltda.
- Roldán, G. (2003). *Bioindicación de la calidad del agua en Colombia: Propuesta para el uso del método BMWP Col.* (1ª ed.). Universidad de Antioquia.
- Roldán, G. R. y Ramírez, J. J. (2008). *Fundamentos de limnología neotropical*. (2ª ed.). Universidad de Antioquia, Universidad Católica de Oriente y Academica Colombiana de Ciencias.
- Román-Botero, R., Gómez-Giraldo, A. y Toro-Botero, M. (2013). Efecto estacional de los afluentes en la estructura térmica de un pequeño embalse neotropical, La Fe-Colombia. *Dyna*, 80(177), 152-161.
- Román-Valencia, C., Ruiz, R. I. y Giraldo, A. (2008a). Dieta y reproducción de dos especies sintópicas: *Hemibrycon boquiae* y *Bryconamericus caucanus* (Pisces: Characidae) en la quebrada Boquía, río Quindío, Alto Cauca, Colombia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Nueva Serie*, 10(1), 55-62.
- Román-Valencia, C., Ruiz-C, R., Taphorn, D. C., Mancera-Rodríguez, N. J. y García-Alzate, C. A. (2013). Three New Species of *Hemibrycon* (Characiformes: Characidae) from the Magdalena River Basin, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 61(3), 1365-1387.
- Román-Valencia, C., Vanegas-Ríos, J. A. y Ruíz, R. (2008b). Una nueva especie de pez del género *Bryconamericus* (Ostariophysi: Characidae) del río Magdalena, con una clave para las especies de Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 1749-1763.
-


-
- Rondón, C. A. R., Zapata, A. M., Perez, D., Morales, Y., Ovalle, H. y Alvarez, J. P. (2010). Caracterización limnológica de humedales de la planicie de inundación del río Orinoco (Orinoquía, Colombia). *Acta Biológica Colombiana*, 15(1), 145-166.
- Rosenberg, D. M. y Resh, V. H. (1993). Introduction. En D. M. Rosenberg y V. H. Resh (Eds.), *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. (pp. 1-9). Chapman & Hall.
- Ruttner, F. (1953). *Fundamentals of limnology* (3rd ed.). University of Toronto Press.
- Ryding, S. O. y Rast, W. (1989). *Control of Eutrophication of Lakes and Reservoirs*. (Vol. 1). Parthenon Publishing Group.
- Salas, H., y P. Martínó. (1991). *Metodologías simplificadas para la evaluación de eutroficación en lagos cálidos tropicales*. CEPIS.
- Salusso, M. M. y Moraña, L. B. (2014). Fitoplancton de embalses subtropicales del noroeste argentino. *Gestión y Ambiente*, 17(1), 209-222.
- Sampaio, E. V., Rocha, O., Matsumura-Tundisi, T. y Tundisi, J. G. (2002). Composition and Abundance of Zooplankton in the Limnetic Zone of Seven Reservoirs of the Parapanema River, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62(3), 525-545.
- Sánchez-Colomer, M. G. (2001). Las comunidades de zooplancton de los embalses españoles. *Revista Ecosistemas*, 10(2), 1-14.
- Sandgren, C. D. (1988). *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Sandoval, J. C. y Molina-Astudillo, I. F. (2000). Insectos. En G. de la Lanza-Espino, S. Hernández-Pulido y J. L. Carbajal-Pérez (Eds.), *Organismos indicadores de la calidad de agua y de la contaminación (Bioindicadores)*. (pp.405-550). Plaza y Valdez.
- Santos, J. A., Marins, R. V., Aguiar, J. E., Challar, G., Silva, F. A. y Lacerda, L. D. (2017). Hydrochemistry and Trophic State Change in a Large Reservoir in the Brazilian Northeast Region under Intense Drought Conditions. *Journal of Limnology*, 76(1), 41-51.
- Santos, R. M. D. (2010). *Estrutura das comunidades fitoplanctônica e zooplanctônica, com ênfase na produção secundária do zooplâncton, e fatores ambientais relacionados nos reservatórios do Baixo Rio Tietê, SP* [Tesis de maestría, Universidad Federal de São Carlos]. Repositorio Institucional UFSCar. <https://repositorio.ufscar.br/handle/ufscar/1973>.
- Segnini, S. (1995). Medición de la diversidad en una comunidad de insectos. *Boletín de Entomología Venezolana*, 10(1), 105-113.
-

-
- Serna, D. J., Tamaris-Turizo, C. E. y Gutiérrez-Moreno, L. C. (2015). Distribución espacial y temporal de larvas de *Trichoptera* (Insecta) en el río Manzanares, Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 63(2), 465-477.
- Simões, N. R., Sonoda, S. L. y Ribeiro, S. M. M. S. (2008). Spatial and Seasonal Variation of Microcrustaceans (*Cladocera* and *Copepoda*) in Intermittent Rivers in the Jequeizinho River Hydrographic Basin, in the Neotropical Semiarid. *Acta Limnologica Brasiliensis*, 20(3), 197-204.
- Snoeks, J., Freyhof, J., Geelhand, D. y Hughes A. (2018). *Oreochromis niloticus*. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-1.RLTS.T166975A49922878.en>.
- Sokal, R. y Rohlf, F. J. (1981). *Biometry*. (2nd ed). W. H. Freeman.
- Souza, C. P. y Lima, L. C. (1997). *Moluscos de interesse parasitológico do Brasil*. Fiocruz.
- Springer, M. (2010). Capítulo 7: Trichoptera. *Revista de Biología Tropical*. 58(4), 151-198.
- Springer, M., Serrano Cervantes, L. y Zepeda Aguilar, A. (2010). Guía ilustrada para el estudio ecológico y taxonómico de los insectos acuáticos inmaduros del orden Trichoptera. En J. M. Sermeño Chicas (Ed.), *Formulación de una guía metodológica estandarizada para determinar la calidad ambiental de las aguas de los ríos de El Salvador, utilizando insectos acuáticos*. Editorial Universitaria UES
- Stewart, P. M., Butcher, J. T. y Swinford, T. O. (2000). Landuse, Habitat, and Water Quality Effects on Macroinvertebrate Communities in three Watersheds of a Lake Michigan Associated Marsh System. *Aquat. Ecosyst. Health Manage*, (3), 179-189.
- Stockner, J.G., Rydin, E. y Hyenstrand, P. (2000). Cultural Oligotrophication: Causes and Consequences for Fisheries Resources. *Fisheries*, 25(5), 7-14.
- Takahashi, E. M., Lansac-Tôha, F. A., Dias, J. D., Bonecker, C. C. y Velho, L. F. M. (2009). Spatial Variations in the Zooplankton Community from the Corumbá Reservoir, Goiás State, in Distinct Hydrological Periods. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 31(3), 227-234.
- Talling, J. F., Sinada, F., Taha, O. E. y Sobhy, E. M. (2009). Phytoplankton: Composition, Development and Productivity. En H. Dumont (Ed.), *The Nile*. (pp. 431-462). Springer, Dordrecht.
- Tamaris-Turizo, C., Turizo-Correa, R. R. y Carmen-Zúñiga, M. (2007). Distribución espacio-temporal y hábitos alimentarios de ninfas de *Anacronuria* (Insecta: Plecoptera: Perlidae) en el río Gaira (Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia). *Caldasia*, 29(2)375-385.
-

-
- Thomaz, A. T., Arcila, D., Orti, G. y Malabarba, L. R. (2015). Molecular Phylogeny of the Subfamily Stevardiinae Gill, 1858 (*Characiformes: Characidae*): Classification and the Evolution of Reproductive Traits. *BMC Evolutionary Biology*, (15), 146.
- Tomanova, S. y Usseglio-Polatera, P. (2007). Patterns of Benthic Community Traits in Neotropical Streams: Relationship to Mesoscale Spatial Variability. *Fundamental and Applied Limnology*, 170(3), 243–255.
- Torralva, M. M., Oliva, F. J., Ubero Pascual, N. A., Malo, J. y Puig M. A. (1996). Efectos de la regulación sobre los macroinvertebrados en el río Segura (SE España). *Limnetica*, 11(2), 49-56.
- Townsend, C. R. y Hildrew, A. G. (1994). Species Traits in Relation to a Habitat Templet for River Systems. *Freshwater Biology*, 31(3), 265-275.
- Trujillo, B. A., Atilano, E. E. H., Ramírez, N. A., Macías, F. D. J. V., López, J. S., Toro, J. R. y Velazco, M. C. M. (2019). Medición y análisis de la diversidad de comunidades hidrobiológicas: una perspectiva desde la ingeniería ambiental. *Revista Politécnica*, 15(28), 32-41.
- Tundisi, J. G. (1985). Represas artificiais: perspectivas para o controle e manejo da qualidade da água para usos múltiplos. En *Anais* (pp. 36-59). ABRH.
- Tundisi, J. G. y Straskraba, M. (1999). Reservoir Water Quality Management: Guidelines of Lake Management. Kusatsu, Japan. International Lake Environmental Committee.
- Tundisi, J. G. y Straskraba, M. (1999). *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications*. International Institute of Ecology.
- Tundisi, J. G. y Tundisi, T. M. (2008). *Limnología*. Oficina de Textos.
- Universidad Católica de Oriente [UCO] e ISAGÉN. (2016). *Monitoreo limnológico e hidrobiológico embalse Amani – río La Miel y afluentes principales en el sector aguas abajo de la presa de la Central Hidroeléctrica Miel I*. Informe final.
- Usma, S., Valderrama, M., Escobar, M. D., Ajiaco Martínez, R. E., Villa Navarro, F., Castro, F., Ramírez Gil, H., Sanabria, A. I., Ortega-Lara, O. L., Maldonado-Ocampo, J., Alonso, J. C. y Cipamocha C. (2009). Peces dulceacuícolas migratorios en Colombia. En L. G. Naranjo, J. D. Amaya (Eds.), *Plan Nacional de las especies migratorias: Diagnóstico e identificación de acciones para la conservación y el manejo sostenible de las especies migratorias de la biodiversidad en Colombia*. (pp. 103-132). Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial y WWF Colombia.
- Vélez Otálvaro, M. V. y Área Metropolitana del Valle de Aburrá. (2005). Plan de ordenación y manejo de la cuenca del río Aburrá [POMCA]: Preliminares y resumen ejecutivo.
-

-
- vo. Repositorio Institucional UN. <https://repositorio.unal.edu.co/bitstream/handle/unal/20948/I-HE%204081.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Velho, L. F. M., Lansac-Tôha, F. A. y Bonecker, C. C. (2005). Distribuição longitudinal da comunidade zooplancônica em reservatórios. En Rodrigues, L.; Thomaz, SM; Agostinho, A. A, & L. C. Gomes (eds). Biocenoses em Reservatorios: padroes espaciais e temporais. RIMA, São Carlos, 129-136.
- Villa Navarro, F., García Meló, L., Herrada Yara, M. Y Lozano Zarate, Y. (2007). *Geophagus steindachneri*. En G. Reinoso-Florez, F. A. Villa Navarro, H. E. Esquivel J. E. Garcia-Melo y M. A. Vejarano Delgado (Eds.), Biodiversidad faunística y florística de la cuenca del río Totare. Biodiversidad Regional Fase III (p. 403). Universidad del Tolima.
- Villa Navarro, F., Usma, S., Sanchez Duarte, P. y Mesa Salazar, L. (2016). *Brycon henni*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T49830035A61473718.en>.
- Villabona-González, S. (2012). *Variación en las escalas espacial y temporal de la estructura del zooplancton del embalse Riogrande II, Antioquia, Colombia y su relación con variables abióticas y grupos algales* [Propuesta de Tesis de Doctorado en Biología, Universidad de Antioquia].
- Villabona-González, S., Benjumea-Hoyos, C., Gutiérrez Monsalve, J., López-Muñoz, M. y González, E. (2020). Variables físico químicas y biológicas de mayor influencia en el estado trófico de embalses andinos colombianos. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 344-359.
- Vollenweider, R. A. (1968). *Scientific Fundamentals of the Eutrophication of Lakes and flowing Waters, with Particular Reference to Nitrogen and Phosphorus as Factors in Eutrophication*. Organisation for Economic Cooperation and Development.
- Wagner, K. 2001. Management Techniques within the lake or reservoir. Chapter 6 in *Managing Lake and Reservoirs*, edited by Holdren, Jones and Taggart. USEPA/NALMS, Madison, WI.
- Wallace, R. L., Snell, T. W. y Smith, H. A. (2015). Phylum Rotifera. En J. H. Thorp y A. P. Covich (Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. (pp. 225-271). Academic Press.
- Weithoff, G. (2003). The concepts of «plant functional types» and «functional diversity» in lake phytoplankton—a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology*, 48(9), 1669-1675.
-

-
- Wetzel, R. G. (2001). *Limnology: Lake and river ecosystems* (3.^a ed.). Academic Press.
- Winemiller, K. O., Flecker, A. y Hoeinghaus, D. J. (2010). Patch Dynamics and Environmental Heterogeneity in Lotic Ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 84–99
- Winemiller, K. O., Montaña, C. G., Roelke, D. L., Cotner, J. B., Montoya, J. V., Sanchez, L., Castillo, M. M. y Layman, C. A. (2014). Pulsing Hydrology Determines top-down Control of Basal Resources in a Tropical River-Floodplain Ecosystem. *Ecological Monographs*, 84(4), 2014, 621-635.
- Zapata-Londoño, M. N., Márquez, E. J., Restrepo-Escobar, N., Ríos-Pulgarín, M. I. Estructura poblacional y reproducción de cinco especies ícticas en un embalse neotropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 622-638.
- Zapata, A. y Donato, J. (2005). Cambios diarios de las algas perifíticas y su relación con la velocidad de corriente en un río tropical de montaña (río Tota - Colombia). *Limnetica*, 24(3-4), 327-337.
- Zapata, O. L., González Rivas, E., Montoya, J., Pérez, M. y Mendoza, M. (2019). Zooplankton del embalse Petaquire (Edo. Vargas): Composición, abundancia y biomasa. *Memorias del Instituto de Biología Experimental*, (9), 49-52.
- Zaw, M. y Chiswell. B. (1999). Iron and Manganese Dynamics in Lake Water. *Water Research*, 33, 1900-1910.
- Zhang, H., Richardson, P. A., Belayneh, B. E., Ristvey, A., Lea-Cox, J., Copes, W. E., Moorman, G. W. y Hong, C. (2016). Recycling Irrigation Reservoir Stratification And implications for Crop Health and Production. *Journal of the American Water Resources Association*, 52(3), 620-631. <https://doi.org/10.1111/1752-1688.12411>.
- Zuccaro, G. y Bulla, L. (1985). Estudio comparativo de la entomofauna en cuatro sabanas venezolanas. *Acta Científica Venezolana*, 36(5-6), 365-372.
- Zúñiga-Upegui, P. T. (2005). *Diversidad, distribución y algunos aspectos ecológicos de la familia Loricariidae (Ostariophysi: Siluriformes) en la cuenca del río Coello-Tolima (Colombia)* [Trabajo de grado, Universidad del Tolima]. Repositorio Institucional Universidad del Tolima – RIUT. <http://repository.ut.edu.co/bitstream/001/1502/1/RIUT-AAA-spa-2014-Divesidad%2C%20estructura%20y%20relaciones%20ecomorfol%20de%20la%20ictiofauna%20en%20ecosistemas%20%C3%B3gicos%20de%20la%20ictiofauna%20en%20ecosistemas%20%C3%B3ticos%20del%20bosque%20tropical.pdf>.
-



Este libro es resultado de 10 años de trabajo del Grupo de Investigación en Limnología y Recursos Hídricos de la Universidad Católica de Oriente. Un grupo interdisciplinar que ha dedicado 22 años al entendimiento de los procesos químicos, físicos y biológicos que rigen los ecosistemas acuáticos tropicales, en particular, en los ríos y embalses de la región andina. La calidad académica de sus investigadores y una alianza exitosa con la empresa generadora de energía Isagén han permitido hacer una exploración sin precedentes de la evolución ecológica de un sistema de tres embalses interconectados y sus ríos afluentes, profundizando así en la estructura de las comunidades planctónicas, bentónicas e ícticas y sus respuestas a largo plazo frente a la variabilidad ambiental del sistema.

ISBN: 978-958-5518-40-7 (digital).