

## Diferencias en la comunidad de Cladóceros entre diversos ríos de la Orinoquía venezolana.

### Differences in the Cladoceran community among various rivers of the Venezuelan Orinoquia.

Simón Astiz<sup>1</sup>, Juan Papadakis<sup>2</sup> y María Mercedes Castillo<sup>3</sup>

#### Resumen

Las comunidades zooplanctónicas y particularmente los cladóceros son vitales en los ecosistemas acuáticos, debido a que entre otras características poseen una gran sensibilidad y capacidad de reacción ante cualquier cambio, por lo que son consideradas como excelentes bioindicadores del tipo de medio en que habitan. Con la finalidad de caracterizar la composición de los cladóceros y sus variaciones espacio-temporales en distintos ríos de la cuenca del río Orinoco se realizaron cuatro muestreos comprendidos en las hidrofases de aguas bajas y altas del año 1998 en tres ríos de aguas negras (Atabapo, Autana y Sipapo), tres de aguas claras (Ventuari, Cuaio y Cataniapo) y tres de aguas blancas (Guaviare, Meta y Orinoco). Los ríos de aguas negras presentaron valores promedio más bajos de pH, sólidos suspendidos y fósforo total (4,43; 2,85 mg l<sup>-1</sup> y 5,44 µg l<sup>-1</sup>) que los de aguas blancas (6,85; 197,39 mg l<sup>-1</sup> y 69,69 µg l<sup>-1</sup>). Se identificaron un total de 13 taxones de cladóceros, la densidad total de la comunidad de cladóceros durante la hidrofase de aguas bajas fluctuó entre 0,09; 7,72 y 13,51 org l<sup>-1</sup> para los ríos de aguas claras, negras y blancas, respectivamente y entre 0,35; 0,06 y 0,59 org l<sup>-1</sup> durante las aguas altas. La diversidad de los cladóceros en las aguas bajas osciló entre 0,45; 0,15 y 0,44 en los ríos de aguas claras, negras y blancas respectivamente y entre 0,56; 0,44 y 0,55 durante las aguas altas. En forma global *Bosminopsis dietersi* y *Bosmina tubicen* presentaron la mayor distribución, aunque dominaron en los ríos de aguas negras y blancas respectivamente. *Diaphanosoma birgei* fue la especie más abundante entre los cladóceros identificados y particularmente en los ríos de aguas blancas durante las aguas bajas. El análisis de conglomerado con base a la composición específica de los cladóceros reflejó un agrupamiento similar entre los ríos de aguas claras y negras en las hidrofases estudiadas, mientras que los ríos Atabapo y Guaviare se comportaron como grupos aislados durante las aguas bajas, durante las aguas altas se observó el aislamiento en los ríos Meta y Orinoco. La alternancia en la composición de especies de los cladóceros estaría determinada por el régimen hidrológico conjuntamente con las características fisicoquímicas de los diferentes tipos de ríos estudiados.

**Palabras clave:** Abundancia, Diversidad, Zooplancton, Distribución, Tipos de ríos.

#### Abstract

The zooplankton communities and particularly the cladocerans are vital in aquatic ecosystems because among other features have a high sensitivity and ability to react to any changes, and are considered as excellent bioindicators of the type of environment in which they inhabit. In order to characterize the composition of cladocerans and their spatio-temporal variation in different rivers of the Orinoco river basin, four samples were carried out included in the hydrophases of low and high water of 1998 in three blackwater river (Atabapo, Autana and Sipapo), three clear

<sup>1</sup>Instituto de Recursos Naturales, Universidad Simón Bolívar, Apartado 89000, Caracas 1086, Venezuela. e-mail: [sastiz@usb.ve](mailto:sastiz@usb.ve)

<sup>2</sup>Laboratorio de Sensores Remotos, Universidad Simón Bolívar, Caracas 1086, Venezuela. <sup>3</sup>Depto. de Ciencias de la Sustentabilidad, Unidad de Villahermosa, ECOSUR, México.

water (Ventuari, Cuaio and Cataniapo) and three white water (Guaviare, Meta and Orinoco). Blackwaters rivers had lower mean values of pH, suspended solids and total phosphorus (4.43, 2.85 mg l<sup>-1</sup> and 5.44 µ l<sup>-1</sup>) than white water rivers (6.85, 197.39 mg l<sup>-1</sup> and 69.69 µ l<sup>-1</sup>). A total of 13 taxa of cladocerans were identified. The total density of cladocerans community during low water hydrophase fluctuated between 0.09, 7.72 and 13.51 org l<sup>-1</sup> for clear, black and white water rivers respectively and between 0.35, 0.06 and 0.59 org l<sup>-1</sup> during high waters. The diversity of cladocerans in the lower waters ranged from 0.45, 0.15 and 0.44 in the clear, black and white rivers respectively and between 0.56, 0.44 and 0.55 during high waters. Globally, *Bosminopsis dietersi* and *Bosmina tubicen* showed the greatest distribution, although they dominated in the rivers of black and white waters respectively. *Diaphanosoma birgei* was the most abundant species among cladocerans identified and particularly in white water during low waters. The cluster analysis based on the specific composition of the cladocerans reflected a similar grouping between the clear and black waters in the studied hydrophases, while the Atabapo and Guaviare rivers behaved as isolated groups during the lower waters during the waters High was observed the isolation in the rivers Meta and Orinoco. The alternation in the species composition of cladocerans would be determined by the hydrological regime together with the physicochemical characteristics of the different types of rivers studied.

**Keywords:** Abundance, Diversity, Zooplankton, Distribution, Rivers types

## Introducción

El río Orinoco está ubicado en el tercer lugar en la lista de los ríos más caudalosos del mundo, superado sólo por el Amazonas (6,3 x 10<sup>12</sup> m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>) y el Zaire (1,3 x 10<sup>12</sup> m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>; COPLANARH, 1972; Milliman & Meade, 1983). Desde la parte nor-occidental del canal principal del río Orinoco drenan numerosos tributarios cuyas nacientes se originan en la Cordillera Oriental andina y fluyen a través de los piedemontes y las planicies aluviales situadas en los llanos orientales colombianos. Estos tributarios desembocan al canal principal como “aguas blancas”, es decir, aguas que contienen gran cantidad de sólidos disueltos y suspendidos producidos por la continua erosión de la cordillera andina. Por otro lado, los tributarios que drenan la parte sur-oriental de la cuenca fluyen por el antiguo Escudo Guayanés, de formación Precámbrica y que contienen cantidades mínimas de materiales suspendidos y disueltos. La mayoría de estos tributarios poseen “aguas negras” originadas por las altas concentraciones de materia orgánica disuelta

de origen terrestre (Weibezahn, 1985, 1990; Vásquez, 1989). Un tercer grupo de ríos denominados de “aguas claras” también drenan los suelos precámbricos pero poseen valores intermedios de acidez, transparencia y conductividad eléctrica en relación a los dos grupos de ríos mencionados con anterioridad, la coloración típica de estos ríos es la de un verde oliva con bajos valores de sólidos disueltos (Paxiuba & Narciso, 2010; Astiz, 2012). Sioli (1950) demostró que estas aguas poseen características físicas y químicas diferentes, aunque esta tipología de aguas establecida para el río Amazonas y sus afluentes no es aplicable a todos los ríos que atraviesan la geografía venezolana, los ríos y caños provenientes del Escudo Guayanés y la Amazonía venezolana presentan propiedades fisicoquímicas similares a los ríos que drenan el norte de la cuenca del río Amazonas (Vegas-Vilarrubia *et al.* 1988). Este hecho permite hacer referencia a la clasificación realizada por Sioli para caracterizar los ecosistemas estudiados en esta región. Como resultado de estas diferencias entre ambientes acuáticos tanto la cuenca del Orinoco como

la del Amazonas son un mosaico de diferentes tipos de aguas conectadas al canal principal de estos dos grandes ríos, por lo que se han postulado hipótesis de que estas condiciones tanto hidrográficas como limnológicas constituyen importantes barreras que restringen la dispersión de las comunidades acuáticas, actuando como las fuerzas selectivas que conducen hacia una especiación alopátrica (Lewis *et al.* 2000; Paxiúba & Narciso, 2010).

En el caso de los cladóceros, cuyo papel en las tramas tróficas se destaca por su carácter de vía de transferencia de materia y energía desde los microproductores primarios y las fuentes de detritus-bacteria hacia los niveles de los consumidores superiores, han sido poco estudiados, reportándose algunas evidencias de que podría existir cierta diferenciación en la composición de esta comunidad que podría originarse por el tipo de agua en donde habitan (Vásquez, 1984, 1989; Lewis *et al.* 1990; Astiz & Álvarez, 1998; Papadakis, 2003). En este estudio se comparó la abundancia, diversidad y composición de las especies de cladóceros entre diversos ríos que drenan la cuenca media del Orinoco en Venezuela.

## **Materiales y Métodos**

### *Área de estudio*

La cuenca media del río Orinoco localizada al sur de Venezuela comienza en el “nudo” hidrológico de los ríos Atabapo-Guaviare-Orinoco (67° 40' O y 4° 05' N) y termina en la desembocadura del río Apure (66° 25' O y 7° 38' N) en la cual el río Orinoco se desplaza a lo largo de 525 Km (Vila, 1960; Weibezahn, 1985). En esta zona existen gran cantidad de ríos tributarios con características físicoquímicas y biológicas diferentes que según la clasificación de Sioli (1950) corresponderían a ríos de aguas blancas, aguas negras y aguas claras, los cuales contribuyen sustancialmente con el caudal y la

biodiversidad acuática del río Orinoco, el cual constituye una mezcla de todos estos tipos de ríos (Lewis & Saunders, 1990). Se seleccionaron nueve estaciones de muestreo en la cuenca alta (Ventuari, Atabapo y Guaviare) y media (resto de las estaciones) del río Orinoco siguiendo los lineamientos de las diferentes etapas del Proyecto Ecosistema Orinoco del Instituto de Recursos Naturales de la Universidad Simón Bolívar (Weibezahn, 1985; Papadakis, 2003; véase figura 1) y situadas en diferentes ríos de acuerdo a la clasificación mencionada del tipo de aguas de Sioli (1950): Estaciones 1 (Ventuari, 4°09'N-66°51'O); 6 (Cuao, 4°57'N-67°42'O) y 7 (Cataniapo, 5°35'N-67°35'O) representativas de los ríos de aguas claras. Estaciones 2 (Atabapo, 3°58'N-67°47'O); 4 (Sipapo, 5°03'N-67°46'O) y 5 (Autana, 4°44'N-67°41'O) con características típicas de los ríos de aguas negras. Estaciones 3 (Guaviare, 4°00'N-67°53'O); 8 (Meta, 6°15'N-67°32'O) y 9 (Orinoco en Sta. María, 6°36'N-67°08'O) representativas de los ríos de aguas blancas.

Los datos provienen de dos muestreos realizados en el año 1998 correspondientes a las hidrofases de aguas bajas (febrero-período seco) y aguas altas (septiembre-período lluvioso). Los datos de la estación Ventuari fueron tomados de Astiz & Alvarez-H. (1998) para las mismas hidrofases. Se recolectaron las muestras de agua para la determinación de los sólidos suspendidos, carbono orgánico disuelto y los nutrientes a una profundidad de 50 cm en botellas de un litro. La recolección, preservación y procesamiento de estas muestras se realizó de acuerdo con la metodología establecida en APHA (1985). El pH, temperatura del agua, conductividad eléctrica, transparencia y el caudal se determinaron *in situ* con el uso de sensores de campo (pH-metro Hatch One, Loveland, Colorado, EE.UU. y conductímetro Hatch 44600 +/- 1,0 de error), el disco de Secchi, ecosonda Lowrance y correntímetro General Oceanics 2030R, Miami, EE. UU,

respectivamente. El caudal se determinó aforando cada estación con la medición de la velocidad media de la corriente y del área de la sección transversal del canal, calculándose a partir de la fórmula  $Q \text{ (m}^3\text{/s)} = A \text{ (m}^2\text{)} \times \text{Vel (m/s)}$ .

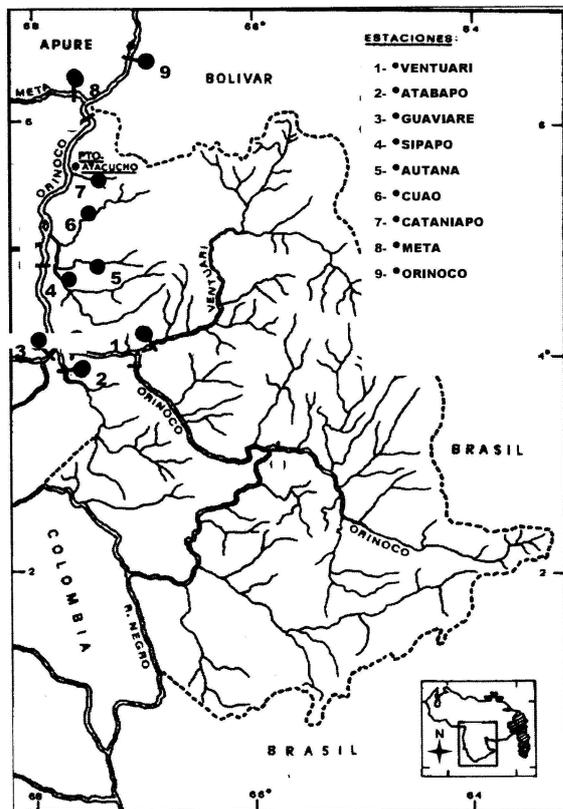


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo en la cuenca alta y media del río Orinoco.

Las muestras de zooplancton se recolectaron por triplicado en el canal principal del río en todas las estaciones y muestreos, para captar la mayor cantidad de organismos posibles se filtraron 125 y 32 litros de agua durante las aguas altas y bajas respectivamente según Weibezahn *et al.* (1990) y Álvarez *et al.* (1992) con una red de plancton tipo Wisconsin de 53  $\mu\text{m}$  de diámetro de poro, las muestras se fijaron con formalina al 10% previa narcotización con  $\text{CO}_2$  y se colorearon con rosa de bengala. Los conteos se realizaron tomando tres subréplicas en cámaras de Sedgwick-Rafter de 2,8 ml de capacidad. Los organismos se identificaron hasta el nivel

taxonómico más detallado posible utilizando claves especializadas (Zoppi de Roa *et al.* 1985; Koste & Shiel, 1987; Koste, 1988; Vásquez *et al.* 1991; Zoppi de Roa & Vásquez, 1991; de Paggi & Paggi, 1995; Fernando, 2002). La estructura de la comunidad de los cladóceros se determinó mediante la riqueza de especies (S), el índice de diversidad (H') de Shannon & Wiener-W. (1963) y el índice de equidad (J') de Pielou-E. (1966).

#### *Análisis estadísticos*

Para reducir la dimensión de las matrices abióticas y biológicas (18 filas x 17 columnas) y determinar las posibles relaciones entre las variables se realizó un Análisis por Componentes Principales (ACP) y se seleccionaron las variables que presentaron una mayor varianza. Con dichas variables y para conocer la similitud entre estaciones y muestreos se aplicó un análisis de agrupamiento utilizando la distancia euclidiana y el agrupamiento completo. En ambos análisis y para homogeneizar las varianzas las variables fueron estandarizadas y transformadas a su forma logarítmica ( $\log x_i + 1$ ). Estos análisis se realizaron con el programa Primer 6 (2009). Posteriormente, se utilizó un diseño de Análisis de Varianza con estructura factorial de tratamientos (2 factores o vías: estación x muestreo), el primer factor denominado estación con tres niveles (aguas claras, negras y blancas) y el segundo factor denominado muestreo con dos niveles (aguas bajas y altas), de esta manera se evaluó la existencia de diferencias significativas entre los dos factores usando como variables dependientes las ambientales (físicas, químicas e hidrológicas) y biológicas (abundancia de los cladóceros). Posteriormente y en aquellos casos donde se obtuvieron diferencias significativas, se realizó una prueba de Tukey de comparaciones múltiples con la utilización del programa InfoStat (2008) para determinar las medias

que resultaron diferentes entre sí. El nivel de significancia empleado fue  $\alpha = 0,05$ .

## Resultados

### *Características físicoquímicas*

Las variaciones entre los tipos de ríos en la concentración de sólidos suspendidos totales, fósforo total, conductividad, descarga, pH y nitratos presentaron un gradiente que va de menor a mayor concentración desde los ríos de aguas negras hasta los de aguas blancas: negros < claros < blancos, estas diferencias fueron significativas (Tablas 1 y 2), por lo que los valores mínimos de los sólidos suspendidos (1,69 mg l<sup>-1</sup>), fósforo total (3,17 µg l<sup>-1</sup>), temperatura (25,8 °C), pH (4,18) y nitratos (8,77 µg l<sup>-1</sup>) correspondieron a los ríos de aguas negras y en la hidrofase de aguas

altas. La conductividad específica fue muy baja en los ríos de aguas negras y claras, presentando en estos últimos el menor valor en promedio (8,57 µS cm<sup>-1</sup>). La concentración del carbono orgánico disuelto fue significativamente superior en los ríos de aguas negras (11,55 mg l<sup>-1</sup>), intermedia en los de aguas blancas (6,89 mg l<sup>-1</sup>) y más baja en los de aguas claras (1,38 mg l<sup>-1</sup>), temporalmente presentó los mayores valores estadísticamente significativos en la hidrofase de las aguas altas (septiembre) al igual que la descarga (28009,7 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>). Los mayores valores de transparencia se observaron en los ríos de aguas negras durante las aguas bajas (1,90 m), mientras que los ríos de aguas blancas presentaron los menores (0,47 m) en la hidrofase de aguas altas, estas diferencias resultaron significativas (Tabla 2).

Tabla 1. Valores promedio, mínimos y máximos de las variables físico-químicas e hidrológicas evaluadas en los diferentes ríos en las hidrofases estudiadas (n=3).

Hidrofases	Aguas bajas (Febrero)			Aguas altas (Septiembre)		
	claros	negros	blancos	claros	negros	blancos
tipo de ríos *						
VARIABLES						
temperatura (°C)	29,6 (28,8-31,0)	30,1 (27,0-34,0)	29,3 (28,6-30,6)	26,5 (25,0-27,6)	25,8 (24,0-28,4)	27,6 (26,4-29,6)
sól. suspen. (mg l <sup>-1</sup> )	8,53 (4,80-14,70)	4,0 (1,70-6,3)	77,87 (20,9-189,2)	10,87 (5,60-20,90)	1,69 (1,17-2,1)	316,9 (186,0-506,5)
transpar. (m)	1,32 (1,10-1,50)	1,90 (0,60-2,60)	1,07 (0,8-1,4)	1,30 (1,20-1,40)	1,63 (1,3-2,0)	0,47 (0,1-1,1)
pH	5,73 (5,00-6,80)	4,67 (4,10-5,40)	7,43 (7,2-7,8)	5,87 (4,90-6,70)	4,18 (3,95-4,50)	6,27 (6,1-6,5)
conduct. (µS cm <sup>-1</sup> )	9,00 (8,70-9,40)	10,43 (9,40-12,50)	73,23 (41,8-132,9)	8,57 (4,90-13,30)	9,57 (5,80-13,10)	33,9 (24,8-49,5)
ortofosfatos (µg l <sup>-1</sup> )	3,40 (3,00-3,80)	3,25 (3,00-3,50)	s.d.	0,00	0,00	s.d.
nitratos (µg l <sup>-1</sup> )	227,5 (125,7-331,4)	73,73 (10,5-127,7)	91,97 (31,3-136,3)	104,23 (25,20-173,0)	8,77 (3,6-18,2)	131,53 (78,4-203,0)
fósforo total (µg l <sup>-1</sup> )	8,38 (5,70-11,45)	7,70 (5,40-12,00)	26,6 (19,5-34,5)	8,81 (0,70-20,72)	3,17 (2,50-4,0)	112,77 (71,5-206,5)
COD (mg l <sup>-1</sup> )	1,38 (1,00-1,75)	10,0 (7,3-12,7)	4,55 (4,5-4,6)	3,76 (2,90-4,61)	11,55 (11,4-11,7)	6,89 (6,67-7,1)
descarga (m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> )	238,3 (44,0-591,0)	466,0 (43,0-1255,0)	3189,3 (1845-4096)	1220,3 (160,9-2700)	3044,33 (350-7583,0)	28009,7 (15450-49762)

\* = ríos claros (Ventuari, Cua, Cataniapo), ríos negros (Atabapo, Sipapo, Autana), ríos blancos (Guaviare, Meta, Orinoco). s.d. = sin datos

### Comunidad zooplanctónica

En la Tabla 3 se presenta la composición, abundancia (org l<sup>-1</sup>) y atributos estructurales de la comunidad de cladóceros recolectados durante las hidrofases de aguas altas y aguas bajas en los diferentes tipos de ríos evaluados. Se identificaron un total de 13 taxones de cladóceros. La abundancia total de esta comunidad durante las aguas bajas fue de 0,09; 7,72 y 13,49 org l<sup>-1</sup> para los ríos de aguas claras, negras y blancas respectivamente, mientras que en las aguas altas los valores fueron menores, con un valor de p (Tabla 2) muy cercano a la significancia (0,053): 0,35; 0,06 y 0,59 org l<sup>-1</sup> respectivamente. Las especies dominantes en la hidrofase de las aguas bajas fueron *Diaphanosoma birgei* Korinek (8,20 org l<sup>-1</sup>) y *Bosminopsis dietersi* Richard (4,00 org l<sup>-1</sup>) en los ríos de aguas blancas (Tabla 3), esta última especie también fue dominante en los ríos de aguas negras (7,10 org l<sup>-1</sup>). Durante las aguas altas *Bosmina tubicen* Brehm (0,49 org l<sup>-1</sup>) y *Bosminopsis dietersi* (0,20 org l<sup>-1</sup>) presentaron la mayor abundancia en los ríos de aguas blancas. La mayor riqueza específica se presentó en los ríos negros durante las aguas bajas (6) seguida por los ríos de aguas blancas en las dos hidrofases (5). La diversidad de Shannon en general presentó valores muy bajos, particularmente en los ríos de aguas negras durante las aguas bajas (0,15) al igual que la menor equidad (0,19), mientras que los mayores índices de diversidad se observaron durante las aguas altas para los ríos claros (0,56) y los ríos de aguas blancas (0,55). El mayor valor para la equidad se presentó en los ríos claros durante las aguas bajas (0,90) lo que implica una similar proporción entre las especies recolectadas en estos ríos. En los análisis de componentes principales se trabajó con los dos primeros ejes, por lo que la variación en la distribución de las especies de cladóceros es explicada por los diferentes ríos estudiados con un 59,5% de bondad de ajuste

para las aguas bajas (Figura 2A) y un 72% para las aguas altas (Figura 2B).

Tabla 2. Resultados del ANOVA de dos vías (p inferiores a 0,05 en negritas se consideran significativos).

Variable	Diferencias entre tipo de ríos		Diferencias entre hidrofases	
	n	p	n	p
temperatura	2	0,83	1	<b>0,008</b>
pH	2	<b>&lt;0,001</b>	1	0,15
transparencia	2	<b>0,038</b>	1	0,22
conductividad	2	<b>&lt;0,001</b>	1	0,13
descarga	2	<b>0,002</b>	1	<b>0,007</b>
fósforo total	2	<b>&lt;0,001</b>	1	0,87
COD	2	<b>&lt;0,001</b>	1	<b>&lt;0,001</b>
nitratos	2	<b>0,005</b>	1	0,07
sólidos suspend.	2	<b>&lt;0,001</b>	1	0,24
abund. zooplanc.	2	0,45	1	<b>0,004</b>
abund. cladóceros	2	0,34	1	0,053

Durante la hidrofase de aguas bajas se observaron dos grupos de especies bien definidos asociados a dos tipos de ríos: el primero formado por *Bosminopsis dietersi*, *Alonella dadayi* Birge, *Chydorus piger* Sars y *Leidygiopsis ornata* Daday asociado mayormente a los ríos de aguas negras (Aut, Atab y Sip), a la derecha del eje 1 con un 37% de la variabilidad explicada. El segundo grupo formado por *Diaphanosoma birgei*, *Moina micrura* Hansen, *Bosmina tubicen* y *Ceriodaphnia cornuta* Sars asociado a los ríos de aguas blancas (Guav, Ori y Meta) hacia la izquierda del mismo eje, particularmente *A. excisa* presentó una correlación muy baja con los ejes canónicos al situarse muy cerca del centro.

En forma similar y durante las aguas altas (Figura 2B) también las especies analizadas se asociaron en dos grupos bien definidos: el primero con *Ceriodaphnia cornuta*, *Alonella*

*dadayi* y *Bosminopsis dietersi* asociado mayormente a ríos de aguas blancas (Meta y Guaviare), también a la derecha del eje 1 con un 41,1% de bondad de ajuste. El segundo grupo formado por *Bosmina bagmanni* Stingelin, *B. tubicen* y *Diaphanosoma birgei* se asoció tanto a un río de aguas blancas (Ori) como a uno de aguas negras (Atab) hacia la izquierda del eje 1, *Pleuroxus aduncus* Jurine se situó al centro de los ejes canónicos mostrando así una correlación nula con los mismos, finalmente la estación Aut se salió del grupo principal debido a la casi inexistencia de organismos. En cuanto a los análisis de agrupamiento basados en la composición de especies de la comunidad de los cladóceros se observó en la hidrofase de aguas bajas (Figura 3A) una similitud muy alta

en la asociación de ríos claros-negros Vent, Cata, Cua, Sipa y Aut, los ríos blancos Meta y Ori formaron un grupo similar aparte y finalmente el río negro Ataba y el blanco Guav formaron dos grupos aislados. Por otro lado, el agrupamiento durante el muestreo de aguas altas indicó una alta similitud nuevamente entre el conjunto de ríos claros-negros Cua, Cata, Vent, Ataba y Aut, el río blanco Guav y el negro Sipa formaron un grupo de igual similitud y finalmente los ríos blancos Meta y Ori se aislaron individualmente. El análisis de varianza arrojó diferencias significativas en la abundancia de la comunidad zooplanctónica en general entre las dos hidrofases estudiadas pero no en la comunidad de cladóceros en particular (Tabla 2).

Tabla 3. Abundancia (org l<sup>-1</sup>) y atributos de la comunidad de los cladóceros observados en los diferentes ríos durante las aguas bajas (a.b.) y las aguas altas (a.a.).

Taxon	ríos claros		ríos negros		ríos blancos	
	a.b.	a.a.	a.b.	a.a.	a.b.	a.a.
<b>CLADOCERA</b>						
<i>Alonella dadayi</i> (Birge, 1910)			0,18	0,02		0,01
<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)			0,35			
<i>Alonella</i> sp.		0,05				
<i>Bosmina bagmanni</i> (Stingelin, 1904)		0,02				
<i>Bosmina tubicen</i> (Brehm, 1953)	0,05		0,01	0,01	0,49	0,25
<i>Bosminopsis dietersi</i> (Richard, 1895)	0,02	0,18	7,10	0,03	4,00	0,20
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> (Sars, 1886)					0,44	0,08
<i>Chydorus piger</i> (Sars, 1862)	0,02					
<i>Diaphanosoma birgei</i> (Korineck, 1981)			0,06		8,20	0,05
<i>Leidygiopsis ornata</i> (Daday, 1905)			0,02			
<i>Moina micrura</i> (Kurz, 1874)					0,36	
<i>Moina</i> sp.		0,08				
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)		0,02				
Total	0,09	0,35	7,72	0,06	13,49	0,59
Atributos estructurales:						
Riqueza (S)	3	5	6	3	5	5
Diversidad (H')	0,45	0,56	0,15	0,44	0,44	0,55
Equidad (J')	0,90	0,80	0,19	0,88	0,63	0,80

## Discusión

La cuenca del río Orinoco se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad hidrológica, lo cual se traduce en cambios progresivos en el nivel y el caudal de sus cursos de agua, así como también en los valores de concentración de la mayoría de las variables fisicoquímicas de esas aguas (Lewis *et al.* 1990, Montoya *et al.* 2011). Durante la hidrofase de aguas bajas los diferentes ríos estudiados presentaron los mayores valores de temperatura, transparencia, pH, conductividad y nitratos en comparación con las aguas altas; esta diferencia podría ser explicada por el efecto de concentración que origina la existencia de un menor volumen de agua en esta hidrofase lo que originaría una mayor concentración de sales y nutrientes en las aguas del río así como también una mayor transparencia por el menor caudal y flujo del agua, favoreciendo la sedimentación de los sólidos en suspensión Weibezahn, 1985; Alvarez *et al.* 1992). Los ríos de aguas negras evaluados en este estudio y que son tributarios del río Orinoco por su margen derecha presentaron valores promedio más bajos de pH, sólidos suspendidos, nitratos y fósforo total que los ríos de aguas blancas, mientras que los ríos de aguas claras presentaron valores intermedios. Los valores inferiores de estas variables son el resultado del tipo de suelos que drenan estos ríos (Macizo Guayanés) los cuales son muy antiguos, lixiviados y pobres en carbonatos y electrolitos, adicionalmente poseen un contenido alto de carbono orgánico disuelto (ácidos húmicos) producto de la descomposición de la cobertura vegetal de sus cuencas, originando el bajo pH y el típico color negro o te de sus aguas. Por otro lado, los tributarios de la margen izquierda del río Orinoco provenientes del piedemonte andino y de los llanos de Colombia y Venezuela (Guaviare y Meta en este estudio) drenan cuencas de suelos geológicamente recientes y

de vocación agrícola, por lo que sus aguas acarrean gran cantidad de sólidos en suspensión y nutrientes adquiriendo características de ríos de aguas blancas (Weibezahn, 1985; Vásquez, 1989; Meade *et al.* 1990; Astiz & Álvarez, 1998).

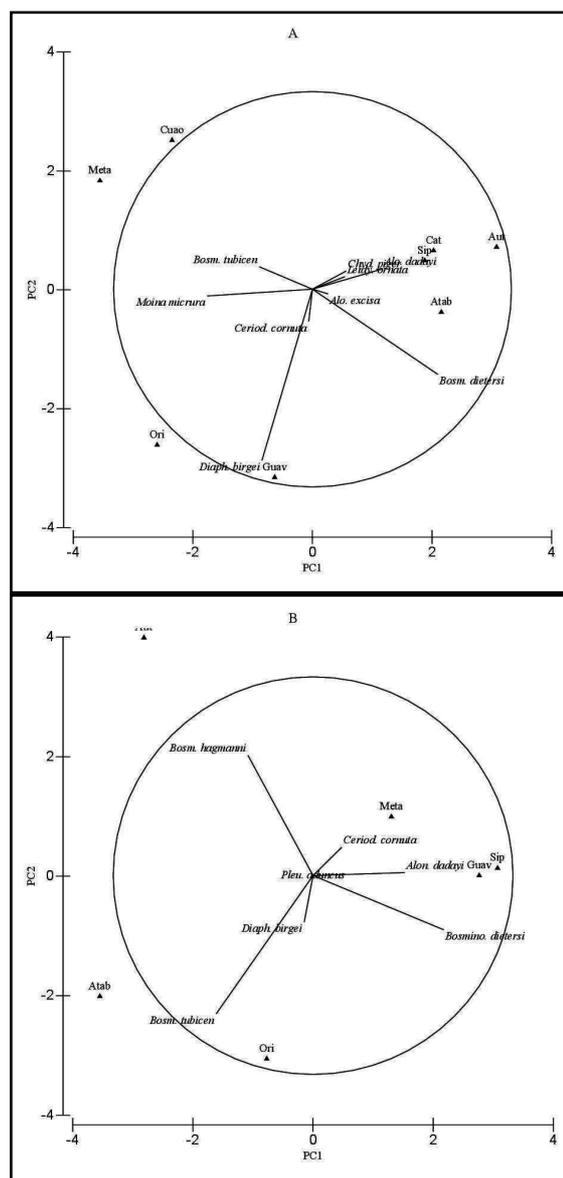


Figura 2. Biplot de los dos primeros ejes del análisis de Componentes Principales de la abundancia de las especies de cladóceros en cada río y durante las hidrofases de aguas bajas (A) y aguas altas (B). Ríos: Cat-Cataniapo, Cua-Cua, Atab-Atabapo, Aut-Autana, Sip-Sipapo, Guav-Guaviare, Ori-Orinoco.

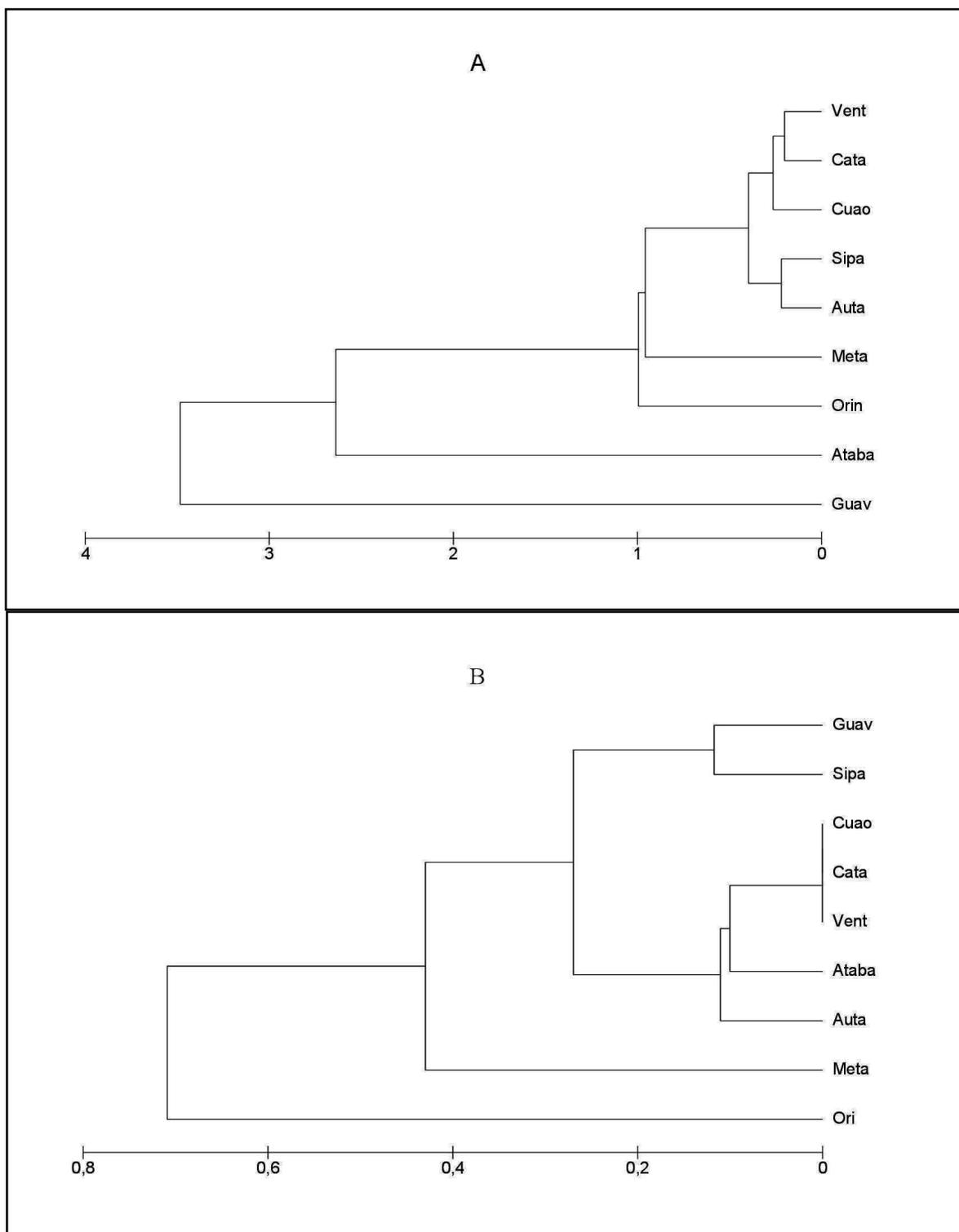


Figura 3. Análisis de agrupamiento (distancia euclidiana) de la composición de especies de cladóceros entre los ríos estudiados durante las hidrofases de aguas bajas (A) y aguas altas (B).

Las especies de cladóceros encontradas en este estudio han sido reportadas por otros

autores para la cuenca del río Orinoco, la riqueza (13) se encuentra entre las esperadas

(5 y 58 taxones) para sistemas lóuticos y lénticos de esta cuenca, con una clara relación positiva con la mayor transparencia observada en los ríos de aguas negras durante las aguas bajas, esta influencia de la transparencia sobre la riqueza de los cladóceros también ha sido reportada por otros autores (Saunders & Lewis, 1988, 1989; Vásquez *et al.* 1990; Astiz & Álvarez, 1998, 2014; Cottenie & De Meester, 2003; Reverol *et al.* 2008). La diversidad (0,43) en promedio fue muy baja, esto último podría deberse a lo poco exhaustivo del muestreo realizado, el cual sólo contempló dos campañas puntuales, una durante las aguas bajas y otra en las aguas altas. Los datos de diversidad obtenidos sólo se pueden comparar con algunos trabajos que reportan índices únicamente para los cladóceros, los cuales van desde los 2,93 hasta los 4,62 para algunos ambientes lénticos en Colombia (Gavilán-Díaz, 2000; Barón-Rodríguez *et al.* 2006). Las especies *Bosminopsis dietersi*, *Bosmina tubicen*, *Diaphanosoma birgei*, *Ceriodaphnia cornuta* y *Moina micrura* presentaron las mayores abundancias relativas entre la comunidad de los cladóceros, estos géneros son de desarrollo planctónico, por lo que durante las aguas bajas donde hay menor caudal y velocidad de la corriente, así como también una mayor transparencia, se crean innumerables remansos en la zona litoral de los ríos, lo que favorece los picos de abundancia observados en este estudio (Rey & Vásquez, 1988). La amplia distribución observada de *Bosminopsis dietersi* y *Bosmina tubicen* en todos los tipos de agua ha sido reportada por estudios anteriores realizados en la cuenca del río Orinoco (Vásquez, 1984b; Rey & Vásquez, 1988; Saunders & Lewis, 1988, 1989; Astiz & Álvarez, 1998; de Paggi & Paggi, 2014). En cuanto a las variaciones temporales en la estructura de la comunidad de cladóceros se reflejan las mayores diferencias en la abundancia y en la equidad entre las dos hidrofases evaluadas, especialmente en los ríos de aguas negras,

donde los valores de equidad fluctuaron entre 0,19 y 0,88 en las aguas bajas y altas respectivamente, siendo *B. dietersi* la especie temporalmente dominante. Esta alternancia en el dominio de una especie sobre otras es consecuencia de los cambios temporales en las condiciones fisicoquímicas e hidrológicas de los ríos estudiados, debido al régimen climático que establecen diferencias significativas encontradas en la temperatura, descarga y COD obtenidas en este estudio y en otros trabajos similares (véanse: Vásquez & Sánchez, 1984; Saunders & Lewis, 1988, 1989; Cressa *et al.* 1993; Astiz & Álvarez, 1998). Cabe destacar la similar proporción en la distribución de especies en los ríos de aguas claras estudiados ( $J' = 0,9$ ) lo cual estaría reflejando una mayor estabilidad en las condiciones ambientales en este tipo de aguas. Los ríos de aguas claras presentaron valores intermedios para la mayoría de las variables evaluadas en los tres tipos de ríos, resultados similares se han reportado en el alto Orinoco (Weibezahn, 1990; Mora *et al.* 2007) y en la cuenca amazónica (Paxiuba & Narciso, 2010) lo que implicaría un menor estrés selectivo sobre los organismos acuáticos en general y los cladóceros en particular. Los análisis de agrupamientos de la composición de especies entre los ríos estudiados mostraron una clara diferenciación en la formación de grupos dependiendo de la hidrofase estudiada, sin embargo, en forma general se podría establecer que un conjunto de ríos de aguas claras y negras formados por el Autana, Sipapo, Cuao, Cataniapo y Ventuari tuvieron la tendencia a formar grupos de similar composición de especies en las dos hidrofases evaluadas, esto podría estar relacionado al equivalente ambiente fisicoquímico existente entre ambos tipos de agua, esta explicación se sustenta en la poca variación observada en variables como el caudal, la transparencia, pH, conductividad, fósforo total y sólidos en suspensión determinados en estos ríos. Esta equivalencia entre las condiciones

fisicoquímicas de los tipos de ríos y la composición de la comunidad zooplanctónica ha sido reportada por otros estudios realizados en la cuenca del Orinoco, en donde concluyen que la composición de esta comunidad se asemeja más entre ríos con características fisicoquímicas similares (Saunders & Lewis, 1989; Weibezahn *et al.* 1990; Astiz & Álvarez, 1998; Papadakis, 2003). Sin embargo, durante las aguas bajas se observaron dos grupos aislados con predominio de especies diferentes: el primer grupo representado por el río Guaviare (aguas blancas) con predominio de *D. birgei* y el segundo grupo formado por el río Atabapo (aguas negras) con *B. dietersi* como especie dominante. Durante las aguas bajas al disminuir la corriente se crean zonas de remanso en el litoral fluvial lo que constituyen hábitats de refugio que estimulan el mayor desarrollo y crecimiento de especies del género *Bosminopsis* Richard que han sido reportadas como las más favorecidas en este tipo de ríos de aguas negras, de allí el predominio observado en este estudio (Saunders & Lewis, 1988; Lewis *et al.* 1995). Similares resultados fueron obtenidos por Papadakis (2003) y por Aranguren-Riaño (2011) estudiando la composición de los rotíferos y cladóceros respectivamente al norte de la Amazonía; autores que concluyen que la variabilidad temporal de las condiciones ambientales es el principal factor que regula la abundancia y riqueza de las comunidades zooplanctónicas estudiadas. Por otro lado, durante las aguas altas el río Orinoco y el Meta (aguas blancas) formaron dos grupos aislados, con dominancia de *B. tubicen* y *B. dietersi* en el primero y con *C. cornuta* en el segundo. Estos resultados indicarían que los ríos de aguas blancas en forma general presentaron una mayor alternancia temporal en la composición de especies de cladóceros, es decir, hubo una sustitución de especies entre las hidrofases de aguas bajas y altas en este tipo de ríos, esto

estuvo muy relacionado con los cambios en las condiciones fisicoquímicas de estos sistemas que son producto del régimen climático que rige la cuenca alta y media del Orinoco (Vásquez, 1984; Saunders & Lewis, 1989; Astiz & Álvarez, 1998; Montoya *et al.* 2011). Durante el período de estudio se observó un incremento progresivo en la abundancia de organismos desde las estaciones de muestreo localizadas en el alto Orinoco (Ventuari, Atabapo y Guaviare) hasta las ubicadas en el Orinoco medio (Meta y Orinoco en Sta. María), siguiendo el patrón enunciado en la teoría del río como un gradiente continuo de partículas bióticas y abióticas que va desde las cabeceras hasta la desembocadura (Vannote *et al.* 1980). Este gradiente de abundancia ha sido reportado en anteriores estudios realizados en la zona y en otros sistemas fluviales de Suramérica como la cuenca del río Paraná (Weibezahn *et al.* 1990; Paggi & de Paggi, 1990; Frutos, 2004; de Paggi & Paggi, 2014) siendo atribuido a los aportes de los tributarios de la planicie de inundación al canal principal del río Orinoco, estos tributarios localizados en el alto Orinoco y evaluados en este estudio enriquecen la sección baja del mismo, tanto en sustancias inorgánicas y orgánicas como en organismos acuáticos. Es importante resaltar que especies evaluadas en este estudio como las del género *Alonella* Sars, *Chydorus piger* Sars, *Leidygiopsis ornata*, una especie no identificada del género *Moina* W. Baird y *Pleuroxus aduncus* sólo se localizaron en los tributarios de aguas negras y claras localizados aguas arriba de la estación Orinoco en Santa María, esta última constituyó la estación integradora de todas las demás estaciones ubicadas en el alto Orinoco y en la cual no se observaron las especies nombradas anteriormente. Esta reducida capacidad de dispersión de estas especies podría impedir su habilidad de adaptación a las diferentes condiciones fisicoquímicas existentes aguas debajo de su centro de origen, constituyendo así una barrera

hidrográfica para su propagación (Paxiúba & Narciso, 2010; Gray & Arnott, 2012; Viana *et al.* 2014). Esta integración entre factores ambientales y biogeográficos estarían determinando la abundancia y composición de especies en la comunidad de cladóceros en la cuenca alta y media del río Orinoco.

### Agradecimientos

Los autores agradecen a Maciel Melgueiro (†) por su colaboración y guía en las salidas de campo, al Proyecto Ecosistema Orinoco (PECOR) del Instituto de Recursos Naturales de la Universidad Simón Bolívar y su coordinadora la Prof. Haymara Alvarez, a la National Science Foundation, la Universidad de Michigan por el soporte financiero, al Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA-AMAZONAS) en Puerto Ayacucho por los apoyos de infraestructura y de logística prestados, y a Santiago R. Duque (Universidad Nacional de Colombia-Leticia) por sus valiosos comentarios y sugerencias al manuscrito original.

### Bibliografía

Álvarez, H., H. Carvajal & A. Martínez. 1992. Monitoreo de parámetros fisicoquímicos y del plancton en el alto y medio Orinoco. Instituto de Recursos Naturales. Proyecto Ecosistema Orinoco (Pecor). Quinta etapa, Caracas, Venezuela, 98 p.

APHA. 1985. Standard methods for examination of water and wastewater. American Public Health Association, New York, USA. 2275 p.

Aranguren-Riaño, N., C. Guisande & R. Ospina. 2011. Factors controlling crustacean zooplankton species richness in Neotropical lakes. *Journal of plankton research*. 0(0): 1-9.

Astiz, S. 2012. Deterioro del recurso agua en el río Cataniapo, Amazonas, Venezuela. *Tecnología y Ciencias del Agua* III (3): 5-20.

Astiz, S. & H. Álvarez. 2014. Dinámica del zooplancton y su relación con la calidad

de agua en el río Cataniapo, Amazonas, Venezuela. *Ecotrópicos* 27(1-2): 13-30.

Astiz-S. & H. Álvarez. 1998. El zooplancton en el alto y medio río Orinoco, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 49: 5-18.

Barón-Rodríguez, M., R. Gavilán-Díaz & J. Ramírez. 2006. Variabilidad espacial y temporal en la comunidad de cladóceros de la ciénaga de Paredes (Santander, Colombia) a lo largo de un ciclo anual. *Limnética* 25(3): 623-636.

COPLANARH. (ed.).1972. Plan nacional de aprovechamiento de los recursos hídricos. Tomo I. El plan. Caracas, Venezuela. 188 p.

Cottenie-K. & De Meester-L. 2003. Connectivity and cladoceran species richness in a metacommunity of shallow lakes. *Freshwater Biology* 48: 823-832.

Cressa, C., E. Vásquez, E. Zoppi, J. Rincón & C. López. 1993. Aspectos generales de la Limnología en Venezuela. *Interciencia* 18(5): 237-248.

de Paggi, S. & J. Paggi. 2014. El zooplancton de los grandes ríos sudamericanos con planicie de inundación. *Revista FABICIB* 18: 166-194.

de Paggi, S. & J. Paggi. 1995. Determinación de la abundancia y biomasa zooplanctónica. En: Ecosistemas de aguas Continentales. Metodología para su estudio. II, Lopretto-E. y Tell-G. (eds). Ediciones Sur, La Plata. Argentina.

Fernando- C. (Ed.) 2002. A guide to tropical freshwater zooplankton-Identification, ecology and impact on fisheries. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. 291 p.

Frutos, S. 2004. Abundancia y riqueza de especies del zooplancton en el eje fluvial Paraguay-Paraná. Universidad Nacional del Nordeste. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas*. Resumen: B-046.

Gavilán-Díaz, R. 2000. Análisis de la diversidad de ciénagas del Magdalena Medio Santandereano (Neotrópico) con énfasis en la comunidad zooplanctónica y el ciclo hidrológico regional. Fase I y II. Informe convenio UIS-Cormagdalena. 353 p.

Gray-D. & S. Arnot. 2012. The role of dispersal levels, Allee effects and community resistance as zooplankton communities

- respond to environmental change. *Journal of Applied Ecology* 49: 1216-1224.
- INFOSTAT. 2008. Software estadístico. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Argentina.
- Koste, W. 1988. Ubre die rotatorien einiger Stillgewasser in der umgebung der biologischem station Paraguana im tropischen regenwald in Peru. *Amazoniana* X(3): 303-325.
- Koste, W. & R. Shiel. 1987. Rotifera from Australian Inland Waters II. Epiphanidae and Brachionidae (Rotifera: Monogonta). *Invertebrates Taxonomy* 7: 949-1021.
- Lewis-W. y J. Saunders. 1990a. Chemistry and element transport by the Orinoco main stem and lower tributaries. Pp. 211-240. En: El río Orinoco como Ecosistema, F. Weibezahn, H. Álvarez y W. Lewis (eds), Editorial Galac, Caracas, Venezuela.
- Lewis-W. y J. Saunders. 1990b. Suspended organism and biological carbon flux along the lower Orinoco river. Pp. 269-300. En: El río Orinoco como Ecosistema. F. Weibezahn, H. Álvarez y W. Lewis Jr. (eds). Editorial Galac, Caracas, Venezuela.
- Lewis, W., S. Hamilton, M. Lasi, M. Rodríguez & J. Saunders. 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* 50(8): 681-692.
- Lewis, W., S. Hamilton & J. Saunders. 1995. Rivers of northern South America. Pp. 219-256. In: Ecosystems of the world: rivers, C. Cushing. & K. Cummins (eds). Elsevier, New York, USA.
- Milliman-J. & R. Meade. 1983. World-wide delivery of river sediment to the oceans. *Jour. Geol.* 91(1): 1-21.
- Montoya, J., M. Castillo y L. Sánchez. 2011. La importancia de las inundaciones periódicas para el funcionamiento y conservación de los ecosistemas inundables de grandes ríos tropicales: estudios en la cuenca del Orinoco. *Interciencia* 36(12): 900-907.
- Mora-A., L. Sánchez, C. Lasso & C. Mac-Quhae. 2007. Parámetros fisicoquímicos de algunos cuerpos de agua adyacentes a la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, Estado Amazonas, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas.* 41(1): 44-59.
- Paggi-J. & S. de Paggi. 1990. Zooplankton of the lotic and lentic environments of the middle Paraná river. *Acta Limnologica Brasileira* 3: 685-719.
- Papadakis, J. 2003. Relaciones espaciales y temporales del zooplancton en el río Orinoco en su cuenca media. Tesis de Grado, Universidad Simón Bolívar, Caracas. 138 p.
- Paxiuba-Duncan,W. & M. Narciso-Fernandes. 2010. Physicochemical characterization of the white, black and Clearwater rivers of the Amazon Basin and its implications on the distribution of freshwater stingrays (Chondrichthyes, Potamotrygonidae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences.* 5(3): 454-464.
- Pielou, E. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret. Biol.* 13: 131-144.
- PRIMER 6. 2009. *Multivariate Statistics for Ecologist.* Plymouth Marine Laboratory, United Kingdom.
- Reverol,Y., J. Delgado, C. López & L. Sánchez. 2008. Zooplankton community composition in floodplain lakes of Caura river, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 42(1): 53-72.
- Rey, J. & E. Vásquez. 1988. Notas sobre los avances de las investigaciones de los cladóceros (Crustácea, Cladocera) de la cuenca baja del Orinoco. *Memoria Soc. Cien. Nat. La Salle XLVIII*, 129: 155-161.
- Saunders,J. & W. Lewis. 1989. Zooplankton abundance in the lower Orinoco river, Venezuela. *Limnology and Oceanography* 34(2): 397-409.
- Saunders, J. & W. Lewis. 1988a. Zooplankton abundance and transport in a tropical white-water river. *Hydrobiologia* 162: 147-155.
- Saunders, J. & W. Lewis. 1988b. Zooplankton abundance in the Caura river, Venezuela. *Biotropica* 20(3): 206-214.
- Shannon, C. y W. Weaver. 1963. *The mathematical theory of communication.* University Illinois Press, Urbana, USA. 117 p.

- Sioli, H. 1950. Das Wasser im Amazonasgebiet. *Forsch. Fortschr.* 26: 274-280.
- Vannote, R., G. Minshall, K. Cummins, J. Sedell & C. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canad. J. Fish. Aquatic. Sci.* 37: 130-137.
- Vásquez, E. 1984a. Estudio de las comunidades de rotíferos del Orinoco Medio, Bajo Caroní y algunas lagunas de inundación. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 44: 95-108.
- Vásquez, E. 1984b. El zooplankton de la sección baja de un río de aguas negras (río Caroní) y de un embalse hidroeléctrico (Macagua), Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 44: 109-129.
- Vásquez, E. 1989. The Orinoco river: a review of hydrobiological research. *Regulated Rivers* 3: 381-392.
- Vásquez, E. & L. Sánchez. 1984. Variación estacional del plancton en dos sectores del río Orinoco y de una laguna de inundación adyacente. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 121:11-31.
- Vegas-Vilarrúbia, T., J. Paolini & J. Miragaya. 1988. Differentiation of some Venezuelan blackwater rivers based upon physico-chemical properties of their humic substances. *Biogeochemistry* 6(1): 59-77.
- Viana, D., L. Santamaría, K. Schwenk, M. Manca, A. Hobaek, M. Mjelde, C. Preston, R. Gornall, J. Croft, R. King, A. Green & J. Figuerola. 2014. Environment and biogeography drive aquatic plant and cladoceran species richness across Europe. *Freshwater Biology* 59: 2096-2106.
- Weibezahn, F. 1990. Hidroquímica y sólidos suspendidos en el alto y medio Orinoco. Pp. 151-210. *En: El río Orinoco como ecosistema.* F. Weibezahn, H. Álvarez y W. Lewis (eds.). Editorial Galac. Caracas, Venezuela.
- Weibezahn, F. 1985. Concentraciones de especies químicas disueltas y transporte de sólidos suspendidos en el alto y medio Orinoco y sus variaciones estacionales (febrero 1984-febrero 1985). *Proyecto Ecosistema Orinoco. Informe de resultados.* Instituto de Recursos Naturales. Universidad Simón Bolívar. Caracas, Venezuela, 229 p.
- Weibezahn, F., H. Álvarez, H. Carvajal y Park-V. 1990. Investigaciones sobre el plancton del río Orinoco en sus sectores alto y medio. *Proyecto Ecosistema Orinoco. Cuarta etapa.* Instituto de Recursos Naturales, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela. 142 p.
- Zoppi de Roa-E. & E. Vásquez. 1991. Additional cladoceran records for Mantecal and new for Venezuela. *Hydrobiologia* 225: 45-62.
- Zoppi de Roa, E., F. Michelangelli & L. Segavia. 1985. Cladocera (Crustacea, Branchipoda) de sabanas inundables de Mantecal, Estado Apure, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 12: 43-55.