UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

DINÁMICA SUCESIONAL Y ECOLOGÍA TRÓFICA DE LA COMUNIDAD PERIFÍTICA EN DOS AMBIENTES DEL SISTEMA LAGUNAR DE YAHUARCACA (AMAZONAS, COLOMBIA)

CLAUDIA PATRICIA ANDRAMUNIO-ACERO

Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia
Leticia, Amazonas, Colombia
2013

DINÁMICA SUCESIONAL Y ECOLOGÍA TRÓFICA DE LA COMUNIDAD PERIFÍTICA EN DOS AMBIENTES DEL SISTEMA LAGUNAR DE YAHUARCACA (AMAZONAS, COLOMBIA)

CLAUDIA PATRICIA ANDRAMUNIO-ACERO

Tesis de investigación presentada como requisieto parcial para optar al título de:

MAGÍSTER EN ESTUDIOS AMAZÓNICOS

Director
PhD. Pedro Ramón Caraballo Gracia
Profesor Asociado
Universidad de Sucre

Codirector
MSc. Santiago R. Duque
Profesor Asociado
Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia

Línea de investigación Ecosistemas, Biodiversidad y Conservación
Grupo de Investigación en Limnología Amazónica

Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia
Leticia, Amazonas, Colombia
2013

A mis padres,

con mi corazón lleno de admiración por su constante lucha,

por el ímpetu con el que han construido sus vidas

y su amor puro por la familia.

AGRADECIMIENTOS

A Dios, guía y cimiento de mi transitar diario. A mis padres, mis hermanos y mis sobrinitos, por su incondicional apoyo, por alcahuetearme la idea de irme a vivir a la selva, por escucharme y entregarme su amor y por ser quienes me enseñan que no hay nada más importante que la familia y que juntos cualquier obstáculo es más fácil de superar.

A mi director Pedro Caraballo Gracia, por haberme brindado un espacio en su proyecto, por reconocer mi capacidad de trabajo y por ser ese magnífico docente formador de esta etapa de mi vida académica.

A mi codirector Santiago Duque, gracias por todos estos años de bienvenida, por brindarme una vez más y con total libertad los espacios para mi investigación y por ser aquel formador base de mi carrera de investigación.

A la Universidad Nacional de Colombia-Sede Amazonía, a los docentes y administrativos por su servil presencia en este proceso. Gracias a la universidad por ser ese espacio cautivador lleno de luz y ciencia.

A mis amigas cómplices de horas interminables de campo y laboratorio, Liliana y Dorita. Por sus palabras alicientes en medio de la dificultad y su confianza en mi trabajo.

A mi gran familia leticiana, Dianita Aguas, María Juliana, Diana Serrano, Juan David, Mercé, Tatiana, Micha, Camila y Kees por tantas sonrisas, amaneceres y sueños compartidos. Gracias por aguantar mi charla ñoña y dejarse contagiar un poco por mi amor hacia el perifiton.

A mis compañeros de proyecto, por su compañía y apoyo en las jornadas de campo.

A los pescadores Don Claudio Felipe, Jesús Dámaso (Chucho) y nuestro ayudante Don Gabriel Aricari por su gran apoyo, tranquilidad y eficiencia en campo.

A mis ángeles del camino, mis amigas del colegio, gracias por su amor incondicional y su presencia en cada reto y logro de mi vida.

A Lia Solari por acogerme en su laboratorio, por todas sus enseñanzas y cuidados durante mi estancia de la pasantía en el Instituto de Limnología "Dr. Raul A. Ringuelet". A Miguel Di Siervi por su ayuda en el procesamiento de las muestras de bacterias y por sus historias y sonrisas que hacían más alegres las horas de filtración. A Gabriela Kuppers por su asesoría con las muestras de protozoos y regalarme un poco de su conocimiento.

A mi amiga Clarita Ferreira por abrirme las puertas de su hogar, por confiar en mí y por sus grandes sonrisas y locuras que me hicieron muy feliz en Argentina. Junto con ella, gracias a Susana y Eric por hacerme sentir parte de la familia.

A mi amiga de la vida Tatiana López, por escucharme, aconsejarme y ser una mujer de admirar. Con ella también agradezco a mis amigas embajadoras paisas Esnedy, Adriana, Hilda y Carito quienes me acompañan desde el inicio de mi mundo ficológico y me brindan su cariño incondicional.

A aquellas personas importantes en este proceso: Alejo y Anita por sus cuidados y servicio, Sandra Karina y Sarita por su apoyo, Familia González Moreno por acogerme al inicio de mi maestría, a mis nuevas compañeras de laboratorio Javeriano y al biólogo Fabio Ernesto Álvarez por sus hermosos dibujos para la tesis.

Finalmente agradezco no a una persona, sino a un lugar: a Leticia y su río Amazonas, a la selva que me cobijo por años y me mostró la inmensidad y hermosura de la vida. Gracias por darme tanta felicidad y hacerme extrañarla diariamente al abrir mis ojos.

TABLA DE CONTENIDO

Introducción general 13
Objetivos de la investigación 17
- General 17
- Específicos 17

Referencias bibliográficas 18

Capítulo 1. Cambios sucesionales de la comunidad perifítica en el sistema de lagos de Yahuarcaca, Amazonas Colombiano.

Resúmen 22
Introducción 24
Materiales y métodos 27
Área de estudio 27
- Muestreos 29
- Metodología componente bacteriano 30
- Metodología componente algal y protozoos 31
- Tratamiento estadístico 32

Resultados 33
- Variables físicas y químicas 33
- Análisis de componentes principales 34
- Fracción bacteriana 35
- Fracción algal 37
- Fracción de protozoos 46
- Comunidad perifítica 51

Discusión 53
- Condiciones ambientales 53
- Secuencia sucesional 54

Referencias bibliográficas 61

Capítulo 2. Ecología trófica del perifiton en el sistema de lagos de Yahuarcaca, Amazonas colombiano, a través del análisis de isótopos estables de C y N.

Resumen 70
Introducción 71
Materiales y métodos 74
Área de estudio 74
Muestreos 75
Metodología isótopos estables 75
Análisis de datos 77
Resultados 77
Discusión 80
Referencias bibliográficas 84

Conclusiones generales 90

LISTA DE TABLAS

CAPITULO 1

Tabla 1. Amplitud de valor, valor medio y desviación estándar de las variables físicas y químicas. A: Período de aguas bajas, B: Período de aguas altas. La zona 1 corresponde a macrófitos y la zona 2 a limnética 33

Tabla 2. Niveles de significancia de las variables físicas y químicas por lago y período hidrológico. $p<0.05$ para diferencias significativas 34

Tabla 3. Análisis de variaciones espaciales (lago y zona) y temporales (período y tiempo) de la abundancia del componente bacteriano del perifiton. $p\leq0,05$ para diferencias significativas 36

Tabla 4. Abundancias del componente bacteriano expresadas en número de individuos por ml para cada una de las zonas de estudio de los lagos Zapatero y Pozo Hondo por período hidrológico 36

Tabla 5. Análisis de variaciones espaciales (lago y zona) y temporales (período y tiempo) de la abundancia del componente algal del perifiton. $p\leq0,05$ para diferencias significativas 38

Tabla 6. Matriz de similitud de Jaccard de los sitios muestreados (Zpt: lago Zapatero, PH: lago Pozo Hondo, M: macrófitos, L: Limnética, AB: aguas bajas y AA: aguas altas) 38

Tabla 7. Formas de vida y presencia-ausencia de la fracción algal para los lagos Zapatero y Pozo Hondo. AA: aguas altas; AB: aguas bajas. Las especies con códigos al final corresponden a las que presentaron abundancia mayor a 5%, usadas para los análisis de DCCA y RDA estadísticos 44

Tabla 8. Resumen estadístico de los ejes para el Análisis de Redundancia – RDA 46

Tabla 9. Matriz de similitud de Jaccard de los sitios muestreados (Zpt: lago Zapatero, PH: lago Pozo Hondo, M: macrófitos, L: Limnética, AB: aguas bajas y AA: aguas altas) 47

Tabla 10. Presencia de los géneros reportados para el componente de protozoos a escala temporal y espacial para el período de aguas bajas. ZPT -L (*); ZPT - M (+) y PH - L (°) 49

Tabla 11. Presencia de los géneros reportados para el componente de protozoos a escala temporal y espacial para el período de aguas altas. ZPT - L (*); ZPT - M (+); PH - L (°) y PH – M (/) 50

Tabla 12. Análisis de variaciones espaciales (lago y zona) y temporales (período y tiempo) de la abundancia del componente de protozoos del perifiton. p≤0,05 para diferencias significativas 50

Tabla 13. Dieta de los protozoos presentes para el estudio en los lagos Zapatero y Pozo Hondo 51

Tabla 14. Resumen estadístico de los ejes para el Análisis de Redundancia – RDA 52

CAPITULO 2

Tabla 1. Datos de valores medios y desviación estándar de la abundancia de isótopos de carbono y nitrógeno para el periodo hidrológico de aguas bajas (Septiembre de 2010) en el sistema de lagos de Yahuarcaca 77

Tabla 2. Datos de valores medios y desviación estándar de la abundancia de isótopos de carbono y nitrógeno para el periodo hidrológico de aguas altas (Abril-Mayo 2011) en el sistema de lagos de Yahuarcaca 78

LISTA DE FIGURAS

CAPITULO 1

Figura 1. Sistema de lagos de Yahuarcaca. En círculo detallado los lagos objeto de estudio 28

Figura 2. Ambientes seleccionados en cada lago. a: macrófitos y b: zona limnética (centro del lago) 30

Figura 3. Proceso de instalación y recolección de los sustratos naturales para la obtención de las muestras de la comunidad perifític 30

Figura 4. Análisis de Componentes Principales para el sistema de lagos de Yahuarcaca. A: diferenciación por componente; B: análisis por período hidrológico: AA=aguas altas, AB=aguas bajas 34

Figura 5. Densidad del componente bacteriano expresado en ind.ml^{-1} para cada lago y zona de estudio. A. Período de aguas bajas; B. Período de aguas altas 37

Figura 6. Curvas de acumulación de especies por lago y zona de muestreo. A. período de aguas bajas; B. período de aguas altas 39

Figura 7. Abundancia relativa (%) de las clases algales durante el proceso de sucesión en los lagos Zapatero (ZPT) y Pozo Hondo (PH) en la zona limnétoca (L) y de macrófitos (M) por período hidológico 40

Figura 8. Densidad de la fracción algal de la comunidad perifítica durante el curso del proceso de sucesión por período y zona de muestreo. A. aguas bajas; B. aguas altas 41

Figura 9. Densidad relativa durante el proceso de sucesión de las especies con abundancias ≥5% para cada punto de muestreo. Período hidrológico de aguas bajas: a. Lago Zapatero; b. Lago

Pozo Hondo; Período hidrológico de aguas altas: c Lago Zapatero y d. Lago Pozo Hondo 42

Figura 10. Triplot basado en el RDA de las variables físicas y químicas y las especies algales más representativas del perifiton (<5% etiquetas referenciadas en la tabla 5) 47

Figura 11. Densidad del componente de protozoos expresado en ind.cm-2 para cada lago y zona de estudio. a. Período de aguas bajas; b. Período de aguas altas 48

Figura 12. Triplot basado en el RDA de las variables físicas y químicas de la comunidad perifítica más representativas del perifiton (etiquetas referenciadas en la tabla 5) 52

Figura 13. Fisionomía de la comunidad perifítica durante el proceso de sucesión representada por los organismos con mayor abundancia para cada fase 60

CAPÍTULO 2

Figura 1. Sistema de lagos de Yahuarcaca. En círculo detallado los lagos objeto de estudio 76

Figura 2. Valores por horas de a: $\delta^{13}C$ y b: $\delta^{15}N$ del perifíton para el periodo hidrológico de aguas bajas de los lagos de Yahuarcaca (Lago Zapatero zona macrófitos: rojo; Lago Zapatero zona limnética: verde; Lago Pozo Hondo zona limnética: azul) 78

Figura 3. Valores por horas de a: $\delta^{13}C$ y b: $\delta^{15}N$ del perifíton para el periodo hidrológico de aguas altas de los lagos de Yahuarcaca (Lago Zapatero zona macrófitos: rojo; Lago Zapatero zona limnética: verde; lago Pozo Hondo zona macrófitos: negro; Lago Pozo Hondo zona limnética: azul) 79

Figura 4. Relación entre los valores medios y desviación estándar de δ^{13C} y $\delta^{15}N$ de la comunidad perifítica por horas de sucesión. a. Período de aguas bajas y b. Período de aguas altas 80

Figura 5. Porcentaje de individuos totales a escala espacial y temporal de la comunidad perifítica para el período de estudio. a. Aguas bajas; b. Aguas altas 82

Figura 6. Diagrama del nicho isotópico de la comunidad perifítica para el sistema de lagos de Yahuarcaca, definidos por la abundancia de $\delta^{13}C$ 83

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los grandes ríos que poseen llanura de inundación, como el Amazonas, constituyen ecosistemas complejos de valor singular y únicos en su género por la interrelación y variedad de procesos biogeoquímicos, geomorfológicos, hidrológicos, biológicos y ecológicos que se manifiestan a diferentes escalas espaciales y temporales (Baigún *et al.*, 2005). Las planicies de inundación de estos sistemas hidrológicos son fundamentales en la regulación del balance hídrico y de los ciclos biogeoquímicos en una escala continental (Sippel *et al*., 1992) y se encuentran entre los ecosistemas más productivos del planeta, además de presentar importantes centros de diversificación biológica (Junk, 1997).

Las áreas de planicie de inundación del río Amazonas generan una serie de transformaciones espaciales que crean y modifican ambientes altamente diferenciados a lo largo de su recorrido. Los lagos de várzea (sistemas alimentados por aguas blancas del río Amazonas), son ambientes altamente productivos, proveen cerca del 90% de la pesca de subsistencia y comercial de la cuenca (Bayley, 1995). Estas áreas sufren grandes fluctuaciones en el nivel del agua, en la extensión de las áreas inundables, en el balance de nutrientes, en las cadenas tróficas y en los flujos de energía a lo largo del ciclo hidrológico (Polis & Winemiller, 1996; Wantzen *et al.,* 2008).

Dentro de las comunidades que se encuentra en los sistemas acuáticos y que hacen parte de las fuentes de producción primaria que dan sustento a los organismos consumidores se encuentra la comunidad del perifiton, que por muchos años fue considerada simplemente como una curiosidad por los limnólogos debido a la percepción general de que los macrófitos y algas del fitoplancton eran los grupos dominantes de los productores primarios (Lowe & Gale, 1980). El perifiton, término que aunque es diversamente utilizado, por lo general se refiere al crecimiento de la microbiota (algas, bacterias, hongos, animales, detritos orgánicos e inorgánicos) adherida a un sustrato (que puede ser orgánico o inorgánico, vivo o muerto para formar una fina capa de pocos milímetros (*biofilm*) ubicada entre el sustrato y la capa de agua que lo rodea (Wetzel, 2001).

De acuerdo con el trabajo de Melack & Forsberg (2001), la producción primaria perifítica en la cuenca del Amazonas representa un 5% de la producción global, equivalentes a 6 Tg/año, lo que no es nada despreciable si sabemos que la

participación del fitoplancton es de 2% y a pesar de ello, es presentado como la principal fuente de carbono para la producción pesquera en esa región (Araujo-Lima *et al*., 1986; Forsberg *et al*., 1993; Benedito-Cecilio *et al*., 2000).

El establecimiento de la comunidad perifítica sobre el sustrato tiende a ocurrir con una fase inicial quel se caracteriza por la presencia de bacterias y algas de menor tamaño unicelulares, seguida por una fase exponencial con colonización gradual de algas unicelulares de mayor tamaño con estructuras de fijación, coloniales menores y filamentos simples y, finalmente una fase madura o estacionaria con predominio de filamentos ramificados, diatomeas pedunculadas, en roseta, filamentos cortos de Cyanobacterias y algas verdes unicelulares y entrelazados con componentes heterotróficos (Esteves, 2011).

El estudio y análisis de este proceso es conocido como sucesión (desarrollo histórico de la comunidad) que para el caso de los organismos microscópicos, como lo describe Margalef (1983), son cambios que ocurren en cuestión de días para estas comunidades y que podrían ser equivalentes a los que requieren años para manifestarse en un ecosistema de bosque; de esta forma el perifiton actúa como un sistema modelo, pues presenta tiempos cortos de generación, límites relativamente bien definidos y además es una de las comunidades más compactas espacialmente (Stevenson, 1996).

Las evidencias indican que el perifiton, además de ser productivo, puede ser: **1)** un gran regulador del flujo de nutrientes en aguas interiores (Wetzel, 1990); **2)** la base de la cadena alimenticia de los ecosistemas acuáticos ya que sus componentes actúan como reductores y transformadores de nutrientes (Araujo-Lima *et al*., 1986; Battin *et al*., 2003; Sandsten *et al*., 2005); **3)** contribuye significativamente en la nutrición de la epifauna acuática asociada a los macrófitos (Sozska, 1975) y es un gran alimento para algunas especies de peces de importancia económica como algunos loricáridos, así como de insectos y macroinvertebrados importantes para la dinámica de los ecosistemas acuáticos (Roldán, 1992) y **4)** ser utilizada para detectar cambios dentro del ecosistema, por ejemplo la eutrofización (Mattila & Räisänen, 1998; Díaz-Castro *et al.,* 2008) a través del análisis de algas Cyanophyceaes o algas verde azules que se desarrollan principalmente en aguas con presencia de altos valores de alcalinidad y de materia orgánica.

La escogencia del tipo de sustrato para el estudio de la comunidad perifítica es un factor sumamente importante; según Moschini-C (1999) la utilización de sustratos artificiales permite establecer el funcionamiento de determinados aspectos funcionales de la comunidad perifítica, como por ejemplo, la sucesión ecológica en un gradiente de tiempo determinado, además de brindar algunas ventajas metodológicas como la uniformidad de la superficie del sustrato, la facilidad para determinar el área de colonización y la extracción del material adherido.

En Colombia los estudios que se han adelantado sobre la comunidad del perifiton se han desarrollado principalmente en embalses (Moreno, 1989; Sierra & Ramírez, 2000), lagos (Donato *et al*., 1996; Castillo, 2006; Gantiva, 2000; Ordóñez, 2002; Andramunio *et al.,* 2008), ciénagas (Ramírez y Viña, 1998; Montoya y Aguirre, 2008) y ríos (Ramírez & Viña, 1998; Hernández-Atilano *et al*., 2005; Montoya & Ramírez, 2007), todos con un enfoque de ecología descriptiva en términos de composición, distribución espacio-temporal y colonización.

Específicamente para la región amazónica colombiana está el trabajo de Castillo (2006) en el que se analiza la productividad, establecida mediante las diferencias de clorofila-a en un período de tiempo determinado y biomasa de algas perifíticas (cuantificada como el peso seco libre de cenizas) en sustratos artificiales para los sistemas lagunares Yahuarcaca y Tarapoto. Este autor concluyó que el período hidrológico, los días de colonización del sustrato y la profundidad fueron los factores que tuvieron mayor efecto sobre la biomasa y la productividad de este ensamblaje.

Sobre sustratos naturales, Ordóñez (2002) estudió la estructura del ensamble de algas epífitas asociadas a dos macrófitos (*Paspalum repens* y *Polygonum densiflorum*) para los lagos de Yahuarcaca durante un ciclo hidrológico, donde encontró que para los sustratos naturales las variaciones de biomasa, abundancia, riqueza y diversidad de especies estuvieron asociadas al nivel del agua. En un estudio sobre la composición y abundancia de las algas perifíticas y fitoplanctónicas asociadas a los utrículos de *Utricularia foliosa*, Díaz-Olarte & Duque (2009) detectaron cómo la planta manipula la abundancia y/o la composición de los ensamblajes de algas como un mecanismo para atraer a las presas.

Andramunio-Acero *et al*., (2008) estudiaron la estructura y el proceso sucesional-espacial del ensamblaje de algas perifíticas asociado a sustratos naturales de

Paspalum repens durante un período hidrológico en el lago Tarapoto en donde se encontró que el nivel del agua y la profundidad eran las principales variables que modelan el proceso de colonización y sucesión. Por último, es necesario aludir al trabajo que actualmente adelanta Andramunio-Acero acerca de la ecología del componente algal asociado a sustratos naturales y su respuesta a los cambios del nivel del agua del sistema de lagos de Yahuarcaca, dentro del programa de Jóvenes Investigadores e Innovadores de Colciencias junto con la Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia.

Es importante recalcar que los trabajos realizados hasta el momento tanto en sustratos naturales como artificiales en Colombia, se han centrado principalmente en la composición de la fracción algal presente en esta comunidad, desconociendo de esta forma el proceso de colonización y sucesión de la totalidad de componentes de este microsistema, razón por la cual la presente investigación será pionera en realizar la identificación de los organismos que conforman el perifiton (fracción bacteriana, algal y de protozoos) y del papel de ellos dentro de la estructura trófica del sistema de lagos de Yahuarcaca, un ecosistema estratégico que hace parte de la llanura de inundación del río Amazonas, gracias al estudio de la ecología trófica mediante la técnica de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno.

La presente investigación se desarrolla por medio de un estudio intensivo, con seguimiento cada doce horas, para los dos períodos extremos (aguas altas y bajas) en las zonas de macrófitos y limnética de los lagos Zapatero y Pozo Hondo del sistema de Yahuarcaca.

De esta forma, el presente trabajo se estructura en dos capítulos:

Capítulo 1. *Dinámica sucesional de la comunidad perifítica en el sistema de lagos de Yahuarcaca, Amazonas Colombiano.*
Capítulo 2. *Ecología trófica de la comunidad perifítica del sistema de lagos de Yahuarcaca - Amazonas colombiano- a través del análisis de isótopos estables de C y N.*

Cabe mencionar que la propuesta presentada hace parte del proyecto "Estructura Trófica del lago Yahuarcaca en el Amazonas, Colombia" que actualmente adelanta la Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia en colaboración con el Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA – Brasil) y la Universidad de

Sucre con el apoyo de Colciencias, y que tiene como objetivo general mediante la ecología isotópica estudiar la relación de varios compartimientos del sistema de lagos de Yahuarcaca. Investigación que a su vez hace parte del programa Bicentenario "Valoración integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuarcaca (Amazonia colombiana): su importancia en el cambio climático global" que adelanta la Universidad Nacional de Colombia, con apoyo de cuatro de sus sedes a nivel nacional (Amazonia, Bogotá, Medellín y Palmira).

OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN

Objetivo General

Determinar la estructura de la comunidad perifítica a través del estudio del proceso sucesional por medio del análisis de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno para establecer los aportes de esta fuente primaria de energía dentro de la estructura trófica del sistema de lagos de Yahuarcaca (Amazonia Colombiana).

Objetivos Específicos

1. Determinar las diferencias en la composición y abundancia de los organismos que componen la comunidad perifítica durante los periodos de aguas altas y aguas bajas en las zonas de macrófitos y limnética de los lagos Pozo Hondo y Zapatero del sistema de Yahuarcaca.

2. Diferenciar los cambios sucesionales de la comunidad perifítica presente entre días y períodos (aguas altas y bajas) en cada uno de los dos ambientes, acompañada de una caracterización de las condiciones ambientales de los lagos Pozo Hondo y Zapatero del sistema Yahuarcaca.

3. Analizar por medio de la técnica de isotopos estables de Carbono y Nitrógeno el aporte de la comunidad perifítica dentro de la estructura trófica del sistema de Yahuarcaca.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andramunio-Acero, C., Duque, S. R., Sierra, C. 2008. Estudio sucecional-espacial de la comunidad Fitoperifítica asociada a *Paspalum repens* en el lago Tarapoto (Amazonia Colombiana). Revista de Ciencias de la Facultad de Ciencias Naturales y Exactas de la Universidad del Valle. 12:57-72.

Araujo-Lima, C., Forsberg, B., Victoria, R., Martinelli, L. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. Science. 234: 1256-1258.

Baigún, C., Oldan, N., Nestler, J. 2005. Integridad ecológica en los ríos Paraná y Mississippi: ¿Trayectorias paralelas o divergentes?. Temas de la Biodiversidad del litoral fluvial argentino II. INSUGEO. 14:91-104.

Battin, T., Kaplan, L., Newbold, J., Cheng, X., Hansen, C. 2003. Effects of current velocity on the nascent architecture of stream microbial biofilms. Appled & Environmental Microbiology. 69:5443-5452.

Bayley, P. 1995. Understanding large river-floodplain ecosystems. BioScience. 45: 153-158.

Benedito-Cecilio, E., Araujo-Lima, C., Forsberg, B., Bittencourt, M., Martinelli, L. 2000. Carbon sources of Amazonian fisheries. Fisheries Management & Ecology. 7(4):305-314.

Castillo, T. 2006. Productividad y biomasa fitoperifítica en los lagos Yahuarcaca y Tarapoto (Amazonas-Colombia). Revista Ambiental Agua, Aire y Suelo. Universidad de Pamplona. 1:59-68.

Díaz-Castro, J., Forsberg, B., da Silva, J., dos Santos, A. 2008. Fatores controladores da biomassa do ficoperifiton no Rio Jaú – Parque Nacional do Jaú (Amazônia Central). Revista de Biologia e Ciências da Terra. Universidade Estadual da Paraiba. Brasil. 8:93-104.

Díaz-Olarte, J., Duque, S. 2009. Ensambles algales en un microsistema natural de La planta *Utricularia foliosa L.* Revista Caldasia. 31(2):319-337.

Donato, J., González, L.E., Rodríguez, C. 1996. Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras No. 9 Bogotá.

Esteves, F. 2011. Fundamentos de Limnología. 3ª edición. Editora Interciência. Rio de Janeiro. 826p.

Forsberg, B., Araujo-lima, C., Martinelli, L., Victoria, R., Bonassi, J. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. Ecology. 74(3):643-652.

Gantiva, J. 2000. Composición y estructura del fitoperifiton en el Lago Yahuarcaca (Amazonia Colombiana) durante dos períodos hidrológicos. Tesis Msc. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Hernández-Atilano, E., Aguirre N., Palacio J. 2005. Variación espacio-temporal de la estructura de la comunidad de algas perifíticas en la microcuenca de la quebrada La Vega, municipio de San Roque (Antioquia), Colombia. Rev. Actual. Biol. 27(82):67-77.

Junk W.J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. En: *The central Amazon floodplain: ecology of a pulsating system. Ecological studies*, Springer Verlag, Berlin. 126:3–22.

Lowe, L., Gale, W. 1980. Monitoring river periphyton with artificial benthic substrates. Hydrobiologia. 69(3):235-244.

Margalef, R. 1983. Limnología. Editorial Omega. Barcelona. 1010p.

Mattila, J., Räisänen, R. 1998. Periphyton growth as an indicator of eutrophication: an experimental approach. Hydrobiologia. 377:15-23.

Melack, J., Forsberg, B. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes and associated wetlands. In: McClain *et al*, (ed) The biogeochemistry of the Amazon Basin. Oxford University Press, Oxford. 235-274.

Montoya-Moreno, Y., Ramírez, J. 2007. Flujos de mineralización en el embalse tropical Ríogrande II (Antioquia, Colombia). *Revista Limnética*. 26:39-52.

Montoya-Moreno, Y.. Aguirre, N. 2008. Cambios nictemerales de variables físicas y químicas en la ciénaga de paticos, complejo cenagoso de Ayapel, Colombia. VIII Seminario Colombiano de Limnología. Santiago de Cali. 82p.

Moreno, L. 1989. Colonización del perifiton en tres embalses del oriente antioqueño. Tesis M. Sc. Ecología: Universidad de Antioquia, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Departamento de Biología.

Moschini-C, V. 1999. Importância, estrutura e dinâmica da comunidade perifítica nos ecossistemas aquáticos continentais. In: Pompep, M.l.m., (Org) Perspectivas na Limnología do Brasil. Sao Luis: Ed. Unaiao. 452-494.

Ordóñez. J. 2002. Estructura de la comunidad de algas epifíticas en dos macrófitos (*Paspalum repens y Polygonum densiflorum*) en los lagos de Yahuarcaca (Amazonas – Colombia). Tesis Msc. Universidad de los Andes. Bogotá.

Polis, G., Winemiller, K. 1996. Food webs: integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall. 472p.

Ramírez, A., Viña, G. 1998. Limnología Colombiana apuntes a su conocimiento y estadísticas de análisis. BF Exploration company. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Bogotá.

Roldán, G. 1992. Fundamentos de Limnologia Neotropical. Editorial Universidad de Antioquia. Medellin. Colombia. 529p.

Sandsten, H., Beklioglu, M., Özlem, O. 2005. Effects of waterfowl, large fish and periphyton on the spring growth of *Potamogeton pectinatus* L. in Lake Mogan, Turkey. Hydrobiologia. 537:239-248.

Sierra, O., Ramírez, J. 2000. Variación espacio-temporal de biopelículas en la represa La Fe, El Retiro, Antioquia (Colombia). Actualidades Biológicas. 22 (73): 153-168.

Sippel, S. J., Hamilton, S.K., Melack, J.M. 1992. Inundation area and morphometry of lakes on the Amazon River floodplain, Brazil. Arch. Hydrobiol. 123: 385–400.

Sozska, G. 1975. Ecological relation between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral. Ekol. Pol. 23: 393-415.

Stevenson, R. J. 1996. An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. pp. 3-30 in: RJ Stevenson; ML Bothwell & RL Lowe (eds.). Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems. Academic press. San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokio, Toronto.

Wantzen, K., Yule, C., Mathooko, J., Pringle, C. 2008. Organic matter processing in tropical streams. In: Dudgeon D, editor. Tropical stream ecology. London: Academic Press (Aquatic Ecology Series). 44-65.

Wetzel, R. 1990. Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. 24:6-24.

Wetzel, R. 2001. Limnology, lake and rivers ecosystems. Third edition. Academic Press.

CAPÍTULO 1

CAMBIOS SUCESIONALES DE LA COMUNIDAD PERIFÍTICA EN EL SISTEMA DE LAGOS DE YAHUARCACA, AMAZONAS COLOMBIANO

Successional changes of the periphytic community in the Yahuarcaca lake system, Colombian Amazon

RESUMEN

El presente estudio analiza el proceso de sucesión de la comunidad perifítica en las fracciones bacteriana, algal y de protozoos, durante los períodos hidrológicos contrastantes de aguas bajas y aguas altas en el sistema lagunar de Yahuarcaca, ubicado en la llanura aluvial del río Amazonas (Leticia, Colombia). Cada 12 horas durante tres días consecutivos se colectaron tres láminas de acetato por ambiente (región limnética y entre los macrófitos) y se guardaron directamente en una bolsa Ziploc® abierta justo debajo de la lámina, colectando en su totalidad el material adherido y aquel ligado al sustrato.

El proceso de colonización bacteriana para el período de aguas bajas inició a las 12h con valores de 2.98E+06 - 1.84E+06 cel/ml; a las 36 y 48h con 6.36E+06 - 6.16E+06 cel/ml y finalizó con un descenso de 2.57E+06 - 1.32E+06 cel/ml a las 72h. Para el período de aguas altas se presentó un aumento en la densidad de este componente con valores iniciales de 1.55E+07 - 8.54E+06 cel/ml debido al aumento de materia orgánica disponible en el sistema debido al proceso de inundación. En la primera etapa de colonización algal predominaron *Encyonema* aff*. vulgare*, *Pinnularia acrosphaeria*, *Eunotia pectinallis*, *E. arcus*, *E.* aff*. transfuga*, *E.* aff*. trópico-arcus*, *Navicula* sp y *Amphora ovalis*, considerados géneros bidimensionales. En la segunda etapa aparecieron *Gomphonema affine*, *G. gracile, Melosira varians* y *Pinnularia* sp; y en la última fase se encontraron especies capaces de mantener una alta tasa de crecimiento en condiciones de baja luminosidad con estructuras de fijación que les permiten levantarse sobre el sustrato para aprovechar mejor los recursos como *Fragillaria* aff. *intermedia*, *F.* aff*. ulna*, *Aulacoseira varians*, *Oedogonium sp*, *Ulothix sp* y *Nostoc sp*. En último lugar, para la fracción de protozoos los primeros colonizadores fueron los organismos flagelados, reportados como consumidores de bacterias, algas y detritos. Tan pronto las poblaciones bacterianas alcanzaron altos valores, los ciliados

bacteriófagos de vida libre predominaron, posteriormente estos dieron paso a los ciliados fijos (tipo vorticélidos) que consumen material partículado.

La temperatura y la conductividad fueron las variables que presentaron mayor relación con la fracción algal, comportamiento inverso de la fracción bacteriana, la cual dominó en las horas iniciales del proceso. Para el caso de los protozoos, el pH fue el factor que más influyó en la presencia y abundancia durante la sucesión, presentando dominancia hacia las horas finales durante los dos períodos hidrológicos. La disminución y aparición de nuevas especies algales hacia las horas finales del proceso de colonización, evidenciaron un cambio en la estructura del perifiton y una completa sucesión de la comunidad en un lapso de 72 horas para este sistema de la Amazonia colombiana.

Palabras claves: Sucesión, perifiton, algas, bacterias, protozoos, Amazonas

ABSTRACT

This study analyzes the succession process of the periphytic community in the bacterial, algae and protozoa fractions, during the contrasting hydrologic periods of low and high waters in the Yahuarcaca lagoon system located in the floodplain of the Amazon river (Leticia, Colombia). Every 12 hours, for three consecutive days, three acetate sheets were collected by environment (limnetic region and between macrophytes) stored directly in a Ziploc ® bag open just below the sheet, collecting entirely the material adhered and that bound to the substrate.

The process of bacterial colonization for the low water period began at the 12h with values of 2.98E +06 - 1.84E +06 cells / ml at the 36h and 48h with 6.36E +06 - 6.16E +06 cells / ml and ended with a decline of 2.57E +06 - 1.32E +06 cells / ml at the 72 h. For the high-water period there was an increase in the density of this component with initial values of 1.55E +07 - 8.54E +06 cells / ml due to the increase of organic matter available in the system due to the flooding process. In the first stage of algal colonization predominated *Encyonema* aff. *vulgare*, *Pinnularia acrosphaeria*, *Eunotia pectinallis*, *E. arcus*, *E. aff. transfuga*, *E. aff. tropic-arcus*, *Navicula sp* and *Amphora ovalis*, considered bidimensional genres. In the second stage appeared *Gomphonema affine*, G. *gracile*, *Melosira varians* and *Pinnularia* sp; and in the last phase were found species able to maintain a high growth rate in low light with mounting structures that allow them to rise above the substrate in order to better leverage resources as *Fragillaria* aff.

intermediate, F. aff. *ulna*, *Aulacoseira varians*, *Oedogonium* sp, *Ulothix* sp and *Nostoc* sp. Finally, for the fraction of protozoa the first settlers were the flagellated organisms, reported as consumers of bacteria, algae and detritus. As soon bacterial populations reached high values, free-living bacteriophage ciliates predominated, later these were replaced by fixed ciliates (vorticelid type) that consume particulate matter.

Temperature and conductivity were the variables that had a close relationship with the algal fraction, inverse behavior of the bacterial fraction, which dominated in the initial hours of the process. For the case of protozoa, the pH was the most influential factor in the occurrence and abundance during succession, showing dominance towards the final hours during the two hydrological periods. The decline and rise of new algal species to the final hours of the colonization process, showed a change in the structure of periphyton and a complete succession of the community over a period of 72 hours for this system of the Colombian Amazon.

Keywords: Succession, periphyton, algae, bacteria, protozoa, Amazon.

INTRODUCCIÓN

La sucesión ecológica es el proceso temporal de colonización y sustitución de las especies, de patrón continuo y levemente direccional, que resulta de la modificación del ambiente físico por la comunidad y por las interacciones dentro de la población (Begon *et al*., 2007), siendo de esta forma un proceso de recambio y de mudanza en el desempeño de las especies (Pickett *et al*., 1987).

En la comunidad perifítica, la sucesión es análoga al proceso que ocurre en las plantas terrestres, que presenta una secuencia de especies definidas en el tiempo (Hoagland *et al.,* 1982). La colonización y la sustitución de especies en el proceso de sucesión del perifiton dependen de varios factores, principalmente de la disponibilidad de nutrientes (Hillebrand & Sommer, 2000; Jeppesen *et al*., 2000; Rier & Stevenson, 2006) y luz (Sekar *et al*., 2004). Los organismos fotosintéticos que habitualmente son los primeros colonizadores, generalmente son reemplazados en el tiempo por organismos heterotróficos de primer orden, los cuales gradualmente desplazan a las especies pioneras (Guevara *et al*., 2007). A medida que los componentes fotosintéticos del sistema cambian, la vida animal que los acompaña también lo hace.

Siguiendo con este patrón de sucesión, el primer evento de la colonización del sustrato es el desarrollo de una cobertura orgánica, generalmente de mucopolisacaridos, considerado como el evento químico que modifica la carga superficial del sustrato artificial que llega a ser negativa, influenciando la colonización de bacterias, pre-requisito para su unión (Sierra & Ramírez, 2000). Las bacterias asociadas a superficies sumergidas son 100 veces más activas y llegan a contribuir con el 90% de la actividad heterotrófica bacteriana cuando crecen en biopelículas (Barragán, 2010); su densidad puede variar entre 10^6 y 10^9 células cm^{-2}, representan entre el 3 y el 10% de la biomasa microbiana bentónica y aportan hasta el 53% de la producción total en algunos casos, dependiendo de las condiciones ambientales (Edwards & Meyer 1986; Iriberri *et al.*, 1990).

Al estudiar la estructura del *biofilm* en relación con el medio ambiente fluido que lo rodea se han logrado identificar las variables que afectan el crecimiento bacteriano, resaltando por su importancia la temperatura y la concentración de carbono orgánico total (Barragán, 2010); las variaciones a que se enfrentan los microorganismos determinan ciclos productivos de diferente intensidad en los que se alterna la importancia de grupos metabólicos particulares y de comunidades alóctonas o autóctonas (Romaní & Sabater, 2001).

Un segundo evento de sucesión es desarrollado por la colonización de las algas perifíticas, las cuales luego del desarrollo de la flora bacteriana sobre el sustrato, inician la colonización con diatomeas pequeñas y postradas que dan paso a las diatomeas coloniales adheridas apicalmente y, finalmente con la colonización de algas verdes (Bigg, 1996). Sin embargo para ambientes tropicales los estudios describen a Zygnemaphyceae (Felisberto, 2007) y Cholorophyceae (Sekar *et al.,* 2004; Vercellino & Bicudo, 2006; Ferragut & Bicudo, 2009) como los colonizadores iniciales. Así, los modelos sucesionales parecen diferir de aquellos descritos, principalmente entre ecosistemas lóticos y leníticos, tornando necesaria la identificación de la secuencia sucesional en ecosistemas leníticos tropicales (Borduqui, 2011).

Estas algas perifíticas desempeñan un papel importante en los ecosistemas acuáticos, especialmente en lagos someros en donde su crecimiento es potencialmente favorecido por las extensas zonas litorales (Vadeboncoeur & Steinman, 2002). Adicionalmente estos organismos poseen atributos importantes para la biondicación, por tres motivos principales: ubicuidad, ya que están distribuidos prácticamente en todos los ambientes acuáticos; alta riqueza de

especies, favoreciendo un sistema amplio de información para el monitoreo ambiental (Lowe & Pan, 1996) y cortos ciclos de vida de las especies respondiendo de esta forma rápidamente a las alteraciones ambientales (McCormick & Stevenson, 1998).

Finalmente en el último evento de sucesión es dado con la colonización de la fracción heterotrófica sobre el sustrato, protistas como ciliados y flagelados heterotróficos que se alimentan de las bacterias y algas presentes en el biofilm (Azam *et al*., 1983). Estos organismos son un componente fundamental, tanto por su diversidad como por el número de organismos presentes y porque no solo desempeñan un papel primordial en los procesos de autodepuración de los sistemas, sino que también forman parte de los niveles inferiores de la cadena trófica tanto en ecosistemas marinos como dulceacuícolas (Olmo, 1998).

Los estudios realizados hasta el momento sobre la comunidad del perifiton en ecosistemas acuáticos de regiones tanto templadas como tropicales han demostrado que los cambios en los parámetros físicos y químicos, asociados especialmente a las variaciones en el ciclo hidrológico, controlan la dominancia entre las diferentes especies (O'Reilly, 2006). De igual forma, experimentalmente se reporta que la disponibilidad de nutrientes en el agua re-direcciona profundamente el proceso sucesional (Ferragut, 2004). En los ecosistemas lenìticos, los estudios han mostrado que los cambios estacionales influencian la sucesión de la comunidad de algas perifíticas (Moschini-Carlos *et al.,* 2000; Vercellino & Bicudo, 2006).

Rodrigues & Bicudo (2004) exponen, para estudios realizados en la planicie de inundación del rio Paraná, que el pulso de inundación es el mayor factor que influencia el proceso sucesional de la fracción algal de la comunidad perifítica. Otros estudios como los de Siquera (2008) evidencian que los procesos autogénicos, tales como la presión por herbivoría, direccionan la sucesión en jaulas y, según Varcellino & Bicudo (2006), la disponibilidad de nutrientes.

En la margen colombiana del río Amazonas (70-70.5°W; 116 km) se encuentra el sistema de lagos de Yahuarcaca, uno de los ambientes lenìticos de várzea más destacados de la zona (Salcedo-Hernández *et al.,* 2012). Estos lagos de várzea están afectados por las fases anuales y picos interanuales de flujo de agua y sequía y la complejidad de la conectividad hidrológica que tienen con el río. Estos

procesos modelan el intercambio lateral y longitudinal de sedimentos, materia orgánica y organismos vivos (Drago, 2007).

El conocimiento de los mecanismos de control de las variaciones temporales de la comunidad perifítica pueden mejorar el entendimiento de la dinámica de la comunidad y, en general pueden contribuir para explicar la función del ecosistema (Franca *et al*., 2009). Sin embargo, son pocas las investigaciones que analizan los cambios del perifiton a lo largo del proceso de colonización (Sekar *et al*., 2002; Vercellino & Bicudo, 2006).

Este trabajo tuvo como objetivo principal conocer el proceso de sucesión de la comunidad perifítica identificando la participación de las fracciones bacterianas, algales y de protozoos presentes a escala espacial y temporal sobre sustratos artificiales en el sistema de lagos de Yahuarcaca, Amazonia Colombiana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El sistema de lagos de Yahuarcaca se encuentra ubicado a 2 km al oeste de la ciudad de Leticia, Amazonas (4°11'16" LS y 69°58'16' LW) a una altitud de 82 msnm. El paisaje corresponde al tipo N1 (llanura aluvial de río andinense de aguas con abundante material en suspensión; Otero & Botero, 1997) y se encuentra constituido por 17 subsistemas interconectados por canales naturales (Figura 1).

De acuerdo con los tipos de conexión definidos por Salcedo-Hernández *et al*., (2012), el sistema presenta dos maneras de unirse con el río Amazonas; **1)** conexión directa, permanente y de doble flujo a través del canal de Yahuarcaca entre el canal de La Fantasía y el lago Largo, la cual aporta agua al sistema entre los meses de octubre a marzo y drena al río entre junio y septiembre. El ciclo se completa con el desborde de todo el sistema, que sobrepasa la barra que separa los lagos del río en el mes de abril, y **2)** conexión directa y temporal con el río conocida como el canal La Milagrosa con dirección única hacia los lagos y que aporta al sistema en aguas medias y altas (abril-mayo; Figura 1).

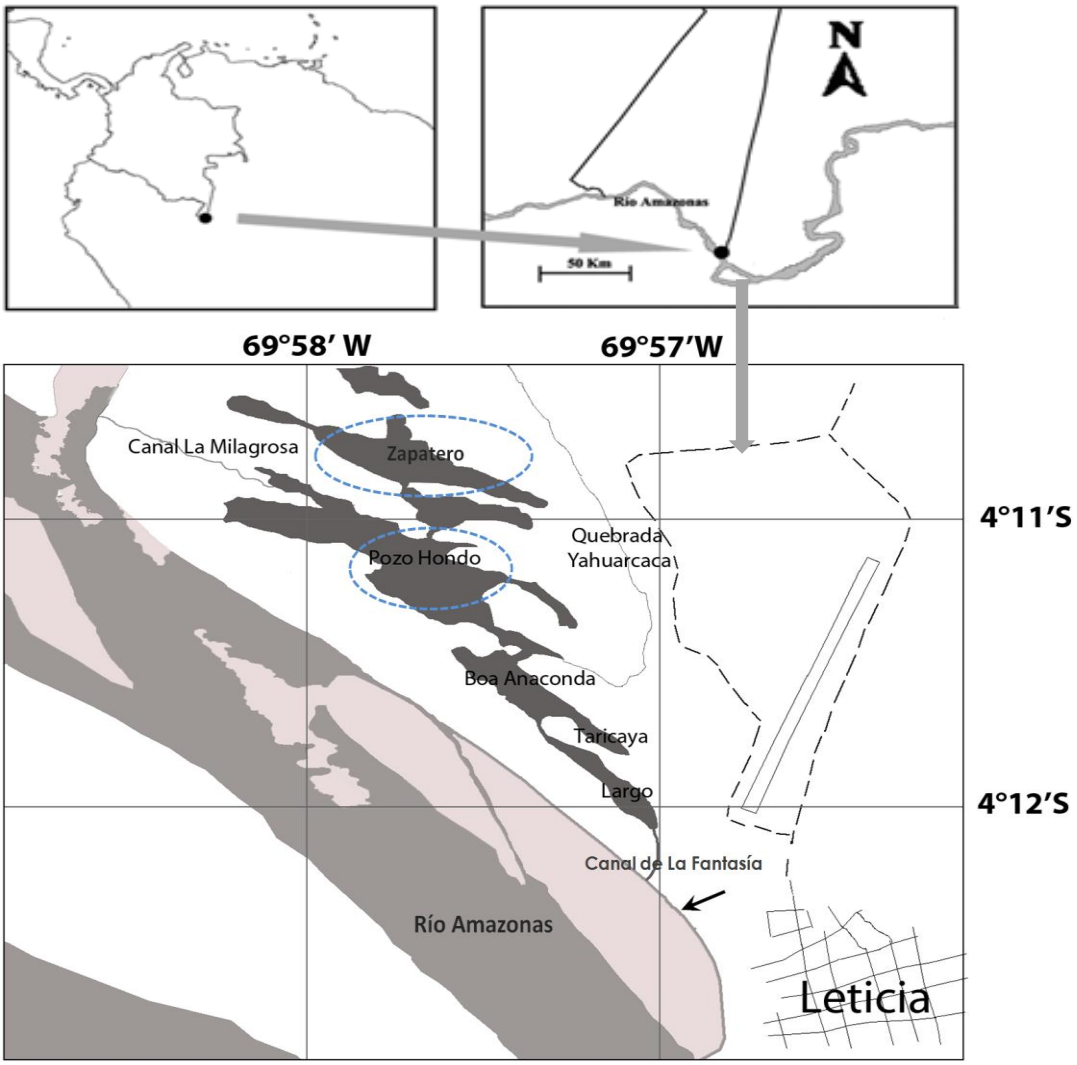


Figura 1. Sistema de lagos de Yahuarcaca. En círculo detallado los lagos objeto de estudio.

En las riberas de los lagos de este sistemas lagunar, en épocas de aguas altas, se desarrolla una amplia matriz de plantas acuáticas, donde predomina el gramalote *Paspalum repens* seguido en abundancia por *Pistia stratiotes*, *Lemna gibba* y *Polygonium densiflorum*, entre otras (Andrade-Sossa *et al*., 2011). El volumen del sistema de lagos encuentra su punto máximo en mayo (período de aguas altas) con 7.33 millones de m^3 aproximadamente y su mínimo en agosto (período de aguas bajas) con 0.40 millones de m^3 (Bohórquez *et al.,* 2011). De acuerdo con la clasificación de Lewis (1983) el patrón de estratificación de este sistema es térmico polimíctico continuo cálido, aunque la información existente muestra que usualmente esta estratificación solo dura unas pocas horas en la tarde (Salcedo-Hernández *et al*., 2012.

El patrón de distribución de las lluvias es unimodal-biestacional, presentándose un período de bajas lluvias en julio y agosto, un período de transición de septiembre a noviembre y el período de altas lluvias de diciembre hasta abril, cuando inicia una transición hacia bajas lluvias. En el sector colombiano del río Amazonas (116 km) se presentan fluctuaciones del nivel que dependen del régimen de lluvias en la zona andina, que difiere del régimen local; para el período de estudio los niveles máximos se presentaron en marzo, abril y mayo (13.4 m) y en junio comenzó a decrecer hasta alcanzar niveles mínimos en septiembre y octubre (1.9 m; Andrade-Sossa, 2011).

Muestreos

En los períodos hidrológicos de aguas bajas (septiembre de 2010) y aguas altas (mayo de 2011), en las zonas de macrófitos y limnética de los lagos Zapatero y Pozo Hondo del sistema de Yahuarcaca (Figuras 1 y 2), se instalaron soportes de ganchos o colgadores a nivel sub-superficial, en los que se ubicaron los sustratos artificiales (láminas de acetato para impresión de 11,5 x 14,5 cm) para la obtención de muestras de la comunidad perifítica (Figura 3). Cada doce (12) horas y durante tres días consecutivos estos sustratos se colectaron directamente en una bolsa Ziploc® que se abrió justo debajo de la lámina, a fin de colectar la totalidad del material adherido y de aquel que está ligado al sustrato. Los sustratos colectados (3 láminas de acetato cada 12 horas por ambiente y sistema) fueron guardados en frio (nevera con hielo) y trasladados al laboratorio para su limpieza. En el período de aguas bajas para el lago Pozo Hondo no se presentó matriz de macrófitos, razón por la cual no se registraron valores para esta zona.

Paralelamente, en campo se midieron las condiciones físicas y químicas del agua de cada uno de los ambientes muestreados a nivel sub-superficial en cada período de muestreo. Estas fueron profundidad (equipo ecosonda HUMMINBEIRD WIDE), Temperatura, OD y % saturación OD, pH, conductividad y TDS (sólidos totales disueltos) con equipos digitales de campo modelos WTW 3210. Los datos se registraron en matrices previamente elaboradas.

Para el análisis microscópico, cada lámina fue lavada con agua destilada directamente en la bolsa Ziploc® que la contenía disminuyendo de esta forma la pérdida del perifiton. Posteriormente cada muestra se dividió en dos partes: una conservada con Transeau en proporción 1:1 (para identificación y fotografía) y otra con lugol (para conteo de organismos). En total se colectaron 144 muestras.

Figura 2. Ambientes seleccionados en cada lago. a: macrófitos y b: zona limnética (centro del lago)

Figura 3. Proceso de instalación y recolección de los sustratos naturales para la obtención de las muestras de la comunidad perifítica.

Metodología componente bacteriano

Para el trabajo con estos organismos, previamente todo el equipo de laboratorio de vidrio usado fue lavado con solución sulfocrómica y enjuagado con agua libre de bacterias (prefiltrada con filtros de 0,2 µm de poro) con formol al 2% de concentración final (Di Siervi, 2002). La tinción de las muestras se realizó con 0,1 mg/l de DAPI (4,6-diamidino-2 denilindol) adicionado y conservado en oscuridad durante 30 minutos.

Para la filtración de las muestras de agua se utilizaron filtros coloreados de membrana de policarbonato Nucleopore, ya que ofrecen una superficie plana homogénea y lisa que deja todas las células en su superficie y al mismo nivel para posterior conteo e identificación. Para la coloración de las membranas se disolvieron en 100 ml de agua recién destilada y recientemente hervida, 0,25 gr de Sudan Black y 0,25 gr de CINa. Esta solución se filtró, aún caliente (90°C) por filtros Whatman GF/F y luego por filtro de membrana de 0,45 µm de poro. Se dejaron enfriar a temperatura ambiente y agregando ácido acético filtrado por

filtro de membrana de 0,22 µm hasta una concentración final de 2% (Hobbie *et al.,* 1977). Los filtros coloreados se refrigeraron y guaradron dentro del colorante hasta el momento de uso, en donde se enjuagaron con agua destilada filtrada por 0,2 µm y usados aún húmedos.

Posteriormente, los filtros se observaron por medio de un microscopio de epifluorescencia con cámara fotográfica de donde fueron tomadas 20 fotografías de cada preparado para su posterior conteo manual con la ayuda del programa Image Pro Plus 4. 5. Por campo o foto de captura se contaron en promedio 30 a 40 bacterias con un total mínimo de 300 para que la muestra fuera representativa. Las muestras son expresadas en número de individuos por mililitro.

Metodología componente algal y protozoos

Las muestras fueron observadas por microscopia ocular empleando un equipo Olympus CX 31. Los organismos del componente algal se identificaron taxonómicamente hasta el máximo nivel, empleando claves específicas para cada grupo (Geitler, 1932; Patrick & Reimer, 1966, 1975; Bourrelly, 1968, 1970, 1972; Prescott *et al*., 1975, 1977, 1981, 1982; Germain, 1981; Bicudo *et al*., 1982; Coesel 1982, 1985, 1991; Komarek & Fott, 1983; Tell & Conforti, 1986; Komarek & Anagnostidis, 1988, 2005; Conforti & Nudelman, 1994; Sala *et al*., 2002; Tremarin *et al*., 2010; Vouilloud *et al*., 2010; Bicudo & Menezes, 2010). Los protozoarios se clasificaron como ciliados o flagelados mediante bibliografía básica y especializada para cada grupo (Kahl, 1930, 1935; Bick, 1972; Foissner & Helmut, 1996; Lynn, 2008).

El conteo de los organismos se realizó a través de la técnica Uthermöhl (1958). Para ello se sedimentaron las muestras de agua (1 hora/ml) y posteriormente se realizó el conteo total de los individuos con un microscopio invertido Olympus CK2. El conteo para el componente algal fue realizado hasta obtener una estabilización en la curva, lo que sugiere que no se presentan nuevas especies, observando como mínimo 120 individuos de la especie más abundante.

Para el cálculo de la superficie de colonización se empleó la fórmula propuesta por Ross (1979), adaptada según el área del sustrato. Los valores tanto para la fracción algal como de protozoos se expresaron en Ind.cm^2.

Tratamiento estadístico

Para el tratamiento estadístico de los datos físicos y químicos se utilizó la estadística descriptiva con los datos de cada período de muestreo (aguas altas y bajas), sometiéndolos a un análisis exploratorio que incluyó la media, mínimo, máximo y desviación estándar. De igual forma, por medio del programa SPSS 6.0, se realizó un Análisis de Componente Principales (ACP) para explorar la existencia de diferencias entre los ambientes y sistemas muestreados y de esta manera observar el comportamiento de las variables físicas y químicas (Guisande *et al.*, 2006).

Con el programa STATISTIC 7.0 se realizaron pruebas para comprobar los supuestos de distribución normal y homogeneidad de varianzas de los datos a partir de los test de Shapiro-Wilk y test de ANOVA, para saber si existían diferencias significativas entre los sistemas estudiados.

Para el análisis del proceso de sucesión de la comunidad perifítica, se realizaron curvas de acumulación para la fracción algal, lo cual permitió establecer la observación de 10 alícuotas máximo para observación por microscopía óptica convencional y un volumen de sedimentación de 10 ml necesario para obtener datos representativos para el análisis del proceso de sucesión. Los datos de las tres fracciones analizadas fueron estandarizados para realizar los análisis comparativos durante el proceso de sucesión.

Para el análisis inferencial se aplicó un análisis de varianza (ANOVA de 1 y 2 factores) para la comparación de las variables ambientales a escala temporal (período hidrológico y horas) y espacial (lago y zona). Las pruebas de similitud entre puntos de muestreo se realizaron a través del análisis de Jaccard, análisis realizados usando los programas STATISTICA 7.0 y SPSS 6.0.5.

El efecto de las variables ambientales sobre las abundancias de las fracciones y de la comunidad en general se exploró con el método de ordenación de Análisis de Correspondencia Canónica (ACCD) y RDA usando el programa CANOCO (Braak & Smilaurer, 1998). La disminución de las especies raras para al análisis se logró eliminando aquellas que tuvieron menos del 3% del total de las abundancias de la muestra. Finalmente la significancia estadística de los dos primeros ejes se estimó por el test de Monte Carlo.

RESULTADOS

Variables físicas y químicas

Las variables limnológicas durante el período de estudio, para el momento de aguas bajas, aguas altas, por lago y zona de estudio, se encuentran registradas en la Tabla 1. Por período hidrológico se verificó que las condiciones limnológicas son significativamente diferentes, con excepción del pH (p=0,8217) y por lago solo significativamente diferentes para las variables de conductividad y sólidos totales disueltos (Tabla 2).

Por zona de muestreo fueron significativamente diferentes las variables del oxígeno disuelto y el porcentaje de saturación; la conductividad y los sólidos totales disueltos no presentaron diferencia significativa por hora muestreada (Tabla 2).

Tabla 1. Amplitud de valor, valor medio y desviación estándar de las variables físicas y químicas. A: Período de aguas bajas, B: Período de aguas altas. La zona 1 corresponde a macrófitos y la zona 2 a limnética.

A	Zona	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	pH	Oxígeno Disuelto	Saturación Oxígeno (%)	Conductividad (µs.cm-1)	Sólidos Totales Disueltos - TDS (mg/l)
LAGO ZAPATERO	1	1.1-2.1 (1.32 ±0.34)	31.1-33.6 (32.79 ±1.05)	6.5-7.32 (7.10 ±0.28)	1.17-4.44 (2.05 ±1.07)	16-63 (29.45 ±14.92)	110.3-161.4 (212.87±17.54)	110-165 (121.76 ±19.15)
	2	1.5-1.67 (1.57 ±0.06)	30.9-35.2 (32.79 ±1.72)	7.2-7.6 (7.40 ±0.13)	3.16-6.48 (4.69 ±1.14)	41-99.4 (62.54 ±21.72)	115.2-161.8 (121.57±17.35)	115-160 (121.60 ±16.58)
LAGO POZO HONDO	1	A U S E N T E P A R A A G U A S B A J A S						
	2	0.9-1.18 (1.06 ±0.10)	27.3-35.5 (31.44 ±2.70)	6.9-7.6 (7.23 ±0.28)	2.65-6.7 (4.11 ±1.67)	32.3- 99 (53.59 ±26.63)	71-77.7 (73.75 ±2.40)	71-74 (73.13 ±1.21)

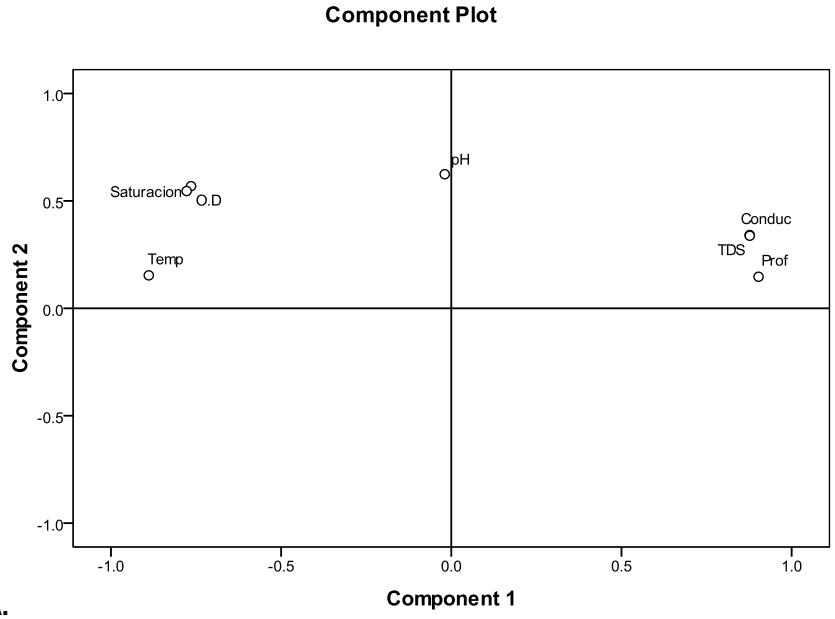
B	Zona	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	pH	Oxígeno Disuelto	Saturación Oxígeno (%)	Conductividad (µs.cm-1)	TDS (mg/l)
LAGO ZAPATERO	1	6.29-6.77 (6,42 ±0.19)	26.4-27.5 (26.8 ±0.39)	6.97-7.6 (7.24 ±0.24)	1.05-2.66 (1.69 ±0.64)	13.4-30.2 (19.61 ±9.83)	140-171 (150.72 ±10.81)	141-171 (151.12 ±10.60)
	2	6.88-7.03 (6.93 ±2.62)	25.2-27 (26.19 ±9.93)	6.8-7.5 (7.27 ±2.76)	1.2-3.32 (2.03 ±0.84)	15.7-41.5 (25.11 ±9.80)	145-165.5 (150.12 ±7.12)	145-166 (150.28 ±7.28)
LAGO POZO HONDO	1	4.7-6.73 (5.98 ±0.84)	26.2-28.4 (27.22 ±0.86)	7.09-7.48 (7.22 ±0.14)	0.74-2.67 (1.62 ±1.02)	11.5-34.4 (22.17 ±13.63)	145.1-149.2 (147.41 ±1.58)	146-150 (147.42 ±1.62)
	2	8.7-9.8 (9.24 ±0.38)	26.6-27.9 (27.03 ±0.47)	7.06-7.6 (7.25 ±0.19)	1.66-2.69 (2.19 ± 0.32)	20.5-33.7 (27.47 ±4.12)	145.9-150 (147.88 ±1.36)	145-150 (147.85 ±1.57)

Tabla 2. Niveles de significancia de las variables físicas y químicas por lago y período hidrológico. p<0.05 para diferencias significativas.

	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	pH	Oxígeno Disuelto	Saturación Oxígeno (%)	Conductividad (µs.cm-1)	TDS (mg/l)
Período Hidrológico	***<0.0001***	***<0.0001***	0,9963	***<0.0001***	***<0.0001***	***<0.0001***	***<0.0001***
Lago	0.184	0.6048	0.8217	0.3147	0,5307	***<0.0001***	***<0.0001***
Zona	0.964	0.6152	0.1555	0.0003	0.0009	0.0499	0.0486
Hora	>0,999	0.8606	0.8023	0.2112	0.2327	0.9989	0.9984

Análisis de Componentes Principales

El ACP de las características físicas y químicas del sistema de lagos de Yahuarcaca resumen el 82.72% de la variabilidad conjunta (Figura 4a). La primera componente está asociada con la profundidad y los TDS y la segunda tiene principalmente asociación con el OD. A nivel espacial (lago y zona de muestreo) y temporal (período hidrológico y tiempo de sucesión) solo el período hidrológico presentó una clara separación de las variables ambientales (Figura 4b).



A.

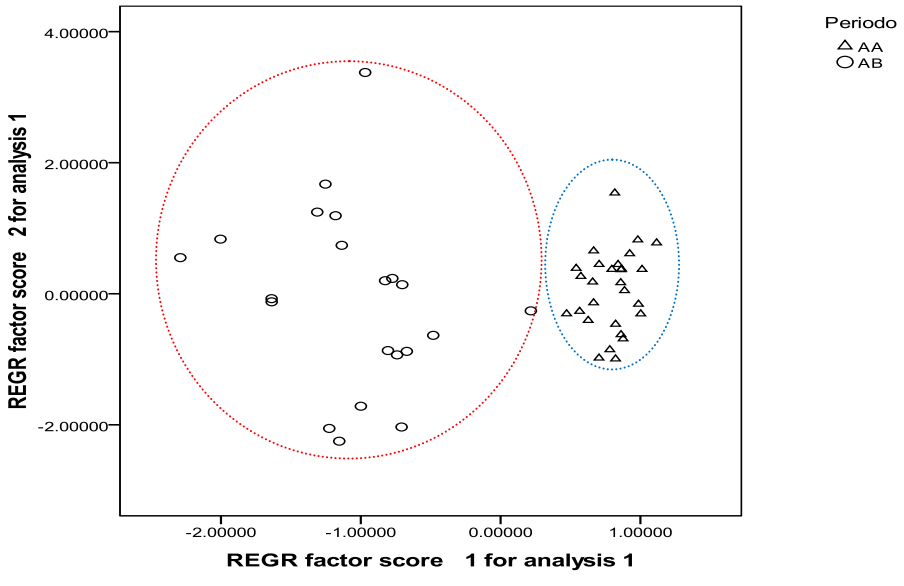


Figura 4. Análisis de Componentes Principales para el sistema de lagos de Yahuarcaca.
A: diferenciación por componente; B: análisis por período hidrológico: AA=aguas altas, AB=aguas bajas

Fracción bacteriana

Las abundancias del componente bacteriano evidenciaron diferencias significativas a escala temporal, tanto para el período hidrológico como para el tiempo de colonización, como se muestra en los resultados del ANOVA (Tabla 3). En correspondencia con estos resultados, el mayor valor de eta cuadrado parcial del ANOVA lo presentó la variable del período hidrológico, siendo así el factor más importante para explicar la distribución de la densidad bacteriana en los sistemas estudiados.

El comportamiento de la abundancia bacteriana para el período de aguas bajas fue de crecimiento ascendente de la proporción de individuos a través del tiempo de colonización, presentando las mayores densidades hacia la mitad de tiempo de muestreo entre las 36 y 48 horas, con disminución del número de individuos al final del estudio (Tabla 4 y Figura 5). Comportamiento inverso al presentado para el período de aguas altas, en donde la mayor densidad se registró en las horas iniciales con descenso hacia el final del tiempo de colonización (Tabla 4 y Figura 5).

Tabla 3. Análisis de variaciones espaciales (lago y zona) y temporales (período y tiempo) de la abundancia del componente bacteriano del perifiton. p≤0,05 para diferencias significativas.

	Periodo	**Lago**	**Zona**	**Tiempo**	**Período/Tiempo**
	$F_{1,46}$=7,56	$F_{1,46}$=3,875	$F_{1,46}$=1,431	$F_{1,42}$=2,134	$F_{1,36}$=0,037
P	**0,008**	0,054	0,238	**0,047**	0,999
η. 2 p.	**0,141**	0,78	0,030	0,225	0,005

Tabla 4. Abundancias del componente bacteriano expresadas en número de individuos por ml para cada una de las zonas de estudio (L: limnética; M:macrófitas) de los lagos Zapatero (ZPT) y Pozo Hondo (PZH) por período hidrológico.

AGUAS BAJAS		**Tiempo (Horas)**					
		12	**24**	**36**	**48**	**60**	**72**
ZPT - L	Promedio	39.35	49.20	83.95	44.35	50.85	25.75
	Ind.ml^{-1}	2.98E+06	3.73E+06	6.36E+06	3.36E+06	3.85E+06	1.95E+06
ZPT - M	Promedio	24.27	48.38	29.45	28.65	35.6	17.35
	Ind.ml^{-1}	1.84E+06	3.67E+06	2.23E+06	2.17E+06	2.70E+06	1.32E+06
PZH - L	Promedio	30.83	60.85	25.05	81.25	39.75	33.85
	Ind.ml^{-1}	2.34E+06	4.61E+06	1.90E+06	6.16E+06	3.01E+06	2.57E+06

AGUAS ALTAS		**Tiempo (Horas)**					
		12	**24**	**36**	**48**	**60**	**72**
ZPT - L	Promedio	112,60	28,83	100,00	44,94	25,71	28,44
	Ind.ml^{-1}	8,54E+06	2,19E+06	7,58E+06	3,41E+06	1,95E+06	2,16E+06
ZPT – M	Promedio	204,67	22,13	91,27	40,00	27,87	21,19
	Ind.ml^{-1}	1,55E+07	1,68E+06	6,92E+06	3,03E+06	2,11E+06	1,61E+06
PZH – L	Promedio	80,20	23,83	30,40	31,18	55,06	7,56
	Ind.ml^{-1}	6,08E+06	1,81E+06	2,30E+06	2,36E+06	4,17E+06	5,73E+05
PZH – M	Promedio	80,06	33,44	68,94	27,24	18,50	13,94
	Ind.ml^{-1}	6,07E+06	2,53E+06	5,23E+06	2,06E+06	1,40E+06	1,06E+06

Por lago, la fracción bacteriana tuvo mayores valores de abundancia para el sistema de Zapatero, con un pico máximo en las horas iniciales del período de aguas altas (8,54E+06 y 1,55E+07 Ind.ml^{-1}), aunque en general los lagos presentaron un comportamiento constante y sin variaciones significativas (Figura 5). Las mayores abundancias por zona para el período de aguas bajas la presentó la zona limnética para ambos sistemas, mientras que para el período de aguas altas fue en la zona de macrófitos (Tabla 4).

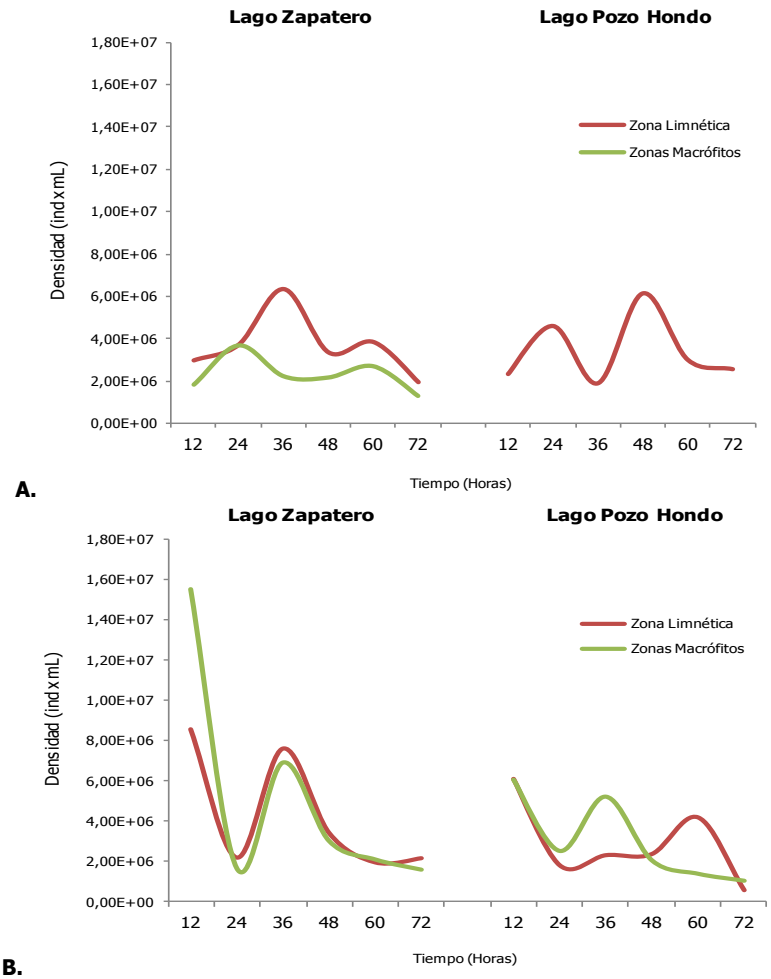


Figura 5. Densidad del componente bacteriano expresado en ind.ml^{-1} para cada lago y zona de estudio. A. Período de aguas bajas; B. Período de aguas altas

Fracción algal

Las curvas de acumulación para cada zona de muestreo presentaron una forma asíntota o de descenso hacia el final del tiempo de colonización, indicando que el muestreo fue representativo y logra evidenciar el proceso de sucesión de la comunidad para la fracción algal (Figura 6).

A nivel temporal la aplicación del ANOVA (Tabla 5) demostró diferencias significativas para la abundancia de la fracción algal solo por período hidrológico, en contraste con la variable zona que fue el factor menos significativo, como lo demuestra el valor de eta cuadrado parcial, al momento de explicar la distribución de la densidad algal (Tabla 5).

Tabla 5. Análisis de variaciones espaciales (lago y zona) y temporales (período y tiempo) de la abundancia del componente algal del perifiton. p≤0,05 para diferencias significativas.

	Período	**Lago**	**Zona**	**Tiempo**	**Período/Tiempo**
	F1,48=4,89	F1,46=0,294	F1,46=0,002	F1,42=0,182	F1,36=0,568
p	0,034	0,590	0,963	0,968	0,724
η. 2 p.	0,098	0,006	**0,000**	0,21	0,073

A nivel espacial para las zonas de muestreo, por medio del análisis de Jaccard, se encontró que el mayor porcentaje de similitud lo presentaron las zonas limnética y macrófitos del lago Pozo Hondo, seguido por las mismas zonas para el lago Zapatero, ambos para el período de aguas altas (Tabla 6).

Tabla 6. Matriz de similitud de Jaccard de los sitios muestreados con base en las algas perifíticas (Zpt: lago Zapatero, PH: lago Pozo Hondo, M: macrófitos, L: Limnética, AB: aguas bajas y AA: aguas altas).

Medida de Jaccard

	ZPT.L.AB	**ZPT.M.AB**	**PH.L.AB**	**ZPT.L.AA**	**ZPT.M.AA**	**PH.L.AA**	**PH.M.AA**
ZPT.L.AB	1						
ZPT.M.AB	0,84	1					
PH.L.AG	0,74	0,72	1				
ZPT.L.AA	0,54	0,52	0,46	1			
ZPT.M.AA	0,56	0,52	0,49	0,89	1		
PH.L.AA	0,55	0,54	0,48	0,69	0,71	1	
PH.M.AA	0,54	0,53	0,46	0,68	0,72	0,91	1

% de similitud

40-49% 50-59% 60-69% 70-79% 80-89% 90-100%

Para el período de estudio en total se identificaron 194 taxa, distribuidos en 11 clases taxonómicas algales. Durante el período de aguas bajas la clase Bacillariophyceae fue dominante con valores de 48% para la zona limnética del Lago Zapatero (ZPT-L), 37,2% para la zona de macrófitos (ZPT–M) y 51,7% para la zona limnética del Lago Pozo Hondo (PH-L). Las clases Euglenophyceae y Coscinodiscophyceae también fueron dominantes con más de 5% de densidad total.

Para el período de aguas altas, nuevamente la clase Bacillariophyceae fue la dominante con valores de 58,2% en ZPT-L, 50,2% en ZPT-M, 60,2% en PH-L y 58,4% en la zona de macrófitos del lago Pozo Hondo (PH-M). También fue dominante la clase Cyanophyceae para este período hidrológico (Figura 7)

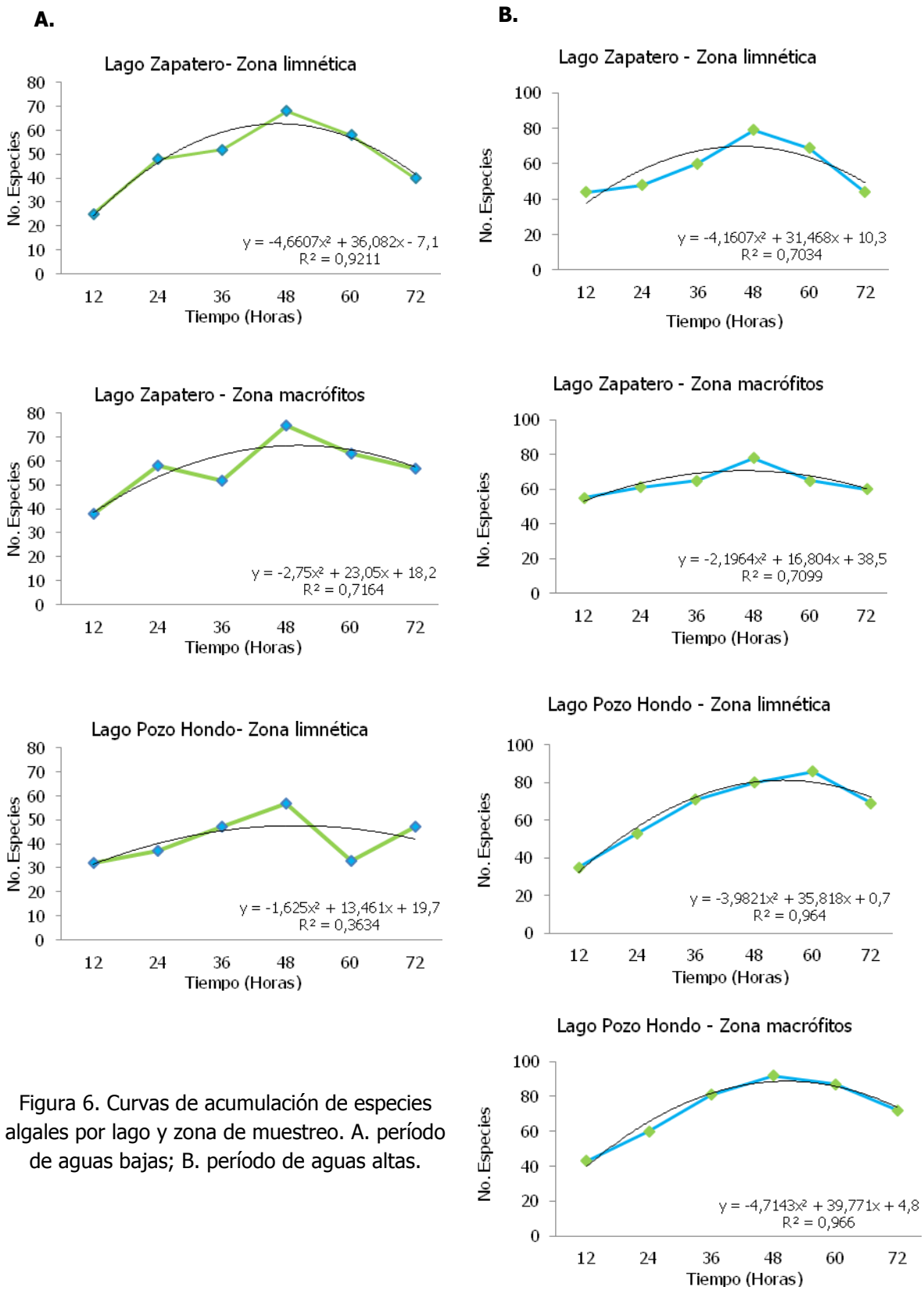


Figura 6. Curvas de acumulación de especies algales por lago y zona de muestreo. A. período de aguas bajas; B. período de aguas altas.

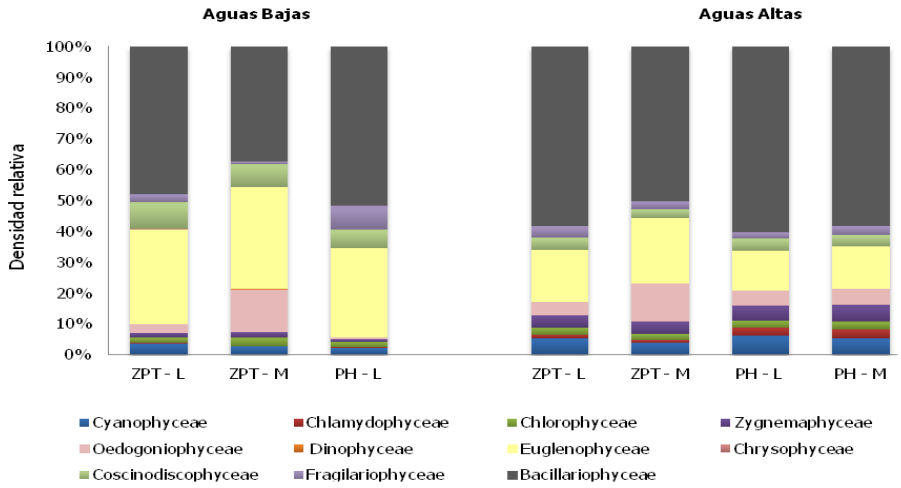
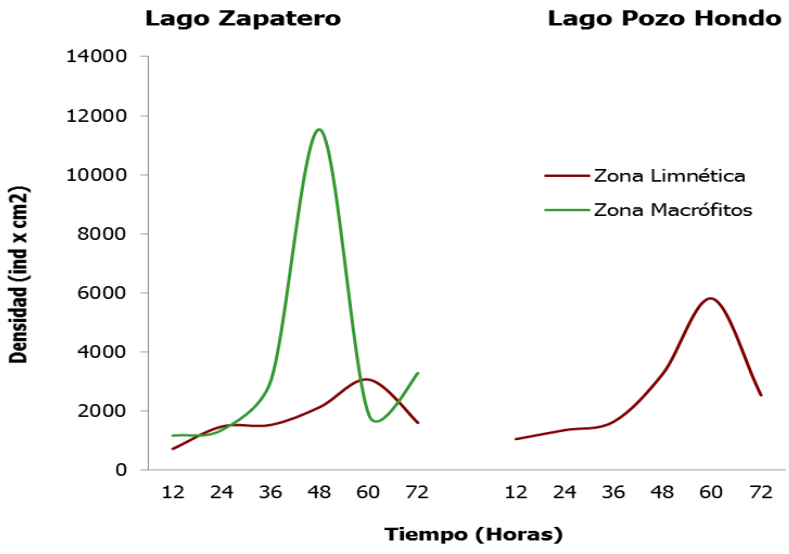
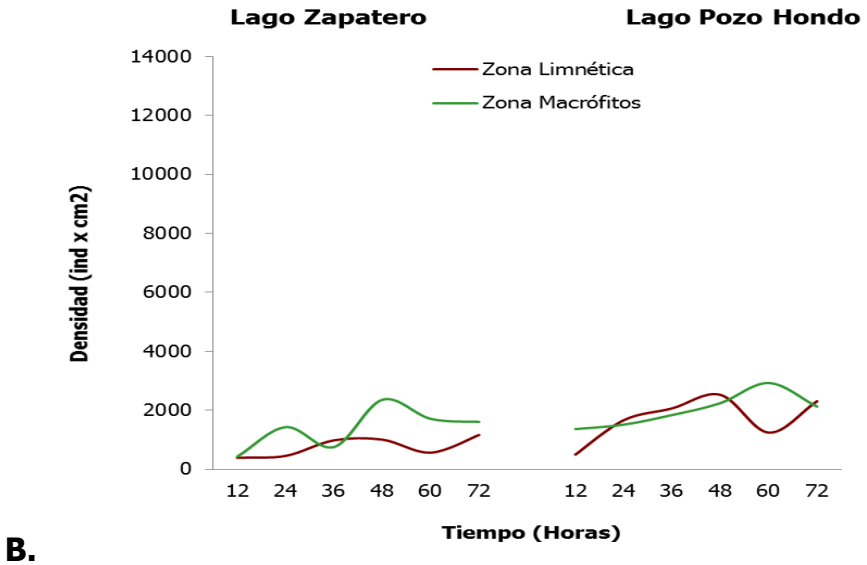


Figura 7. Abundancia relativa (%) de las clases algales durante el proceso de sucesión en los lagos Zapatero (ZPT) y Pozo Hondo (PH) en la zona limnétoca (L) y de macrófitos (M) por período hidológico.

En cuanto a la dinámica de sucesión algal, el desarrollo de la fracción presentó una tendencia de incremento a lo largo del período sucesional durante los dos períodos hidrológicos para cada zona de muestreo. Las mayores densidades se presentaron entre las 36 y 60 horas de colonización, con valores de 2924 y 11535 ind.cm^{-2} para la zona de macrófitos y entre 2524 y 5814 ind.cm^{-2} para la zona limnética. El período hidrológico de aguas bajas fue el que presentó la mayor densidad para el estudio en ambas zonas de muestreo (Figura 8).



A.



B.

Figura 8. Densidad de la fracción algal de la comunidad perifítica durante el curso del proceso de sucesión por período y zona de muestreo. A. aguas bajas; B. aguas altas.

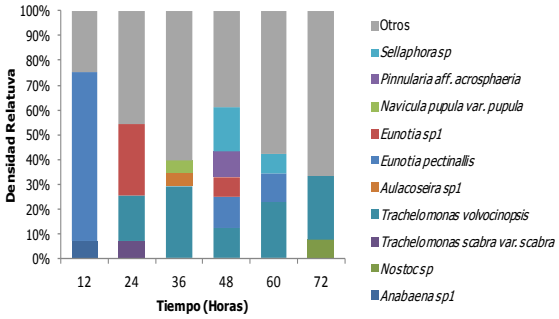
A nivel taxonómico, para el período de aguas bajas en el lago Zapatero las especies *Eunotia pectinallis*, *Eunotia* sp1, *Trachelomonas volvocinopsis* y *Oedogonium* sp1 fueron las que presentaron mayor participación en la estructura de la comunidad (Figura 9a). Para el Lago Pozo Hondo nuevamente las especies *Trachelomonas volvocinopsis* y *Eunotia* sp1, junto con *Pinnularia aff. caudata* y *Pinnularia divergens*, fueron las que presentaron la mayor densidad (Figura 9b).

Para el período de aguas altas en el lago Zapatero las mayores densidades durante el proceso de sucesión estuvieron representadas por las especies *Trachelomonas volvocinopsis*, *Encyonema aff. vulgare*, *Encyonema* sp1 y *Oedogonium* sp2 (Figura 9c). El lago Pozo Hondo para este período hidrológico comparte las mismas especies abundantes con el lago Zapatero, junto con la dominancia de *Gomphonema aff. augur* y *Pinnularia* sp3 (Figura 9d).

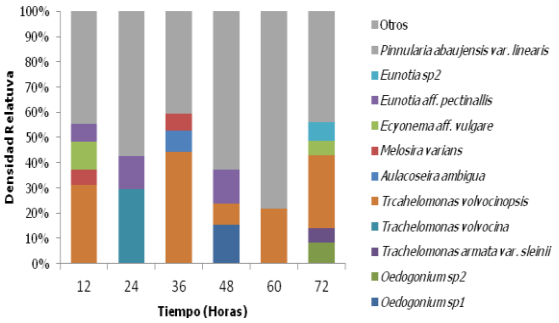
Durante el período de aguas bajas, en la zona de macrófitos del lago Zapatero, las algas dominantes fueron las diatomeas con 8 especies de *Pinnularia* seguidas por 4 de *Gomphonema* y 3 de *Fragillaria, Eunotia* y *Navicula*, todas de forma de vida propiamente epífita (Tabla 7); para la zona limnética las *Trachelomonas* fueron las dominantes con 9 especies, todas ticoepífitas, y *Pinnularia* con 8 especies

Período de Aguas Bajas

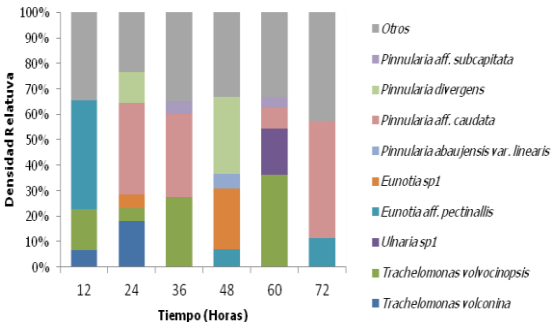
a. Lago Zapatero – zona limnética



Lago Zapatero – zona macrófitos

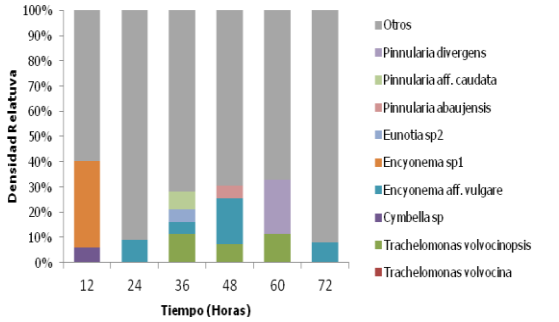


b. Lago Pozo Hondo – zona limnética

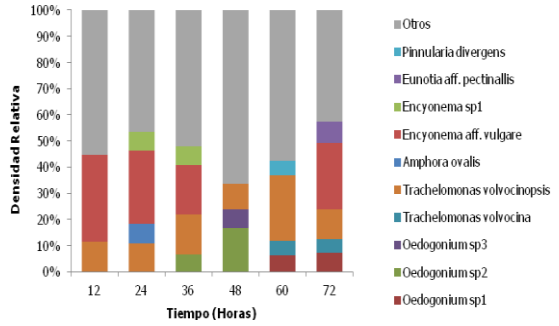


Período de Aguas Altas

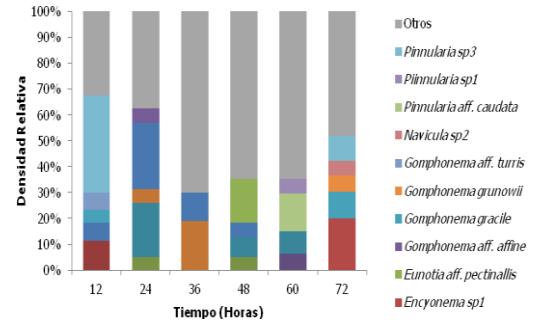
c. Lago Zapatero – zona limnética



Lago Zapatero – zona macrófitos



d. Lago Pozo Hondo – zona limnética



Lago Pozo Hondo – zona macrófitos

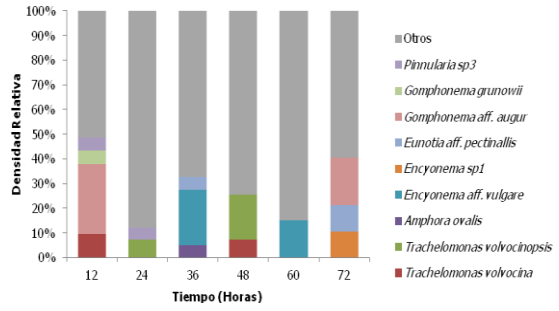


Figura 9. Densidad relativa durante el proceso de sucesión de las especies de microalgas perifíticas con abundancias ≥5% para cada punto de muestreo. Período hidrológico de aguas bajas: a. Lago Zapatero; b. Lago Pozo Hondo; Período hidrológico de aguas altas: c Lago Zapatero y d. Lago Pozo Hondo.

de forma de vida propiamente epífita. Para el caso del lago Pozo Hondo el género con mayor diversidad fue *Pinnularia* con 10 especies de forma de vida epifítica, seguido por *Trachelomonas* y *Lepocinclis* con 6 y 4 especies respectivamente y de forma de vida accidental o ticoepífita.

El mayor número de especies en general para el período hidrológico de aguas bajas ocurrió en el lago Zapatero en la zona de macrófitos, seguido por la zona limnética del lago Pozo Hondo. La división Bacillariophyta (clases Coscinodiscophyceae, Fragilariophyceae y Bacillariophyceae) presentó el mayor número de taxones, 80 para el lago Zapatero en la zona de macrófitos, 54 en la zona limnética y 36 para el lago Pozo Hondo en la zona limnética.

Para el período de aguas altas el género *Pinnularia* fue dominante para las dos zonas de muestreo de los lagos, con valores entre 13 y 14 especies, todas típicamente epífitas. *Trachelomonas* y *Gomphonema* fueron los segundos géneros dominantes con 8 a 12 especies y finalmente los géneros *Eunotia*, *Closterium* y *Cosmarium* tuvieorn valores entre 7 y 9 especies (Tabla 7).

Finalmente los resultados del Análisis de Correspondencia Canónica (DCCA) evidencian que los ejes 1, 2 y 3 evaluados con el test de Monte Carlo con 499 permutaciones fueron significativos (p=0,002) para el análisis. Puesto que la longitud del gradiente arrojó un valor <2,7 se realizó un Análisis de Redundancia (RDA; Tabla 8). Según el RDA la varianza total explicada por la frecuencia especie-ambiente en tres ejes fue de 81%. En el primer eje se encontró una fuerte correlación positiva con el oxígeno y la profundidad y una relación inversa con la temperatura y la conductividad. El segundo eje estuvo relacionado negativamente con el pH (Figura 10).

Se observa una clara separación temporal para los períodos hidrológicos. La época seca fue ubicada en lado negativo del eje 1 y se asocia con la conductividad y la temperatura; en contraste, la época de lluvias se posiciona en el sector positivo del eje 1 y se asocia con el oxígeno y la conductividad. En el eje 2 se observa el efecto de la escala sucesional en la estructura de la fracción algal. Las especies que más se asocian con el inicio del proceso (entre 12 y 24 horas) para el período de aguas bajas fueron *Aulacoseira* aff. *alpigena*, *Phacus ephippion*, *Trachemononas hispida* aff. *minor* y *Eunotia* aff. *pectinallis*.

Tabla 7. Formas de vida y presencia-ausencia de la fracción algal para los lagos Zapatero y Pozo Hondo. AA: aguas altas; AB: aguas bajas. Las especies con códigos al final corresponden a las que presentaron abundancia mayor a 5%, usadas para los análisis de DCCA y RDA estadísticos.

	TICOEPIFITAS (Planténicas)		
CLASE		**AB**	**AA**
Clase Cyanophyceae	*Hapalosiphon* sp	X	
	Chroococcus sp		X
	Coelosphaerium sp		X
	Microcystis aff. *smithii*	X	X
	Microcystis aff. *wesenbergii*		X
	Anabaena sp1	X	X
	Anabaena sp2	X	X
	Dolichospermum sp	X	
	Oscillatoria sp – Cy2	X	X
	Spirulina sp	X	X
	Planktolyngbya sp	X	X
	Pseudanabaena sp – Cy3	X	
	Chlamydomonas sp – Cy4		X
Clase Chlamydophyceae	*Eudorina* sp	X	X
	Eudorina elegans		X
	Pandorina sp	X	X
	Pleodorina sp		X
Clase Chlorophyceae	*Chlorella* sp	X	X
	Ankyra sp	X	
	Gonium sp	X	
	Gloeocystis sp – Chlo1		X
	Pediastrum aff. *tetras*		X
	Pediastrum aff. *duplex*		X
	Oocystis elliptica	X	X
	Oocystis sp1	X	X
	Coelastrum sp	X	X
	Desmodesmus sp	X	
	Scenedesmus sp1	X	X
	Eutetramorus fottii	X	X
	Treubaria sp	X	
Clase Zygnemaphyceae	*Actinotaenium* aff. *wollei*		X
	Closterium momiliferum	X	X
	Closterium aff. *gracile* – Zy1		X
	Closterium aff. *libellula* – Zy2		X
	Closterium aff. *setaceum*		X
	Closterium aff. *parvulo*		X
	Closterium sp1	X	X
	Closterium sp2		X
	Closterium sp3		X
	Closterium sp4	X	X
	Cosmarium amoenum		X
	Cosmarium aff. *galeritum*		X
	Cosmarium aff. *broncoi*		X
	Cosmarium sp1	X	X
	Cosmarium sp2		X
	Cosmarium sp3		X
	Cosmarium sp4		X

	EPIFITAS		
CLASE		**AB**	**AA**
Clase Cyanophyceae	*Calothrix* aff. *Fusca*		X
	Nostoc sp - Cy1	X	X
	Aphanocapsa sp	X	X
Clase Chlorophyceae	*Cylindrocapsa scytonemoides*	X	X
	Ulothrix sp1 – Chlo2	X	X
	Ulothrix sp2	X	X
	Netrium sp		X
Clase Zygnemaphyceae	*Pleurotaenium ehrenbergii*	X	X
	Gonatozygon sp		X
	Mougeotia sp1	X	X
	Spirogyra sp1	X	X
	Spirogyra sp2	X	X
Clase Oedogoniophyceae	*Bulbochaete* sp	X	X
	Oedogonium sp1	X	X
	Oedogonium sp2 – Oe1	X	X
	Oedogonium sp3 – Oe2		X
Clase Coscinodiscophyceae	*Melosira granulata*	X	X
	Melosira italica – Cos5	X	X
	Melosira varians	X	X
	Melosira sp1 – Cos6	X	
Clase Fragilariophyceae	*Asterionella* sp1 – Fra1	X	X
	Fragillaria aff. intermedia	X	X
	Fragillaria aff. ulna – Fra2	X	X
	Fragilaria sp1 – Fra3	X	X
	Ulnaria sp1	X	X
Clase Bacillariophyceae	*Achnanthidium* sp		X
	Actinella lange-bertalotii	X	X
	Actinella sp1		X
	Amphipleura sp		X
	Amphora ovalis	X	X
	Amphora sp1 – Ba1		X
	Brachisyra sp – Ba2		X
	Cymbella aff. *affinis* – Ba3		X
	Cymbella aff. *tumida*		X
	Cymbella sp	X	X
	Diadesmis sp	X	X
	Diatoma sp		X
	Encyonema aff. *vulgare* – Ba4	X	X
	Encyonema sp1	X	X
	Encyonema sp2		X
	Eunotia serra		X
	Eunotia aff. *fleuxuosa* – Ba5		X
	Eunotia aff. *pectinalis* – Ba6	X	X
	Eunotia aff. *transfuga*	X	X
	Eunotia aff. *tropico-arcus*	X	X
	Eunotia sp1	X	X
	Eunotia sp2	X	X

	Cosmarium sp5		X
	Cosmarium sp6		X
	Euastrum aff. *Broncoi*		X
	Euastrum aff *divaricatum* – Zy3	X	X
	Euastrum aff. *brasiliense*		X
	Micrasterias mahabuleshaerensis var. ampullacea	X	
	Micrasterias sp1	X	X
	Micrasterias sp2	X	X
	Staurastrum bicorne	X	X
	Staurastrum aff. divaricatum		X
Clase Euglenophyceae	*Euglena aff. megalithus*	X	X
	Lepocinclis fusca	X	X
	Lepocinclis ovum	X	X
	Lepocinclis ovum var globula	X	X
	Lepocinclis oxyurus var charkowiensis	X	X
	Lepocinclis ovum var. major	X	
	Lepocinclis salina	X	X
	Lepocinclis texta	X	X
	Phacus acuminatus var. acuminatus	X	X
	Phacus ephippion – Eu1	X	
	Phacus longicauda	X	X
	Phacus longicauda var. tortus – Eu2	X	X
	Phacus pleuronectes – Eu3	X	X
	Strombomonas acuminata	X	X
	Strombomonas fluviatilis	X	X
	Trachelomonas armata	X	X
	Trachelomonas armata var setosa	X	X
	Trachelomonas armata var sleini	X	X
	Trachelomonas bernardinensis		X
	Trachelomonas intermedia	X	X
	Trachelomonas hispida	X	X
	Trachelomonas hispida var coronata	X	X
	Trachelomonas hispida aff. minor – Eu4	X	X
	Trachelomonas kellogii	X	X
	Trachelomonas seudocaudata	X	X
	Trachelomonas robusta	X	X
	Trachelomonas scabra var. scabra	X	X
	Trachelomonas superba	X	X
	Trachelonomas superba var. espinosa – Eu5	X	X
	Trachelomonas sydneyendis	X	X
	Trachelomonas volvocina	X	X
	Trachelomonas volvocinopsis	X	X
Clase Chrysophyceae	*Mallonomas sp*	X	X
Clase Coscinodiscophyceae	*Aulacoseira ambigua* – Cos1	X	X
	Aulacoseira granulata	X	X
	Aulacoseira aff. caudata	X	X
	Aulacoseira aff. alpigena – Cos2	X	X
	Aulacoseira sp1 – Cos3	X	X
	Aulacoseira sp2	X	
	Stephanodiscus sp		X
	Cyclotella sp – Cos4	X	X
	Urosolenia sp1	X	X
	Urosolenia sp2	X	X
	Urosolenia sp3	X	X

	Eunotia sp3		X
	Eunotia sp4 – Ba7		X
	Gyrosigma aff. *Acuminatum*		X
	Frustulia aff. *Saxonica*	X	X
	Gomphonema aff. *affine* – Ba8	X	X
	Gomphonema aff. augur	X	X
	Gomphonema gracile – Ba9	X	X
	Gomphonema grunowii	X	X
	Gomphonema aff. neonasutum – Ba10	X	X
	Gomphonema aff. truncatum	X	X
	Gomphonema aff. Turris	X	X
	Gomphonema aff. acutiusculum		X
	Gomphonema aff. parvulum	X	
	Gomphonema aff. Subtile		X
	Gomphonema sp1 – Ba11	X	X
	Gomphonema sp2	X	X
	Navicula pupula var. pupula	X	X
	Navicula aff. cryptovephala	X	X
	Navicula sp1 – Ba12	X	X
	Navicula sp2 – Ba13		X
	Nidium aff. Catarinense		X
	Nitzschia palea – Ba14	X	X
	Nupela sp		X
	Peronia sp		X
	Pinnularia aff acrosphaeria	X	X
	Pinnularia abaujensis	X	X
	Pinnularia abaujensis var. linearis – Ba15	X	X
	Pinnularia divergens	X	X
	Pinnularia gibba	X	X
	Pinnlaria aff. major – Ba16	X	X
	Pinnularia aff. caudata	X	X
	Pinnularia aff. flexuosa	X	X
	Pinnularia aff. nobilis – Ba17	X	X
	Pinnularia aff. subcapitata – Ba18	X	X
	Pinnuaria aff. streptoraphe	X	X
	Pinnularia sp1	X	X
	Pinnularia sp2	X	X
	Pinnularia sp3 – Ba19	X	X
	Pinnularia sp4		X
	Sellaphora sp – Ba20	X	X
	Stauroneis aff. Borrichii	X	X
	Stauroneis aff phoenicenteron f. gracilis	X	X
	Stauroneis sp1	X	X
	Stenopterobia aff. delicatissima – Ba21		X
	Tabellaria sp	X	X
	Tryblionella aff. coarctata	X	X

Por su parte, *Aulacoseira* sp1, *Trachelomonas superva* var. *espinosa*, *Fragillaria* sp2, *Gomphonema* aff. *neonasutum*, *Melosira italica* y *Sellaphora* sp se asociaron con la fase intermedia (36 a 48 horas) y *Pseudoanabaena* sp, *Pinnularia abaujensis* con la fase final del proceso sucesional (60 a 72 horas; Figura 10)

Para el período de aguas altas se observa una asociación de las especies *Oedogonium* sp3, *Eunotia* aff. *fleuxuosa*, *Euastrum* aff. *divaricatum* y *Fragillaria* aff. *ulna* con las primeras horas de sucesión, seguidas por *Oedogonium* sp2, *Oscillatoria* sp, *Asterionella* sp1, *Cymbella* aff. *affinis* y *Gomphonema* sp1 para la fase intermedia, finalizando con *Encyonema* aff. *vulgare* y *Pinnularia* aff. *major* para la fase final del proceso sucesional (Figura 10).

Tabla 8. Resumen estadístico de los ejes para el Análisis de Redundancia – RDA de las especies de perifiton de los lagos…..

	Eje 1	**Eje 2**	**Eje 3**
Eigenvalue	0,107	0,038	0,028
Correlación de Pearson especies-ambiente	0,821	0,651	0,541
% de varianza acumulada por especie	10,7	14,5	17,3
% de varianza acumulada por especie-ambiente	49,9	67,7	81,0
Correlación intragrupos para variables ambientales:			
Profundidad	0,6794	0,0130	0,2736
Temperatura	-0,6764	-0,1370	-0,0694
Ph	0,1381	-0,2220	-0,0492
Conductividad	-0,7452	-0,1283	-0,0706
Oxígeno Disuelto	0,4818	0,0585	0,2279
% de Saturación	0,7220	-0,0848	0,0998
TDS	0,5562	-0,2938	0,1335

Fracción de protozoos

Según la matriz de similitud de Jaccard, el análisis de relación para la fracción de protozoos evidenció que el mayor porcentaje de similitud fue encontrado entre la zona limnética del lago Zapatero y la zona de macrófitos del lago Pozo Hondo para el período hidrológico de aguas altas, seguido por la zona limnética del lago Zapatero para aguas bajas con la zona de macrófitos del lago Pozo Hondo para aguas altas (Tabla 9).

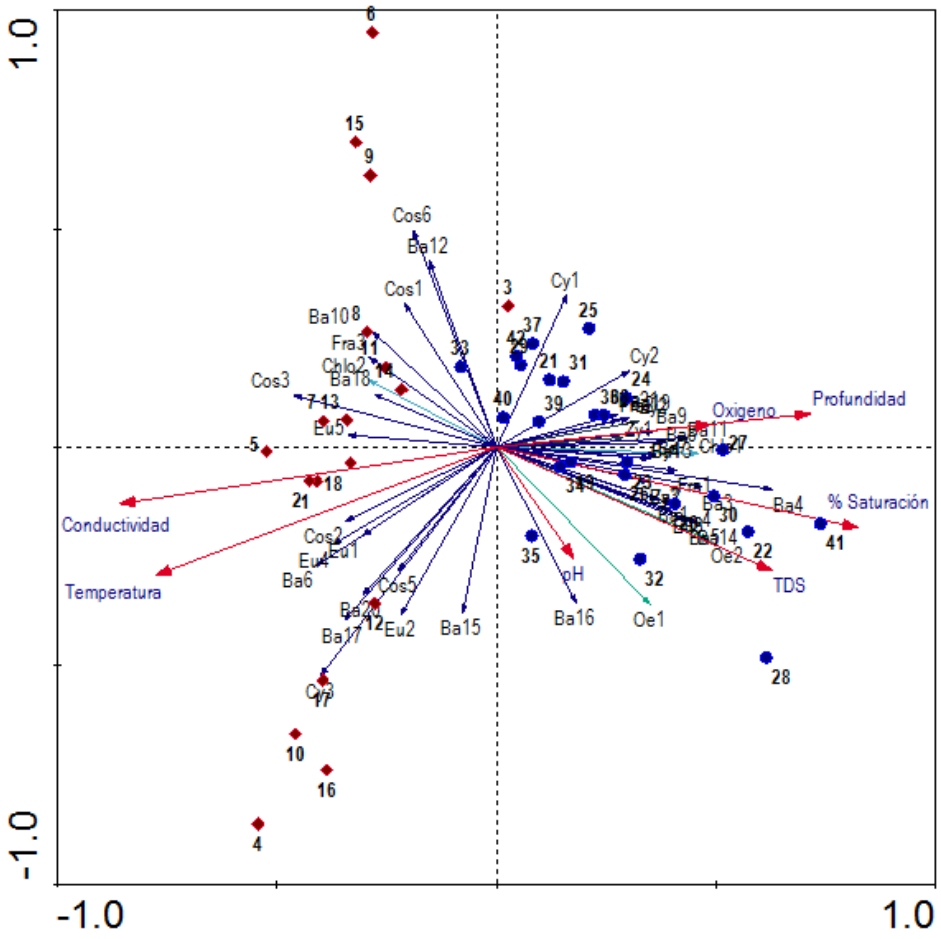


Figura 10. Triplot basado en el RDA de las variables físicas y químicas y las especies algales más representativas del perifiton (<5% etiquetas referenciadas en la tabla 7). Color rojo: período de aguas bajas y azúl: aguas altas.

Tabla 9. Matriz de similitud de Jaccard de los sitios muestreados con base en los protozoos (Zpt: lago Zapatero, PH: lago Pozo Hondo, M: macrófitos, L: Limnética, AB: aguas bajas y AA: aguas altas).

Medida de Jaccard

	ZPT.L.AB	ZPT.M.AB	PH.LAB	ZPT.L.AA	ZPT.M.AA	PH.L.AA	PH.M.AA
ZPT.L.AB	1						
ZPT.M.AB	0,47	1					
PH.LAB	0,50	0,44	1				
ZPT.L.AA	0,64	0,56	0,60	1			
ZPT.M.AA	0,41	0,63	0,47	0,50	1		
PH.L.AA	0,56	0,50	0,53	0,56	0,38	1	
PH.M.AA	0,67	0,50	0,63	0,75	0,53	0,58	1

% de similitud

30-39% 40-49% 50-59% 60-69% 70-79%

Para este componente se encontraron 17 familias, 13 dentro del zooplancton ciliado y 4 dentro de los flagelados. En términos de abundancia el período de aguas bajas presentó los mayores registros para el estudio en ambos lagos con valores máximos de 541,72 ind.cm^{-2} para la zona de macrófitos y de 601,49 ind.cm^{-2}para la zona limnética del Lago Pozo Hondo (Figura 11a). Para el período de aguas altas las mayores densidades se encontraron en la zona de macrófitos para ambos lagos, con valores máximos de 287,50 ind.cm^{-2}para el lago Zapatero y de 272, 37 ind.cm^{-2}para el lago Pozo Hondo (Figura 11b).

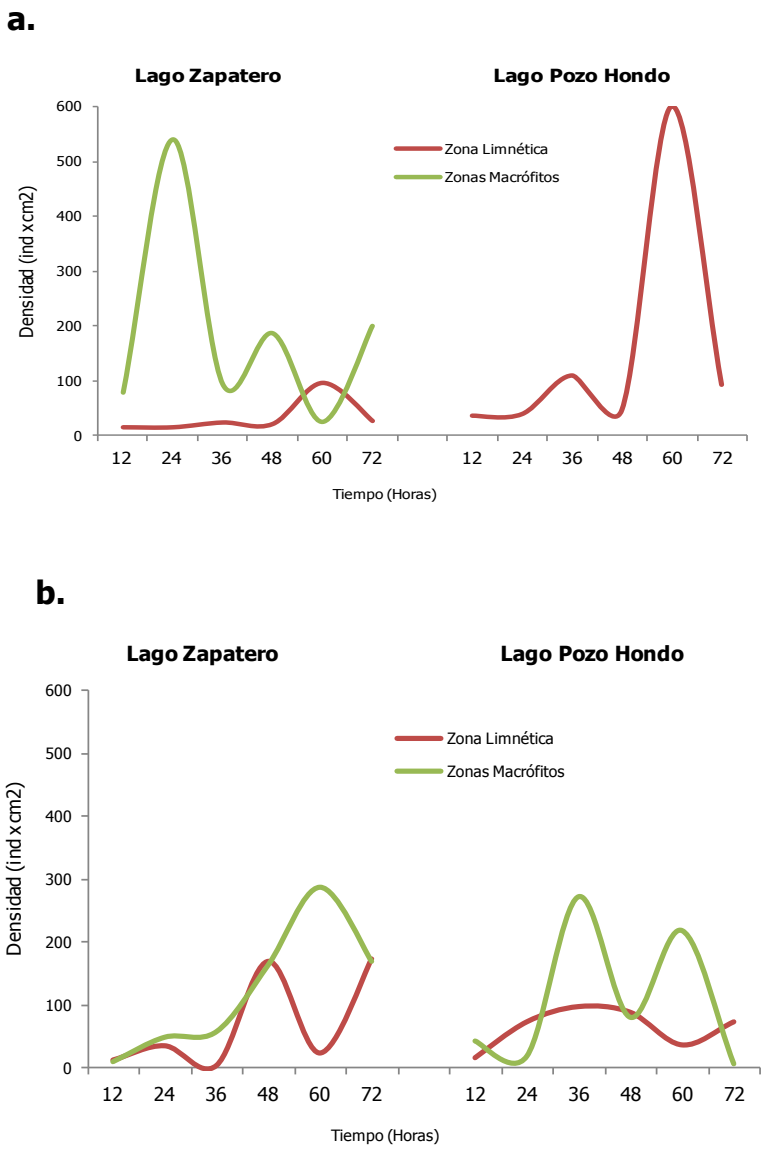


Figura 11. Densidad del componente de protozoos expresado en ind.cm-2 para cada lago y zona de estudio. a. Período de aguas bajas; b. Período de aguas altas

Para el período de aguas bajas, los géneros *Vorticella*, *Arcella* y *Centropyxis* fueron las más recurrentes. A nivel espacial y temporal los organismos ciliados tienden a colonizar el sustrato

con mayor diversidad a partir del tiempo medio del muestreo (36 horas) en comparación con los flagelados que predominan en las etapas iniciales de colonización (Tabla 10). Se reportaron seis nuevos taxones para al período de aguas altas, entre los ciliados *Tintinnopsis* sp, *Dexiotricha* sp, *Stentor* sp, *Dileptus* sp y *Urotricha* sp, y *Centropyxis* sp1 dentro de los flagelados (Tabla 11).

Pese a las diferencias presentes en términos de riqueza y abundancia de esta fracción para la comunidad del perifiton en los diferentes períodos y sistemas, los resultados del ANOVA mostraron que estas no son significativas para explicar el comportamiento de estos organismos durante el proceso de sucesión (Tabla 12), siendo de esta forma importante la relación alimenticia de estos organismos con las demás fracciones: algal y bacteriana.

Tabla 10. Presencia de los géneros reportados para el componente de protozoos a escala temporal y espacial para el período de aguas bajas. Lago Zapatero Zona Limnética: ZPT -L (*); Lago Zapatero Zona Macrófitos: ZPT - M (+) y Lago Pozo Hondo Zona Limnética: PH - L (°).

		Horas					
	Género	**12**	**24**	**36**	**48**	**60**	**72**
Ciliados	*Campanella umbellaria*				°		°
	Epistylis sp						* +
	Lembadion sp			+		°	
	Litonotus sp				°	+	
	Loxodes sp						°
	Uronema sp				*		°
	Cothurnia sp		+		+		*
	Vorticella sp1			+ °	*	°	°
	Vorticella sp2				+		°
	Vorticella sp3			+ °		*	°
	Vorticella sp4					*	
	Zoothamnium sp				°	+	

	Género	**12**	**24**	**36**	**48**	**60**	**72**
Flagelados	*Arcella sp*	* + °	+	+	+	°	* +
	Centropyxis aculeata	* +	°				
	Centropyxis amoenum	+					
	Difflugia sp1	*	°			*	°
	Difflugia sp2	°		+	°	* + °	
	Euglypha sp1	* +					
	Euglypha sp2		* °				°

Tabla 11. Presencia de los géneros reportados para el componente de protozoos a escala temporal y espacial para el período de aguas altas. Lago Zapatero Zona Limnética: ZPT -L (*); Lago Zapatero Zona Macrófitos: ZPT - M (+) y Lago Pozo Hondo Zona Limnética: PH - L (°) y Lago Pozo Hondo Zona Macrófitos: PH – M (/).

		Horas					
	Género	**12**	**24**	**36**	**48**	**60**	**72**
Ciliados	*Tintinnopsis sp*		°				
	Campanella umbellaria					°	°
	Epistylis sp					°	
	Lembadion sp	*			/	+	
	Litonotus sp		°				+
	Loxodes sp	* +	° /				
	Dexiotricha sp	+					
	Stentor sp		°				
	Dileptus sp						*
	Uronema sp	* +	° /		* + °	* + /	* + °
	Urotricha sp						+
	Cothurnia sp	*				° /	
	Vorticella sp1	° /	/	° /	* + ° /	+ ° /	/
	Vorticella sp2	* ° /	*	/	* /	*	*
	Vorticella sp3	/			*		
	Zoothamnium sp				/		

	Género	**12**	**24**	**36**	**48**	**60**	**72**
Flagelados	*Arcella sp*	+ °	* + °	+ ° /	* + ° /	* + ° /	* + °
	Centropyxis aculeata		* +	°	/		
	Centropyxis amoenum		* +	/		*	
	Centropyxis sp1		+			/	
	Difflugia sp1	+ ° /	+	* + /	/	* + °	*
	Difflugia sp2	° /					
	Euglypha sp1	* + °	* +	+ /	* /	* + /	* +
	Euglypha sp2		+		+		+

Tabla 12. Análisis de variaciones espaciales (lago y zona) y temporales (período y tiempo) de la abundancia del componente de protozoos del perifiton. p≤0,05 para diferencias significativas.

	Periodo	**Lago**	**Zona**	**Tiempo**	**Período/Tiempo**
	$F_{1,94}$=2,447	$F_{1,94}$=0,511	$F_{1,94}$=0,615	$F_{1,90}$=0,953	$F_{1,84}$=0,429
P	0,121	0,476	0,435	0,451	0,827
η. 2 p.	0,025	0,005	0,006	0,050	0,025

Los hábitos alimenticios según diversos autores (Bick, 1972; Navarro & Modenutti, 2007; Lynn, 2008) de los géneros encontrados se registran en la tabla 13. Los primeros colonizadores sobre los sustratos fueron los organismos flagelados consumidores de bacterias, algas y detritos, con posterior reemplazo por parte de los ciliados, considerados como comedores eficientes de bacterias.

Tabla 13. Dieta de los protozoos presentes para el estudio en los lagos Zapatero y Pozo Hondo (Lynn, 2008; Foissner & Berger, 1996; Bick, 1972; Kahl, 1930, 1935).

	Género	**Hábito alimenticio**
Ciliados	*Tintinnopsis sp*	Bacterias, microalgas y flagelados asociados al detritos.
	Campanella umbellaria	Bacterias
	Epistylis sp	Bacterias
	Lembadion sp	Bacterias y microalgas
	Litonotus sp	Otros protozoarios
	Loxodes sp	Bacterias y microalgas
	Dexiotricha sp	Bacterias y protozoos flagelados
	Stentor sp	Microalgas y detritos
	Dileptus sp	Protozoos y detritos
	Uronema sp	Bacterias
	Urotricha sp	Bacterias y microalgas
	Cothurnia sp	Bacterias
	Vorticella sp	Bacterias y microalgas
	Zoothamnium sp	Bacterias
Flagelados	*Arcella sp*	Bacterias y microalgas
	Centropyxis sp	Bacterias y microalgas
	Difflugia sp	Bacterias, detritos y microalgas
	Euglypha sp1	Bacterias, microalgas y otros protozoos

Comunidad Perifítica

Los datos de abundancia de cada fracción estudiada (algas, bacterias y protozoos) fueron transformadas a porcentajes totales por hora para cada zona, lago y período muestreado, previamente estandarizados para la elaboración del Análisis de Correspondencia Canónica Distendido (DCCA). El test de Monte Carlo con 499 permutaciones fue significativo para los ejes 1 y 2 con un valor de p=0,02. El Análisis de Redundancia (RDA) evidenció una varianza total explicada por la frecuencia especie-ambiente de 90.3% en los dos primeros ejes (Tabla 14). Las variables ambientales correlacionadas positivamente con el eje 1 fueron la temperatura (r=0,40) y la conductividad (r=0,41); este eje se relacionó negativamente con la profundidad (r=-0,45), TDS (r=-0,49) y % saturación (r=-0,59; Figura 12).

Tabla 14. Resumen estadístico de los ejes para el Análisis de Redundancia - RDA.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalue	0,146	0,099	0,026
Correlación de Pearson especies-ambiente	0,519	0,611	0,370
% de varianza acumulada por especie	14,6	24,5	27,2
% de varianza acumulada por especie-ambiente	53,7	90,3	100
Correlación intragrupos para variables ambientales:			
Profundidad	-0,2384	-0,0023	0,1478
Temperatura	0,2112	0,2112	-0,1801
pH	-0,2966	0,3510	0,0346
Condutividad	0,2139	0,1534	-0,1288
Oxígeno Disuelto	-0,1123	0,0682	0,2832
% de Saturación	-0,3077	-0,0942	0,1513
TDS	-0,2582	-0,0211	0,1597

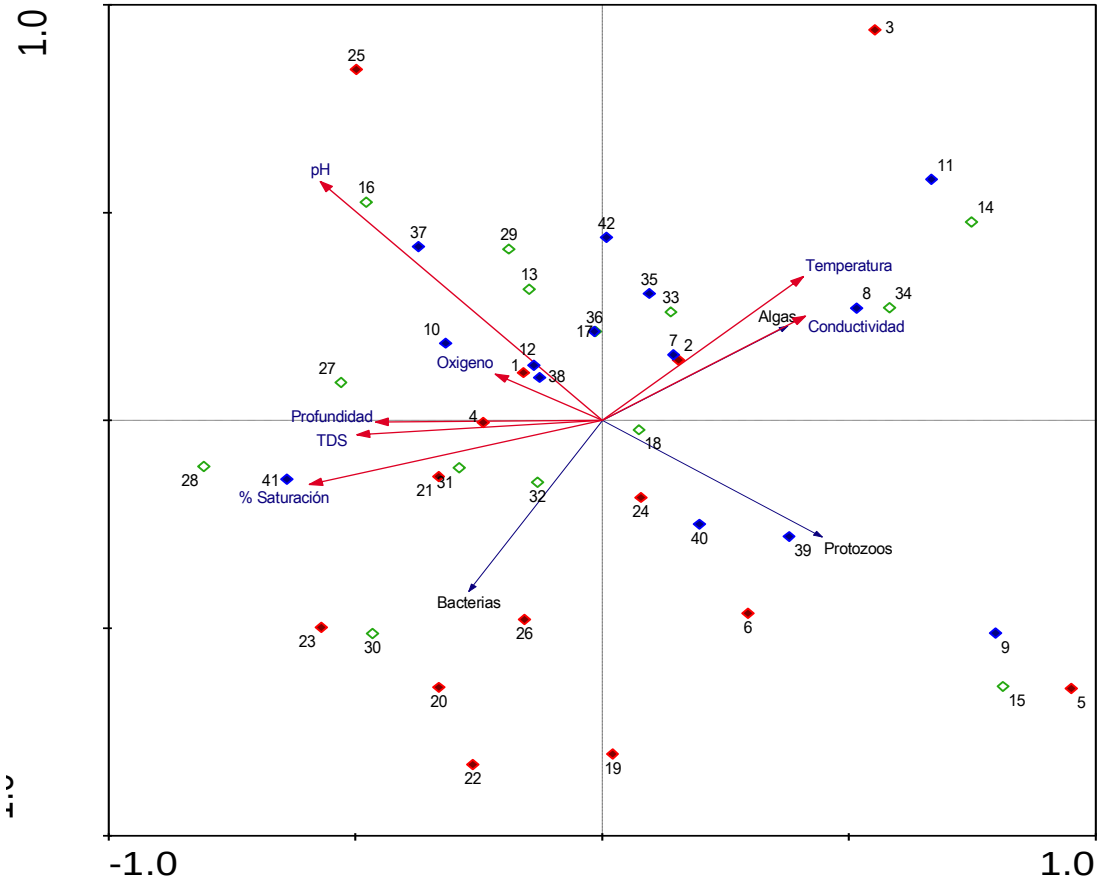


Figura 12. Triplot basado en el RDA de las variables físicas y químicas de la comunidad perifítica más representativas del perifiton. En rombo rojos: bacterias; azúles: algas y verdes: protozoos.

La ordenación de las muestras basada en las horas de sucesión de las especies (Figura 12) evidencia la agrupación de las primeras horas de colonización para el

período hidrológico de aguas altas con un dominio bacteriano (muestras 19, 20, 22, 23 y 25), un dominio algal para algunas muestras de horas intermedias (muestras 2, 7, 8, 14, 33, 34 y35) y un dominio de la fracción de protozoos para horas finales del proceso de sucesión (39 y 40). También se observa una relación directa de la fracción algal con las variables conductividad y temperatura, dinámica totalmente opuesta con la fracción bacteriana

DISCUSIÓN

Condiciones ambientales

Las condiciones limnológicas de los sistemas que hacen parte de la várzea del río Amazonas sufren grandes modificaciones, principalmente entre los diferentes períodos hidrológicos a lo largo del año (Junk *et al*., 1989). Los resultados obtenidos en la presente investigación mediante el análisis de varianza, corroboran este planteamiento, siendo de esta forma el pulso de inundación el parámetro más importante para entender la dinámica abiótica del sistema de lagos de Yahuarcaca.

Analizando las variables significativas se encuentra que el grado de conexión de los lagos del sistema con el río Amazonas y la quebrada de Yahuarcaca, a parte del período hidrológico, es otro de los factores que explica el comportamiento de las variables en el sistema. Para el caso del oxígeno disuelto, en el período de aguas bajas en el lago Pozo Hondo, los bajos valores se asocian con los aportes de materia orgánica en descomposición provenientes de la planicie de inundación que llegan al sistema, incrementando así la tasa de consumo de oxígeno.

Cuando el agua del río Amazonas irrumpe en las planicies de inundación, una gran cantidad de iones y material orgánico en descomposición es arrastrado hasta los lagos, razón por la cual como fue observado es de esperar un aumento de variables como la conductividad durante el período de aguas altas, ya que los elevados valores registrados en el estudio pueden estar relacionados con rápidas velocidades de descomposición (Esteves, 1988). Durante la época de aguas bajas la conductividad se ve reducida por la desconexión de los lagos con el río y al aporte de aguas negras tipo I de la quebrada de Yahuarcaca (Duque et al., 1997).

En ambos momentos hidrológicos, el pH mantiene una estabilidad de los valores cercana a la neutralidad. Los menores registros se dan en el lago interior Pozo

Hondo 1, el cual presenta mayor influencia de las aguas negras de la quebrada Yahuarcaca (Salcedo-Hernández *et al.*, 2012).

Secuencia sucesional

La biología de los biofilms se centran en su ciclo vital e interacciones con el medio ambiente, siendo este ciclo un proceso dinámico que puede ser dividido en tres pasos: adhesión, crecimiento y separación o desprendimiento (Nazar, 2007). Para el caso de la fracción bacteriana, primeros organismos en colonizar el sustrato, una vez percibida la superficie proceden a formar una unión activa vía apéndices, como fimbrias, flagelos o pilis (Lasa, 2005). En esta primera etapa de adhesión, los máximos valores de densidad bacteriana para el sistema de lagos de Yahuarcaca durante las primeras 24 horas osciló entre 2,98E+06 para el período de aguas bajas y 1,55E+07 Ind.ml^{-1} para el de aguas altas.

En la etapa de adhesión bacteriana pueden influir también variaciones en la velocidad de flujo, temperatura del agua y concentración de nutrientes (White *et al.*, 1991; Shiah & Ducklow, 1994), como fue evidenciado por medio del Análisis de Redundancia, en el que se observa que la temperatura es uno de los factores que limitó la abundancia de esta fracción perifítica para los sistemas estudiados. Luego de la adhesión, durante la etapa de crecimiento la fracción bacteriana inicia el proceso de división y las células hijas se extienden colonizando el sustrato y elaborando una matriz de exo-polisacaridos que constituye el biofilm desplegándose hacia una formación tridimensional (Ramadah, 2006). En esta etapa, correspondiente entre las 36 y 48 horas para este estudio, la densidad máxima para el período de aguas bajas fue de 6,36E+06 y de 7,58E+06 Ind.ml^{-1} para aguas altas.

Finalmente, en la tercera etapa, luego que el biofilm ha alcanzado la madurez, algunas células, ya sea aisladamente o en conglomerados bacterianos, se liberan de la matriz para colonizar nuevas superficies, cerrando el proceso de formación y desarrollo del biofilm; este desprendimiento puede ser el resultado de fuerzas externas al biofilm o de procesos activos inducidos por éste (Post *et al.,* 2004). Durante esta fase la densidad bacteriana tuvo un gran descenso con valores máximos de 2,57E+06 y 5,73E+05 Ind.ml^{-1} para los períodos de aguas bajas y altas, respectivamente. En el presente estudio el crecimiento de la fracción bacteriana del perifíton desciende en gran parte debido a la presencia de protozoarios, tanto ciliados como flagelados bacteriófagos. Hacia las 72 horas, la

mayoría de ciliados presentes en las muestras son bacteriófagos exclusivos (*Campanella* sp*, Loxodes* sp*, Uronema* sp *y Vorticella* sp), lo cual se considera una de las principales razones por la cual al final del período de estudio se reduce la abundancia de la fracción bacteriana (Figura 13).

Luego de analizar la dinámica de colonización, en términos de abundancia de esta fracción bacteriana, se observa que los promedios de densidad para el sistema de Yahuarcaca se encuentran entre los rangos reportados por Meyer & Edwards (1990) e Iriberri *et al* (1990) con valores entre los 10^6 y 10^7 individuos por cm^2. Otros estudios como los de Wissmar *et al* (1997) registraron abundancias bacterianas en diferentes ecosistemas amazónicos, con rangos entre 9.10^8 y 11.10^{10} cél/l y para sistemas acuáticos no amazónicos y de diferente condición trófica los promedios están alrededor de 6.10^8 a 1.10^{10} cél/l (Cole & Pace, 1995; Mariazzi *et al*., 1998; Castillo *et al*., 2004).

En una escala temporal más amplia, el período hidrológico fue otra de las variables significativas para la dinámica de la fracción bacteriana. Se ha observado que un aumento en la concentración de nutrientes se correlacion con un aumento en el número de células bacterianas adheridas al biofilm (Nazar, 2007). Por esta razón para el período de aguas altas esta fracción se ve favorecida por el incremento en la cantidad de materia orgánica disponible en el sistema, que ha sido incorporada a través del proceso de inundación de las aguas del río Amazonas y la quebrada Yahuarcaca que arrastran a su paso biomasa de la planicie y del bosque circundante. Por otro lado, para el período de aguas bajas la comunidad bacteriana se ve favorecida por las condiciones más estables del sistema, pues no se presentan grandes variaciones en su densidad.

Una dinámica opuesta a la de la fracción bacteriana del perifíton es la presentada por la fracción algal, como se observó gráficamente a partir del RDA para esta comunidad. La composición algal estuvo influenciada principalmente por el período hidrológico, seguida por el sitio de muestreo. La riqueza total para esta fracción presentó mayor diversidad durante el período de aguas altas, lo que puede estar relacionado con el efecto homogenizador del río Amazonas sobre los ambientes acuáticos en que presenta influencia (Algarte *et al*., 2006). De igual forma, la presencia de grandes bancos de macrófitos durante el período de aguas altas, como se observó para ambos lagos estudiados, constituye excelentes hábitats para el desarrollo algal, especialmente para los grupos de algas verdes filamentosas y

de desmidias, toda vez que las plantas acuáticas liberan nutrientes disueltos y disminuyen la turbulencia de la columna de agua (Marinho, 1994).

En el caso del componente algal, segundo grupo de organismos en colonizar el sustrato, su proceso de adhesión inicial implica el asentamiento de algas planctónicas y otros microorganismos sobre la fina capa de material orgánico (capa de aire) que ha sido absorbido por la superficie sólida (Bellinger & Sigee, 2010). Dentro de la fracción algal perifítica, el grupo que presenta mayor capacidad y diversidad de adaptación son las diatomeas, las cuales son de común presencia y dominancia en la estructura del biofilm debido a sus estructuras especiales de fijación como: **1)** largos pedúnculos mucilaginosos; **2)** producción de matrices gelatinosas; y **3)** estructuras coloniales en forma de estrella o ramas fijas por la base (Rodrigues *et al.,* 2003).

La participación de las diatomeas aumentó con el avance del tiempo de sucesión, encontrando dentro de los primeros colonizadores para el período de aguas bajas especies como *Encyonema aff vulgare*, que presentan una forma de vida solitaria o formando colonias, *Pinnularia acrosphaeria, Eunotia pectinallis, E. arcus, E. aff tránsfuga, E. aff trópico arcus y Navicula* sp. Este último se considera como un género bidimensional debido a que la secreción inmoviliza el rafe y mantiene el alga adherida al sustrato. Todos estos son géneros algales que se consideran pioneros de bajo perfil, correspondientes a las primeras etapas de sucesión de la comunidad perifítica, puesto que son capaces de colonizar rápidamente las superficies expuestas desarrollándose en condiciones de alta radiación (Bicudo & Menezes, 2006; Andramunio-Acero *et al*., 2008; Montoya y Aguirre, 2008; Bellinger & Sigee, 2010). Para el período de aguas altas esta primera etapa sucesional estuvo conformada por las diatomeas *Encyonema* sp1, E. aff. *vulgare, Cymbella* sp, *Amphora ovalis*, *Pinnularia* sp3, *Gomphonema* aff. *gracile*, G. aff. *grunowii* y G. aff. *Augur*, todas especies con forma de vida propiamente epífitica. Es importante mencionar la alta abundancia del género *Trachelomonas* durante toda la investigación, con mayor presencia en el período de aguas altas, debido al elevado contenido de materia orgánica disponible.

En la segunda fase de sucesión, tanto para el período de aguas bajas como para el de aguas altas, se encuentran las diatomeas tolerantes a una amplia gama de radiación, tales como *Gomphonema affine, G. grunowii y G. gracile* (con forma de crecimiento colonial adheridas al sustrato por un filamento de mucilago), *Melosira varians* (diatomea colonial que forma cadenas largas de células), *Pinnularia* aff.

caudata, *P*. aff. *abaujensis*, *Pinnularia* sp3 (células solitarias que raramente se encuentran formando colonias, Bicudo & Menezes, 2006; Andramunio-Acero *et al*., 2008) y *Eunotia* aff. *pectinalis* (conforma largas colonias en forma de cinta, es una especie característica de aguas con presencia de plantas acuáticas, muchas veces viviendo de forma asociada a estas macrófitas de forma perifítica).

En la última fase de sucesión, las especies presentes son aquellas capaces de mantener una alta tasa de crecimiento en presencia de baja luminosidad. Para el caso de las diatomeas, los géneros presentes en esta etapa se consideran de forma de vida tridimensional, con estructuras de fijación especiales que les permite levantarse sobre el sustrato colonizado para aprovechar mejor los recursos. Las especies representantes de esta fase para aguas bajas fueron *Fragilaria* aff. *intermedia, F.* aff. *ulna* y *Aulacoseira varians*, que se organizan en cadenas lineales como forma de crecimiento (Bicudo & Menezes, 2006). Para aguas altas las diatomeas dominantes fueron *Pinnularia* sp, *Gomphonema* aff. *augur*, *G*. aff. *grunowii* (que presentan pedúnculos gelatinoso simples que le permiten adherirse y levantarse sobre el sustrato) y *Amphora ovalis* que es poco móvil y se postra sobre el sustrato, lo cual indica el inicio de un nuevo proceso sucesional tras la llegada de nuevos organismos bidimensionales.

Oedogonium sp fue otro de los géneros más abundantes durante las dos últimas fases en ambos períodos hidrológicos. Estos organismos son buenos competidos por la luz y el espacio y están adaptados a elevadas concentraciones de nutrientes y conductividad (Fernandes, 1997). Son considerados organismos con forma de vida típicamente epifítica y con grandes células de fijación que le permiten elevarse sobre el sustrato, por lo que son de las especies más abundantes de forma tridimensional en las etapas finales de sucesión de la comunidad.

Otras especies dominantes para el proceso sucesional fueron *Ulothix* sp y *Nostoc* sp, algas con formas de vida filamentosas que tienden a dominar la comunidad perifítica de forma densa por los tapetes que forman sobre el sustrato. También sob importantes por su capacidad como organismos fijadores de nitrógeno (Pereira *et al*., 2000). Los géneros de *Trachelomonas*, especialmente *T. volvocina* y *T. volcocinopsis*, se consideran euglenófitos oportunistas con altas tasas de reproducción, tolerantes a condiciones ambientales extremas. Están relacionados principalmente con ecosistemas que presentan una elevada carga de materia orgánica (Pasisák *et al*., 2003), razón principal de su dominancia durante el

período de aguas altas, en el que los lagos reciben la descarga proveniente del río Amazonas y de las planicies de inundación circundantes.

Es importante analizar que pese al corto tiempo de muestreo (72 horas), teniendo en cuenta los trabajos de Castillo (2000) y Ordóñez (2002) para el mismo sistema lagunar, los resultados demuestran que no solo se tuvo un proceso de colonización sino un proceso completo de sucesión de este componente algal debido a la ausencia de especies iniciales y llegada de nuevas especies hacia las horas finales, evidenciando así un cambio en la estructura de esta comunidad (Figura 13). Las nuevas especies estuvieron representadas por *Aulacoseira* aff. *ambigua*, *Cymbella* aff. *tumida*, C. aff. *affinis*, *Encyonema* aff. *silesiacum*, *Diatoma* sp, *Nupela* sp, *Peronia* sp, *Calothrix fusca*, *Spirulina* sp, *Oocystis elliptica*, *Desmodesmus* sp, *Cyclotella* sp y *Euastrum brasiliense*.

La disminución de las especies algales sobre el sustrato hacia las horas finales de sucesión, se debe posiblemente a dos condiciones que se logran inferir durante el proceso de sucesión; la primera es la competencia por el sustrato y la capacidad de adaptación a la luz y la segunda la presencia de depredadores zooplanctónicos y zooperifíticos (Tabla 13; Figura 13). Algunos estudios previos han demostrado que el componente algal es muy importante en el régimen alimentario de los tecamebianos (Gilbert *et al*., 2000 y 2003), aunque también pueden ingerir otros organismos, aun aquellos inmóviles, senescentes o muertos (Gilbert *et al*., 2003). Por ejemplo, Modenutti & Vucetich (1987) detectaron individuos de *Arcella discoides* con diatomeas y clorófitas en el protoplasma y a *Difflugia bicóncava* depredando sobre larvas en estado nauplio.

Para el componente de protozoos del perifíton, los primeros colonizadores fueron los organismos flagelados (Tablas 11 y 12) consumidores de bacterias, algas y detritos, organismos que se encontraron con mayor disponibilidad hasta mediados del tiempo del muestreo entre las 36 y 60 horas. Posteriormente los zooflagelados fueron desplazados por los ciliados, los cuales se han reportado como comedores más eficientes de bacterias. Por ello, tan pronto las poblaciones bacterianas alcanzan altos valores, los ciliados de vida libre predominan. Cuando disminuyen las poblaciones de bacterias, los ciliados de vida libre no tienen fuentes de alimento y dan paso a los ciliados fijos (tipo vorticélidos) que consumen material particulado (Sierra & Ramírez, 2000).

En la zona litoral la mayor abundancia de algas de mayor tamaño, en particular de diatomeas, constituiría una importante fuente de alimento que favorece la presencia de tecamebianos, razón por la cual se presenta la colonización de estos protozoos hacia las etapas intermedias y finales del proceso de sucesión, en las que se encuentran los mayores tamaños y desarrollos del componente algal.

Dentro de los ciliados propiamente perifíticos se encuentran *Epistylis* sp, el cual es un protozoo colonial que se fija al sustrato mediante un pedúnculo no contráctil, *Vorticella* sp, protozoo solitario fijado por medio de un pedúnculo contráctil y que habita característicamente en ambientes ricos en materia orgánica, y *Zoothamnium* sp, protozoo colonial fijo mediante un pedúnculo contráctil (Aguirre, 2002). De los ciliados libres, considerados como comedores más eficientes gracias a los cilios que rodean su célula que los hacen muy eficaces en la captura de alimento, se encontraron con mayor abundancia los géneros *Litonotus* sp, *Loxodes* sp, *Uronema* sp y *Urothricha* sp (Figura 13).

La relación de los tres componentes (bacteriano, algal y de protozoos) durante el proceso de sucesión perifítica evidenció una clara separación y dominancia de cada fracción según sean el período hidrológico y el tiempo de sucesión (Figura 12). Como se observa en el RDA, las primeras horas (entre 12 y 36) tuvieron una dominancia del componente bacteriano, con mayores abundancias para el período de aguas altas gracias al alto porcentaje de materia orgánica disponible en el sistema. Para el caso del componente algal, sus abundancias estuvieron directamente relacionadas con la temperatura y la conductividad y presentaron una dinámica opuesta al componente bacteriano debido al recambio de estas durante el proceso sucesional. Finalmente el pH fue el factor limitante para el establecimiento de la fracción de protozoos, disminuyendo su presencia hacia valores básicos del agua debido a que la mayoría de los protozoos encontrados se desarrollan entre 6 y 7,5 y a temperaturas entre 21 y 30°C.

Finalmente, la ausencia de especies pioneras y la posterior colonización de nuevas especies en las etapas finales del proceso sucesional, genera cambios en la estructura de la comunidad del perifíton, como se pudo evidenciar en la presente investigación. Por esta razón se concluye que para estos sistemas de la Amazonia colombiana se presenta un proceso sucesional perifítico durante un lapso mínimo de 72 horas, siendo este un aporte importante para el conocimiento del funcionamiento y productividad de estos sistemas acuáticos.

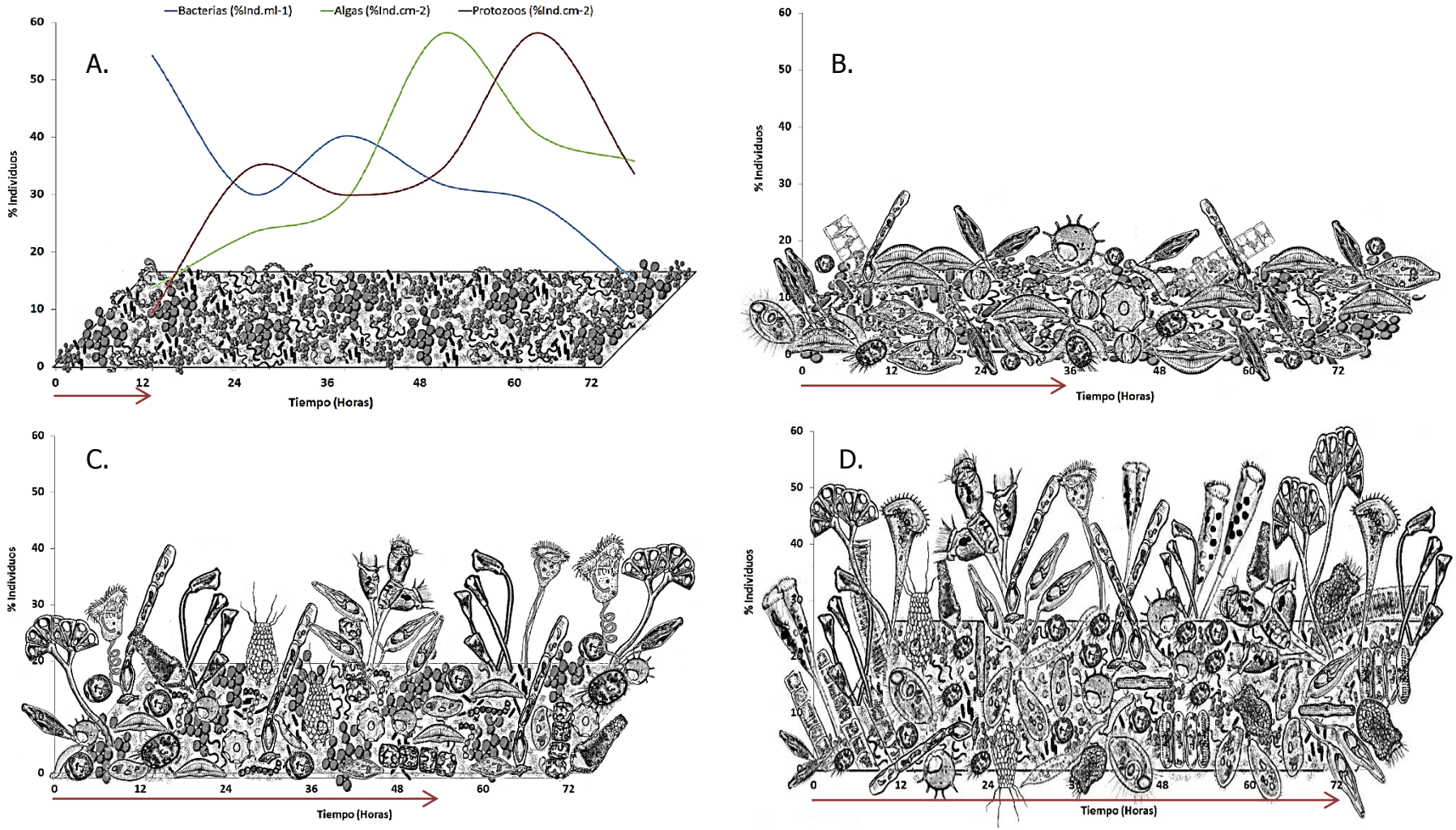


Figura 13. Fisionomía de la comunidad perifítica durante el proceso de sucesión representada por los organismos con mayor abundancia para cada fase. A. Colonización de la fracción bacteriana y curvas de porcentaje de individuos a lo largo de toda la sucesión; B. Segunda fase de sucesión aumento de la fracción algal y disminución de la fracción bacteriana por presencia de protozoos bacteriógagos; C. Tercera fase sucesión con predominio de la fracción algal con forma de vida tridimensional y D. Fase final del proceso con predominio de protozoos de diversos hábitos alimenticios.

Agradecimientos.

A la Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia y al grupo de investigación en Limnología Amazónica por su apoyo en las actividades de campo y laboratorio; COLCIENCIAS por su financiación a través del proyecto "Estructura trófica del lago Yahuarcaca en el Amazonas, Colombia", Al Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet (ILPLA) y la Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina por su apoyo y asesoría durante la estancia de pasantía y finalmente al proyecto Bicentenario "Valoración integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuarcaca (Amazonia Colombiana): su importancia en el cambio climático global".

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Algarte, M., Moresco, C., Rodrigues, L. 2006. Algas do perifíton de distintos ambientes na planície de inundação do alto rio Paraná. Acta Scientiarum. Biological Sciences. 28(3)243-251.

Andrade-Sossa, C., García- Folleco, M., Rodríguez-Munar, C., Duque, SR., Realpe, E. 2011. Efectos de ls fluctuación del nível del agia sobre la estrutura del ensamble de rotíferos en el lago Largo (Sistema Yahuarcaca – Llanura de inundación del río Amazonas-Colombia). Caldasia. 33(2):519-537.

Andramunio-Acero, C., Duque, S., Sierra, C. 2008. Estudio sucesional-espacial de la comunidad fitoperifítica asociada a *Paspalum repens* en el lago Tarapoto (Amazonia Colombiana). Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. Universidad del Valle. Revista de Ciencias. 16p.

Azam, F., Fenchel., T., Gray, J., Meyer-Reil, L., Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10:257-263.

Barragán, R. 2010. Evaluación functional y structural de las biopelículas presentes en un río Andino. Tesis de Maestría. Instituto de Biotecnología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 61p.

Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2007. Ecologia: de indivíduos a ecossistemas. 4 ed. Artmed, Porto Alegre.

Bellinger, E., Sigee, D. 2010. Freshwater Algae: Identification and Use as Bioindicators. Willey-Blackwell. Manchester University, UK. 271p.

Bick, H. 1972. Ciliated Protozoa. World Health Organization. 198p.

Bicudo, C., Menezes, M. 2006. Géneros de algas de aguas continentales do Brasil (chave para identificaçao e descrições). Segunda edición. 502p.

Biggs, B. 1996. Patterns in benthic algal of streams. In: Stevenson, R. J.; Bothwell, M.L.; Lowe, R. L. [eds.]. Algal ecology: freshwater benthic ecosystems. New York: Academic Press. 31-56p.

Borduqui, M. 2011. Avaliação sucessional da estrutura e estado nutricional da comunidade perifítica e sua interrelação com o fitoplâncton, em pontos de entrada de água de nascente e efluente doméstico, em reservatório hipereutrófico. Tese Mestre em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo. Brazil. 95p.

Bourrelly, P. 1972. Les algues d'eau doulce. Tomo I: les algues vertes. Boubée & cie Paris. 569 p

Bourrelly, P. 1970. Les algues d'eau doulce Tomo III: les algues bleues et rouges. Les Eugleniens, Peridiniens et Cryptomonadines. Boubée & Cie, Paris, 505 p

Bourrelly, P. 1968. Les algues d'eau doulce. Tomo II: les algues jeunes et brunes, Boubée & Cie, Paris, 438 p

Castillo, C. 2000. Productividad y Biomasa Fitoperifítica en los Lagos Yahuarcaca y Tarapoto (Amazonas-Colombia). Tesis MSc. Universidad Nacionalde Colombia, Bogotá.

Castillo, M., Allan, J., Sinsabaugh, R., Kling, G. 2004. Seasonal and interannual variation of bacterial production in lowland rives of the Orinoco basin. Freshwater Biology. 49:1400-1414.

Cole JJ, Pace ML. 1995. Bacterial secondary production in oxic and anoxic freshwaters. Limnol Oceanogr. 40:1019–27.

Conforti, V. & Nudelman, A. 1994. Ultrastructure of the lorica of *Trachelomonas* Ehr. from the Colombian Amazonia Rev. Hydrobiol. trop. 27 (4): 301-314.

Di Siervi, M. 2002. Manual de identificación de Bacterias. Instituto de Limnología "Dr, Raúl A, Ringuelet" UNLP – CONICET. Aquatec. 7: 1-48.

Drago, E. 2007. The Physical Dynamics of the River–Lake Floodplain System. En: Iriondo MH, et ál. (eds.). The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.

Duque, S.R., J.E., Ruiz, J. Gómez & E. Roessler. 1997. Limnología. 69-134p. en: IGAC (ed.). 1997. Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasilero (Eje Apaporis -Tabatinga: PAT) Editorial Linotipia. Bogotá.

Edwards, R., Meyer J. 1986. Production and turnover of planctonic bacteria in two southeastern blackwater rivers. Applied and Environmental Microbiology. 52(6):1317-1323.

Esteves, F. 1998. Considerações sobre a aplicação da tipologia de lagos temperados a lagos tropicais. Acta Limnol. Brasil. 11:3-28.

Felisberto, S. 2007. Algas perifíticas sobre substrato artificial e natural no rio Corvo (tributário do reservatório de Rosana): composicao, abundancia, biomassa e produtividade. Maringa. Dissertacao de Mestrado. Universidade Estadual de Maringa.

Fernandes, V. 1997. Variação temporal da estrutura e dinâmica da comunidade perifítica em dois tipos de substrato na Lagoa Imboassica, Macaé (RJ). Tese (Doutorado em Ciências)–Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos. São Carlos, Brasil.

Ferragut, C. 2004. Respostas das algas perifíticas e planctônicas à manipulação de nutrientes (N e P) em reservatório urbano (Lago do IAG, São Paulo). Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

Ferragut, C., Bicudo, D. 2009. Efeito de diferentes níveis de enriquecimento por fósforo sobre a estrutura da comunidade perifítica em represa oligotrófica tropical (São Paulo, Brasil). Revista Brasileira de Botânica 32: 571-585.

Foissner, W., Helmut, B. 1996. A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in Rivers, lakes and waste Waters, with notes on the ecology. Freshwater Biology. 35: 375-482.

Franca, R., Lopes, M., Ferragut, C. 2009. Temporal variation of biomass and status nutrient of periphyton in shallow Amazonian Lake (Rio Branco, Brazil). Acta LimnoL Bras. 21(2):175-183.

Geitler, L. 1932. Cyanophyceae. In Raberhorst's L. Krypotogamen Flora von Deutschland, Oesterreich und der Scweizerland 14: 1-1196.

Germain, H. 1981. Flore des diatomées. Diatomophycées. Société Nouvelle des editions Boubée 11, Saint-Michel, París. 444 p

Guevara, G., Reinoso, G., Villa, F. 2007. Caddisfly larvae (Insecta: Trichoptera) of the Coello River Basin in Tolima (Colombia): Spatial and temporal patterns and bioecological aspects. 8-12p en: J. Bueno-Soria, R. Barba-Alvarez and B. Armitage (eds), Proceedings of the XIIth International Symposium on Trichoptera. The Caddis Press. Columbus, Ohio.

Gilbert, D., Amblard, C., Bourdier, G., Shiel, R. 2000. Le régime aliementaire des Thécamoebiens (Protista, Sarcodina). L'Année Biologique. 38:57-68.

Gilbert D., Mitchell E., Amblard, C., Francez, A. 2003. Population Dynamics and Food Preference of the testate Amoeba nebela tincta major-bohemica-collaris complex (Protozoa) in a Sphagnum peatland. Acta Protozoologica. 21:99-104.

Guisande, C., Barreiro, A., Maneiro, Riveiro, I., Vergara, A., Vaamonde, A. 2006. Tratamiento de datos. Ed. Díaz de Santos. España. 356p.

Hillebrand, W., Sommer, K. 2000. Differences in species richness patterns unicellular and multicellular organisms. Oecologia. 126:114-124.

Hoagland, K., Roemer, S., Rosowski, J. 1982. Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). American Journal of Botany. 69: 188-213.

Hobbie, J., Daley, R., Jasper, S. 1977. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. Appl Environ Microbiol. 33: 1225-1228.

Iriberri, J., Unanue, M., Ayo, B., Barcina, I., Egea, L., 1990. Bacterial production and growth rate estimation from [^{3}H]Thymidine incorporation for attached and free-living bacteria in aquatic systems. Applied and Environmental Microbiology. 56(2):483-487.

Jeppesen, E., Jensen, J., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Landkildehus, F. 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. Freshwater Biology. 45:201–213.

Junk, W., Baley, P., Sparks R. 1989. The flood pulse concept in riverfloodplain systems. In D.P. Dodge (ed) Procedings of the International Large River Symposium. Can Spec. Publi. Dep Fisheries and Oceans, Ottawa. Fish. Aquatic Science. 106:110-127.

Kahl, A. 1930-35. Urtiere oder Protozoa. In: F. Dahl: Die Tierwelt Deutschlands.

Lasa, I. 2005. Biofilms bacterianos. Instituto de Agrobiotecnología y Recursos Naturales y Departamento de Producción Agraria. Universidad Pública de Navarra. 5p.

Lowe, R.L. 1996. Periphyton patterns in lakes. In: Stevenson, R.J.; M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.) Algal Ecology. Freshwater Benthic Ecosystems. Academic Press, San Diego. 57-76.

Lowe, R.L., Pan, Y. 1996. Benthic algal communities and biological monitors. En: Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems. R. J. Stevenson, M. Bothwell, and R. L. Lowe. pp. 705-39. Academic Press, San Diego, California, USA.

Lynn, D. 2008. The Ciliates Protozoa: characterization, Classification and guide to the literature. Third Edition. Springer. 628 p.

Mariazzi, A., Di Siervi, M., Donadelli, J., Albino, M. 1998. The annual cycle of bacterial numbers, biovolumes and productivities in the Exequiel Ramos Mex´ıa reservoir (R´ıo Negro, Argentina). Verh. Internat. Verein. Limnol. 26:1631-1635.

Marinho, F. 1994. Medição da sucção com o método do papel filtro. X Congresso Brasileiro de Mecânica dos Solos e Eng. De Fundações, Foz de Iguaçu/PR, Brazil. 515–522.

McCormick, P., Stevenson, R. 1998. Periphyton as a tool for ecological assessment and management in the Florida Everglades. Journal of Phycology. 34:726-733.

Meyer J.L., Edwards, R.T. 1990. Ecosystem metabolism and turnover of organic carbon along a blackwater river continuum. Ecology 71:668-677.

Modenutti, B., Vucetich, M. 1987. Variación especial de los tecamebianos del zooplankton del arroyo Rodríguez (Provincia de Buenos Aires). Limnobios. 2:671-675.

Montoya-Moreno, Y., Aguirre-Ramírez, N. 2008. Asociación de algas perifíticas en raíces de macrófitas en una ciénaga tropical Colombiana. Hidrobiológica. 18(3):189-198.

Moschini-Carlos, V., Henry, R., Pompêo, M. 2000. Seasonal variation of biomass and productivity of the periphytic community on artificial substrata in the Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil). Hydrobiologia, Dordrecht, Vol.434.

Navarro, M., Modenutti, B. 2007. Efecto de la estructuración por macrófitas y por recursos alimentarios en la distribución horizontal de tecamebas y rotíferos en un lago andino patagónico. Revista Chilena de Historia Natural. 80:345-362.

Nazar, J. 2007. Biofilms bacterianos. Revisión bibliográfica. Rev. Otorrinolaringol. 67:61-72.

Olmo, J. 1998. Diversidad local y global de los protozoos ciliados de hábitats de agua dulce. Tesis de doctorado. Facultad de Biología, Departamento de Microbiología III. Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España. 122p.

O'Reilly, C. 2006. Seasonal Dynamics of Periphyton in a Large Tropical Lake, Hydrobiologia, 553(1):293-301.

Ordóñez. J. 2002. Estructura de la comunidad de algas epifíticas en dos macrófitos (*Paspalum repens y Polygonum densiflorum*) en los lagos de Yahuarcaca (Amazonas - Colombia). Tesis Msc. Universidad de los Andes. Bogotá.

Otero, J., Botero, P. 1997. Capítulo 4: Aspectos fisiográficos y edafológicos, p 167-183, en Instituto Geográfico Agustín Codazzi (ed). Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasilero (eje Apaporis Tabatinga). Bogotá, Colombia.

Patrick, R., Reimer, C. 1975. The diatoms of United States. Vol. 2. Part I Monogr. Ac. Nat. Scies. Philadelphia Ramanathan, K.R., 1964. Ulothricales in New Delhi. In: Indian Council of Agricultural research, I.C.A.R. 188pp.

Patrick, R., Reimer, C. 1966. The diatoms of United States. Vol. 1. Monogr. Ac. Nat. Scies. Philadelphia 13.

Pereira, L., Medeiros, C., Freitas, I.C. 2000. Effects of breakwaters on the morphology and sediment distribution at Casa Caiada Beach, Olinda-PE (Brazil). In: REDONDO, J. M.; BABIANO, A. (Ed.). Turbulent diffusion in the environment. Barcelona: Xarxa Temática de dinâmica de Fluids i Turbulencia Geofísica. 264:217-224.

Pickett, S., Collins, S., Armesto, J. 1987. Models, mechanisms, and pathways of succession. Botanical Review 53: 335-371.

Post, JC., Stoodley P., Hall-Stoodley, L., Ehrlich, GD. 2004. The role of biofilms in otolaryngologic infections. Curr Opin Otolaryngol Head Neck Surg. 12:185-90.

Ramadah, H. 2006. Chronic rhinosinusitis and bacterial biofilms. Head and Neck Surgery. 14(3):183-186.

Rier, S., Stevenson, J. 2006. Response of periphytic algae to gradients in nitrogen and phosphorus in streamside mesocosms. Hydrobiology. 185:131-147.

Rodrigues, L., Bicudo, D., Moshini-Carlos, V. 2003. O papel do perifíton em áeras alagávels e nos diagnosticos ambientales. In Thomaz & Bini(Eds.). Ecología e

Manejo de Macrófitos Acuaticas. Maringa. Ed. Da. Universidade Estadual de Maringa.

Rodrigues, L., Bicudo, D. 2004. Periphytic algae. In: S.M. Thomaz, A.A. Agostinho & N.S. Hahn (eds). The upper paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Backhuys Publishers, Leiden. 125-143p.

Romaní, A., Sabater, S. 2001. Structure and activity of rock and sand biofilms in a Mediterranean stream. Ecologya. 82:3232-3245.

Ross, J.D. 1979. Practicas de ecología. Omega. Barcelona.

Salcedo-Hernández, M., Duque, S.R., Palma, L., Torres-Bejarano, A., Montenegro, D., Bahamón, N., Lagos, L., Alvarado, L., Gómez, M., Alba, A. 2012. Evaluación histórica de la dinámica hidrológica y ecología del fitoplancton del sistema lagunar de Yahuarcaca, Amazonas, Colombia. Revista Mundo Amazónico. 3:9-41.

Sekar, R., Nair, K., Rao, V., Venugopalan, V. 2002. Nutrient dynamics and successional changes in a lentic freshwater biofilm. Freshwater Biol. 47(10):1893-1907.

Sekar, R., Nair, K., Nandakumar, K., Venugopalan, V., Rao, V. 2004. Early stages of biofilm succession in a lentic freshwater environment. Hydrobiologia. 512: 97-108.

Shiah, F-K., Ducklow, I. 1994. Temperature regulation of heterotrophic bacterioplankton abundance, production, and specific growth rate in Chesapeake Bay. Limnol. Oceanogr. 39(6):1243-1258.

Sierra, O., Ramírez, J. 2000. Variación espacio-temporal de biopelículas en la represa La Fe, El Retiro, Antioquia (Colombia). Actual Biol. 22(73):153-168.

Siquera, R., 2008. Avaliação da Utilização de Exopolissacarídeos de Cianobactérias como Fonte de Inibidores na Formação do Biofilme Bacteriano. Tese Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ. 89p.

Tell, G., Conforti, V. 1986. Euglenophyta pigmentadas de la Argentina. J. Cramer. Berlín, Stuttgart. 301 p.

Ter Braak CJ, Smilauer P. 1998. CANOCO Version 4.0, Software for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power Ithaca. New York.

Tremarin, P. I., Moreira-Filho, H., Veiga Ludwig, T.A. 2010. Pinnulariaceae (Bacillariophyceae) do rio Guaraguaçu, bacia hidrográfica litorânea paranaense, Brasil. Acta bot. bras. 24(2): 335-353.

Uthermöhl, H., 1958. Zur Vervolkommung der quantitativen phytoplankton methodick. Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol., (9):39.

Vadeboncoeur, Y., Steinman, A. 2002. Periphyton function in lake ecosystems. The Scientific World. 2:1449-1468.

Vercellino, I., Bicudo, D. 2006. Sucessao da comunidade de algas perifiticas em reservatorio oligotrofico tropical (Sao Paulo, Brasil): comparaçao entre periodo seco e chuvoso. Rev. Bras. Bot. 29(3):363-377.

Vouilloud A., Sala, S., Núñez-Avellaneda, M., Duque, S. 2010. Diatoms from the Colombian and Peruvian Amazon: the Genera Encyonema, Encyonopsis and Gomphonema (Cymbellales: Bacillariophyceae). Rev. Biol. Trop. 58 (1): 45-62.

White, P.A., Kalff, J., Rasmussen, J., Gasol, J. 1991. The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. Microb. Ecol. 21:99-118.

Wissmar, R., Richey, J., Stallard, R., Edmond, F. 1997. Plankton metabolism and carbon processes in the Amazon River, 175 tributaries and floodplain waters, Perú- Brazil. Ecology. 62(6):1622-1633.

CAPITULO 2

Ecología trófica del perifíton en el sistema de lagos de Yahuarcaca, Amazonas colombiano, a través del análisis de isótopos estables de C y N.

Trophic ecology of the periphyton in the Yahuarcaca lake system, Colombian Amazon, through the analysis of stable isotopes of C and N.

RESUMEN

Durante los períodos hidrológicos de aguas bajas y altas en el sistema lagunar de Yahuarcaca (Amazonas, Colombia) se realizaron colectas diarias durante un lapso de 72 horas en las zonas litoral y de macrófitos, con el propósito de evaluar la participación de las fracciones bacteriana, algal y de protozoos de la comunidad perifítica, en las cadenas alimenticias presentes para este sistema. Las muestras fueron obtenidas mediante la instalación de un soporte de ganchos o colgador, en donde se ubicaron los sustratos artificiales que fueron colectados cada veinticuatro horas directamente en bolsas ziploc® sumergidas en el agua, para evitar una posible perdida del material debido al proceso de remoción. Para la evaluación del las proporciones isotópicas $^{13}C/^{12}C$, $^{15}N/^{14}N$ las muestras, previamente filtradas, se pulverizaron y se introdujeron en un espectrometro de masas para obtener los valores de $\delta\ ^{13}C$ y $\delta^{15}N$. Los resultados evidenciaron que las firmas de $\delta^{13}C$ fueron constantes temporal y espacialmente, sin presentar grandes variaciones a lo largo del periodo de estudio. La amplitud de valores observados para $\delta^{13}C$ en ambos períodos hidrológicos osciló entre -32,51 a -30,76 ‰ y entre -0,31 a 7,72 ‰ para el $\delta^{15}N$. En general se encontró que la fuente principal de carbono para la comunidad perifítica es de origen C3 y que hubo un incremento de 8,03 ‰ de $\delta^{15}N$, que posiblemente va desde la fracción bacteriana hacia los protozoos ciliados, evidenciando así la presencia de tres niveles tróficos para la comunidad durante el proceso de sucesión.

Palabras claves: Amazonas, perifíton, isótopos estables, sucesión.

ABSTRACT

During hydrologic periods of low and high waters in the Yahuarcaca lagoon system (Amazonas, Colombia) daily collections were taken for a period of 72 hours in the

coastal and macrophyte areas, in order to assess the involvement of bacterial, algae and protozoa fractions, of the periphytic community, in the food chains present for this system. The samples were obtained by fitting a hook or hanger support, where the artificial substrates, collected every twenty-four hours directly in Ziploc® bags, were located. For the evaluation of the isotopic ratios $^{13}C/^{12}C$, $^{15}N/^{14}N$ the samples, previously filtered, were pulverized and introduced into a mass spectrometer to obtain the values of $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$. The results showed that the $\delta^{13}C$ signatures were constant in time and space, without presenting major changes over the study period. The amplitude of $\delta^{13}C$ values observed for both hydrological periods ranged from -32.51 to -30.76 ‰ and from -0.31 to 7.72 ‰ for $\delta^{15}N$. In general it was found that the main carbon source for the periphytic community is of C3 origin. An increase of 8.03 ‰ of $\delta^{15}N$ from the bacterial fraction until the ciliate protozoa was measured, thereby evidencing the presence of three trophic levels for the community during the succession process.

Keywords: Amazon, periphyton, stable isotopes, succession.

INTRODUCCIÓN

Entender la relación entre los componentes bióticos y abióticos es esencial para comprender el funcionamiento de los ecosistemas y poder analizarlos funcionalmente de acuerdo con los patrones de desarrollo y productividad de los organismos, el flujo de energía, el ciclaje de nutrientes y las cadenas alimenticias presentes a escala espacial y temporal (Ribeiro-Filho, 2006). Básicamente una cadena alimenticia es la presentación gráfica de la transferencia de energía a través de una serie de organismos presentes en un ecosistema (Andramunio-Acero & Caraballo, 2012) y que al interrelacionarse con otras cadenas forman un complejo sistema llamado red alimenticia o trófica, vista como el mapa de interrelaciones entre la estructura de una comunidad ecológica, su estabilidad y los procesos que ocurren dentro de un ecosistema (De Ruiter *et al.*, 2005).

Los productores primarios son la base energética de la mayoría de los ecosistemas del planeta. Procurando establecer el origen de la materia orgánica para los ecosistemas acuáticos del amazonas, fueron descritos cuatro grandes grupos de productores primarios: macrófitos acuáticos, bosque inundable, fitoplancton y perifíton (Araujo-Lima *et al.*, 1986; Forsberg *et al.*, 1993; Melack *et al.*, 2001) a partir de los cuales se genera todo el carbono necesario para sustentar el 60% de

la producción pesquera del Amazonas, validada aproximadamente en 200.000 ton/año (Bayley & Petrere, 1989).

Para los lagos es común encontrar al fitoplancton como el productor más sobresaliente, sin embargo este predominante interés puede deberse a la falta de apreciación de la comunidad del perifíton como un recurso importante para los consumidores de estos sistemas (Lowe, 1996). Aun cuando su biomasa sea baja, las comunidades perifíticas pueden ser un importante recurso alimenticio debido a su alta tasa de renovación (McIntire *et al*., 1973). Obviamente la fijación del carbono por parte del fitoplancton es importante para los organismos del zooplancton, pero para el zoobentos litoral, que es un componente clave en la dieta de muchos peces, es importante el acceso directo que tienen a la comunidad perifítica como su principal fuente alimenticia (Vadeboncoeur & Steinman, 2002). Por estas razones, el perifíton, en conjunto con los macrófitos, se consideran los principales productores de materia orgánica autóctona en la región litoral de los lagos (Rodrigues *et al.,* 2003).

El carbono orgánico disuelto (DOC) derivado de los exudados de las algas (las cuales son el componente principal y más estudiado del perifíton), también constituye uno de las mayores fuentes de carbono para los hongos y bacterias heterotróficas. Estos forman la capa orgánica desarrollada sobre sustratos duros y son una fuente de energía para los herbívoros (Rounick & Winterbourn, 1983). Por esto mismo, es muy importante considerar el papel del perifíton y de los macrófitos en la regulación del ciclo de nutrientes y del flujo de energía de los ambientes acuáticos como un todo, debido a su elevada productividad (Wetzel, 1990).

Existen algunas posibles vías en las que el perifíton puede ser incorporado en las cadenas alimenticias de los sistemas acuáticos: 1) mediante invertebrados bentónicos visibles que se alimentan de esta comunidad, incluyendo caracoles, cangrejos de río, quironómidos y efímeras; 2) a través del consumo por el zooplancton asociado a las macrófitas de la zona litoral; y 3) por el ramoneo que hacen pequeños peces para los cuales las algas filamentosas son un elemento importante para su dieta (Horton *et al*., 1979; Power *et al*., 1985). De igual importancia para la comunidad del perifíton es el papel de las bacterias y protozoos en la red alimenticia de los ecosistemas acuáticos, puesto que mediante la depredación de bacterias por protozoos se da una regeneración de los nutrientes en el medio (Gurung *et al*., 2000). Las bacterias son las principales consumidoras de materia orgánica disuelta en el agua, contribuyendo a la

recuperación del detritus y a la mineralización hasta compuestos inorgánicos, actuando como reguladores directos de los ciclos del carbono, nitrógeno, fósforo y azufre (Krebs, 1985). Los protozoos por su parte desempeñan un importante papel en la cadena alimenticia planctónica como descomponedores y pastoreadores y en la regeneración de los nutrientes (Capriulo, 1995).

Uno de las técnicas más eficientes que existen para estudiar las relaciones tróficas en una comunidad es el uso de la abundancia natural de los isotopos estables de carbono y nitrógeno, como trazadores del flujo de energía en una comunidad. La utilización de trazadores se basa en la premisa según la cual la marca o proporción isotópica, que es la proporción entre el isótopo pesado y el isótopo liviano de un elemento, varía de forma previsible en la medida en que el elemento se cicla en la naturaleza (Oliveira, 2003). Esta técnica suministra información confiable acerca de la fuente original de carbono presente en un organismo (C3, C4 o CAM), así como los diversos pasos (niveles tróficos) por los que la energía pasa hasta llegar a los niveles superiores, determinado a través del $\delta^{15}N$ (Post et al., 2000).

Para el caso del estudio de las relaciones tróficas en los lagos de inundación, es importante considerar la variabilidad ambiental presente en estos ecosistemas (Junk *et al*., 1989), en los que es de esperarse que la interrelación entre la estructura de la comunidad ecológica, su estabilidad y los procesos que ocurren dentro del ecosistema, que constituyen la red trófica (De Ruiter *et al*., 2005), cambie dependiendo del periodo hidrológico (Caraballo, 2009). Se puede decir entonces que la red trófica cambia en su composición de especies y en sus parámetros poblaciones, incluida la abundancia (Caraballo *et al*., 2012).

Ejemplo de esto es la variabilidad presente en las firmas isotópicas de $\delta^{13}C$ de las algas bentónicas, que han demostrado ser muy variables en el espacio y en el tiempo (France & Cattaneo, 1998; Hill & Middleton, 2006; Syvaranta *et al*., 2006). Se ha evidenciado que esta variabilidad responde a una amplia gama de factores dependientes del contexto, que van desde los cambios en la velocidad del agua y los efectos límite asociados a la capa superficial, hasta los cambios en la intensidad y penetración de la luz y a las fluctuaciones en el régimen térmico (France, 1995; France & Cattaneo, 1998; MacLeod & Barton, 1998).

La tasa de cambio en las firmas isotópicas en respuesta a estos factores ambientales también es variable, pero teniendo en cuenta que las algas bentónicas pueden tener altas velocidades de renovación de los tejidos en condiciones favorables, las firmas isotópicas de algas a menudo puede detectar cambios en las

condiciones ambientales locales en plazos relativamente cortos (es decir, menos de 2 horas) (Lajtha & Michener, 1994; Vymazal, 1995; Hadwen & Bunn, 2005). Estas fluctuaciones en las firmas de isótopos estables pueden tener implicaciones importantes para la interpretación de los flujos de carbono en los estudios de las redes alimenticias; cómo el momento de los cambios (y de muestreo) media en el grado en que las muestras recogidas de algas son directamente relevantes (como recurso basal) a los consumidores muestreados (Boon & Bunn, 1994; Vander-Zanden & Rasmussen, 2001).

En este sentido la presente investigación tiene por objetivo analizar a través de los isótopos estables de carbono y nitrógeno la composición de la comunidad perifítica durante el proceso sucesional en los períodos hidrológicos extremos (aguas bajas y altas) en el sistema lagunar de Yahuarcaca (Amazonas, Colombia), bajo la premisa de que al inicio de colonización predomina la fracción bacteriana y al finalizar domina la fracción algal, lo que se evidencia en una diferencia en la abundancia relativa de ^{13}C y ^{15}N.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

A la altura de la ciudad de Leticia, capital del departamento del Amazonas (Colombia), el río Amazonas presenta un comportamiento hidrológico con cuatro fases en el año: un nivel máximo de las aguas que ocurre durante los meses de abril y mayo, a partir del cual se inicia un descenso pronunciado que va hasta mediados de agosto; el nivel de aguas bajas ocurre principalmente en septiembre, para luego presentarse el proceso de ascenso gradual que va hasta marzo, cuando comienza de nuevo el ciclo anual (Salcedo-Hernández *et al.*, 2012). Entre las temporadas de aguas altas y bajas, la variación del nivel del agua del río puede alcanzar hasta 11 metros (Rangel & Luengas, 1997).

El estudio fue realizado en el sistema lagunar de Yahuarcaca que hace parte de la llanura aluvial del río Amazonas a la altura de Leticia; se localiza a los 4º 11’ 48” LS y 69º 57’ 19” LW, a una altitud de unos 82 msnm y a dos (2) kilómetros al oeste de la ciudad. De este sistema lagunar se seleccionaron los lagos denominados Pozo Hondo (04º11,07'5" LS y 69º57,43'8" LW) y Zapatero (04º10'31,1"LS y 69º57'42,2" LW; Figura 1).

Las características del agua en los lagos dependen de sus dos afluentes, el río Amazonas y la quebrada Yahuarcaca. El río presenta las condiciones de aguas blancas tipo I, con pH cercano a la neutralidad, altos valores de conductividad y valores bajos de transparencia, mientras que la quebrada Yahuarcaca presenta aguas negras tipo I con valores de pH y conductividad más bajos que el río y mayor transparencia (Núñez-Avellaneda & Duque, 2001).

Muestreos

En cada uno de los lagos se dispuso un soporte de ganchos o colgador instalados a nivel sub-superficial en el que se ubicaron los sustratos artificiales (láminas de acetato para impresión de 11,5 x 14,5 cm) en medio de los macrófitos y en la región limnética de los lagos Pozo Hondo y Zapatero para la obtención de las muestras del perifíton. Cada veinticuatro horas y durante un periodo de tres días se colectaron tres sustratos en cada una de las regiones de los lagos para el análisis de los isótopos estables. Los sustratos se guardaron en frio (nevera con hielo) hasta su traslado al laboratorio.

Metodología isótopos estables

En el laboratorio los sustratos se lavaron con agua destilada dentro de la misma bolsa Ziploc® que los contenía para evitar pérdida del material biológico. Posteriormente el volumen de muestra obtenido (100 a 150 ml) se filtró a través de filtros de fibra de vidrio GF/F prequemados a 450°C durante una hora, los cuales se llevaron una vez terminado el proceso de filtración al horno a 60°C durante 72 horas en cajas de Petri (abiertas al interior del horno) debidamente rotuladas. Por último, los filtros se guardaron en tubos Ependorf previamente marcados para el análisis de isótopos.

Para evaluar las proporciones isotópicas $^{13}C/^{12}C$, $^{15}N/^{14}N$ se utilizaron muestras pulverizadas del material, que se convirtieron por combustión en gas y luego se introdujeron en el espectrómetro de masas, donde se ionizaron y sus moléculas se separararon de acuerdo con su masa (Jomori *et al*., 2008); este procedimiento se realizó en el Centro de Isótopos Estables Ambientales del Instituto de Biociências/Unesp/Botucatu, en Brasil.

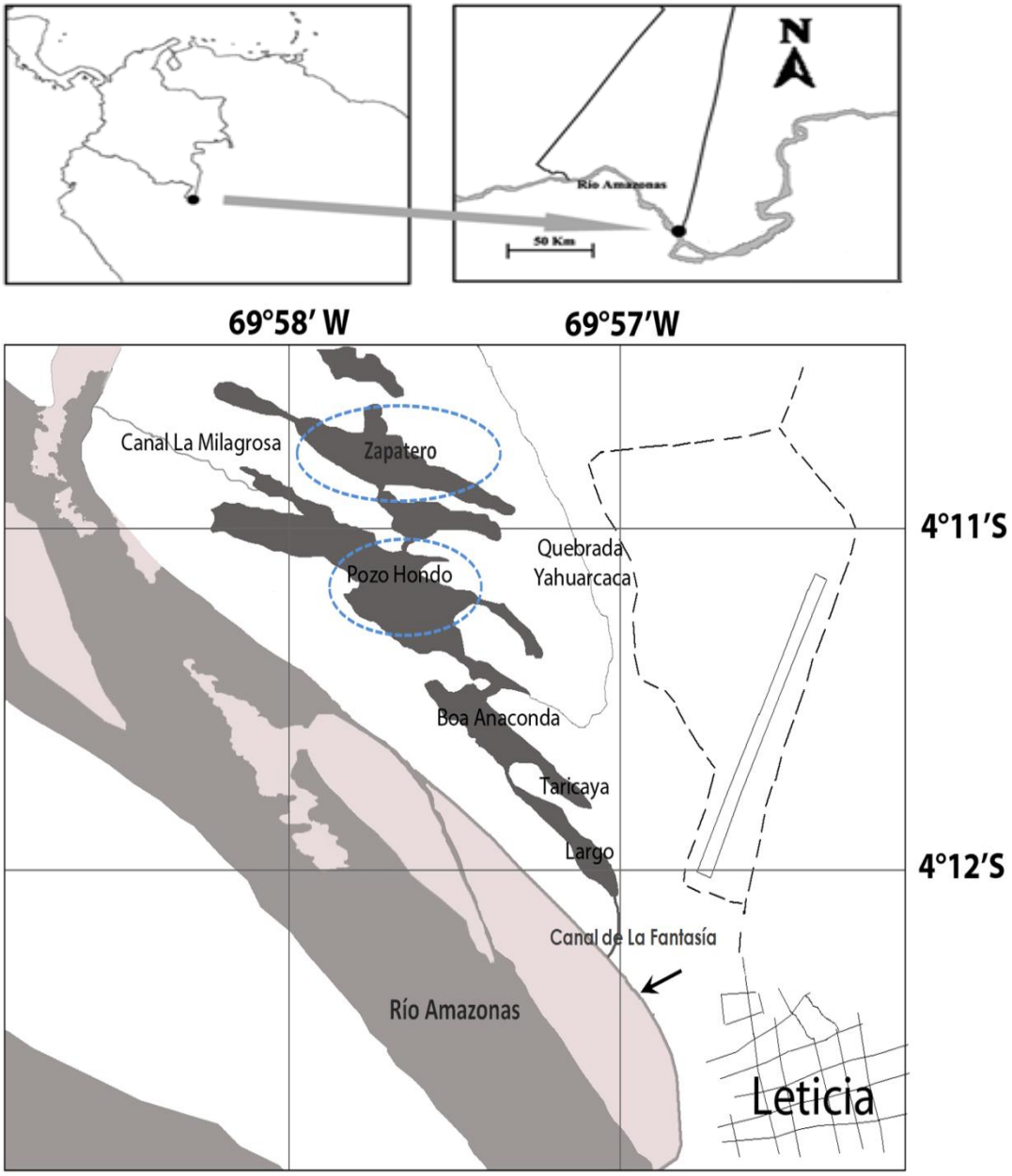


Figura 1. Sistema de lagos de Yahuarcaca. En círculo detallado los lagos objeto de estudio.

Las proporciones de $\delta^{13}C/\delta^{12}C$ y $\delta^{15}N/\delta^{14}N$ se evaluaron usando como referencia los patrones internacionales PDB para carbono (Pee Dee *Belemnitella* en California del sur, EUA) y el nitrógeno atmosférico para el nitrógeno. Los valores se expresaron como delta por mil (δ ‰) como resultado de la expresión:

$$\delta^{13}C \text{ o } \delta^{15}N = Rmuestra = \{(Rmuestra - Rpatrón)-1\} \times 10^3$$

Donde R es la proporción isotópica $^{13}C/^{12}C$ o $^{15}N/^{14}N$ (Boutton, 1991), para la muestra y el estándar.

Análisis de datos

La representación de los datos del estudio isotópico de carbono y nitrógeno se hace de dos formas básicas: a través de un histograma de frecuencias y a través de un diagrama cartesiano, en el cual cada uno de los ejes representan la abundancia de un isótopo (Caraballo, 2009).

RESULTADOS

En la tabla 1 y 2 se registran los valores medios de los isótopos estables de carbono y nitrógeno para el periodo de estudio. Para el período hidrológico de aguas bajas los valores medios y de deviación estándar de $\delta^{13}C$ (‰) para la comunidad del perifíton fueron de -31,96±0,42 y de 1,20±1,92 de $\delta^{15}N$ (‰). Para el período de aguas altas los valores de $\delta^{13}C$ (‰) fueron de -31,35±0,56 y para el $\delta^{15}N$ (‰) de 1,20±1,92.

Tabla 1. Datos de valores medios y desviación estándar de la abundancia de isótopos de carbono y nitrógeno para el periodo hidrológico de aguas bajas (Septiembre de 2010) en el sistema de lagos de Yahuarcaca. ZPT: Lago Zapatero y PH: Lago Pozo Hondo.

$\delta^{13}C$	**Hora**		
Lago	**24**	**48**	**72**
Zpt Macrófitos	-31,13±0,15	-31,40±0,04	-31,50±0,11
Zpt Limnética	-30,96±0,16	-31,61±0,28	-31,03±0,12
PH Limética	-31,31±0,37	-32,01±0,12	-32,18±0,24

$\delta^{15}N$	**Hora**		
Lago	**24**	**48**	**72**
Zpt Macrófitos	0,33±0,06	0,75±0,23	0,19±0,16
Zpt Limnética	-0,31±0,36	0,81±0,43	0,10±0,07
PH Limética	-0,05±1,19	4.08±1,15	4,96±2,34

Tabla 2. Datos de valores medios y desviación estándar de la abundancia de isótopos de carbono y nitrógeno para el periodo hidrológico de aguas altas (Abril-Mayo 2011) en el sistema de lagos de Yahuarcaca. ZPT: Lago Zapatero y PH: Lago Pozo Hondo.

$\delta^{13}C$	**Hora**		
Lago	**24**	**48**	**72**
Zpt Macrófitos	-31,00±7,26	-30.88±14,6	-31,19±7,39
Zpt Limnética	-31,18±0,17	-31,21±0,15	-31,90±0,33
PH Macrófitos	-30,88±0,61	-32,51±0,54	-31,84±0,06
PH Limnética	-30,76±0,33	-30,92±0,21	-32,01±0,55

$\delta^{15}N$	**Hora**		
Lago	**24**	**48**	**72**
Zpt Macrófitos	0,85±0,06	1,26±0,22	0,71±0,16
Zpt Limnética	0,81±0,57	3,63±0,86	2,80±1,98
PH Macrófitos	1,01±0,96	4,62±1,33	2,55±2,05
PH Limnética	2,67±1,40	3,56±0,77	7,72±5,10

Las firmas de $\delta^{13}C$ no cambiaron significativamente temporal ni espacialmente a lo largo del periodo de estudio. La amplitud de valores observados para $\delta^{13}C$ en ambos períodos hidrológicos osciló entre -32,51 a -30,76 ‰ y entre -0,31 a 7,72 ‰ para el $\delta^{15}N$ (Figuras 2 y 3). La zona limnética del lago Pozo Hondo presentó los mayores valores de amplitud en términos de $\delta^{13}C$ para el período de aguas altas y de $\delta^{15}N$ para ambos períodos hidrológicos, siempre con los valores más empobrecidos en C y más enriquecdiso en N hacia las horas finales del proceso de sucesión perifítica.

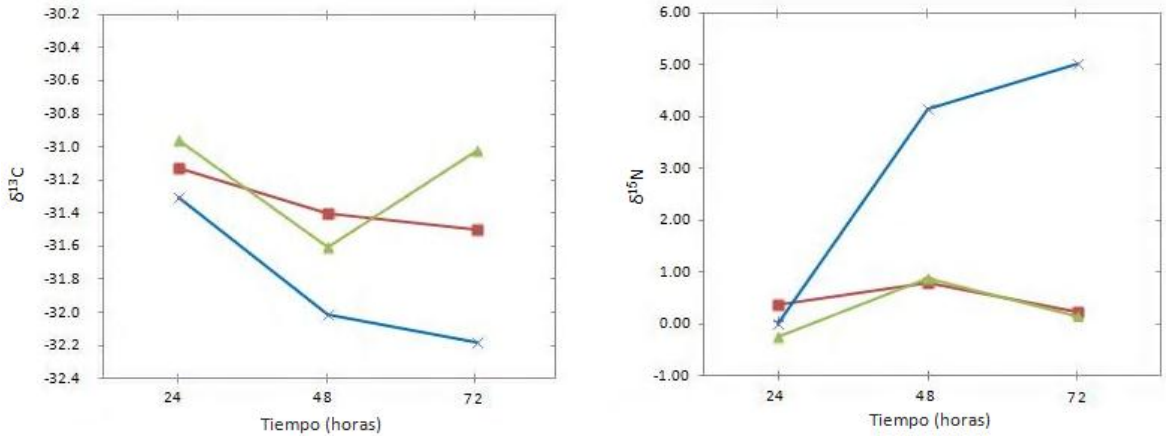


Figura 2. Valores por horas de a: $\delta^{13}C$ y b: $\delta^{15}N$ del perifíton para el periodo hidrológico de aguas bajas de los lagos de Yahuarcaca (Lago Zapatero zona macrófitos: rojo; Lago Zapatero zona limnética: verde; Lago Pozo Hondo zona limnética: azul).

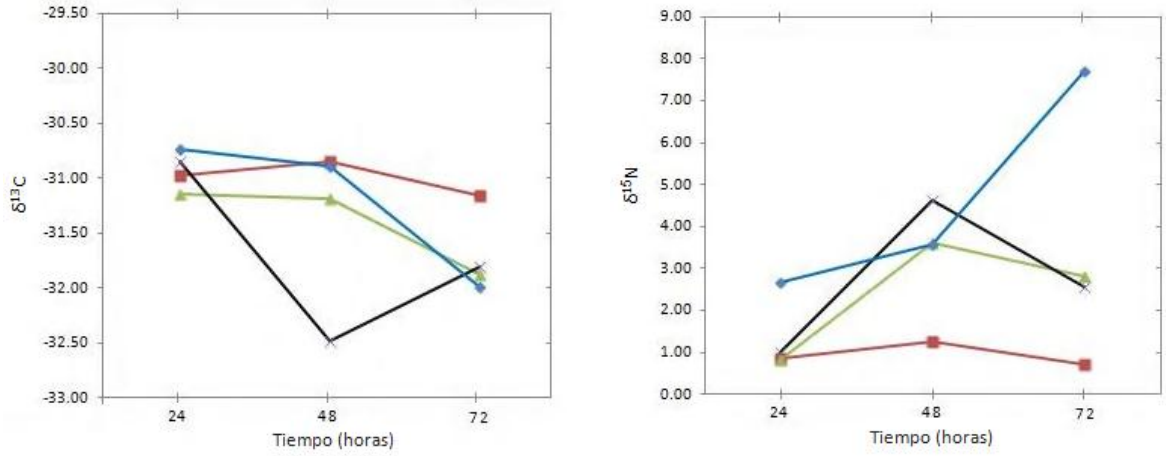
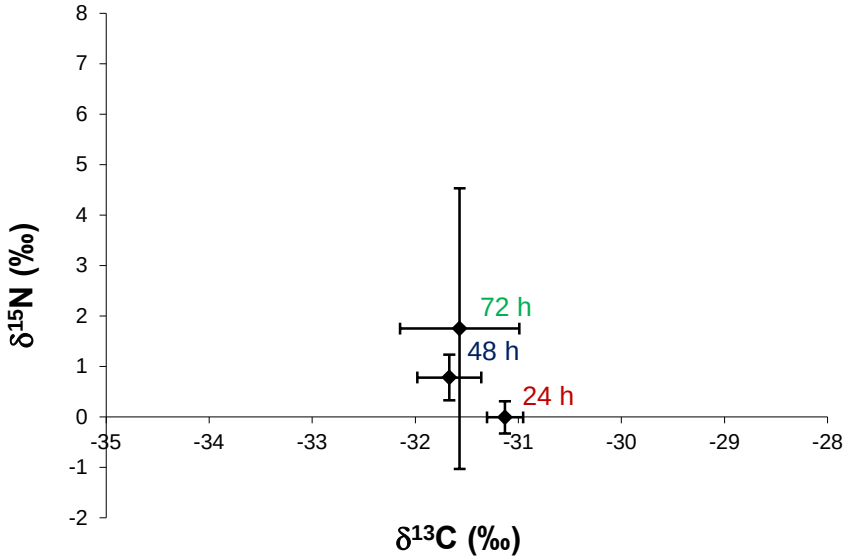


Figura 3. Valores por horas de a: $\delta^{13}C$ y b: $\delta^{15}N$ del perifíton para el periodo hidrológico de aguas altas de los lagos de Yahuarcaca (Lago Zapatero zona macrófitos: rojo; Lago Zapatero zona limnética: verde; lago Pozo Hondo zona macrófitos: negro; Lago Pozo Hondo zona limnética: azul).

El rango del carbono se presentó dentro del grupo de plantas C3, con poca variación para el período de aguas bajas, en comparación con el período de aguas altas, en el que a las 48 horas se presentó una amplitud de 2,43 ‰, como se puede observar en la figura 4b. Para el caso del nitrógeno se presentaron grandes variaciones a lo largo del estudio, con una amplitud máxima de 5,5‰ para el período de aguas bajas a las 72 horas del proceso de sucesión y de 5,59‰ para la misma hora en el período de aguas altas (Figura 4).



a.

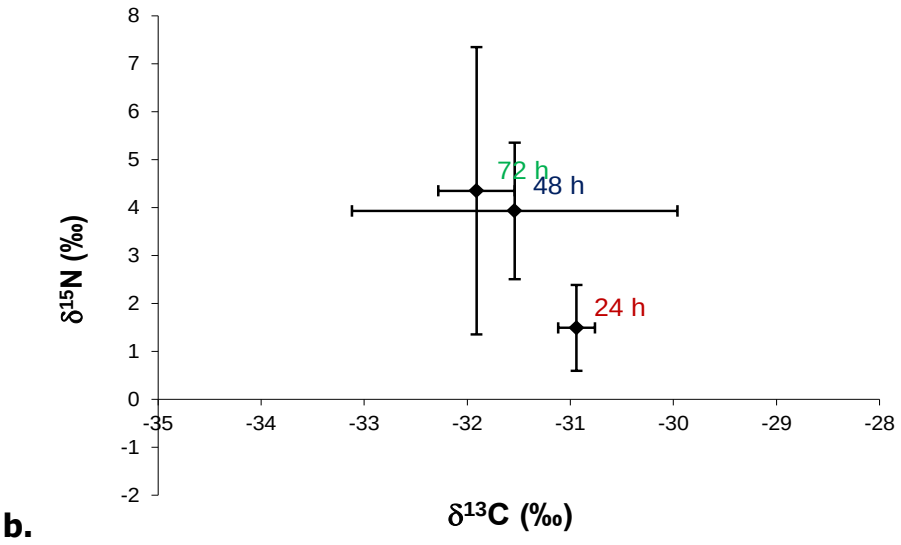


Figura 4. Relación entre los valores medios y desviación estándar de δ^{13C} y $\delta^{15}N$ de la comunidad perifítica por horas de sucesión. a. Período de aguas bajas y b. Período de aguas altas

DISCUSIÓN

Las algas bentónicas toman carbono inorgánico disuelto en el agua (CDI) a través de la capa límite que rodea la matriz perifítica. Esto causa una ligera privación de carbono que conduce a una menor discriminación de estas algas en comparación con el fitoplancton (Vadeboncoeur & Steinman, 2002). Por lo tanto las algas bentónicas tienen una señal isotópica de carbono menos negativa a la planctónica, típicamente comprendida en un intervalo entre -16 y -31‰. Para esta investigación los valores obtenidos de $\delta^{13}C$ para la zona de macrófitos dentro de las variaciones temporales contempladas, se encontraron dentro de este rango, lo que su vez las ubica en cercanía próxima a la media de las plantas C3, consideras como la fuente principal de carbono para la producción pesquera de la amazonía (Araujo-Lima *et al*., 1986).

Sin embargo, para la zona limnética en ambos períodos hidrológicos se presentó una pequeña elevación en los valores de $\delta^{13}C$ con rangos entre -32,51 y -30,88‰, lo que se explica debido a una mayor presencia y diversidad de algas planctónicas partícipes en la formación del *biofilm*, que suelen discriminar fuertemente el ^{13}C y normalmente presentan un rango entre -24 y -38‰ (Vadeboncoeur, 2002). De igual forma, durante el lento proceso de inundación de los sistemas acuáticos el agua que fluye sobre las planicies lleva consigo organismos planctónicos a través de los tapetes de macrófitos, dejándolos disponibles para los consumidores

bentónicos (Junk, 1973; Hamilton *et al*., 1990) que aprovechan estos tapetes, no solo como recurso alimenticio sino como refugio ante posibles depredadores. Es debido a estos aportes de organismos planctónicos que se observa para el período de aguas altas, valores mas cercanos a las firma de $\delta^{13}C$ dentro del rango de las algas planctónicas.

Algunos estudios (p.ej France, 1995) han mostrado que las distribuciones en las firmas de isótopos de carbono se superponen entre el fitoplancton y las microalgas bentónicas. Sin embargo Doi *et al*. (2005) demostraron que este resultado se debe a que las muestras no fueron tomadas en el mismo lugar y momento, y sugiere que la diferencia en el valor de $\delta^{13}C$ entre las algas bentónicas y planctónicas, como se evidencia para la presente investigación, es causada principalmente por los efectos de difusión de capa límite, que es más gruesa para las algas bentónicas (France, 1995; Hecky & Hesselein, 1995; Doi *et al*. 2003). De esta forma se sugiere que el efecto de la capa límite es el principal factor controlador de los valores de $\delta^{13}C$ para las microalgas de diversos sistemas leníticos (Doi *et al*., 2009).

Para el caso del nitrógeno el comportamiento regular de $\delta^{15}N$ en los cuerpos de agua está definido por valores mínimos entre -0,1 y -2,5‰ que son indicativos de alta fijación de N_2, asociada con altas concentraciones de cianobacterias fijadoras de N_2 (Caraballo, 2010). Los bajos valores obtenidos de $\delta^{15}N$ para el período de aguas bajas son indicativos de una elevada presencia de cianobacterias fijadoras para las horas iniciales del proceso de colonización de los sustratos, con abundancia de un 7,3% superiores a las fracciones algares y de protozoos (Figura 5a). Inversamente a lo ocurrido en las primeras 24 horas del período de aguas altas, donde la fracción bacteriana presenta una perdida considerable de su abundancia debido al aumento de organismos flagelados con hábitos bacteriófagos exclusivos (Figura 5b).

A medida que avanza el proceso de sucesión de la comunidad perifítica y llegan a colonizar el sustrato las diferentes fracciones bióticas, se observa un incremento en los valores de $\delta^{15}N$. Según Post (2002) el fraccionamiento trófico promedio de $\delta^{15}N$ es de 3,4 ‰ (1sd=1‰). En ese sentido, para las horas iniciales en ambos períodos hidrológicos se establecen los organismos productores que conforman el primer nivel trófico, con un posterior aumento para el período de aguas bajas hacia las horas finales teniendo organismos en el segundo nivel trófico (consumidores de primer orden) y de tercer nivel (consumidores de segundo orden) para el período de aguas altas (Figura 6).

a. b.

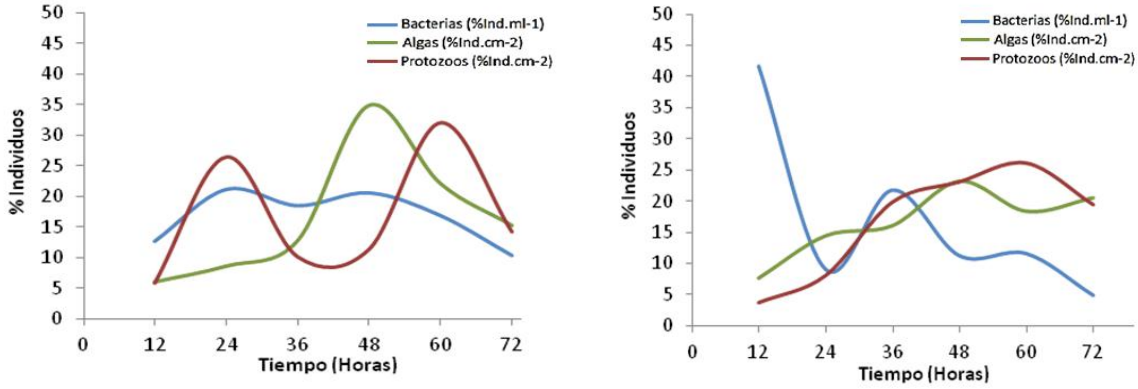


Figura 5. Porcentaje de individuos totales a escala espacial y temporal de la comunidad perifítica para el período de estudio. a. Aguas bajas; b. Aguas altas.

La fracción bacteriana, constituida por los primeros organismos colonizadores de la comunidad perifítica, es depredada selectivamente por parte de protozoos (Wetzel, 2001), lo que actúa directamente en su abundancia y, junto con la limitación por el sustrato, son las principales causas para la mortalidad bacteriana de la comunidad perifitica. Como se observa para ambos períodos hidrológicos, se presenta un flujo de carbono para los niveles tróficos superiores por parte de los protozoos flagelados con hábitos bacteriófagos como *Arcella* y *Centropyxis* y de protozoos ciliados con hábitos bacteriófagos exclusivos como *Campanella*, *Uronema* y *Cothurnia* entre otros, usando de esta forma como fuente de energía a esta fracción de la comunidad.

Los productores primarios, la fracción algal de la comunidad, son aprovechados como fuente de energía también por protozoos como *Eyglypha*, *Vorticella*, *Urothricha* y *Lembadion* entre otros, ubicándose en el segundo nivel trófico del perifíton. Por último se encuentran aquellos organismos protozoos, en su mayoría ciliados, consumidores de bacterias, algas y otros protozoos como *Litonotus*, *Dexiotrichia*, *Dileptus* y *Tintinopsis*, ubicándose así en el tercer nivel trófico presente durante el proceso de sucesión de la comunidad perifítica (Figura 6).

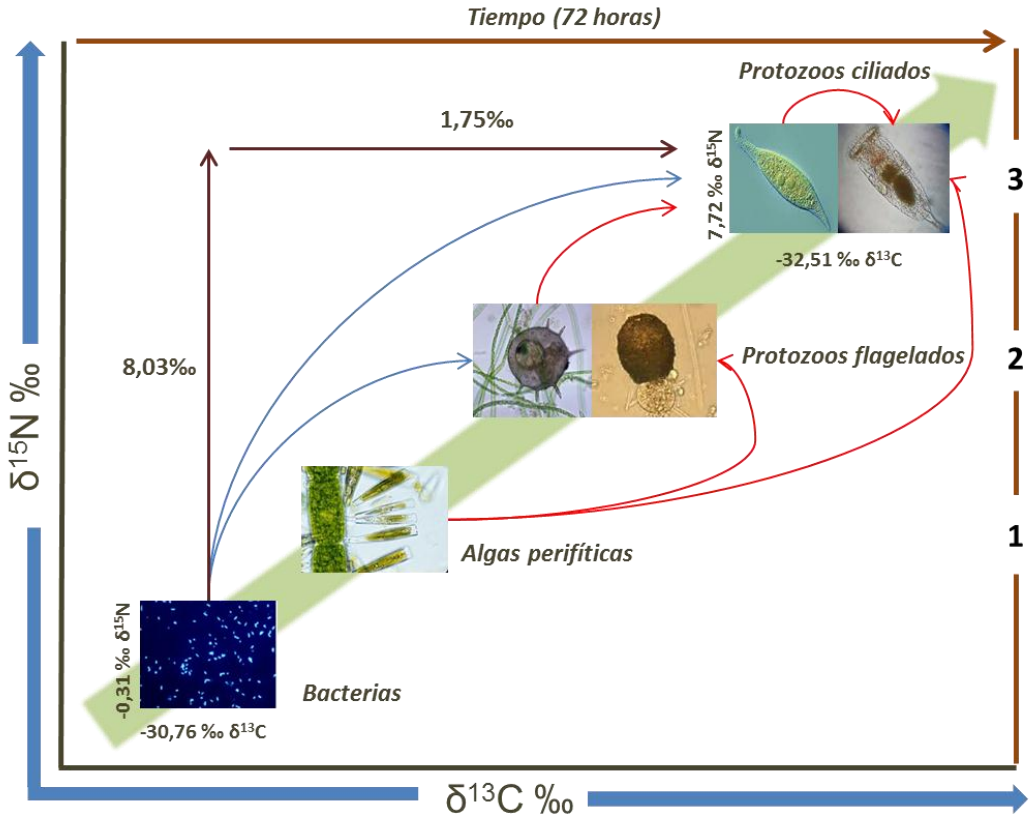


Figura 6. Diagrama del nicho isotópico de la comunidad perifítica para el sistema de lagos de Yahuarcaca, definidos por la abundancia de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$.

La evidencia isotópica obtenida para esta investigación, demuestra que la fracción bacteriana y algal son las fuentes principales de energía para los organismos consumidores de la comunidad perifítica, los cuales pueden obtener el carbono de ambas fuentes simultáneamente o solo de la fracción bacteriana, como lo es para aquellos protozoos bacteriófagos exclusivos.

Es importante destacar la complejidad y eficiencia de la cadena alimenticia que constituye la comunidad perifítica, en donde tan solo en un lapso de 72 horas se evidencia un completo proceso de sucesión y la presencia de organismos pertenecientes a diferentes niveles tróficos.

De esta forma se demuestra que la medición de las fluctuaciones temporales y espaciales de las firmas isotópicas es esencial para obtener una visión más completa sobre las relaciones alimenticias presentes en un ecosistema, como lo han demostrado trabajos como los de Singer *et al*. (2005), Hill & Middleton (2006), Syvaranta *et al*. (2006) y Jaschinski *et al*. (2011) entre otros. El no tomar en cuenta por ejemplo estas variaciones en las firmas de origen pueden conducir a

conclusiones erróneas o limitadas acerca de los flujos de carbono, que pueden no ser capaces de generalizarse a través del tiempo (Hadwen *et al.*, 2010).

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia y al grupo de investigación en Limnología Amazónica por su apoyo en las actividades de campo y laboratorio; COLCIENCIAS por su financiación a través del proyecto "Estructura trófica del lago Yahuarcaca en el Amazonas, Colombia" y al proyecto Bicentenario "Valoración integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuarcaca (Amazonia Colombiana): su importancia en el cambio climático global".

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andramunio-Acero, C., Caraballo, P. 2012. Relaciones tróficas en un lago de inundación de la Amazonía colombiana. Rev. Colombiana Cienc. Anim. 4(1):102-120.

Araujo-Lima, C., Forsberg, B., Victoria, R., Martinelli, L. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. Science. 234: 1256-1258.

Bayley, P,. Petrere, M Jr. 1989. Amazon Fisheries: assessment methods, current status and managment options. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106: 385-398.

Boon, P., Bunn, S.E. 1994. Variations in the stable isotope composition of aquatic plants and their implications for food web analysis. *Aquat. Bot.* 48:99–108.

Boutton, T. W. 1991. Stable carbon isotope ratios of natural materials: I. Sample preparation and mass spectrometric analysis. In: Carbon Isotope Techniques. Coleman D. C. and B. Fry (eds.). Academic Press, Inc. pp: 155-171.

Capriulo, G. 1995. Marine microbial ecology. Pp. 483–506, *en* W. A. Nierenberg (ed.), Encyclopedia of environmental biology, Vol. 2. Academic Press Inc., San Diego, USA. 1023 p.

Caraballo, P. 2009. Uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno para estudios de ecología acuática. Boletín Científico CIOH.27:176-187.

Caraballo, P. 2010. O papel do microbial loop na dinâmica trofica de um lago de varzea na Amazônia Central. Tese de Doutorado, Curso de Ecologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA. 232p.

Caraballo, P., Forsberg, B., Leite, R. 2012. Papel trófico del *Microbial Loop* en un lago de inundación en la Amazonía central. Acta Biológica Colombiana. 17(1):103-116.

De Ruiter, P., Wolters, V., Moore, J., Winemiller, K. 2005. Food Web Ecology: Playing Jenga and Beyond. Science. 309: 68-70.

Doi, H., Kikuchi, E., Hino, S., Itoh, T., Takagi, S., Shikano,. S. 2003. Seasonal dynamics of carbon stable isotope ratios of particulate organic matter and benthic diatoms in strongly acidic Lake Katanuma. Aquat Microb Ecol. 33:87–94.

Doi, H., Matsumasa, M., Toya, T. 2005. Spatial shifts in food sources for macrozoobenthos in an estuarine ecosystem: carbon and nitrogen stable isotope analysis. Estuarine Coastal and Shelf Science. 64:316–322.

Doi, H., Chang, KH., Ando, T., Imai, H., Ninomiya, I., Nakano, S. 2009. Resource availability and ecosystem size predict food-chain lengths in pond ecosystems. Oikos 118:138–144.

Forsberg, B., Araujo-lima, C., Martinelli, L., Victoria, R., Bonassi, J. 1993. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. Ecology. 74(3): 643-652.

France, R. 1995. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. Limnol. Oceanogr. 40:1310–1330.

France, R., Cattaneo, **A.** 1998. δ13C variability of benthic algae: effects of water colour via modulation by stream current. Freshwat. Biol. 39:617–622.

Gurung, T., NakanishI, M., Urabe, J. 2000. Seasonal and vertical difference in negative and positive effects of grazers on heterotrophic bacteria in lake Biwa. Limnol. Oceanogr. 45(8): 1689–1696.

Hadwen, WL., Bunn, S. 2005. Food web responses to low-level nutrient and 15N-tracer additions in the littoral zone of an oligotrophic dune lake. Limnol Oceanogr. 50:1096–1105.

Hadwen, W., Spears, M., Kennard, M. 2010. Temporal variability of benthic algal d13C signatures influences assessments of carbon flows in stream food webs. Hydrobiologia. 651:239-251.

Hamilton, S., Sippel, S., Lewis, W Jr., Saunders, J III. 1990. Zooplankton abundance and evidence for its reduction by macrophyte mats in two Orinoco floodplain lakes. J Plankton Res. 12(2):345-363.

Hecky, R., Hesslein, R. 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. J N Am Benthol Soc. 14:631–653.

Hill, W., Middleton, R. 2006. Changes in carbon stable isotope ratios during periphyton development. Limnol. Oceanogr. 51: 2360–2369.

Horton, P.A., Rowan, M., Webster, K.E., Peters, R.H. 1979. Browsing and grazing by cladoceran filter feeders. Can. J. Zool. 57**:**206–212.

Jomori RK., Ducatti C., Carneiro D.J., Portella M,C. 2008. Stable carbon (δ 13C) and nitrogen (δ 15N) isotopes as natural indicators of live and dry food in Piaractus mesopotamicus (Holmberg, 1887) larval tissue. Aquaculture Research 39, 370–381.

Jaschinski, S., Brepohl., D., Sommer, U. 2011. The trophic importance of epiphytic algae in a freshwater macrophyte system (*Potamogeton perfoliatus* L.): stable isotope and fatty acid analyses. Aquatic Sciences. 73:91-101.

Junk, W. 1973. Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows" (Paspalo-Echinochloetum) on the Middle Amazon. Part. II. The aquatic fauna in the root zone of floating vegetation. Amazoniana. 4(1): 9-102.

Junk, W., Baley, P., Sparks R. 1989. The flood pulse concept in riverfloodplain systems. In D.P. Dodge (ed) Procedings of the International Large River Symposium. Can Spec. Publi. Dep Fisheries and Oceans, Ottawa. Fish.Aquat. Sci. 106: 110-127.

Krebs, C. 1985. Ecología general (2 ed.). Editorial Harla, Instituto Ecológico de Recursos Animales, Universidad de Columbia Británica, México. 753p.

Lajtha, K., Michener, R. 1994. Stable isotopes in ecology and environmental science. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Lowe, R.L. 1996. Periphyton patterns in lakes. In Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems. Stevenson, R.J., Bothwell, M.L., and Lowe, R.L., Eds. Academic Press, San Diego. 57–76p.

McIntire, C.D. 1973. Periphyton dynamics in laboratory streams: a simulation model and its implications. Ecol. Monogr. 43: 399-420.

MacLeod, N., Barton, D. 1998. Effects of light intensity, water velocity, and species composition on carbon and nitrogen stable isotope ratios in periphyton. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 1919–1925.

Núñez-Avellaneda, M., Duque, SR. 2001. Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia Colombiana. Pp: 305-335. En Franky & Zárate (eds.). *Imani Mundo: Estudios en la Amazonia colombiana*. Unibiblos Bogotá.

Oliveira, A. 2003. Isótopos estáveis de C e N como indicadores qualitativo e quantitativo da dieta do tambaqui (*Colossoma macropomum*) da Amazônia Central. Tese apresentada ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura/CENA/USP.

Post, D., Pace, M., Hairson Jr, N. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. Nature. 405: 1047-1049.

Post DM. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. Ecology. 83: 703–18.

Power, M.E., Mathews, M.J., Stewart, A.J. 1985. Grazing minnows, piscivorous bass and stream algae: dynamics of a strong interaction. Ecology. 66:1448–1456.

Rangel, E., Luengas, B. 1997. Clima - Aguas. En: IGAC (eds) Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (Eje Apaporis - Tabatinga: PAT). Editorial Linotipia. Bogotá, Colombia.

Ribeiro-Filho, R. 2006. Relaçoes tróficas e limnológicas no reservatorio de Itaipu: uma anáñise do impacto da biomassa pesqueira nas comunidades planctónicas. Tese de Doctorado em Ciencias da Engenharia Ambiental. Sao Carlos, Brasil. 154p.

Rodrigues, L., Bicudo, D., Moshini-Carlos, V. 2003. O papel do perifíton em áeras alagáveis e nos diagnosticos ambientales. In Thomaz S.M; Bini, L. M Ecología e Manejo de Macrófitos Acuaticas. Maringa. Ed. Da. Universidade Estadual de Maringa.

Rounick, J. S., Winterbourn M. J. 1983. The formation, structure and utilization of stone surface organic layers in two New Zealand streams. Freshwat. Biol. 13: 57–72.

Salcedo-Hernández, M., Duque, S.R., Palma, L., Torres-Bejarano, A., Montenegro, D., Bahamón, N., Lagos, L., Alvarado, L., Gómez, M., Alba, A. 2012. Evaluación histórica de la dinámica hidrológica y ecología del fitoplancton del sistema lagunar de Yahuarcaca, Amazonas, Colombia. Revista Mundo Amazónico. 3:9-41.

Singer, G., Panzenbock, M., Weigelhofer, G., Marchesani, C., Waringer, J., Wanek, W., Battin, T. 2005. Flow history explains temporal and spatial variation of carbon fractionation in stream periphyton. Limnol.Oceanogr. 50: 706–712.

Syvaranta, J., Hamalainen, H., Jones, R. 2006. Within-lake variability in carbon and nitrogen stable isotope signatures. Freshwat. Biol. 51: 1090–1102.

Vadeboncoeur, Y., Steinman, A.D. 2002. Periphyton function in Lake Ecosystems. The Scientific World Journal. 2:1449–1468.

Vadeboncoeur, Y., Vander Zanden, MJ., Lodge, DM. 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. Bioscience 52:44–54

Vander-Zanden MJ., Rasmussen, JB. 2001. Variation in δ15N and δ13C trophic fractionation: Implications for aquatic food webs studies. Limnol. Oceanogr., 46(8): 2061–2066.

Vymazal, J., 1995. Algae and Element Cycling in Wetlands. CRC Press, Prague.

Wetzel, R. 1990. Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. 24:6-24.

Wetzel, R. 2001. Limnology, lake and river ecosystems. Third Edition. Academic Press.

CONCLUSIONES GENERALES

La dinámica hidrológica que presentan los sistemas de planos de inundación, como es el caso de los lagos de Yahuarcaca, es el factor determinante que regula los cambios presentes en la comunidad perifítica. Para el período hidrológico de aguas altas, los procesos de colonización y sucesión de los organismos de cada una de las fracciones perifíticas se explican por el gran aporte de materia orgánica proveniente de las aguas del río Amazonas y del arrastre de nutrientes del plano de inundación. Ejemplo de esto es el favorecimiento de un mayor dominio bacteriano para las horas iniciales de este período, lo que agiliza la presencia de algas y protozoos en períodos de tiempo más cortos.

Se debem recalcar la importancia de los resultados de esta investigación para comprender mejor el papel de la comunidad perifítica, como una fuente primaria significativa de energía para los sistemas acuáticos lenticos. Se evidencian complejas relaciones de transferencia entre los organismos que la componen a lo largo del proceso de sucesión, pero a la vez este proceso se presenta en períodos tan cortos de tiempo que hace a esta comunidad una eficiente fuente de energía para el sostenimiento de las cadenas alimenticias presentes en este tipo de sistemas.

Aunque los resultados demuestran la importancia y función del perifiton como un todo, se recomienda una ampliación del esfuerzo de muestreo para futuras investigaciónes, con el objetivo de analizar la respuesta de esta comunidad a los cambios presentes durante un ciclo hidrológico. De esta forma se podrían establecer los procesos y tiempos de sucesión para cada período y describir las relaciones alimenticias que presentan las diferentes fracciones (bacterias, algas y protozoos) según la disponibilidad de nutrientes, sustratos y variaciones de los factores bióticos propios para cada momento hidrológico.