

## RASGOS MORFOLÓGICOS DEL FITOPLANCTON EN SEIS SISTEMAS LENÍTICOS DE LAS REGIONES AMAZÓNICA, ANDINA Y CARIBE DE COLOMBIA

MORPHOLOGICAL TRAITS OF PHYTOPLANKTON IN SIX LENTIC SYSTEMS OF THE AMAZONIAN, ANDEAN, AND CARIBBEAN REGIONS OF COLOMBIA

Esnedy Hernández-Atilano<sup>1, 7</sup>, Néstor J. Aguirre-Ramírez<sup>1, 8</sup>, Jaime A. Palacio-Baena<sup>1, 9</sup>, John J. Ramírez-Restrepo<sup>2, 10</sup>, Santiago Duque-Escobar<sup>3, 11</sup>, Cástor Guisande-González<sup>4, 12</sup>, Nelson Aranguren<sup>5, 13</sup>, Martha Mogollón<sup>6, 14</sup>

### Resumen

Se analizaron los rasgos morfológicos de volumen, dimensión lineal máxima y relación superficie: volumen del ensamblaje fitoplanctónico, de seis sistemas leníticos de diferente origen y morfología, entre ellos lagos de alta montaña y lagos de inundación de tierras bajas o ciénagas, ubicados en las regiones Amazónica, Andina y Caribe de Colombia. En este país, los estudios sobre la estructura de ensamblajes fitoplanctónicos abordados desde el punto de vista de los rasgos morfológicos son escasos y los pocos que se han adelantado se han desarrollado en sistemas de alta montaña, siendo muy escasos los de ciénagas. El objetivo de esta investigación fue analizar la variabilidad de los atributos morfológicos y en consecuencia las estrategias del fitoplancton asociado a seis sistemas leníticos. Se encontró que en ambientes someros, turbios y cálidos se presentaron organismos caracterizados por una alta relación S/V, presencia de organismos con mucílago, flagelos y células especializadas como aerótopos y heterocitos; en contraste, en ambientes profundos, claros y de menor temperatura predominó fitoplancton de mayor tamaño y con baja ocurrencia de rasgos categóricos o especiales, evidenciando diferencias morfológicas del ensamblaje del fitoplancton en sistemas condicionados por diferente origen, tipología e hidroclimatología.

*Palabras clave:* fitoplancton, morfología funcional, superficie, volumen

### Abstract

We analyzed the morphological features of volume, maximum linear dimension, and area: volume ratio of phytoplankton assemblages of six lentic systems of different origin and morphology, including mountain lakes and floodplain lakes, all located in the Amazonian, Andean, or Caribbean regions of Colombia. In Colombia, studies of the structure of phytoplankton assemblages conducted from the viewpoint of morphological traits are scarce and those that have been conducted have favored high mountain lakes, was very few conducted in floodplain lakes. The objective of this study was to analyze the variability of morphological attributes and strategies of phytoplankton in six lentic systems. We found that in shallow, turbid, and warm environments, organisms were characterized by a high S/V, and presented mucilage and specialized traits such as flagella, heterocites, and aerotopes: in contrast,

Recibido: noviembre 2011. Aceptado: abril 2012.

<sup>1</sup> Grupo de Investigación en Gestión y Modelación Ambiental (GAIA), Universidad de Antioquia. Medellín, (Antioquia), Colombia.

<sup>2</sup> Grupo de Investigación LimnoBasE, Universidad de Antioquia. Medellín, (Antioquia), Colombia.

<sup>3</sup> Instituto Amazónico de Investigaciones (IMANI), Universidad Nacional de Colombia. Leticia (Amazonas), Colombia.

<sup>4</sup> Facultad de Ciencias, Universidad de Vigo, Campus Lagoas-Marcosende. Vigo, España.

<sup>5</sup> Unidad de Ecología en Sistemas Acuáticos (UDES), Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Tunja (Boyacá), Colombia.

<sup>6</sup> Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas e Ingenierías, Universidad de Córdoba, Montería (Córdoba), Colombia. Correos electrónicos: <sup>7</sup> <esheat@udea.edu.co>, <sup>8</sup> <naguirre@udea.edu.co>, <sup>9</sup> <japalaci@udea.edu.co>, <sup>10</sup> <johnra77@yahoo.com>,

<sup>11</sup> <srduquee@unal.edu.co>, <sup>12</sup> <castor@uvigo.es>, <sup>13</sup> <nelson.aranguren@uptc.edu.co>, <sup>14</sup> <mmogollon24@hotmail.com >.

in deep, clear, or lower temperature environments, phytoplankton predominated that were large and with few categorical or special traits, revealing morphological differences in assemblages of phytoplankton from systems influenced by different sources, types, and hydroclimatology.

*Key words:* functional morphology, phytoplankton, surface, volume

## INTRODUCCIÓN

Los sistemas acuáticos tropicales están fuertemente influenciados por el régimen de lluvias el cual promueve cambios importantes en sus características limnológicas dependiendo de su origen y morfología (Bouvy et al. 2006, Thornton et al. 1990). Uno de los ecosistemas acuáticos existentes en Colombia son los lagos de inundación o ciénagas, los cuales poseen importantes variaciones asociadas a los cambios en los niveles limnimétricos; la teoría que explica el comportamiento de este tipo de sistemas es la del pulso de inundación, propuesta por Junk et al. (1989).

En las zonas ecuatorial y tropical, las condiciones de luz y temperatura son relativamente constantes, mientras que los regímenes pluviométricos varían ampliamente entre regiones. Uno de los ensamblajes que exhibe cambios estacionales de biomasa relacionados con las variaciones de estos factores es el fitoplancton, uno de los mayores productores primarios en muchos ecosistemas acuáticos, y en consecuencia, una importante fuente de alimento para muchos consumidores primarios.

Los rasgos funcionales del fitoplancton reflejan la interacción de los organismos con las características morfológicas y limnológicas del cuerpo de agua. Como resultado de esa interacción se condicionan formas biológicas o morfologías funcionales que no cambian fácilmente y se relacionan principalmente con la turbulencia del medio y la disponibilidad general de nutrientes (Modesto et al. 2002). En consecuencia, en el marco de la ecología funcional determinados grupos de especies podrían dominar un espacio y tiempo con

estrategias evolutivas o agrupamientos de rasgos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento que les garantizan de forma similar un mejor ajuste a una serie particular de condiciones ambientales (Roldán y Ramírez 2008). Este aspecto ha sido desarrollado ampliamente por los aportes de Reynolds (1984, 1988, 1995, 1997, 2006). Al respecto una línea de varias décadas de trabajo y orientada a la predicción de la composición del ensamblaje de especies, es la aplicación del enfoque fitosociológico, el cual fue planteado inicialmente por Margalef (1978, 1983). Posteriormente, Reynolds (1988) transfiere y adapta el concepto de ecología funcional al fitoplancton y propone tras varios intentos, una clasificación funcional de 31 asociaciones de algas fitoplanctónicas de agua dulce (Reynolds et al. 2002). La mayoría de estos grupos son polifiléticos, comparten rasgos adaptativos y van más allá de las fronteras taxonómicas constituyendo patrones de respuesta básicos a factores energéticos y de recursos, así como a aspectos morfométricos del sistema acuático, entre otros (Reynolds et al. 2002).

La aproximación funcional se originó históricamente, en el estudio de la vegetación terrestre y se fundamentó en la agrupación de las especies de acuerdo a su habilidad para capturar luz, nutrientes y retener recursos minerales (Grime 1979). Para el fitoplancton, estas posibilidades de agrupación se relacionan con diferencias en su morfología reflejadas en medidas como la superficie celular, el volumen celular y la dimensión lineal máxima, y en sus características fisiológicas tales como las tasas de crecimiento y de absorción de luz (Huszar y Caraco 1998).

Existen dos factores ambientales que limitan la realización del potencial para el crecimiento: **1)** la disponibilidad insuficiente de nutrientes esenciales de tal forma que la tasa de crecimiento está limitada por una cuota celular agotada de uno u otro de estos nutrientes; y **2)** la extensión de la mezcla turbulenta que transporta las algas verticalmente a través del gradiente lumínico y en ocasiones, más allá de la zona fótica. Es así como la limitación de nutrientes, los cambios de posición frecuentes e involuntarios de los individuos fuera de la zona eufótica, especialmente si estas ocasionan la destrucción de biomasa existente, representan una forma de disturbio (Roldán y Ramírez 2008).

Entre los hábitats pelágicos, la intensidad de los factores de estrés y disturbio varían enormemente, pues existe un espectro amplio de disponibilidad de nutrientes y un amplio ámbito de nutrientes potencialmente limitantes, así como diferentes tipos de mezcla del agua (desde amícticos hasta holomícticos continuos y sistemas polimícticos discontinuos) (Roldán y Ramírez 2008).

Dados los tamaños microscópicos de las algas planctónicas y la brevedad comparativa de las generaciones sucesivas de días o menos, el desarrollo periódico del estrés de nutrientes y de la variabilidad de la mezcla vertical representan las mayores influencias selectivas a las cuales el fitoplancton natural responde.

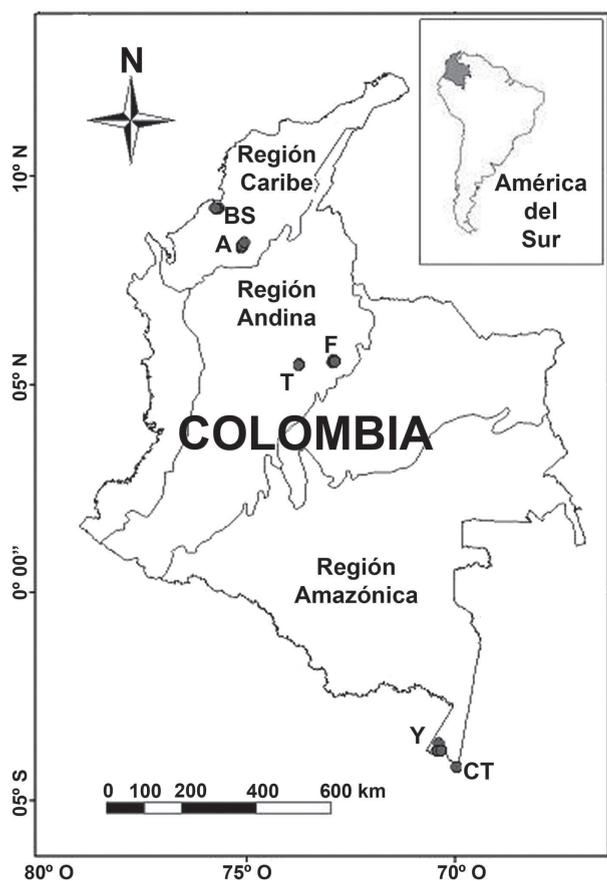
En ecosistemas con alta disponibilidad de nutrientes, predominan organismos oportunistas, de rápido crecimiento y reproducción, denominados *estrategas C*; en ecosistemas con limitación de nutrientes predominan los organismos tolerantes a este estrés o *estrategas S*; y en ecosistemas con cambios frecuentes en la calidad de luz debida generalmente a turbulencias predominan los *estrategas R* (Reynolds, 2006). En Colombia, los estudios sobre la estructura de ensamblajes fitoplanctónicos abordada desde el punto de vista de los rasgos morfológicos

son pocos, y entre estos, la mayoría se han desarrollado en sistemas de alta montaña y amazónicos (Roldán y Ramírez 2008), por lo cual este tipo de abordaje para lagos de planicie de inundación es escaso. El objetivo de este estudio fue analizar la variabilidad de los atributos morfológicos y las estrategias del fitoplancton asociado a seis sistemas lénticos, entre ellos lagos de alta montaña y lagos de inundación de tierras bajas ubicados en un gradiente geográfico comprendido entre las zonas Amazónica, Andina y Caribe de Colombia. Se postula específicamente que en ecosistemas someros, turbios y cálidos se presenten organismos caracterizados por una alta relación S/V, presencia de flagelos y células especializadas como aerótopos y heterocitos; en contraste, se espera que en ecosistemas profundos, claros y de menor temperatura predomine fitoplancton de mayor tamaño y con baja ocurrencia de rasgos categóricos o especiales.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio.** Los seis sistemas estudiados pertenecen a las zonas Amazónica, Andina y Caribe de Colombia. Al sur del país, en el departamento del Amazonas, están los lagos de inundación Correo, Tarapoto y Yahuaraca que representan ecosistemas leníticos de la región Amazónica colombiana. En la zona central del país, en el departamento de Boyacá, se presentan el lago o laguna de Tota y la laguna de Fúquene correspondientes a ecosistemas leníticos de alta montaña de la región Andina. En la zona más septentrional del país se localiza la región Caribe, y específicamente en el departamento de Córdoba, se ubica el conjunto de lagos de inundación o ciénagas de Ayapel y Bajo Sinú. La localización de estos sistemas leníticos se muestra en la figura 1.

**Diseño del muestreo.** En cada sistema se muestrearon en la zona limnética del espejo principal entre dos y ocho estaciones durante



**Figura 1.** Localización de los seis sistemas leníticos colombianos estudiados (BS = complejo cenagoso del Bajo Sinú; A = ciénaga de Ayapel; T = lago de Tota; F = laguna de Fúquene; Y = lago Yahuaraca; CT = lagos Correo y Tarapoto)

tres a cuatro periodos climáticos en una serie anual entre los años 2005 y 2007. A excepción del complejo cenagoso del Bajo Sinú, en todos los sistemas se realizaron cuatro muestreos durante diferentes épocas climatológicas. En cada estación la toma de muestras se efectuó con una botella tipo Van Dorn y a tres profundidades: subsuperficie, profundidad del disco Secchi y tres veces la profundidad del disco de Secchi.

**Variables hidroclimatológicas.** La información mensual de precipitación, brillo solar y radiación ultravioleta (banda 305 nm), fue obtenida de mapas correspondientes a los meses de muestreo y del banco de datos de las diferentes estaciones climatológicas del Instituto de Hidrología,

Meteorología y Estudios Ambientales (**IDEAM**) en las regiones Amazónica, Andina y Caribe. Estos registros fueron obtenidos por los grupos de Investigación en Gestión y Modelación Ambiental (**GAIA**), Universidad de Antioquia; Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (**Sinchi**), Universidad Nacional de Colombia (Cañón y Rodríguez 2002). El brillo solar (sol/día/mes) corresponde al número de horas de sol (brillo solar) que en promedio inciden durante un día de cada mes sobre la superficie. La intensidad energética de la radiación ultravioleta (UV, W/cm<sup>2</sup> nm) con longitud de onda de 305 nm, comprende a la radiación UV que en promedio incide sobre un área de un cm<sup>2</sup> alrededor del mediodía durante un día de cada mes.

**Análisis de las muestras.** En cada lago y profundidad fueron medidas in situ las variables conductividad eléctrica (μS/cm), oxígeno disuelto (mg/l O<sub>2</sub>), pH, profundidad máxima (m), profundidad Secchi (m) y temperatura del agua (°C). Adicionalmente, fueron tomadas muestras de agua para el análisis de las concentraciones amonio (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>), de nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>), nitrito (NO<sub>2</sub><sup>-</sup>), ortofosfato (PO<sub>4</sub><sup>-3</sup>) y silicato (SiO<sub>2</sub>). Las muestras de agua para los análisis de nutrientes fueron previamente pasadas por filtros de fibra de vidrio de 0,45 μm. Las concentraciones de nutrientes fueron establecidas en un autoanalizador BRAN + LUEBBE AAIII Norderstedt, Alemania.

El fitoplancton fue contado por medio de campos al azar usando la técnica de Utermöhl (1958). Las muestras fueron examinadas con una magnificación de 400X y fueron contados hasta 30 campos, posteriormente se verificó si la curva de rarefacción cumplió la asintota en cada caso. Se consideró el alga como unidad (unicélulas, colonia, cenobio o filamento). Las dimensiones del organismo individual incluyendo dimensión lineal máxima (**DLM**), superficie (**S**) y volumen (**V**) fueron calculadas de acuerdo a las ecuaciones geométricas de Hillebrand et al. (1999). En total se analizaron

243 muestras y en cada una de ellas se midieron 10 individuos de cada morfotipo con el fin de obtener las dimensiones promedio de DLM, S y V. La biomasa fue estimada como biovolumen y calculada como el volumen celular individual de los morfotipos multiplicada por la concentración de individuos. Para organismos coloniales con mucilago, los cálculos de S y V fueron hechos para las colonias enteras incluyendo el mucilago, tal como es sugerido en la metodología para morfología funcional (Kruk et al. 2010).

### **Procesamiento y análisis de la información.**

Se calcularon la media aritmética y el coeficiente de variación de Pearson para las variables ambientales. Se construyeron cajas esquemáticas para describir la dispersión de cada rasgo morfológico entre sistemas y una tabla con los promedios de estos rasgos discriminados por división taxonómica para cada sistema lenítico estudiado. Para establecer el grado de relación entre el grupo de rasgos morfológicos y el grupo de parámetros ambientales se realizó un análisis de redundancia canónica (**RDA**) usando el *software* CANOCO 4.0 (Ter Braak y Šmilauer, 1998). La significancia de las variables ambientales que explicarían la varianza de los rasgos morfológicos en el RDA fue efectuada mediante la prueba de Monte Carlo con 499 permutaciones (Ter Braak 1995). Las variables que fueron consideradas en el análisis presentaron un valor  $p < 0,05$  y un factor de inflación  $< 20$ . Las matrices fueron estandarizadas y transformadas a  $\log_{10}(x + 1)$ .

Con el fin de demostrar que las medidas y el límite geométrico de las unidades fitoplanctónicas estudiadas fue correcto, se elaboró un plot de la dimensión lineal máxima en función de la relación superficie/volumen (**S/V**) (Lewis 1976), posteriormente, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (**MDS**) y como medida de distancia se utilizó el índice de Jaccard para cada uno de los rasgos morfológicos del fitoplancton usando las divisiones taxonómicas,

esta representación permitió diferenciar la distribución o agrupación de los sistemas según la morfología del ensamblaje, el análisis fue ejecutado en el programa Statistica versión 6.0.

## **RESULTADOS**

Las principales diferencias entre los sistemas estuvieron representadas por la precipitación regional, la temperatura del agua, la profundidad máxima y la profundidad Secchi (tabla 1). Los lagos de inundación amazónicos, y especialmente, las ciénagas del Caribe se caracterizaron por presentar la mayor turbiedad ( $DS < 0,44$  m) y temperatura ( $> 27$  °C), así como la menor profundidad media (2-3 m de  $Z_{max}$  entre estaciones y períodos de muestreo). Los dos sistemas leníticos de la región Andina presentaron temperaturas medias entre 15,9-18,1 °C, y difieren en profundidad y transparencia, el lago de Tota registró una profundidad media de 36,42 m y una transparencia Secchi de 6,71 m, mientras la laguna de Fúquene registró valores promedio de 2,66 m de profundidad y 1,28 m de transparencia, respectivamente (tabla 1).

El pH osciló entre 6,7 y 7,7 unidades indicando aguas ligeramente neutras a básicas. En contraste, la conductividad eléctrica fluctuó entre 34 y 480  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , con valores superiores y variables al interior de los lagos de inundación amazónicos (tabla 1). Aunque las concentraciones de nitrógeno y fósforo fueron generalmente bajas, los mayores niveles de amonio, nitrato y ortofosfato se cuantificaron en la ciénaga de Ayapel en el Caribe con valores medios moderadamente bajos e inferiores a 2,1  $\mu\text{M}/\text{l}$ . En todos los sistemas la concentración de amonio fue mayor a la de nitrato, especialmente en la ciénaga de Ayapel. La concentración media del dióxido de sílice fue superior en los lagos de inundación donde fluctuó entre 104,11 y 210,38  $\mu\text{M}/\text{l}$ , en contraste, los sistemas de alta montaña registraron concentraciones menores (19,67-75,17  $\mu\text{M}/\text{l}$ ) (tabla 1).

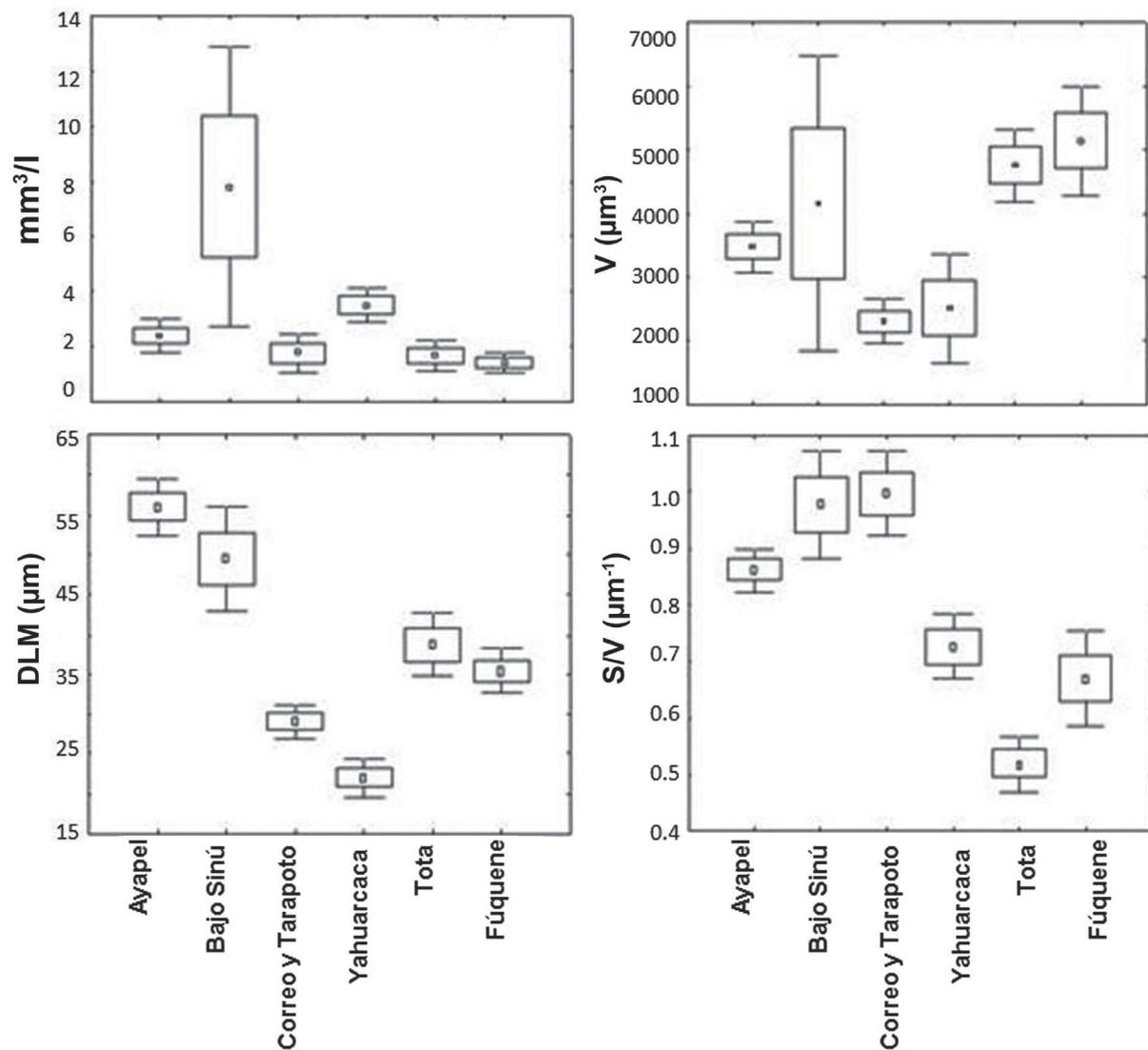
**Tabla 1.** Valores de la media aritmética ( $\bar{x}$ ) y del coeficiente de variación (CV) para las variables ambientales consideradas en cada sistema lenfítico colombiano estudiado (CC = ciénagas del Caribe; LIA = lagos de inundación del Amazonas; LA = lagos de los Andes; msnm = altitud; mm = precipitación en mm; UV = radiación ultravioleta; bs = brillo solar; Zmax = profundidad máxima en m; DS = profundidad Secchi en m; T = temperatura en °C; O<sub>2</sub> = oxígeno disuelto; Cd = conductividad en  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ; Cla = clorofila *a* en  $\mu\text{g}/\text{l}$ )

Sistema	mm	UV	bs	Zmax	DS	T	O <sub>2</sub>	pH	Cd	$\mu\text{M}/\text{l}$				Cla		
										NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>		SiO <sub>2</sub>	
CC: Ayapel (23 msnm) n = 34	$\bar{x}$	294,12	7,50	5,00	3,14	0,48	31,78	5,22	6,74	34,11	2,10	0,28	16,41	1,69	126,57	1,15
	CV	46,59	0,00	10,29	43,31	53,58	5,03	21,07	4,84	30,49	81,26	43,52	60,98	104,49	40,63	68,80
CC: Bajo Sinú (20 msnm) n = 26	$\bar{x}$	133,92	6,69	5,50	2,02	0,44	31,04	6,16	7,51	262,04	1,31	0,20	3,81	0,68	104,11	5,72
	CV	45,59	11,63	0,00	17,89	68,64	3,55	41,03	9,98	29,71	97,21	56,91	111,92	291,50	82,53	44,11
LIA: Correo y Tarapoto (90 msnm) n = 39	$\bar{x}$	305,79	7,50	4,32	6,79	0,83	29,24	4,76	7,18	479,96	0,25	0,18	5,15	1,18	139,24	3,91
	CV	59,10	11,85	19,05	37,84	17,88	6,35	47,73	7,11	118,90	59,62	34,90	95,71	67,87	62,74	66,39
LIA: Yahuaraca (82 msnm) n = 55	$\bar{x}$	322,37	7,45	4,23	4,56	1,02	29,67	2,91	7,50	347,97	0,38	0,18	5,05	1,02	210,38	5,03
	CV	55,12	10,47	19,56	48,12	23,43	5,18	31,99	10,76	106,46	96,85	44,69	75,31	124,78	44,97	62,71
LA: Tota (3.015 msnm) n = 59	$\bar{x}$	16,99	10,50	5,26	36,42	6,71	15,90	5,57	7,70	99,53	0,38	0,06	1,46	0,28	19,67	0,88
	CV	27,63	11,86	15,91	32,47	19,94	4,16	9,91	4,32	6,09	137,89	88,50	159,61	227,72	63,17	124,97
LA: Fúquene (2.550 msnm) n = 30	$\bar{x}$	16,98	10,47	5,27	2,66	1,28	18,13	4,38	7,61	123,98	0,45	0,07	3,30	1,08	75,17	1,64
	CV	28,54	12,16	16,30	52,29	43,51	11,59	37,22	5,99	7,71	117,22	41,53	201,00	129,30	107,05	93,79

La clorofila *a* osciló entre 0,88 y 5,72  $\mu\text{g/l}$  (tabla 1), concentraciones que corresponden a sistemas oligotróficos (Ayapel, Tota y Fúquene) y mesotróficos (Bajo Sinú, Correo-Tarapoto y Yahuaracaca) según Salas y Martino (1999) para lagos cálidos tropicales.

El mayor valor medio del porcentaje del biovolumen de la comunidad de algas fue registrado en las ciénagas del Bajo Sinú,

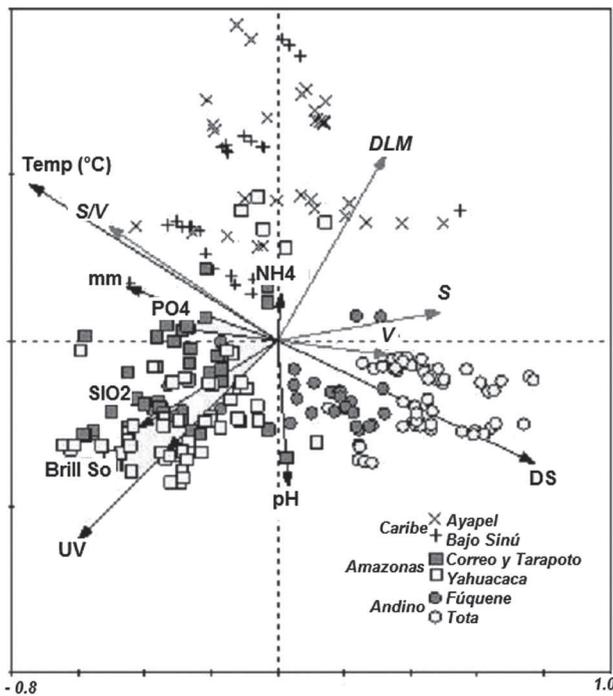
mientras el volumen medio de los organismos fue mayor en los lagos inundables de la región Amazónica. Por su parte, la DLM media presentó mayores valores en las planicies de inundación del Caribe. Los mayores valores para la relación S/V fueron registrados en las ciénagas del Caribe y el lago inundable amazónico Correo-Tarapoto, mientras el menor fue exhibido en el lago de Tota de la región Andina (figura 2).



**Figura 2.** Rasgos morfológicos del fitoplancton de los seis sistemas leníticos estudiados (MLD = dimensión lineal; S/V = relación superficie/volumen; V = volumen;  $\text{mm}^3/\text{l}$  = biovolumen)

**Tabla 2.** Porcentaje de biovolumen y promedio de los rasgos morfológicos por división taxonómica de los seis sistemas leníticos colombianos estudiados (CC = ciénagas del Caribe; LIA = lagos de inundación del Amazonas; LA = lagos de los Andes)

Rasgo morfológico	División	CC		LIA		LA	
		<i>Ayapel</i>	<i>Bajo Sinú</i>	<i>Correo y Tarapoto</i>	<i>Yahuaracaca</i>	<i>Tota</i>	<i>Fúquene</i>
% biovolumen (mm <sup>3</sup> /l)	CYANOBACTERIA	27,85	82,03	0,34	1,18	0,29	0,01
	EUGLENOPHYTA	3,02	0,90	16,83	56,42	0,00	69,17
	CHLOROPHYTA	3,85	3,49	1,20	0,48	67,16	8,27
	BACILLARIOPHYTA	29,39	5,08	38,16	4,82	25,02	5,03
	DINOPHYTA	34,87	1,88	0,43	0,95	7,47	14,19
	CRYSOPHYTA	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	CRYPTOPHYTA	0,69	6,60	42,61	36,10	0,06	3,32
	XANTOPHYTA	0,06	0,01	0,43	0,04	0,00	0,00
Volumen medio (µm <sup>3</sup> )	CYANOBACTERIA	2.390,80	8.494,38	366,38	1.399,58	8.991,43	43,96
	EUGLENOPHYTA	3.267,92	2.075,93	2.357,28	2.672,18	0,00	6.812,59
	CHLOROPHYTA	2.387,73	650,71	1.332,26	517,40	4.030,19	3.105,81
	BACILLARIOPHYTA	4.372,85	2.528,43	8.235,60	4.369,16	4.876,99	4.297,06
	DINOPHYTA	14.600,16	17.483,94	7.236,85	1.748,62	19.324,89	16.330,06
	CRYSOPHYTA	858,34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	CRYPTOPHYTA	529,96	589,23	2.145,32	1.745,68	1.950,22	1.457,64
	XANTOPHYTA	1.277,82	1.603,80	1.814,78	369,93	0,00	0,00
DLM medio (µm)	CYANOBACTERIA	69,36	89,90	23,40	136,40	43,37	20,56
	EUGLENOPHYTA	55,46	28,76	23,99	20,45	0,00	32,35
	CHLOROPHYTA	35,50	27,78	31,75	17,15	34,95	36,69
	BACILLARIOPHYTA	61,32	32,37	97,53	39,05	34,73	46,68
	DINOPHYTA	53,96	72,05	35,72	23,66	126,40	60,11
	CRYSOPHYTA	38,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	CRYPTOPHYTA	14,83	16,02	18,96	17,51	20,33	17,45
	XANTOPHYTA	112,97	59,18	55,87	51,68	0,00	0,00
Razón S:V media (µm <sup>-1</sup> )	CYANOBACTERIA	0,94	0,85	2,17	0,98	0,22	2,52
	EUGLENOPHYTA	0,71	0,69	0,64	0,62	0,00	0,51
	CHLOROPHYTA	1,37	2,01	1,79	1,74	0,53	0,90
	BACILLARIOPHYTA	0,73	0,66	0,41	0,74	0,38	0,39
	DINOPHYTA	0,21	0,19	0,34	0,56	1,12	0,21
	CRYSOPHYTA	0,79	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	CRYPTOPHYTA	0,64	0,70	0,80	0,72	0,40	0,45
	XANTOPHYTA	0,48	0,67	0,64	0,74	0,00	0,00



**Figura 3.** Análisis de redundancia canónica utilizando los rasgos morfológicos y parámetros ambientales en los seis sistemas leníticos estudiados. Las líneas de color gris representan los rasgos morfológicos estudio (**MLD** = dimensión lineal; **S/V** = relación superficie/volumen) y las líneas de color negro las variables ambientales (**Zmax** = profundidad máxima; **DS** = profundidad disco Secchi; **Temp** = temperatura; **mm** = precipitación;  $\mu\text{S/cm}$  = conductividad;  $\text{SiO}_2$  = concentración de dióxido de silice)

En términos del volumen se observó que las algas de mayor tamaño pertenecen a las divisiones Bacillariophyta, Cyanobacteria y Dynophyta, las cuales estuvieron principalmente representadas por colonias mucilaginosas en el complejo del Bajo Sinú (tabla 2).

En cuanto a la DLM media, presentó los mayores valores en las divisiones Bacillariophyta, Cyanobacteria y especialmente, Dinophyta. Ejemplo de algunos organismos con importante DLM fueron los conformados por colonias como *Microcystis auriginosa* y los pertenecientes a formas filamentosas o flageladas como *Oscillatoria* y *Ceratium hirundinella*.

Con respecto a la relación S/V media, clorofíceas y cianobacterias tendieron a presentar mayor valor en los lagos de inundación tanto del Caribe como el Amazonas, esta misma tendencia fue registrada en laguna andina de Fúquene (tabla 2).

El análisis de redundancia canónica incluyó los rasgos morfológicos, las variables ambientales y los seis ambientes (figura 3).

En el test de Monte Carlo, tanto en el primer eje como en todos los ejes canónicos el análisis fue significativo ( $p < 0,002$ ). El porcentaje acumulado de la inercia total explicó el 34% de la variación de los rasgos en relación a los parámetros ambientales, este valor fue representado por la traza o suma de todos los ejes canónicos (tabla 3). El eje 1 (0,644) en su parte positiva se mostró altamente influenciado por la profundidad Secchi la cual se encuentra levemente relacionada con el vector del volumen, asociados a estos vectores se encuentran los ambientes andinos, especialmente el lago de Tota; el vector que representa la DLM se encuentra asociado a la ciénaga de Ayapel.

El eje 2 (0,613) asoció la relación S/V con la temperatura y relativamente la precipitación, estos vectores se encuentran ubicados entre los grupos que conforman las planicies de inundación del Caribe y los lagos de inundación amazónicos, los cuales fueron influenciados por el vector de la radiación UV, el brillo solar y la concentración de sílice (figura 3).

Al analizar el porcentaje de varianza explicado por cada una de las variables significativas por el test de Monte Carlo (tabla 4), se observó que las variables con porcentaje mayor de explicación fueron la temperatura y la radiación UV, las cuales contribuyeron con un 41,18 y 32,35%, respectivamente, en contraste, la concentración de ortofosfatos y sílice representaron los valores menores con un 2,94% cada uno (tabla 4).

**Tabla 3.** Análisis de redundancia canónica entre los cocientes de los pigmentos en respuesta a las variables ambientales de los seis sistemas lentíticos colombianos estudiados

<i>Ejes</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>Varianza total</i>
Autovalores	0,189	0,149	0,003	0,000	1
Correlaciones rasgos-ambiente	0,644	0,613	0,151	0,075	
% varianza acumulada, relación rasgos-ambiente	55,400	99,100	100,000	100,000	

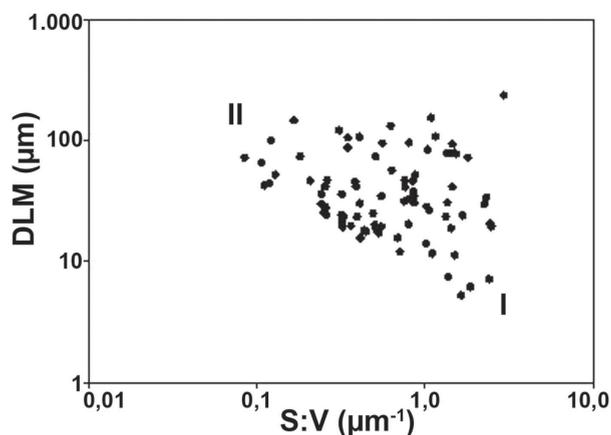
Test de significancia de todos los ejes canónicos Traza = 0,34; F-ratio = 13,36; p-valor = 0,002

**Tabla 4.** Valores lambda ( $\lambda$ ), significancia (**P**) y porcentaje de varianza explicada (**% ve**) por las variables significativas en el test de Monte Carlo para los seis sistemas lentíticos colombianos estudiados [(**T** = temperatura en °C; **UV** = radiación ultravioleta; **bs** = brillo solar; **DS** = profundidad Secchi en m; **NH<sub>4</sub><sup>+</sup>** = amonio; **mm** = precipitación en mm; **SiO<sub>2</sub>** = sílice; **PO<sub>4</sub>** = fosfatos)]

<i>Variables</i>	$\lambda$	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>% ve</i>
T	0,14	0,002	38,55	41,18
UV	0,11	0,002	37,33	32,35
bs	0,03	0,002	7,57	8,82
DS	0,01	0,002	5,10	2,94
pH	0,02	0,010	4,50	5,88
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	0,01	0,024	3,68	2,94
mm	0,00	0,038	2,72	0,00
SiO <sub>2</sub>	0,01	0,024	3,02	2,94
PO <sub>4</sub>	0,01	0,048	2,88	2,94

En la figura 4, se representaron los valores medios de las unidades fitoplanctónicas cuantificadas y medidas en cuanto a sus DLMs contra la relación S/V. Según Lewis (1976), este esquema demuestra el límite geométrico representado por una disminución de la relación S/V de formas esféricas contra el incremento del diámetro o la DLM. Las células de tipo unicelular esféricas (como morfotipos

de los géneros *Cosmarium*, *Cryptomonas*, *Lepocinclis*, *Phacus*) corresponden a la categoría **I** y coloniales de mayor diámetro (como *Coelosphaerium* sp., *Microcystis* sp., *Sphaerocystis* sp., *Woronichinia* sp.) están relacionadas a la categoría **II**, todas las otras formas se ubican por encima de este límite geométrico y corresponden a formas más distorsionadas con respecto a la esfera, como *Anabaena* sp., *Cylindrospermopsis* sp., *Planktothrix* sp. y *Raphidiopsis* sp.



**Figura 4.** Log/log entre la dimensión lineal máxima (**DLM**) y la relación superficie/volumen (**S/V**) de 87 morfotipos fitoplanctónicos estudiados en los seis sistemas lentíticos estudiados

Los análisis de escalamiento multidimensional realizados a cada uno de los parámetros morfológicos del fitoplancton (figura 5), muestran que en todos los casos el estrés fue menor de 0,025, indicando una óptima agrupación. Es decir, los rasgos morfológicos del fitoplancton permiten discriminar los diferentes sistemas leníticos estudiados. En la figura 5, se encuentra la representación de las dos primeras dimensiones de los análisis de escalamiento multidimensional realizados para cada uno de los rasgos morfológicos del fitoplancton. Según el biovolumen, existe una importante separación entre grupos de sistemas leníticos amazónicos, andinos y del Caribe. Al respecto, se puede asumir que la laguna de Fúquene guarda mayor grado de aproximación con los lagos amazónicos, mientras que los lagos del Caribe son separados del resto del grupo.

En relación al volumen también se notó claramente la separación de sistemas leníticos, entre ellos se destacaron los sistemas del Caribe (Ayapel y Bajo Sinú), los cuales discriminan su posición en torno a la relación de los grupos taxonómicos de mayor volumen, por ejemplo, para el caso del Bajo Sinú, el volumen se encontró asociado al grupo de las cianobacterias.

La DLM también permitió evidenciar la segregación de los ambientes, al usar este rasgo los ambientes amazónicos (Correo-Tarapoto y Yahuaraca) registraron mayor proximidad asociada a la división Euglenophyta. En contraste, los lagos de inundación Ayapel y Bajo Sinú presentaron una importante separación, situación similar para los sistemas andinos (Fúquene y Tota). Al utilizar el rasgo de la relación S/V se diferenciaron nuevamente los lagos, guardando mayor grado de aproximación los sistemas del Amazonas y el Caribe.

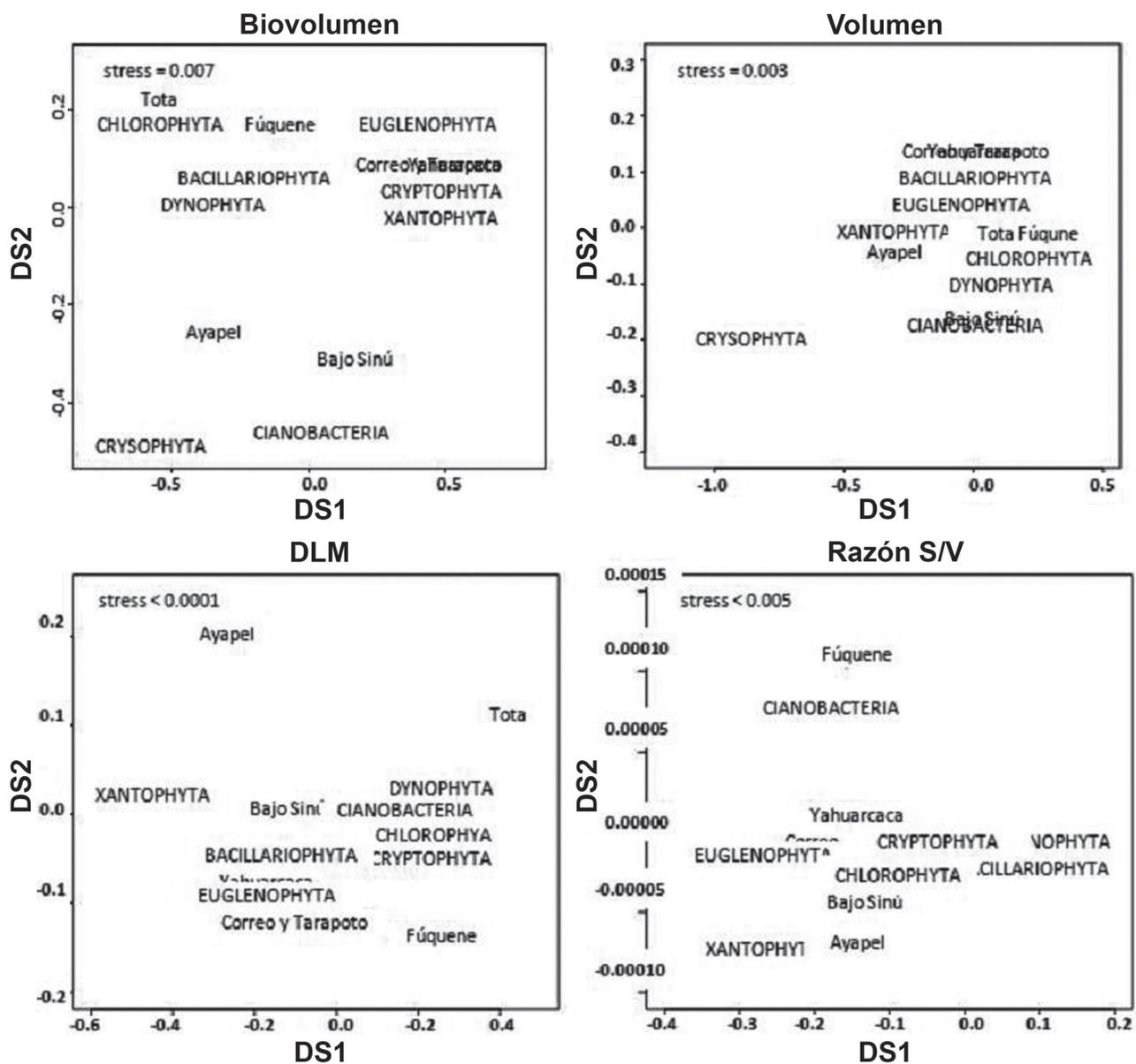
## DISCUSIÓN

En este trabajo se demostró que el análisis de rasgos morfológicos permitió un análisis objetivo

de la ecología de los organismos explicada en relación a diferentes condiciones ambientales.

Las principales diferencias ambientales entre los sistemas estudiados estuvieron representadas por profundidad, régimen de precipitación, temperatura y transparencia Secchi debido a que los lagos tropicales estudiados se encuentran localizados en tres regiones geográficas influenciados por diferente altitud y origen, en consecuencia presentan distinta hidroclimatología y morfometría. También se observaron diferencias locales entre los sistemas estudiados ubicados en una misma región, tal como se evidenció en los sistemas estudiados de alta montaña donde influenciados por la misma altitud y temperatura se encuentran un lago profundo y transparente (lago de Tota) y una laguna somera y turbia (laguna de Fúquene).

La temperatura local en regiones tropicales presenta baja oscilación anual, sin embargo, se puede encontrar variación de este parámetro al contrastar sistemas ubicados en diferente altitud, tal como el caso de estudio, donde el rango de temperatura varió entre 18,1 a 31,8 °C en relación a una altitud de 3.000 a 22 m, respectivamente. Según la ubicación y el tipo de sistema estudiados, los ambientes se diferencian en profundidad máxima, profundidad Secchi, régimen precipitación y temperatura. Estas y otras variables registraron variaciones entre sistemas y al interior de ellos y al considerar la estacionalidad representada por los períodos de muestreo, los lagos de inundación son el tipo de sistema que mayor grado de variación registra en torno a este factor. Las ciénagas ubicadas en la región Caribe, fueron los sistemas leníticos más turbios, cálidos y menos profundos, mientras los sistemas de la alta montaña presentaron menores temperaturas y debido a su origen tectónico-glacial, el lago de Tota fue el más profundo y de mayor transparencia, en contraste, la laguna de Fúquene fue somera y turbia.



**Figura 5.** Representación de las dos primeras dimensiones de los análisis de escalamiento multidimensional realizados para cada uno de los rasgos morfológicos del fitoplancton de los seis sistemas leníticos estudiados

Las diferencias en la temperatura están asociadas a la ubicación altitudinal. Las ciénagas de la región Caribe se ubican a una altitud de 20 m con temperaturas ambientes superiores a los 28 °C y corresponden a zonas de bosque seco tropical. El régimen de distribución de la precipitación es de tipo unimodal y fluctúa entre 2.000 y 2.500 mm/

año (Aguirre et al. 2005, IGAC 1986). El régimen de precipitación en la región del Amazonas, al sur de Leticia, es unimodal y fluctúa entre 3,216 y 4,276 mm/año (Rangel et al. 1997). Por su parte los sistemas de alta montaña ubicados a altitudes entre 2.543 y 3.015 m, corresponden a zonas de vida [bh-T, según Holdridge (1978)], y en

consecuencia la temperatura ambiente no supera los 19 °C (Donato 2001). Su precipitación anual corresponde a 2,000 mm (Rangel et al. 1997).

No se observaron variaciones importantes de la temperatura al interior de los sistemas y en contraste, la precipitación varió significativamente como resultado de la hidroclimatología, especialmente en las ciénagas y lagos de inundación ubicados en las regiones del Amazonas y del Caribe donde la precipitación mensual osciló entre 40 y 537 mm durante los períodos de estudio.

Con respecto a la relativa estabilidad de la temperatura y la dinámica en el régimen de precipitación, al considerar que el régimen isotérmico del trópico es uno de los principales factores que favorece la estabilidad de los sistemas biológicos, se enmascara el papel condicional que juegan otros aspectos hidroclimáticos, de los cuales el régimen estacional de las lluvias que actúa como factor de ordenamiento temporal de los procesos, es uno de los mayores responsables de la inestabilidad o la heterogeneidad en las condiciones ambientales. Este efecto ha sido observado en comunidades como el fitoplancton, presentando diferentes etapas de sucesión según la estacionalidad de las lluvias (Duque y Donato 1992).

En contraste a las ciénagas o planicies de inundación del Caribe y los lagos de inundación del Amazonas, los lagos estudiados de la región Andina registraron menores concentraciones de  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{PO}_4^{-3}$  y  $\text{SiO}_2$ . Al respecto, ha sido registrado que los lagos andinos, especialmente aquellos libres de contaminación, están relacionados con bajas concentraciones de formas inorgánicas de nitrógeno, mientras que valores superiores a 3  $\mu\text{mol/l}$  de fósforo total pueden llegar a ser registrados debido a la fracción inorgánica particulada procedente de rocas volcánicas y sedimentos aluviales de los Andes (Gibbs 1970). La tendencia en la limitación de nitrógeno y el enriquecimiento de

fósforo en suelos aluviales y sistemas acuáticos de América del Sur han sido comunicados por Capblancq y Catalan (1994), Payne (1986) y Zaret et al. (1981).

Otra variable contrastante entre lagos de inundación y ambientes de alta montaña fue el sílice, el cual a pesar de estar presente en rocas de origen sedimentario o magmático, presentó valores menores en los lagos andinos con respecto a los lagos de inundación amazónicos y las ciénagas del Caribe, sistemas que reciben un importante drenaje por parte del recorrido de los ríos que han congregado aguas de origen andino ricas en sílice. En relación al estado trófico, la clorofila *a* osciló entre concentraciones que corresponden a sistemas oligotróficos (Ayapel, Fúquene y Tota) y mesotróficos (Bajo Sinú, Correo-Tarapoto y Yahuaraca) según la clasificación trófica para lagos cálidos tropicales de Salas y Martino (1990).

Las especies de fitoplancton han desarrollado mecanismos estratégicos particulares que comprenden diferentes tipos de adaptaciones, entre ellas la morfología celular brinda habilidades para sobrevivir ante permutaciones de bajo a estrés alto de nutrientes y luz condicionadas por perturbaciones físicas (Reynolds 1988).

Entre los factores ambientales que limitan el crecimiento exponencial del fitoplancton, están la disponibilidad de nutrientes y la profundidad de la mezcla que transporta las algas verticalmente a lo largo del gradiente lumínico (Reynolds 1988). Al respecto la utilización de los criterios morfológicos en cada uno de los sistemas estudiados, permitió evidenciar que la DLM y la relación S/V media registraron mayor incidencia en la mayoría de los lagos de inundación mientras menores valores medios de la relación superficie/volumen fueron registrados en los lagos de alta montaña, en especial, en el lago de Tota.

Las adaptaciones ecológicas trascienden las fronteras taxonómicas, muestra de ello fue la mezcla de diferentes morfotipos pertenecientes a distintas divisiones dentro de similares niveles de organización (unicelulas, colonias), las dimensiones morfológicas expresaron diferencias entre sistemas y representan mecanismos funcionales que capacitan a los organismos para sobrevivir bajo condiciones de disturbio o estrés (Reynolds 1988).

Por medio de los resultados se dedujo que un sistema con mayor transparencia y probablemente con mayor estabilidad en la zona eufótica (disminución de la mezcla) favorece a las especies de tamaño moderado, estas especies podrían ser caracterizadas en este estudio por un volumen relativamente menor y tienden a presentar S/V medias; las unicelulas de menor tamaño tendrían la capacidad de recolectar luz y de incorporar nutrientes rápidamente, sin embargo, representan los organismos más susceptibles a la herbivoría (Roldán y Ramírez 2008).

Los organismos de mayor tamaño, los cuales fueron registrados en el Bajo Sinú se caracterizaron por altos volumen y razón S/V, lo cual repercute en una tasa metabólica relativamente baja y susceptibilidad a la limitación de luz, sin embargo, su baja tasa de crecimiento es compensada por evasión a la herbivoría debido a su gran tamaño, adicionalmente, presentan alta capacidad para el almacenamiento de nutrientes.

Los lagos de inundación del Amazonas y el Caribe se encontraron representados por una combinación de organismos de talla baja a moderada, son tolerantes al transporte turbulento frecuente o continuo a través del gradiente de luz por lo que pueden denominarse como ruderales o tolerantes al disturbio según Grime (1979). Adicionalmente, presentan morfologías que preservan una alta razón S/V, lo que en consecuencia deriva una actividad metabólica

considerable y un crecimiento potencial elevado. Dependen de altos coeficientes de mezcla para compensar pérdidas por hundimiento y están adaptadas a muchas perturbaciones físicas, tolerantes a poca luz y temperaturas bajas, gracias a su S/V alta son capaces de explotar óptimamente los nutrientes y variaciones del gradiente lumínico. Este tipo de estrategias se ajusta con la dinámica de los lagos de inundación, fuertemente caracterizados por columnas de agua mezcladas, someras y turbias; lo cual influencia la morfología del fitoplancton con altas relaciones S/V especialmente en la ciénaga de Ayapel y el lago de inundación de Correo y Tarapoto, sistemas de baja transparencia.

En común uno de los grupos que predominó en lagos de inundación del Amazonas y el Caribe corresponden a las Euglenophyta. Al respecto, Modesto et al. (2002) encontraron que en lagos cálidos como los de la región de la Amazonia predominan especies con células de tamaño regular, con aparato locomotor o con alargamiento de sus apéndices y favorecidas por la temperatura del agua ( $\approx 25$  °C). El desarrollo de un aparato locomotor o del alargamiento de los apéndices y el aumento del tamaño presenta una ventaja competitiva en este medio por la posibilidad de regular la posición vertical y disminuir el consumo por herbívoros (Reynolds 1997).

Adicionalmente, Modesto et al. (2002), observaron que en lagos de la Amazonia la tendencia a mayores valores en la dimensión fractal de las especies refleja la considerable irregularidad de las formas, particularmente de organismos pertenecientes a las divisiones Chlorophyta y Euglenophyta. La mayor parte de los morfotipos fitoplanctónicos de estos grupos presentan flagelos, ornamentaciones o apéndices; estas proyecciones influyen en el aumento en el valor de la dimensión fractal, manifestando un grado de irregularidad en la forma que adopta el organismo para adaptarse a las variaciones del medio (Margalef 1998, Percival 1985).

En las planicies de inundación, especialmente las del Caribe (Ayapel y el Bajo Sinú), el sistema con reducida transparencia asoció en mayor porcentaje la presencia de morfotipos del grupo de las cianobacterias. Esta respuesta se explica por las propiedades morfológicas relacionadas con las formas atenuadas (caso Ayapel), tal como filamentos, los cuales permiten obtener posiciones óptimas en un plano de dimensión en las capas del agua incrementando su área de captación de luz y nutrientes. Asimismo, es probable que la mezcla promueva el crecimiento de especies exitosas de rápida generación debido a su pequeño tamaño, propiedades que favorecen una superficie de rápido intercambio tal como se presenta en las diatomeas (Bacillariophyceae) grupo que también fue predominante en el sistema de Ayapel.

En relación al cociente S/V, las adaptaciones de los morfotipos fitoplanctónicos pueden dividirse en dos tendencias: **a)** aquellas morfotipos de formas grandes o deformadas con una relación S/V pequeña, características que se vieron representadas en morfotipos de las divisiones Chlorophyta y Euglenophyta; **b)** la segunda tendencia, corresponde a las formas pequeñas con alta relación S/V, características morfológicas que propician tasas altas de renovación.

En el estudio fue notable que los lagos de inundación Correo y Tarapoto (Amazonas) y Bajo Sinú (Caribe), fueron los sistemas con mayor valor promedio en la relación S/V. En contraste, entre los lagos andinos hubo lugar a diferencias, ya que en el lago de Tota se registró menor promedio de la relación S/V mientras en la laguna de Fúquene, el valor registrado fue similar al del lago amazónico Yahuaraca. Al respecto, la principal diferencia observada por los datos de este estudio entre la laguna de Fúquene y el lago de Tota, es representada por la transparencia, ya que la laguna de Fúquene presentó un valor máximo promedio de 1,28 m y el lago de Tota alcanzó un valor promedio 6,71 m.

Si bien en el análisis de redundancia el vector que representa la relación S/V se encuentra mejor relacionado con la temperatura y a su vez asociados a estos factores se encuentran los lagos de inundación, la distribución de los rasgos morfológicos con respecto a Fúquene guarda mayor similitud con los lagos de inundación del Amazonas y el Caribe representados por una combinación de organismos ruderales. Al respecto Modesto et al. (2002), han comunicado que el contenido de materia orgánica y las condiciones eutróficas de los lagos del altiplano cundiboyacense como Fúquene, propician el desarrollo de especies que amplían su área superficial como mecanismo de optimización en la captación de luz (Margalef 1998). En contraste, la predominancia de morfotipos con menor relación S/V en el lago de Tota incide en que los organismos pueden presentar tasas bajas de renovación, comportamiento favorecido por bajo estrés en la limitación de recursos como luz y disponibilidad de fósforo, factores propiciados por alta transparencia y enriquecimiento de fósforo que influyen en el lago de Tota. El hecho de que existan diferencias entre las características morfológicas del fitoplancton en distintos lagos andinos pone en manifiesto que complementario a la ubicación altitudinal, las características limnológicas de los sistemas condiciona la morfológica del fitoplancton.

Adicionalmente, en el caso de la relación S/V, el hecho de que la temperatura se encuentre altamente asociada a este rasgo morfológico evidencia la importancia de esta variable en el gradiente altitudinal considerado, ya que precisamente este gradiente expone diferencias entre los sistemas estudiados que se expresan en la morfología del ensamblaje del fitoplancton en el marco de las regiones geográficas y características de estos sistemas leníticos estudiados.

Se concluye que los rasgos morfológicos permitieron evidenciar diferencias entre los sistemas, evidenciando particularidades de la

ecología de los organismos en función de los distintos escenarios ambientales. Es así como la morfología del fitoplancton, representada por caracteres continuos como el área superficial, el volumen, la dimensión lineal máxima y la relación S/V representan rasgos que inciden en las estrategias de adaptación ambiental en los diferentes sistemas.

## AGRADECIMIENTOS

El estudio fue realizado en el marco del macroproyecto nacional “*Aproximación al estudio de la diversidad de sistemas acuáticos de Colombia*” liderado por la Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonía y con la participación y financiación de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, la Universidad de Córdoba y el Grupo de Investigación en Gestión y Modelación Ambiental (**GAIA**) de la Universidad de Antioquia, adicionalmente los autores agradecen el apoyo financiero de las Universidades de Vigo y Sevilla y de la Agencia Española de Cooperación Internacional (**AECI**).

## REFERENCIAS

- Aguirre NJ, Palacio JA, Wills A, Flórez MT, Toro M, Villegas NE. 2005. Análisis de la relación río-ciénaga y su efecto sobre la producción pesquera en el sistema cenagoso de Ayapel, Colombia. Medellín (Antioquia, Colombia): Facultad de Ingeniería, Universidad de Antioquia. Informe final del proyecto COLCIENCIAS.
- Bouvy M, Ngansoumana B, Samba K, Seyni S, Pagano M, Robert A. 2006. Phytoplankton community structure and species assemblage succession in a shallow tropical lake (Lake Guiers, Senegal). *Aquatic Microbiology Ecology*, 45: 147-161.
- Cañón J, Rodríguez C. 2002. Tota lake water balance and preliminary study of lake's hydraulics [Tesis de maestría]. [Bogotá (Colombia)]: Recursos Hidráulicos, Escuela de Ingeniería. Universidad Nacional de Colombia. p. 121.
- Capblancq J, Catalan J. 1994. Phytoplankton: which, and how much? En: Margalef R, editor. *Limnology now: A paradigm of planetary problems*. Amsterdam: Elsevier Science. p. 9-36.
- Donato RJ. 2001. Fitoplancton de los lagos andinos del norte de Sudamérica (Colombia). Composición y factores de distribución. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras, (19). Bogotá (Colombia): Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. p. 232.
- Duque SR, Donato JCh. 1992. Biología y ecología del fitoplancton de las aguas dulces en Colombia. *Cuadernos Divulgativos Universidad Javeriana*, (35): 1-21.
- Gibbs R. 1970. Mechanism controlling world water chemistry. *Science*, 170: 1088-1090.
- Grime JP. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester (United Kingdom): John Wiley & Sons. p. 222.
- Holdridge LR. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. San José (Costa Rica): IICA. p. 216.
- Hillebrand H, Dürselen CDD, Kirschtel U, Pollinger T, Zohary T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35: 403-424.
- Huszar VL, Caraco NF. 1998. The relationship between phytoplankton composition and physical-chemical variables: a comparison of taxonomic and morphological-functional descriptors in six temperate lakes. *Freshwater Biology*, 40: 679-696.
- IGAC. 1986. Estudio general de suelos de los municipios de Ayapel, Buenavista, Planeta Rica y Pueblo Nuevo (Departamento de Córdoba). Bogotá (Colombia): Instituto geográfico Agustín Codazzi - Subdirección Agrológica. p. 282.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE. 1989. The “flood pulse” concept in river floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106: 110-127.
- Kruk C, Huszar VLM, Peeters E, Bonilla S, Costa L, Lüring M., Reynolds C S, Scheffer M. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55 (3): 614-627.
- Lewis WMJ. 1976. Surface/volume ratio: implications for phytoplankton morphology. *Science*, 192: 885-887.
- Margalef R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica*, 1: 493-509.
- Margalef R. 1983. *Limnología*. Barcelona (España): Ediciones Omega, S. A. p. 351.
- Margalef R. 1998. *Ecología*. 9.ª edición. Barcelona (España): Ediciones Omega, S. A. p. 951.
- Modesto M, Guillot G, Donato JC, Ortegón MT. 2002. Dimensión fractal y relación área superficial/volumen de algas del fitoplancton de lagos colombianos. *Caldasia*, 24 (1): 121-134.
- Payne AI. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. Chichester (United Kingdom): John Wiley & Sons. p. 301.
- Percival I. 1985. Chaos a science for the real world. *New Scientist*, 124: 1687.
- Rangel-Ch. JO, Lowy-C. PD, Aguilar-P. M, editores. 1997. *Colombia Diversidad biótica II: Tipos de vegetación en Colombia*. Bogotá (Colombia): Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia; Instituto

- de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM), Ministerio del Medio Ambiente. p. 430.
- Reynolds CS. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying systems. *Holarctic Ecology*, 3: 141-159.
- Reynolds CS. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Nueva York (U. S. A.): Cambridge University Press. p. 506.
- Reynolds CS. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. En: Sandgren CD, editor. Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Nueva York (U. S. A.): Cambridge University Press. p. 388-433.
- Reynolds CS. 1995. Successional development, energetics and diversity in planktonic communities. En: Abe T, Levin SA, Higashi M, editores. Biodiversity and ecological perspective. Nueva York (U. S. A.): Springer. p. 167-203.
- Reynolds CS. 1997. Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. Oldendorf/Luhe (Alemania): Ecology Institute. p. 371.
- Reynolds CS. 2006. Ecology of phytoplankton, Nueva York (U. S. A.): Cambridge University Press. p. 535.
- Reynolds CS, Huszar VLM, Kruk C, Naselli-Flores L, Melo, S. 2002. Towards a functional classification on the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24: 417-428.
- Roldán G, Ramírez JJ. 2008. Fundamentos de limnología neotropical. 2.a ed. Medellín (Colombia): Editorial Universidad de Antioquia. p. 440.
- Salas H, Martino P. 1990. Metodologías simplificadas para la evaluación de eutroficación en lagos cálidos tropicales. Lima (Perú): CEPIS/OPS-HPE. p. 98.
- Ter Braak CJF. 1995. En: Jongman RHG, Braak CJF ter, van Tongeren OFR, editors. Data analysis in community and landscape ecology. Nueva York (U. S. A.): Cambridge University Press. p. 91-173.
- Ter Braak CJF, Šmilauer P. 1998. CANOCO. Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination. Nueva York (U. S. A.): Microcomputer Power.
- Thornton KW, Kimmel BL, Payne FE. 1990. Reservoir limnology: ecological perspectives. Nueva York (U. S. A.): Wiley. p. 246.
- Utermöhl H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 9: 1-38.
- Zaret TM, Devol AH, Dos Santos A. 1981. Nutrient addition experiments in lago Jacaretinga. Central Amazon Basin, Brazil. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 21: 721-724.