

# HETEROGENEIDAD ESPACIAL Y TEMPORAL DE LAS CONDICIONES FÍSICAS Y QUÍMICAS DE DOS LAGOS DE INUNDACIÓN EN LA AMAZONIA COLOMBIANA

## SPATIAL AND TEMPORAL HETEROGENEITY OF THE PHYSICAL AND CHEMICAL CONDITIONS OF TWO FLOODPLAIN LAKES IN THE COLOMBIAN AMAZON

Angélica M. Torres-Bejarano<sup>1,3</sup>, Santiago R. Duque<sup>1,4</sup>, Pedro R. Caraballo-Gracia<sup>5</sup>

### Resumen

En la región limnética de los lagos Yahuaraca y Zapatero, en la Amazonía colombiana, se realizaron mediciones mensuales durante un año, con el fin de evaluar así las fases limnológicas denominadas *aguas altas*, *descenso*, *bajas* y *ascenso* para las variables: profundidad máxima, temperatura, oxígeno disuelto, conductividad, sólidos totales disueltos (**STD**) y pH. Se encontraron diferencias significativas en las variables estudiadas durante las cuatro fases limnológicas, caracterizadas así: durante el período de inundación bajos valores de oxígeno disuelto, temperatura y alta transparencia; para *aguas en ascenso*, en el lago Yahuaraca, bajos valores de pH y conductividad, y se evidenció un cambio en la dinámica hidrológica de Yahuaraca en contraste con los resultados obtenidos en estudios previos. También fue posible inferir que el lago Zapatero tiene características limnológicas diferentes a Yahuaraca, debido a que este último tiene una mayor conexión con el río Amazonas.

*Palabras clave:* Amazonia colombiana, fases limnológicas, heterogeneidad espacial y temporal, plano de inundación, pulso de inundación

### Abstract

In the limnetic region of the Yahuaraca and Zapatero floodplains lakes, in the Colombian Amazon, monthly measurements were conducted during one year with the goal of evaluating the limnological phases known as high, receding, low, and rising waters for the variables: maximum depth, temperature, dissolved oxygen, conductivity, total dissolved solids (**TDS**), and pH. Significant differences were found among parameters during the four phases, as follows: during the high water period dissolved oxygen and temperature were lower while transparency was higher. During the rising period at the lake Yahuaraca, pH and conductivity were lower and a different hydrological dynamic was found in contrast to previous studies. Results also indicated that the two lakes had different limnological characteristics, due to the stronger connectivity of the lake Yahuaraca with the Amazon river.

*Key words:* Colombian Amazon, floodplain, flood pulse, limnological phases, spatial and temporal heterogeneity

## INTRODUCCIÓN

En las inmediaciones de la ciudad de Leticia, en la Amazonia colombiana, se encuentran los lagos Yahuaraca y Zapatero, sistemas que al

tener una fuerte influencia de las aguas blancas del río Amazonas, presentan alto potencial pesquero al igual que gran riqueza íctica, la cual supera las 150 especies (Gálvis et al. 2006). La

Recibido: junio de 2012; aceptado: enero de 2013.

<sup>1</sup> Laboratorio de Limnología, Instituto Amazónico de Investigaciones (Imani), Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia. Leticia (Amazonas), Colombia.

<sup>2</sup> Grupo de Biodiversidad Tropical, Universidad de Sucre. Sincelejo (Sucre), Colombia.

Correos electrónicos: <sup>3</sup> <angelicatb@hotmail.com>; <sup>4</sup> <srdunquee@unal.edu.co>; <sup>5</sup> <pedro.caraballo@unisucra.edu.co>.

dinámica espacial y temporal de las variables limnológicas de estos lagos está afectada por la fluctuación anual del nivel del agua del río Amazonas, que pasa de una época de máxima inundación a otra de estiaje, con dos etapas intermedias llamadas de *ascenso* y *descenso* de las aguas. Estas fases y la compleja conectividad hidrológica de los lagos con el río, son los procesos que modelan el intercambio lateral de sedimentos, materia orgánica y organismos vivos (Drago 2007). Estas inundaciones periódicas tienen dos consecuencias principales: **1)** el transporte de nutrientes del río hacia los lagos de inundación con los efectos consecuentes en las comunidades que allí habitan (Tundisi y Matsumura-Tundisi 2008); y **2)** las inundaciones del bosque y la interacción del agua con el bosque (Thomaz et al. 2007), lo que permite una expansión en la cantidad de nichos disponibles para los organismos que allí se desarrollan. De igual forma, la supervivencia de los organismos que habitan en la “zona de transición acuático terrestre” (ATTZ; Junk et al. 1989) está supeditada a la posibilidad de utilizar los recursos transportados por la inundación o a hacer frente a las condiciones adversas causadas por esta (Wantzen et al. 2008a).

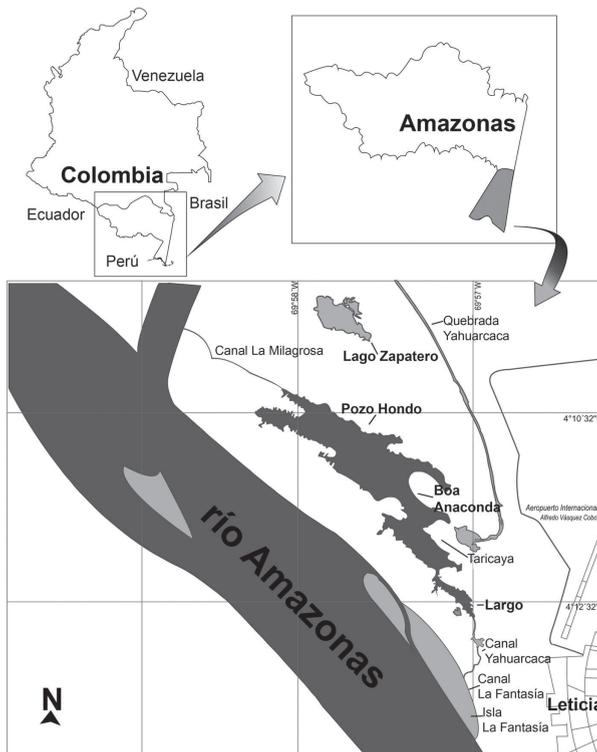
Las fuertes variaciones estacionales en profundidad y extensión de la inundación, así como las complejas conexiones hidrológicas y las interfaces características de los lagos de inundación (Melack y Forsberg 2001), tienen importantes influencias sobre procesos como la producción primaria, la descomposición de la materia orgánica, los ciclos de nutrientes y las migraciones de los peces (Tundisi y Matsumura-Tundisi 2008, Winemiller 2004). También afectan la abundancia y riqueza de los taxones de la biota acuática presente (Bunn y Arthington 2007, Neiff 1990) e inciden en la disponibilidad y accesibilidad de recursos tróficos para la ictiofauna, siendo más abundantes en el período de *aguas altas* (Manjarrés-Hernández et al. datos no publ., Winemiller 2004).

Con el propósito de comparar, en función del tipo de conexión con el río, el efecto del río Amazonas sobre estos dos cuerpos de agua durante un año hidrológico (mayo 2010 a mayo 2011), se realizaron mediciones de algunas variables limnológicas para conocer la heterogeneidad temporal y espacial de los lagos Yahuaraca y Zapatero en función de los cambios hidroclimáticos que experimentan. Adicionalmente, se compararon los resultados de esta investigación con otros estudios anteriores para la misma zona (Castillo 2006, Manjarrés-Hernández et al. 2006, Palma 2011, Salcedo-Hernández et al. 2012). Con base en esta información y en el documento de Thomaz et al. (2007), se planteó la siguiente hipótesis: las inundaciones generan un efecto homogeneizador de las condiciones físicas y químicas en los planos inundables, reduciendo la variabilidad espacial al vincular los cuerpos de agua con características hidrológicas diferentes y en consecuencia, los procesos ecológicos y las comunidades biológicas tienden a ser más homogéneas. Por tanto se espera en el período contrastante (*aguas bajas*) la mayor variabilidad ecológica en estos lagos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Descripción del área de estudio.** Los dos sistemas de lagos trabajados pertenecen a la llanura aluvial del río Amazonas cerca de la ciudad de Leticia (figura 1). Los tres subsistemas que hacen parte de Yahuaraca, como son Largo, Boa Anaconda y Pozo Hondo (4° 11' y 04° 17' S, 69° 58' y 69° 96' O), tienen conexión entre sí y con el río Amazonas por medio del canal Yahuaraca. Por esta forma de conexión directa pueden considerarse de tipo I como lo indica Arias (1985) para las ciénagas del río Magdalena. También Boa Anaconda recibe aguas de la quebrada Yahuaraca que es un pequeño arroyo amazónico (Salcedo-Hernández et al. 2012). El otro sistema corresponde a Zapatero (4° 11' y 04° 17' S, 69° 58' y 69° 96'

O) que es un lago ubicado en un sector más alejado del río Amazonas y por tanto solo recibe sus aguas en los períodos de *ascenso* y *aguas altas*, manteniéndose aislado el resto de tiempo del río y de los demás lagos.



**Figura 1.** Ecosistemas limnéticos Yahuarcaca (Largo, Boa Anaconda y Pozo Hondo) y Zapatero en Amazonas, Colombia

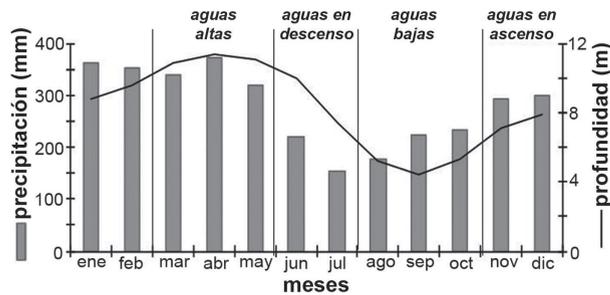
El río Amazonas presenta condiciones de aguas blancas tipo I (Núñez-Avellaneda y Duque 2001) con pH cercano a la neutralidad (7,6), valores altos de conductividad ( $135\text{-}220 \mu\text{S cm}^{-1}$ ) y baja transparencia (17 cm). Por su parte, la quebrada Yahuarcaca presenta aguas negras tipo I con valores de pH (6,0-6,8) y conductividad ( $20\text{-}62 \mu\text{S cm}^{-1}$ ) más bajos que el río y mayor transparencia con valores de 30-70 cm.

La llanura aluvial donde se ubican estos dos sistemas de lagos ha cambiado en los últimos años, como ha sido registrado por Salcedo-Hernández et al. (2012). En la década

del noventa, Bahamón (1994) propuso dividir el sistema principal de Yahuarcaca en cuatro subsistemas enumerándolos del **I** al **IV** con respecto a su cercanía al río Amazonas. Así, durante la temporada de *aguas bajas*, estos cuatro subsistemas presentaban condiciones de aguas negras y eran perfectamente diferenciables, mientras que en *aguas altas* la región más cercana al río (**I** o Largo) presentaba aguas blancas y las regiones internas o alejadas (**II** o Taricaya, **III** o Boa Anaconda y **IV** o Pozo Hondo) tenían características de aguas negras (Duque et al. 1997). En la actualidad, durante las *aguas altas* todos los subsistemas de Yahuarcaca presentan aguas blancas tipo **I** como resultado del mayor aporte del río Amazonas al sistema. La dinámica hídrica del sistema río-lagos es así: **a)** conexión directa cuando el canal Yahuarcaca es alimentado por el río Amazonas a través del canal La Fantasía en los períodos de *aguas en ascenso* (octubre a marzo); luego ocurre el desborde, por tanto el río Amazonas penetra toda la llanura aluvial en abril-junio, sobrepasando la barrera de sedimentos que separa el río de su llanura. Sobre esta barra se ubican dos áreas pobladas: la comunidad indígena de La Playa y de La Milagrosa. Al disminuir los niveles del río Amazonas, el canal Yahuarcaca fluye hacia el Amazonas drenando así todos los lagos que bajan sus niveles; esto ocurre entre julio y septiembre y **b)** otra conexión directa con el río conocida como el canal La Milagrosa con dirección única hacia el lago y que aporta al sistema en *aguas en ascenso* (Salcedo-Hernández et al. 2012; figura 1).

El río Amazonas en la zona de Leticia, presenta fluctuaciones en el nivel de sus aguas en respuesta al régimen de lluvias en la parte alta de la cordillera de los Andes (Ecuador y Perú), la cual difiere del régimen de precipitaciones locales (Rangel y Luengas 1997). Estos cambios son de 8 hasta aproximadamente 12 m en la vertical modificando a su vez los niveles (0,5-8,5 m de profundidad) y expansión de los lagos

(Bohórquez et al. datos no publ.). Este ciclo comprende las cuatro fases durante el año: niveles de *aguas altas* entre marzo-junio, fase a partir de la cual inicia un *descenso* pronunciado que va hasta agosto; el nivel de *aguas bajas* ocurre hasta octubre para luego *ascender* lentamente desde noviembre hasta febrero cuando nuevamente alcanza los niveles altos (figura 2).



**Figura 2.** Medias mensuales multianuales del nivel del río Amazonas y precipitación en Leticia (Amazonas), Colombia (1988-2006. Fuente: IDEAM)

**Variables físicas y químicas.** Se establecieron tres puntos de muestreo en la región limnética del sistema Yahuaraca (Largo, Boa Anaconda y Pozo Hondo) y un cuarto punto en la zona limnética del lago Zapatero, el cual no se había incluido en estudios previos por ser un área conservada por las poblaciones indígenas aledañas. En estos cuatro puntos de estudio, se midieron mensualmente y durante el período de mayo 2010 a mayo 2011, las variables profundidad máxima (ecosonda) y transparencia (disco Secchi), además de otras seis variables físicas y químicas: conductividad y sólidos totales disueltos (**STD**) (con conductímetro WTW cond 3210), pH (con potenciómetro WTW cond 3210), oxígeno disuelto, porcentaje (%) de saturación de oxígeno y temperatura (con oxímetro WTW KS Oxi 3xxi), en zonas superficial, media y de fondo de la columna de agua (tablas 1 y 2).

**Tabla 1.** Valores medios, mínimos, máximos y coeficiente de variación de las variables físicas y químicas evaluadas (n = 333) durante un año hidrológico (mayo 2010-2011) en tres regiones del lago Yahuaraca en Amazonas, Colombia

Variables	<i>aguas altas</i>		<i>aguas en descenso</i>		<i>aguas bajas</i>		<i>aguas en ascenso</i>	
	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.
Profundidad (m)	7,74 (5,50-10)	16,26	3,75 (1,20-6,70)	59,74	1,12 (0,50-1,80)	24,72	2,57 (1,40-5,00)	44,14
Transparencia (m)	1,01 (0,34-1,70)	40,12	0,72 (0,30-0,97)	39,76	0,28 (0,13-0,22)	19,20	0,49 (0,24-1,10)	65,40
Temperatura (°C)	28,52 (26,90-29,80)	3,30	28,72 (27,30-30,80)	5,46	30,63 (27,30-34,80)	9,29	28,43 (26,50-31)	3,95
pH	6,80 (6,40-7,10)	3,90	6,79 (6,64-7,30)	3,78	7,21 (6,90-7,60)	3,91	6,69 (6,33-7,33)	4,24
Conductividad ( $\mu\text{Scm}^{-1}$ )	99,90 (64,20-146,20)	30,88	85,05 (74,50-133,10)	11,15	75,32 (65,10-82,60)	8,34	55,02 (28,80-73,10)	24,35
Oxígeno disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ )	2,08 (0,37-5,30)	56,48	3,66 (1,16-6,27)	65,38	5,13 (2,83-9,62)	48,02	4,50 (1,77-8,52)	49,80
% saturación de oxígeno	20,90 (3,20-68)	78,44	48,15 (14,50-83,90)	67,83	69,32 (32,30-137,60)	54,00	53,76 (23,8-115,1)	50,98
Sólidos totales disueltos	105,07 (64-146)	29,83	85 (74-96)	11,14	75,33 (65,00-83,00)	8,47	54,83 (26-73)	25,67

**Tabla 2.** Valores medios, mínimos, máximos y coeficiente de variación de las variables físicas y químicas evaluadas (n = 126) durante un año hidrológico (mayo 2010-2011) en el lago Zapatero en Amazonas, Colombia

Variables	aguas altas		aguas en descenso		aguas bajas		aguas en ascenso	
	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.	$\bar{X}$ (min-max)	c. v.
Profundidad (m)	5,75 (4,30-7,20)	22,39	2,60 (1,70-3,50)	48,95	1,67 (1,60-1,80)	6,93	2,08 (2,00-2,20)	4,61
Transparencia (m)	0,50 (0,26-0,76)	40,17	0,67 (0,61-0,72)	11,70	0,56 (0,50-0,60)	9,22	0,57 (0,54-0,60)	4,53
Temperatura (°C)	27,37 (27,00-28,00)	1,75	28,90 (26,70-31,10)	10,77	31,23 (30,20-32,40)	3,54	28,53 (27,80-29,60)	2,77
pH	6,71 (6,60-6,80)	1,25	7,25 (6,57-7,92)	13,18	7,28 (7,14-7,40)	1,80	6,77 (6,40-6,90)	3,84
Conductividad ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	97,5 (67,9-145,8)	35,06	106,4 (79,8-133,1)	35,41	133,97 (115,60-161,30)	18,01	90,58 (86,80-99,30)	6,48
Oxígeno disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ )	3,20 (0,08-3,20)	98,76	2,47 (0,48-4,46)	113,94	4,83 (3,59-7,26)	43,48	2,44 (0,43-3,42)	57,61
% saturación de oxígeno	8,57 (1,10-17,90)	81,82	34,05 (7,30-60,80)	111,10	60,60 (48,90-82,60)	31,46	30,10 (6,00-44,10)	56,27
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg l}^{-1}$ )	96,75 (68,00-146,00)	35,32	106,5 (80,0-133,0)	35,19	134 (116-161)	17,77	90,75 (99,00-87,00)	6,13

A los datos obtenidos se les realizó un análisis exploratorio que comprende la media, la desviación estándar (**d. s.**), el coeficiente de variación (**c. v.**) y los valores mínimos y máximos de cada variable. Se verificó la distribución normal de los datos con el test de Shapiro-Wilk (tabla 3). Se llevó a cabo la prueba de Kruskal-Wallis con los factores: lago, período y profundidad de las zonas de la columna de agua. Una prueba a *posteriori* fue realizada para identificar específicamente dónde se encontraban las diferencias. Adicionalmente se realizó el análisis discriminante (**AD**), para cotejar si había diferencias significativas espaciales y temporales en los cuerpos de agua estudiados, después de verificar la similitud de las matrices de covarianza y la no colinealidad de las variables independientes (Guisande et al. 2011).

**Tabla 3.** Prueba de distribución normal de Shapiro-Wilk para las variables estudiadas en los lagos Yahuaraca y Zapatero en Amazonas, Colombia

Variables	Distribución normal Shapiro-Wilk
Temperatura (°C)	W = 0,95730; p = 0,06052
pH	W = 0,97413; p = 0,37687
Conductividad ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	W = 0,96462; p = 0,16391
Oxígeno disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ )	W = 0,95534; p = 0,07026
% saturación de oxígeno	W = 0,95952; p = 0,10294
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg l}^{-1}$ )	W = 0,96881; p = 0,23863

## RESULTADOS

Se encontraron diferencias significativas en los datos de la variable oxígeno (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{2,47} = 6,97$ ; p = 0,0017) y

de la variable temperatura (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{2,47} = 12,76$ ;  $p = 0,0017$ ) entre las tres profundidades estudiadas al comparar el perfil en todas las fases. También se encontraron diferencias entre períodos hidrológicos y

entre lagos (tabla 4). La prueba posterior U de Mann-Withney mostró que las diferencias estaban entre la conductividad y los sólidos totales disueltos de los lagos Yahuaraca y Zapatero (tabla 5).

**Tabla 4.** Contraste de homogeneidad ANOVA de Kruskal-Wallis entre los periodos hidrológicos y las profundidades estudiadas en los lagos Yahuaraca y Zapatero en Amazonas, Colombia (\* = diferencias significativas)

Variables	ANOVA de Kruskal-Wallis	ANOVA de Kruskal-Wallis
	por periodo hidrológico	por profundidad
Temperatura (°C)	H (3, N = 47) = 27,66445; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 12,76566; p = 0,0017*
pH	H (3, N = 47) = 23,82609; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 1,883491; p = 0,3899
Conductividad ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	H (3, N = 47) = 9,629667; p = 0,0220*	H (2, N = 47) = 3,556145; p = 0,1690
Oxígeno disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ )	H (3, N = 47) = 30,30307; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 6,972201; p = 0,0306*
% saturación de oxígeno	H (3, N = 47) = 35,04489; p = 0,0000*	H (2, N = 47) = 5,262722; p = 0,0720
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg l}^{-1}$ )	H (3, N = 47) = 10,34545; p = 0,0158*	H (2, N = 47) = 3,700006; p = 0,1572

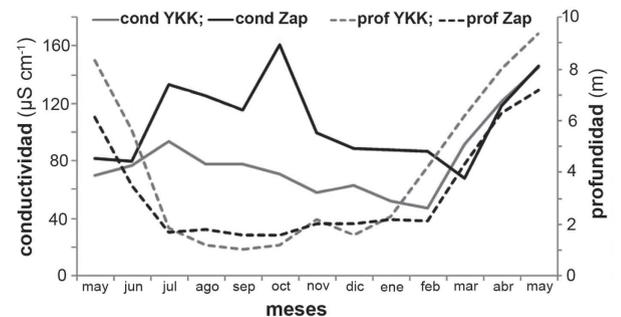
**Tabla 5.** Prueba de homogeneidad de U de Mann-Withney entre regiones de los lagos Yahuaraca y Zapatero en Amazonas, Colombia (**L-BA** = Largo y Boa Anaconda; **L-PH** = Largo y Pozo Hondo; **L-Z** = Largo y Zapatero; **BA-PH** = Boa Anaconda y Pozo Hondo; **BA-Z** = Boa Anaconda y Zapatero; **PH-Z** = Pozo Hondo y Zapatero; \* = diferencias significativas)

Variables	L-BA		L-PH		L-Z		BA-PH		BA-Z		PH-Z	
	Z	p-level	Z	p-level								
Transparencia	0,161	0,872	0,023	0,982	-0,339	0,733	-0,184	0,854	-0,582	0,560	-0,316	0,752
Temperatura (°C)	0,046	0,963	0,825	0,409	0,437	0,662	0,510	0,610	0,073	0,942	0,103	0,918
pH	-0,574	0,566	-1,172	0,241	-0,948	0,344	-0,827	0,408	-0,462	0,645	0,316	0,752
Conductividad ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	0,414	0,679	0,000	1,000	-2,32*	0,019*	-0,184	0,854	-2,76*	0,0056*	-2,475*	0,013*
Oxígeno disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ )	-0,092	0,927	0,092	0,927	0,922	0,356	0,299	0,765	1,019	0,308	0,631	0,528
% saturación de oxígeno	-0,092	0,927	0,069	0,945	1,043	0,296	0,253	0,800	0,898	0,369	0,971	0,332
Sólidos totales disueltos ( $\text{mg l}^{-1}$ )	0,414	0,679	-0,023	0,982	-2,33*	0,019*	-0,230	0,818	-2,74*	0,006*	-2,525*	0,012*

Los lagos de Yahuaraca y Zapatero cambian sus niveles y expansión de acuerdo con sus conexiones con el río Amazonas. El volumen de agua para los tres subsistemas de Yahuaraca presentan una variación de 0,40 a 7,33 millones de m<sup>3</sup> en *aguas descendentes* y *aguas altas*, respectivamente y modificaciones del espejo de agua entre 0,53 y 1,19 km<sup>2</sup> para esos mismos períodos (Bohórquez et al. datos no publ.). Durante el año de estudio, la profundidad presentó las siguientes variaciones en las cuatro fases contrastantes para Yahuaraca: *en aguas altas* (marzo a mayo) la media fue de 7,46 m; *en descenso* (junio y julio) 3,75 m; *en bajas* (agosto a octubre) de 1,12 m; y *en ascenso* (noviembre a febrero) de 2,24 m. Para Zapatero se encontró que en *aguas altas* la media fue 5,70 m; *en descenso* 2,70 m; *en bajas* 1,67 m; y *en ascenso* 2,07 m (figura 2).

La conductividad (figura 3) presentó fuerte variación durante el año de muestreo (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,47} = 9,62$ ;  $p = 0,002$ ) con valor máximo para Yahuaraca de 146,2  $\mu\text{S cm}^{-1}$  en *aguas altas*, cuando el río Amazonas (156,5  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) lo inunda por completo y aporta aguas con elevada concentración de sólidos disueltos (157 mg l<sup>-1</sup>). En el contexto amazónico estos valores son altos si los comparamos con las aguas negras que nacen en la propia llanura amazónica con valores entre 5 y 62  $\mu\text{S cm}^{-1}$  (Duque et al. 1997). Durante el *ascenso* de las aguas, fue posible observar el efecto de dilución dado por el aporte de aguas negras de la quebrada Yahuaraca (40-55  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) así, se registraron menores valores en Boa Anaconda ( $\bar{X} = 78 \mu\text{S cm}^{-1}$ ) que tiene conexión directa con este afluente. Los valores de mineralización más elevados para este estudio se presentaron en el lago Zapatero, el cual no tiene conexión directa con la quebrada Yahuaraca, con media de 101  $\mu\text{S cm}^{-1}$  ( $n = 13$ ) y un máximo de 161  $\mu\text{S cm}^{-1}$  para el mes de octubre (*aguas bajas*). Los resultados indicaron la existencia de diferencias significativas en la conductividad

entre lagos para el período de *aguas en ascenso* (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{2,16} = 9,15$ ;  $p = 0,002$ ). La prueba U de Mann-Whitney reveló que las diferencias estaban entre los tres subsistemas de Yahuaraca y Zapatero (tabla 5).



**Figura 3.** Comportamiento de los valores medios de conductividad vs. profundidad en los ecosistemas limnéticos Yahuaraca y Zapatero en Amazonas, Colombia, durante un año hidrológico (mayo 2010-mayo 2011)

La transparencia presentó valor medio de 0,66 m ( $n = 55$ ). En *aguas bajas* se registraron menores valores ( $\bar{X} = 0,28$  m) y en *aguas altas* más elevados ( $\bar{X} = 0,91$  m). Cabe resaltar que en Zapatero los datos no presentan mayor variación entre una y otra época (min = 0,56 m y max = 0,72 m; tabla 2).

Con relación a la temperatura, se observaron diferencias significativas entre temporadas (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,47} = 27,6$ ;  $p = 0,000$ ) y a lo largo de la columna de agua. En *aguas altas* el valor medio fue de 28,5 °C ( $n = 18$ ) y en *aguas bajas* de 30,6 °C ( $n = 12$ ). De acuerdo con esto y datos de Salcedo-Hernández et al. (2012), el comportamiento térmico de los lagos se aproxima al modelo de los lagos polimícticos cálidos continuos (Lewis 1983, Wetzel 2001), como lo anotaron Tundisi et al. (1984) para sistemas amazónicos.

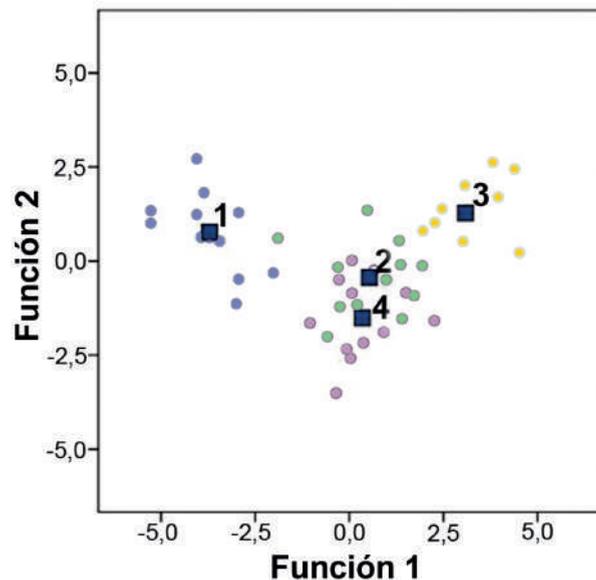
El pH mostró variaciones en los cuatro períodos hidrológicos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,47} = 23,8$ ;  $p = 0,000$ ). El registro más elevado se observó en Zapatero durante el

*descenso de las aguas* (7,9) y el mínimo en Boa Anaconda durante *aguas en ascenso* (6,3), que recibe directamente las aguas negras tipo I de la quebrada Yahuaraca (con pH de 6,3). Para Yahuaraca se observaron medias de 6,78 para *aguas altas*, 6,9 para *aguas en descenso*, 7,23 para *aguas bajas* y 6,71 para *aguas en ascenso* (n = 44). Valores similares fueron obtenidos por Castillo (2006) 6,83 para *aguas altas*, 7,06 para *aguas bajas* y 6,6 para *aguas en ascenso*.

En la Várzea, llanura de inundación de los sistemas de aguas blancas, el oxígeno disuelto presenta grandes variaciones estacionales, así como cambios diarios (Anjos et al. 2008, Furch y Junk 1997, Junk 1980, Melack y Fisher 1983). En el presente estudio se encontraron diferencias significativas en los valores de oxígeno y el porcentaje de saturación entre los cuatro momentos hidrológicos (ANOVA Kruskal-Wallis  $H_{3,47} = 30,3$ ;  $p = 0,000$ ). En *aguas altas* la media de oxígeno disuelto y el porcentaje de saturación fue menor (1,93 mg l<sup>-1</sup> y 18,31%) que en *aguas bajas* (5,06 mg l<sup>-1</sup> y 67,14%); Manjarrés-Hernández et al. (2006) registraron también valores bajos para el período de *aguas altas*. En las fases de transición se obtuvieron valores semejantes: 3,36 mg l<sup>-1</sup> y 44,63% durante el *descenso* y 3,72 mg l<sup>-1</sup> y 47,84% en el *ascenso*. También se encontraron diferencias en las tres profundidades de la columna de agua para el período de *aguas altas* ( $H_{2,12} = 6,5$ ;  $p = 0,03$ ), al observar disminución del oxígeno disuelto al aumentar la profundidad. Las concentraciones en la superficie variaron de 5,3 a 1,5 mg l<sup>-1</sup> que corresponden al 68 y 19,4% de saturación, mientras que cerca al fondo los valores oscilaron entre 1,8 y 0,004 mg l<sup>-1</sup>, que corresponden al 3,6 y 1% de saturación. Diversos estudios han registrado esta deficiencia de oxígeno en los lagos de Várzea (Caraballo 2010, Furch y Junk 1997).

**Análisis discriminante.** A través del análisis discriminante (AD) realizado se pudo establecer que existen diferencias significativas entre los

sitios de muestreo a nivel temporal. Las dos primeras funciones del AD explican el 95,9% de la varianza y logran mostrar la separación de los sistemas estudiados en los cuatro períodos contrastantes (figura 4). El estadístico lambda ( $\lambda$ ) de Wilks indicó niveles de probabilidad altamente significativos tanto para la primera función discriminante ( $X^2_{18} = 127,4$ ;  $\alpha > 0,000$ ) como para la segunda ( $X^2_{10} = 45,3$ ;  $\alpha > 0,000$ ).



**Figura 4.** Análisis discriminante para las variables físicas y químicas en los cuatro períodos contrastantes para los lagos Yahuaraca y Zapatero en Amazonas, Colombia (1 = *aguas altas* ●; 2 = *aguas en descenso* ●; 3 = *aguas bajas* ●; 4 = *aguas en ascenso* ●; ■ = Group Centroid)

El discriminante explicó el 80% de la varianza total y las variables con mayores valores de correlación fueron: el oxígeno disuelto ( $r = 0,694$ ) y el porcentaje de saturación del oxígeno ( $r = 0,541$ ). La segunda función discriminante explicó el 15,9% de la varianza total y las variables con mayor valor de correlación fueron temperatura ( $r = 0,730$ ) y pH ( $r = 0,699$ ). El resto de variables presentaron valores menores de correlación, pero aportaron positivamente a la formación de los grupos (tabla 6).

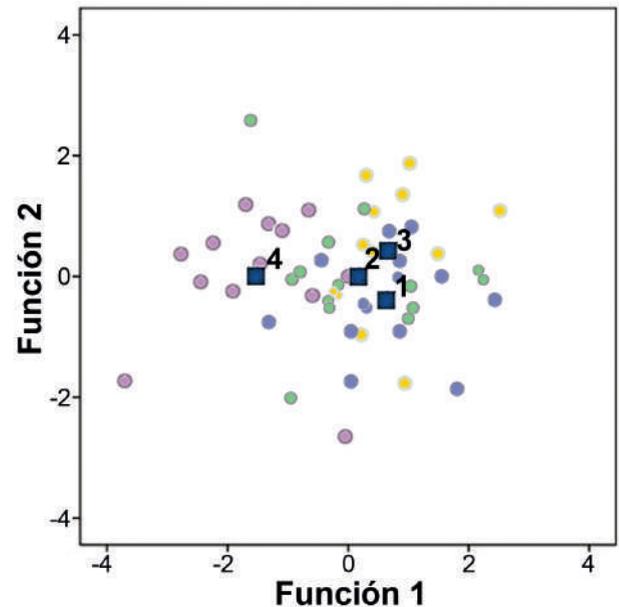
**Tabla 6.** Matriz de estructura del análisis discriminante entre períodos hidrológicos de los lagos Yahuaraca y Zapatero en Amazonas, Colombia (\* = mayor correlación absoluta entre cada variable y cada función discriminante)

Variables	Funciones		
	1	2	3
% saturación de oxígeno	0,694*	0,347	-0,495
Temperatura (°C)	0,519	0,730*	-0,259
pH	0,262	0,699*	0,363
Oxígeno disuelto (mg l <sup>-1</sup> )	0,541*	0,306	-0,331
Conductividad (μS cm <sup>-1</sup> )	0,150	0,301	0,694*
Sólidos totales disueltos (mg l <sup>-1</sup> )	-0,550	0,348	0,582*
Transparencia	0,382	-0,235	0,559*

Adicionalmente, se realizó un análisis discriminante empleando como variable de agrupación a los lagos, encontrándose diferencias entre los sistemas Yahuaraca y Zapatero. Las dos primeras funciones del discriminante explicaron el 96,13% de la varianza y lograron mostrar la separación de los tres subsistemas de Yahuaraca con respecto a Zapatero (figura 5). El estadístico lambda ( $\lambda$ ) de Wilks reveló niveles de probabilidad altamente significativos para la primera función discriminante ( $X^2_{21} = 37,43$ ,  $\alpha > 0,01$ ) en donde la variable con mayor valor de correlación fue la conductividad ( $r = -0,45$ ; tabla 7).

## DISCUSIÓN

La dinámica hidrológica de los lagos de Yahuaraca y Zapatero está influenciada por su conexión con el río Amazonas y la quebrada Yahuaraca, afluentes física y químicamente diferentes, lo cual genera una heterogeneidad temporal y espacial en las características de estos sistemas leníticos. De tal manera, que se pueden reconocer diversos tipos de interfaces acuáticas en los lagos de planicies de inundación,



**Figura 5.** Análisis discriminante para las variables físicas y químicas entre tres regiones de Yahuaraca correspondientes a Largo (1), Boa Anaconda (2) y Pozo Hondo (3) y el lago Zapatero (4) en Amazonas, Colombia (1 = Largo ●; 2 = Boa Anaconda ●; 3 = Pozo Hondo ●; 4 = Zapatero ●; ■ = Group Centroid)

**Tabla 7.** Matriz de estructura del análisis discriminante entre las tres regiones de los lagos Yahuaraca y Zapatero en Amazonas, Colombia (\* = mayor correlación absoluta entre cada variable y cada función discriminante; <sup>a</sup> = esta variable no fue usada en el análisis)

Variables	Funciones		
	1	2	3
% saturación de oxígeno	0,178	0,29	-0,271
Temperatura (°C)	-0,21	-0,163	0,247
pH	-0,142	0,517*	0,197
Oxígeno disuelto (mg l <sup>-1</sup> )	0,178	0,29	0,664*
Conductividad (μS cm <sup>-1</sup> )	-0,410*	0,111	0,217
Sólidos totales disueltos (mg l <sup>-1</sup> ) <sup>a</sup>	-0,411*	0,108	0,271
Transparencia	0,57	-0,153	0,437*

con gradientes horizontales y verticales en sus características hidroquímicas y físicas (Melack y Forsberg 2001), y que además, puede observarse a través de la diferencia significativa de algunas de las variables estudiadas (conductividad, oxígeno disuelto, temperatura y transparencia) durante las cuatro fases limnológicas.

Durante la potamofase, es decir cuando hay mayor influencia reofilica se producen flujos laterales (agua, sedimentos, minerales, organismos y propágulos) desde el curso del río hacia la planicie de inundación (Neiff 1997, Thomaz et al. 2007) y se manifiestan valores más elevados de profundidad, transparencia, conductividad y sólidos totales disueltos en Yahuaraca. Si bien hay alta descarga de sólidos totales disueltos provenientes del Amazonas, la transparencia no disminuyó debido a su rápida sedimentación en el cuerpo de agua.

Cabe resaltar que la inundación anual no es simultánea en todos los lagos; cada uno de ellos tiene momentos diferentes de acuerdo con su morfología, distancia del río y cantidad de agua que le llega (Tundisi 1994) la cual puede representar del 70 al 90% de las entradas totales anuales, aspecto ya comentado para otros sistemas amazónicos (Bonnet et al. 2008). Así, el lago Zapatero durante la potamofase muestra un comportamiento distinto a Yahuaraca, debido a que solo durante la inundación, recibe aguas del Amazonas y de la quebrada Yahuaraca, permaneciendo el resto del año desconectado, constituyéndose en un lago tipo IV según la propuesta de Arias (1985) para sistemas en el río Magdalena. Además, al estar más lejos del río Amazonas, el aporte de aguas del río ocurre gradualmente en Zapatero y más tarde que en Yahuaraca. En este sentido, el volumen y profundidad de Zapatero aumenta pero la conductividad no se incrementa debido al efecto de dilución generado por la mezcla de aguas blancas del río y las aguas negras provenientes de la quebrada. Para la fase de

*aguas bajas* se observaron los registros más altos de conductividad en Zapatero, hecho que puede ser atribuido a la concentración de partículas y nutrientes provenientes del plano de inundación en la potamofase y al reducido volumen del agua, lo que permite que las partículas puedan resuspenderse y mantenerse en la columna de agua.

Por tanto, la conductividad eléctrica se presentó como un buen trazador del grado de incidencia del río Amazonas y la quebrada Yahuaraca sobre estos lagos, como fue observado por Caraballo (2010) en la Amazonia central Brasileira en contraposición con el uso de la alcalinidad sugerido por Melack y Forsberg (2001). Esta variable también puede emplearse como un indicador de la disponibilidad de nutrientes minerales. Autores como Duque et al. (1997) señalaron para el río Amazonas y sus lagos una correlación significativa entre la conductividad y la disponibilidad de iones como  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  y  $\text{PO}_4^{3-}$ , lo cual puede afectar la dinámica trófica del sistema. Sin embargo, Guisande et al. (2000) sugirieron tomar con precaución estas relaciones cuando los nutrientes no han sido evaluados en el estudio.

Entre marzo y mayo (*aguas altas*), la concentración de oxígeno disuelto fue baja, debido a que en estos ecosistemas, por lo general, la respiración en la columna de agua excede el crecimiento del fitoplancton y el oxígeno disuelto está usualmente insaturado (Melack y Fischer 1983, Melack y Forsberg 2001). La predominancia de la respiración en estos ambientes, así como la fuerte reducción de oxígeno puede explicarse, en parte, por la entrada de gran cantidad de materia orgánica producida por plantas herbáceas y los aportes del bosque inundable que rodea los lagos amazónicos (Furch y Junk 1997). Adicionalmente, los macrófitos emergentes y los árboles del bosque inundado fotosintetizan con sus partes aéreas

pero respiran principalmente a través de las partes sumergidas. De este modo, estas plantas aportan carbono orgánico al ambiente acuático y consumen el oxígeno disuelto, pero sin retornarlo a la columna de agua, lo cual genera déficit de  $O_2$  y sobresaturación de  $CO_2$  (Melack y Forsberg 2001). En Yahuaraca y Zapatero, fue evidente el importante desarrollo de macrófitos. Es interesante, incluso con esta condición de hipoxia, como los lagos de Várzea pueden funcionar como sitios de refugio para muchos peces al reducirse la presión de depredación debido a la presencia de menor número de peces piscívoros (Anjos et al. 2008).

Durante la época de *aguas altas* también se encontraron diferencias significativas en la concentración de oxígeno a lo largo de la columna de agua, al ser mayor en la superficie y disminuir hasta la anoxia en las zonas más profundas. Por el contrario, durante la fase de *aguas bajas*, cuando los lagos presentan profundidades menores a 4,0 m, toda la columna de agua tiende a mezclarse (Furch y Junk 1993, Melack y Forsberg 2001, Tundisi et al. 1984).

En *aguas altas*, los valores bajos de pH encontrados pueden estar relacionados con la baja tasa de fotosíntesis y la alta descomposición que se da cuando el bosque se encuentra inundado, generando condiciones de aguas casi anaeróbicas y reductoras que se caracterizan por su alta acidez (Duque et al. 1997). El bosque inundado también puede aportar ácidos húmicos y fúlvicos que generan aumento en la concentración (actividad) de iones  $H^+$  y provocan el consecuente descenso del pH (Duque et al. 1997, Leenher 1980). La limnofase (Neiff 1997) o momento de aislamiento de los lagos respecto del río (de agosto a octubre), corresponde al período de menor profundidad en los lagos debido a la disminución de los aportes del Amazonas y de la quebrada, sistemas que para esta época también presentan los niveles más bajos. De igual forma estos meses coinciden

con los de menor precipitación a nivel local, reduciéndose las fuentes de agua que sustentan a estos lagos. Se evidenció la disminución de la transparencia hecho posiblemente relacionado con el descenso del volumen (a 0,40 millones de  $m^3$  en agosto) y del área del espejo de agua (0,53  $km^2$  en el caso de Yahuaraca; Bohórquez et al. datos no publ.) y con esto, la consecuente concentración de partículas transportadas del río durante la fase anterior. Asimismo, la resuspensión de sedimentos generada por el efecto del viento incide en la reducción de la transparencia. Las temperaturas más elevadas se presentan durante este período ( $\bar{X} = 30,63^\circ C$ ) y coinciden con la temporada de mayor insolación de la región (datos IDEAM, 1979-2009). Los valores de conductividad en Yahuaraca se redujeron debido al menor aporte del Amazonas durante esta etapa; Manjarrés-Hernández et al. (2006) encontraron valores similares a los de este estudio para *aguas altas*. Por su parte, Castillo (2006) mencionó que para el período de *aguas altas* la conductividad es menor y en *aguas bajas* es mayor.

A través de los años, la conexión del río Amazonas con Yahuaraca ha variado y por tanto ha generado cambios en el comportamiento hidrológico de este sistema (Salcedo-Hernández et al. 2012). Así, una década atrás, la región más cercana al río (Largo) presentaba aguas blancas tipo I en *aguas altas*, mientras que las regiones más internas o lejanas al río Amazonas (Boa Anaconda, Pozo Hondo y Taricaya; figura 1) presentaban características relacionadas con las aguas negras tipo I, debido a la influencia de la quebrada Yahuaraca. Incluso, en períodos extremos de *aguas bajas*, estas regiones podían quedar desconectadas entre sí (Duque et al. 1997) formando pequeños lagos. Sin embargo, a través del análisis de los datos obtenidos durante el año hidrológico 2010-2011, fue posible evidenciar que en *aguas altas* e incluso en *bajas*, Largo y Pozo Hondo presentan características de aguas blancas, debido probablemente a que el canal de La

Milagrosa (unión directa del río Amazonas con las regiones interiores como Pozo Hondo; figura 1) ha ampliado su profundidad convirtiéndolo en el mayor aportador de aguas del Amazonas a este sistema, principalmente en temporada de *aguas altas* (Salcedo-Hernández et al. 2012). También se hallaron diferencias entre el lago Zapatero y los subsistemas de Yahuaraca, especialmente durante el *ascenso de las aguas* cuando la quebrada Yahuaraca, según los registros, tuvo mayor influencia en la región Boa Anaconda, reflejándolo en el descenso de los valores de pH y conductividad, resultados que coinciden con los encontrados por otros autores para años anteriores al presente estudio (Palma 2011; Salcedo-Hernández et al. 2012).

Cabe resaltar que el lago Zapatero no había sido estudiado antes, por ser un área especial para las comunidades indígenas que allí viven, pero que ahora dieron su permiso para investigarlo. Sin embargo, este lago es un sitio de interés para posteriores estudios por tener una dinámica diferente a Yahuaraca y por albergar especies de peces de gran tamaño como el pirarucú (*Arapaima gigas*), observado durante los muestreos, mientras que esta especie no parece estar en Yahuaraca, según lo comentan sus pobladores.

Varios autores (Amoros y Bornette 2002, Wainwright et al. 2011 y Wantzen et al. 2002, 2008b) señalaron que las fluctuaciones del nivel de agua así como las diferencias en la naturaleza e intensidad de la conectividad hidrológica, son patrones naturales necesarios para la supervivencia de muchas especies, y garantizan, por ejemplo en los lagos, la productividad y una alta diversidad. También Andrade-Sossa et al. (2011) mencionaron que estas fluctuaciones en Yahuaraca en especial en Largo determinaron una mayor riqueza de rotíferos en los periodos de *ascenso* y *descenso*, hechos relacionados con el aumento en la conectividad y con el desarrollo de un cinturón de vegetación acuática, ausente

en la época de *aguas bajas* y que introdujo mayor heterogeneidad ambiental en este lago. Por consiguiente, es muy probable que en *aguas bajas* la heterogeneidad de todo el sistema pueda aumentar debido a que los lagos se encuentran sujetos principalmente a fuerzas locales que inducen a la heterogeneidad espacial. Mientras que las fases de inundación tienden a conectar las masas de agua con características hidrológicas diferentes, teniendo como resultado, procesos ecológicos y comunidades biológicas que tienden a ser más similares entre los distintos hábitats que componen el sistema río-llanura de inundación (Thomaz et al. 2007).

## CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio corroboran que en los ecosistemas de Várzea la principal fuerza motriz es el pulso del río que determina el grado de conexión entre el río principal y su llanura de inundación (Junk y Wantzen 2004, Junk et al. 1989, Tockner et al. 2000). En este sentido, todos los procesos que acontecen tienen relación con la frecuencia, duración y magnitud de la secuencia de potamofase y limnofase (Neiff 1997), que como hemos evidenciado, es altamente heterogénea en el tiempo y en el espacio. Es de esperar entonces que estos cambios en la naturaleza e intensidad de la conexión hidrológica de Yahuaraca y Zapatero generen a su vez transformaciones en la dinámica de los procesos (descomposición, mineralización, productividad y sedimentación) y de los organismos (ciclos de vida y sucesiones) que afectan actividades como la pesca, practicadas por comunidades indígenas y no indígenas que allí habitan desde hace muchos años.

## AGRADECIMIENTOS

A Colciencias y la Universidad de Sucre por financiar el proyecto “*Estructura trófica del sistema lagunar Yahuaraca en la Amazonia*”

*colombiana*” y al Programa Bicentenario-Amazonia por apoyar el desarrollo de “*Valoración integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuaraca (Amazonia colombiana): su importancia en el cambio climático global*”. A Gabriel Aricari, Claudio Fernández, Ana Milena Manjarrés-Hernández, Edgar Prieto y Claudia Andramunio por su apoyo en campo, a Danny Rejas (Bolivia) por haber realizado la lectura crítica del manuscrito, a Manjarrés-Hernández et al. y a Bohórquez et al. por la información suministrada y a Diana Marciales por la elaboración del mapa.

## REFERENCIAS

- Amoros C, Bornette G. 2002. Connectivity and biocomplexity in water bodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, 47: 761-776.
- Andrade-Sossa CE, García-Folleco M, Rodríguez-Munar CA, Duque SR, Realpe E. 2011. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura del ensamblaje de rotíferos en el lago Largo (Sistema Yahuaraca-llanura de inundación del río Amazonas-Colombia). *Caldasia*, 33 (2): 499-517.
- Anjos M, De Oliveira R, Zuanon J. 2008. Hypoxic environments as refuge against predatory fish in the Amazonian floodplains. *Brazilian Journal of Biology*, 68 (1): 45-50.
- Arias P. 1985. Las ciénagas en Colombia. *Revista Divulgación Pesquera. INDERENA*, 22: 3970.
- Bahamón N. 1994. Estudio limnológico con énfasis en la comunidad de fitoplancton en algunos lagos de inundación del río Amazonas (Colombia) [Tesis de pregrado]. [Bogotá (Colombia)]: Universidad Nacional de Colombia. p 120.
- Bonnet MP, Barroux G, Martínez JM, Seyler F, Moreira-Turcq P, Cochonneau G, Melack JM, Boaventura G, Maurice-Bourgoin L, León JG, Roux E, Calmant, S, Guyot JL, Seyler P. 2008. Flooding hydrology in an Amazonian floodplain lake (Lago Grande de Curuai). *Journal of Hydrology*, 349: 18-30.
- Bunn S, Arthington A. 2007. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, 30: 492-507.
- Caraballo P. 2010. O papel da alça microbiana na dinâmica trófica de um lago de Várzea na amazônia central. [Tesis de doctorado]. [Manaus (Brasil)]: Programa de pós-graduação em ecologia PGECO, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia. p. 219.
- Castillo T. 2006. Productividad y biomasa fitoperifítica en los lagos Yahuaraca y Tarapoto (Amazonas, Colombia). *Revista Ambiental Agua, Aire y Suelo*, 1: 59-68.
- Drago E. 2007. The physical dynamics of the river-lake floodplain system. En: Iriondo MH, Paggi JC, Parma MJ, editores. *The middle Paraná river: limnology of a subtropical wetland* (Berlin): Springer-Verlag. p. 83-122.
- Duque SR, Ruiz J, Gómez J, Roessler E. 1997. Limnología. En: IGAC, editor. *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (Aparoris-Tabatinga)*: PAT. Bogotá (Colombia): Editorial Linotipia. p. 69-134.
- Furch K, Junk W. 1993. Seasonal nutrients dynamics in an Amazonian floodplain lake. *Archives of Hydrobiology*, 128 (3): 277-285.
- Furch K, Junk W. 1997. Physicochemical conditions in floodplains. En: Junk W, editor. *The central Amazon floodplain ecology of a pulsing system*. New York (U. S. A): Springer-Verlag. p. 69-107.
- Galvis G, Mojica JI, Duque SR, Castellanos C, Sánchez D, Arce M, Gutiérrez LF, Jiménez L, Santos M, Vejarano S, Arbeláez F, Prieto E, Leiva M. 2006. Peces del medio Amazonas. Región de Leticia. Serie guías tropicales de campo # 5. *Conservación Internacional*. Bogotá (Colombia): Editorial Panamericana, Formas e Impresos. p. 548.
- Guisande C, Andrade C, Granado-Lorencio C, Duque SR, Núñez-Avellaneda M. 2000. Effects of zooplankton and conductivity on tropical *Utricularia foliosa* investment in carnivory. *Aquatic Ecology*, 34 (2): 137-142.
- Guisande C, Vaamonde A, Barreiro A. 2011. Tratamiento de datos con R, Statistica y SPSS. (España): Ediciones Díaz de Santos. p. 978.
- Junk W. 1980. Areas inundáveis, um desafio para limnologia. *Acta Amazonica*, 10: 775-795.
- Junk W, Bayley P, Sparks R. 1989. The flood pulse concept in river - floodplains systems. En: Dodge DP, editor. *Proceedings of the international large river symposium*. Canadian Special Publication Fisheries and Aquatic Sciences, 106: 110-127.
- Junk WJ, Wantzen KM. 2004. The flood pulse concept: New aspects, approaches, and applications-an update. En: Welcomme R, Petr T, editors. *Proceedings of the 2nd Large River Symposium (LARS)*. Cambodia (Bangkok): RAP Publication. p. 117-149.
- Leenher JA. 1980. Origin and nature of humic substances in the waters of the Amazon river basin. *Acta Amazónica*, 10 (3): 513-526.
- Lewis W. 1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40: 1779-1787.
- Manjarrés-Hernández A, Guisande C, Torres N, Valoyes-Valois V, González-Bermúdez A, Díaz-Olarte J, Sanabria-Aranda L, Duque SR. 2006. Temporal and spatial change of the investment in carnivory of the tropical *Utricularia foliosa*. *Aquatic Botany*, 85: 212-218.

- Melack J. 1983. Diel oxygen variations and their ecological implications in Amazon floodplain lakes. *Archives of Hydrobiology*, 98: 422-442.
- Melack J, Forsberg B. 2001. Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes. En: McClain E, Victoria R, Richey J, editores. *The biogeochemistry of the Amazon basin and its role in a changing world*. New York: Oxford University Press. p. 235-276.
- Neiff J. 1997. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. En: Malvárez AL, Kandus P, editores. *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos*. Montevideo (Uruguay): ORCYT-MAB (UNESCO). p. 99-149.
- Neiff J. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15 (6): 424-441.
- Núñez-Avellaneda M, Duque SR. 2001. Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia Colombiana. En: Franky C, Zárate C, editores. *Imani Mundo: Estudios en la Amazonia colombiana*. Bogotá (Colombia): Unibiblos. p. 305-335.
- Palma L. 2011. Efecto de la conectividad del río Amazonas en la ecología del fitoplancton en lagos amazónicos [Tesis de maestría]. [Leticia (Colombia)]: Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia. p. 81
- Rangel E, Luengas B. 1997. Clima-Aguas. En: IGAC editor. *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (Aparoris-Tabatinga)*: PAT. Santafé de Bogotá (Colombia): Editorial Linotipia. p. 47-68.
- Salcedo-Hernández MJ, Duque SR, Palma L, Torres-Bejarano AM, Montenegro D, Bahamón N, Lagos L, Alvarado LF, Gómez M, Alba AP. 2012. Ecología del fitoplancton y dinámica hidrológica del sistema de lagos de Yahuaraca, Amazonas, Colombia: análisis integrado de 16 años de estudio. *Mundo Amazónico*, (3): 9-41.
- Thomaz S, Bini L, Bozelli R. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579: 1-13.
- Tockner K, Malard F, Ward J. 2000. An extension of the flood pulse concept. *Hydrobiology Process*, 14: 2861-2883.
- Tundisi JG, Forsberg B, Devol A, Zaret T, Tundisi T, Dos-Santos A. 1984. Mixing patterns in Amazon Lakes. *Hydrobiologia*, 108: 3-15.
- Tundisi JG. 1994. Tropical South America: Present and Perspectives. En: Margalef R, editor. *Limnology Now: A paradigm of planetary problem*. Amsterdam: Elsevier Science. p. 353-424
- Tundisi J, Matsumura-Tundisi T. 2008. *Limnología*. 2<sup>da</sup>. ed. São Paulo (Brasil): Oficina de textos. p. 631.
- Wainwright J, Turnbull L, Ibrahim TG, Lexartza-Artza I, Thorton SF, Brazier RE. 2011. Linking environmental régimes, space and time: interpretations of structural and functional connectivity. *Geomorphology*, 126: 387-404.
- Wantzen KM, Machado F, Voss M, Boriss H, Junk W. 2002. Flood pulse-induced isotopic changes in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences*, 64: 239-251.
- Wantzen KM, Junk W, Rothhaupt O. 2008a. An extension of the flood pulse concept (FPC) for lakes. *Hydrobiologia*, 613: 151-170.
- Wantzen K, Rothhaupt O, Mörtl M, Cantonat M, G-Tóth L, Fisher P. 2008b. Ecological effects of water-level fluctuations in lakes: an urgent issue. *Hydrobiologia*, 613: 1-4.
- Wetzel R. 2001. *Limnology, lake and rivers ecosystems*. 3<sup>rd</sup> ed. Chicago: Academic Press. p. 1006.
- Winemiller K. 2004. Floodplain river food webs: generalization and implications for fisheries management. En: Welcomme RL, Petr T, editores. *Proceeding of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries*. Vol. 2. Camboya: Phnom Penh. p. 285-331.