

FLUJO DE NITRÓGENO Y DETRITUS EN UNA QUEBRADA DE BOSQUE SECO TROPICAL (RÍO PESCADOR, NORTE DEL VALLE DEL CAUCA)

NITROGEN AND DETRITUS FLUXES IN A TROPICAL DRY-FORESTED STREAM (PESCADOR RIVER, NORTHERN VALLE DEL CAUCA)

Juan Felipe Blanco¹

Resumen

El objetivo de este trabajo es establecer la importancia de la dinámica del caudal sobre la concentración y transporte de nitrógeno inorgánico y particulado, y determinar cuál es la ruta metabólica dominante del mismo en un río de una cuenca de bosque seco tropical, en la que los aportes de hojarasca y detritus son reducidos. Durante 1998 y 1999 se realizaron muestreos quincenales de nitratos, nitritos, amonio y diferentes fracciones de detritus, en dos estaciones (parte alta y baja) del río Pescador, municipio de Bolívar, Valle del Cauca. Simultáneamente se realizaron aforos de caudal y se midieron otros parámetros como temperatura, oxígeno disuelto y pH. No se observaron diferencias significativas de la temperatura, el oxígeno disuelto, el pH y el caudal entre las dos partes de la cuenca. La concentración de nitrógeno inorgánico permaneció constante aun durante los periodos de alto caudal. Solamente los nitratos y detritus mostraron incrementos significativos, que se traducen en un alto transporte. Sin embargo, estos nutrientes son limitados en la parte terrestre, razón por la cual su transporte se vuelve asintótico con respecto al caudal a medida que se agotan las reservas del sistema. No se observaron diferencias significativas ni en la concentración ni en el flujo de nitrógeno inorgánico y particulado entre ambas partes de la cuenca, lo que sugiere que ella presenta una baja capacidad de carga en su parte terrestre dada su baja cobertura vegetal. Por tanto, es probable que la materia que entra al cauce por los márgenes recorre tramos cortos río abajo y es atrapada por barreras naturales o fragmentada rápidamente. Se puede afirmar que en este tipo de cuencas cada punto del tramo del río depende de la producción de detritus en los márgenes de porciones cortas aguas arriba. Los datos sugieren que la ruta metabólica principal del nitrógeno en el río Pescador es la nitrificación gracias a las altas concentraciones de oxígeno disuelto y el flujo de amonio, mientras que la desnitrificación y amonificación debidas a la fragmentación o descomposición del detritus son muy débiles dado el bajo flujo de detritus en él. Esto determina que los grupos tróficos dominantes sean raspadores y omnívoros.

Palabras clave: nitrógeno, materia orgánica particulada, cuenca hidrográfica, redes tróficas, macroinvertebrados.

Abstract

This study was aimed to establish the importance of discharge dynamics on concentration and flux of inorganic and particulate nitrogen, and determine which is the dominant route of the nitrogen metabolism in a dry-forested tropical stream, featured by low inputs of litter. The sampling was conducted fortnightly during 1998 and 1999. Nitrate, nitrite, ammonia and different fractions of detritus were measured in two reaches located in the upper and lower parts of the watershed of Pescador river, municipality of Bolívar, Valle del Cauca. Discharge and other parameters such as temperature, dissolved oxygen and pH were simultaneously measured. These last parameters did not show significant differences between the two parts of the stream. The concentration of inorganic nitrogen remained steady even during the peak flows. Nitrate and the smaller fractions of detritus showed more significant increments, overriding a high transport. However, these nutrients are limited in the land of the watershed, and their transport becomes asymptotic to the discharge as the reserves are depleted. Also, the concentration and transport of both inorganic nitrogen and detritus were similar between both parts of the stream, suggesting that the land in the watershed has a low carrying capacity due to the scarce vegetation cover. It is hypothesized that the organic matter entering into the stream is transported along short distances downstream before being trapped in debris dams or quickly broken-down. Thus, every point of the stream course

Recibido: diciembre de 2000; aprobado para publicación: octubre de 2001.

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad del Valle, Cali, Colombia, apartado 25360. (Dirección actual: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Puerto Rico, Recinto de Río Piedras, San Juan, Puerto Rico). E-mail: jblanco@LTERnet.edu.

relies upon the detritus production of riparian areas of short stretches upstream. The data suggest that the main route of nitrogen cycle is the nitrification in Pescador river, granted by the high rates of flux of ammonia and high concentration of dissolved oxygen. The denitrification due to fragmentation and decomposition of detritus is weak, bestowed by the low inputs of litter. This condition promotes that scraper and omnivore macroinvertebrates be the dominant groups in the lotic food web.

Key words: nitrogen, particulate organic matter, watershed, food webs, macroinvertebrates.

INTRODUCCIÓN

El flujo de energía y la circulación de materiales son procesos paralelos e igualmente importantes dentro del funcionamiento de los ecosistemas. Debido a que la síntesis de proteínas es la principal característica del crecimiento de los animales, es aconsejable estudiar la dinámica de sus poblaciones en función de la disponibilidad del nitrógeno (Gerking, 1962, citado por Mann, 1988; Grimm, 1988; Roldán, 1992). En medio acuático lótico el nitrógeno puede ser asimilado de manera directa principalmente por las macrofitas y las cianobacterias fijadoras, en forma de N_2 y NO_3 (Howarth *et al.*, 1988a; Roldán, 1992). Sin embargo, en este medio la principal fuente de N es la hojarasca (Mulholland, 1981 y 1992), la cual es procesada rápidamente por algas y microorganismos. Si las condiciones son altamente aeróbicas algunas bacterias pueden transformar, a través de reacciones oxidativas sucesivas, el NH_4 en NO_3 , en lo que se conoce como nitrificación (Lipschultz *et al.*, 1986). Por el contrario, en medios con déficit de oxígeno algunas bacterias (Seitzinger, 1988) y algas (Christensen *et al.*, 1990) toman el oxígeno del material orgánico particulado (MOP) y disuelto (MOD) reduciéndolo a NO_3 y sucesivamente a NO_2 o NH_4 (Roldán, 1992; Lampert y Sommer, 1997). Estas rutas se conocen respectivamente como desnitrificación y amonificación del nitrato. Sin embargo, en ausencia de perifiton la desnitrificación ocurre en niveles muy bajos (Seitzinger, 1988).

El nitrógeno orgánico disuelto (NOD) y el NO_3 , producidos por el reciclaje nitrificación-desnitrificación, pueden formar flóculos coloidales con la materia orgánica disuelta circulante y depositarse sobre substratos duros del fondo formando la comúnmente llamada "lama" (Mann, 1988). En los medios lótico y léntico el MOD contiene 25% de material biodegradable (carbohidratos y aminoáci-

dos) (Volk *et al.*, 1997), el cual puede ser aprovechado directamente por macroinvertebrados como moluscos y larvas de dípteros (simúlidos y chironómidos) que raspan la superficie de las piedras aprovechando también el perifiton que crece sobre las piedras (Grimm, 1988; Mann, 1988).

De esta forma, la red trófica de los ambientes dulceacuícolas no depende enteramente de la circulación del nitrógeno a través de los productores primarios como el perifiton. De hecho, los invertebrados participan activamente en el metabolismo del nitrógeno a través de la fragmentación de la hojarasca que cae al cauce de los ríos y la superficie de los lagos (Mann, 1988; Wallace *et al.*, 1991), incrementando la tasa de liberación de nutrientes y facilitando su transporte aguas abajo, pero también adquiriéndolos directamente.

En Colombia los estudios relacionados con el nitrógeno en el medio acuático lo han tratado tradicionalmente como un contaminante, desconociendo su papel preponderante en el funcionamiento trófico de estos ecosistemas. El objetivo de este trabajo fue determinar: 1. cuál es la ruta metabólica del nitrógeno dominante en un río de una cuenca de bosque seco tropical, en la que los aportes de hojarasca y detritus son reducidos; 2. la variación de dicha ruta a lo largo del curso del río; y 3. la relación de los compuestos nitrogenados inorgánicos y los detritus con la dinámica del caudal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La cuenca hidrográfica del río Pescador se encuentra ubicada sobre la cordillera Occidental en el norte del departamento del Valle del Cauca (figura 1). Es un valle transversal sometido al efecto de sombra de montaña, que presenta

una precipitación media anual de 1.464 mm en la cuenca alta y de 1.022 mm en la cuenca baja, con un régimen marcadamente bimodal, presentando picos de lluvia en abril y noviembre. La temperatura media anual es de 26 °C. Las anteriores características generan la formación de bosques secos y muy secos. La cuenca tiene un área relativamente pequeña (160 km²), lo cual, sumado a las pendientes superiores a 40% en la parte media, produce una recolección rápida de agua después de cada precipitación (Blanco *et al.*, 1999).

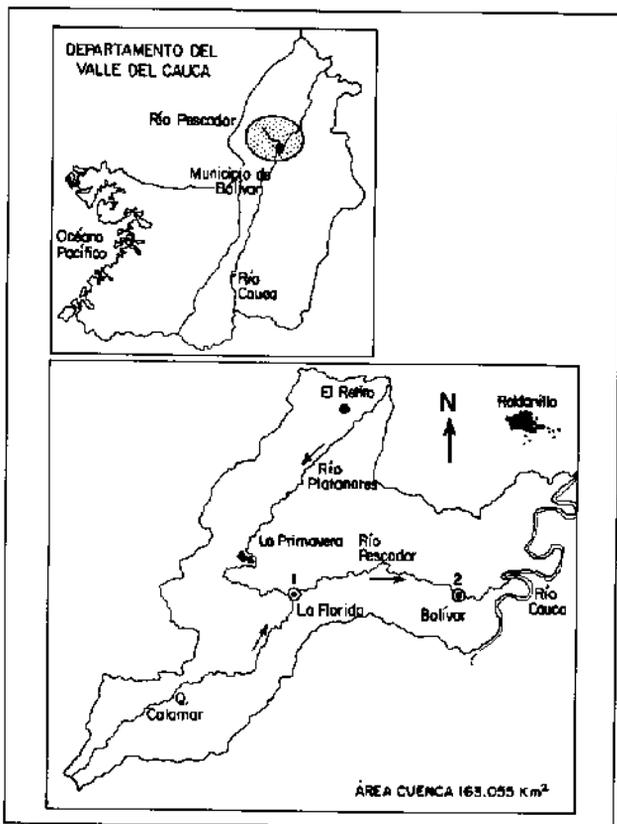


Figura 1. Localización del río Pescador y de las estaciones de muestreo

Este estudio se realizó en las partes alta y baja de la cuenca (figura 1): estación 1 (La Florida, 04° 20' 20.9" N y 76° 14' 47.5" W, h = 1.370 msnm), ubicada 50 m aguas abajo de la confluencia entre los ríos Calamar y Pescador. No existe una influencia antrópica directa pero se aprecian zonas de deposición de material de arrastre (arenas) en épocas de alta pluviosidad. El cauce es meándrico y presenta una pequeña represa natural de troncos caídos y piedras

que retiene hojarasca. Tiene una profundidad variable entre 0.8 y 0.3 m y con fondos mixtos de cantos rodados y arenas. El cauce está cubierto parcialmente por un dosel arbóreo y los márgenes son dominados por cañabrava. Estación 2 (Puente Bolívar, 04° 20' 18.5" N y 76° 10' 41.1" W, h = 945 msnm), ubicada en la salida de la cabecera municipal de Bolívar. No se observa una actividad antrópica *in situ*, pero 300 m aguas arriba existe un vertimiento de aguas residuales de un colegio y una estación de servicio que vierte grasas y aceites. El cauce es recto y de poca profundidad (< 0.3 m), con fondos dominados por cantos rodados. El cauce está cubierto por un dosel arbóreo y los márgenes son dominados por herbáceas y gramíneas.

Muestreo. Este estudio se realizó en el primer semestre de los años 1998 y 1999, con muestreos quincenales. En cada una de las estaciones de muestreo descritas anteriormente, a lo largo de una sección transversal, se midieron la velocidad de la corriente (utilizando un correntómetro C2 AOIT) a tres profundidades (20, 60 y 80% de la profundidad instantánea), el ancho del cauce y la pendiente longitudinal del cauce (en función del ancho instantáneo del mismo) y se estableció el perfil batimétrico. Con base en estos datos se calculó el flujo del río por cada sección con el programa de computación FLOW MASTER (Haestad Methods, Inc.). También se colectaron tres muestras de agua de un litro, tanto en superficie como en fondo, a las que se les midió *in situ* la concentración de oxígeno disuelto y su porcentaje de saturación, la temperatura del agua, el pH y la concentración de amonio, nitritos y nitratos (por medio del método estándar colorimétrico de un kit de calidad de aguas MERCK). Las concentraciones de las anteriores formas inorgánicas del nitrógeno fueron transformadas en flujos multiplicándolas por el caudal instantáneo. Para la colección del material particulado se construyó una trampa consistente de tres filtros sucesivos con ojos de malla de 4 mm, 1 mm y 43 µm. Estas categorías fueron seleccionadas de acuerdo con los criterios establecidos por Webster *et al.* (1987) y Cushing *et al.* (1993). Se colectaron muestras de agua de diez litros en el centro del cauce que se pasaron por esta trampa, quedando atrapadas la hojarasca (H) en el primer filtro, el material orgánico particulado grueso (MOPG) en el

segundo y el material orgánico particulado fino (MOPF) en el tercero. Se filtraron en total cinco muestras por estación. El material colectado en cada fracción fue almacenado a baja temperatura, fijado en solución de Transeau y transportado al laboratorio en donde fue secado a 56 °C (por 72 horas o hasta alcanzar peso constante) y pesado en una balanza analítica. Los pesos de cada fracción fueron transformados en concentraciones (mg/l) y posteriormente en flujos (mg/s).

Análisis de los datos. Se compararon las medias de la temperatura, el pH, la concentración y saturación de oxígeno disuelto entre las partes alta y baja de la cuenca, por medio de una prueba pareada t-student, previa evaluación de la homogeneidad de varianzas. Esto con el fin de determinar si las posibles diferencias del ciclo del nitrógeno podían ser explicadas por las diferencias de las características del agua entre las partes alta y baja de la cuenca. Todas las variables fueron evaluadas previamente en su ajuste con la normalidad por medio de las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y chi-cuadrado. También se realizaron pruebas de homogeneidad de varianzas previamente a las comparaciones de medias entre las estaciones de estudio. Algunas variables presentaron un bajo ajuste con la normalidad o un efecto muy grande de la varianza sobre la media, por lo que fueron transformadas logarítmicamente (Zar, 1984).

Las concentraciones de las especies nitrogenadas se correlacionaron con los caudales en cada estación. Posteriormente se compararon dichas correlaciones entre las dos estaciones de estudio utilizando un análisis de covarianza (Sokal y Rohlf, 1995), con el fin de determinar si el caudal controlaba la concentración de nitrógeno en ambas partes de la misma forma. Las diferentes fracciones de detritus también se correlacionaron con el caudal y se compararon entre estaciones como se explicó anteriormente.

Después se evaluó la existencia de diferencias significativas de la concentración y el flujo de cada forma inorgánica del nitrógeno y de cada fracción del detritus entre la estación de la cuenca alta y la estación de la cuenca baja, por medio de una prueba de t-student pareada con los datos transformados loga-

rítmicamente (Zar, 1984). A partir de esta prueba se determinó si existía un incremento, una reducción o un flujo estable de los componentes a lo largo de la cuenca.

Para inferir cuál era la ruta metabólica del nitrógeno prevalente en cada estación se realizaron dos grupos de covarianzas lineales teniendo el NO_3 como variable dependiente. Las variables fueron transformadas logarítmicamente cuando se requirió. En el primer grupo de covarianzas las variables independientes fueron el NH_4 y el NO_2 (representando la nitrificación-oxidación) y en el segundo las variables independientes fueron las diferentes fracciones del detritus (representando la descomposición-reducción). Si la correlación del NO_3 con el NH_4 y el NO_2 es significativa, pero no con las diferentes fracciones del detritus, probablemente la ruta metabólica sea la nitrificación; en el caso contrario, será la reductiva, presentándose ya sea la desnitrificación y/o la amonificación del nitrato.

RESULTADOS

Temperatura, pH y oxígeno disuelto. La temperatura del agua fue mayor en la parte baja de la cuenca (24.49 ± 2.16 °C) que en la alta (20.54 ± 1.05 °C) durante el periodo de estudio ($t_{15} = -9.75$, $p < 0.01$). Lo anterior refleja las diferencias de la temperatura atmosférica como producto del piso altitudinal. Las otras variables no exhibieron diferencias significativas (pH: $t_{15} = 0$, $p > 0.05$; concentración de oxígeno: $t_{15} = 0.59$, $p > 0.05$; saturación de oxígeno: $t_{15} = -1.41$, $p > 0.05$). El pH fue predominantemente neutro y poco variable (parte alta = 7.37 ± 0.18 ; parte baja = 7.37 ± 0.32). La concentración de oxígeno disuelto fue predominantemente alta (parte alta = 7.75 ± 0.72 mg/l; parte baja = 7.62 ± 0.73 mg/l) y permaneció en unos niveles de saturación aptos para los procesos metabólicos aeróbicos (parte alta = 88.19 ± 6.44 %; parte baja = 92.75 ± 10.72 %).

Relación entre el caudal y los compuestos. La concentración de amonio (ver Blanco, 2000, para las pruebas de normalidad y homogeneidad de varianzas) no presentó una correlación significativa con el caudal en ninguna de las dos partes de la cuenca (tabla 1). Esto, sin embargo, significa que la masa

de amonio debe entrar al sistema en la misma proporción o tasa que lo hace el agua (escorrentía superficial) para que la concentración permanezca relativamente constante. Las concentraciones de ni-

tritos y de nitratos (datos transformados) tampoco presentaron correlaciones significativas con el caudal en ninguna de las dos partes de la cuenca, lo que sugiere la misma hipótesis planteada para el amonio.

Tabla 1. Coeficiente de correlación (r) entre el caudal y la concentración de nitrógeno inorgánico y las fracciones de detritus. Se muestra el coeficiente para las partes alta y baja de la cuenca del río Pescador. Los coeficientes de cada especie nitrogenada se compararon entre las dos partes de la cuenca utilizando una prueba de covarianza (F). * $P < 0.05$, NS = diferencias no significativas

Compuesto (mg/l)	Parte de la cuenca	r	GL	Estadístico	Probabilidad
NH ₄	Alta	-0.19	1.29	0.48	NS
	Baja	-0.13			
NO ₂	Alta	-0.03	1.29	0.78	NS
	Baja	-0.03			
NO ₃	Alta	-0.08	1.29	0.54	NS
	Baja	0.42			
MOPF †	Alta	0.53	6	1.53	NS
	Baja	-0.26	6	-0.65	NS
MOPG †	Alta	0.49	18	2.4	NS
	Baja	-0.33	18	-1.14	NS
Hojarasca †	Alta	-0.27	18	-1.21	NS
	Baja	0.66	18	3.7	*

† = coeficientes de correlación de Spearman (r). No se realizó covarianza; sólo se probó significancia de r utilizando una prueba t .

Ninguna de las fracciones de detritus presentó un buen ajuste a la normalidad; por tanto, se utilizó una correlación no paramétrica de Spearman para determinar su relación con el caudal en cada parte de la cuenca. Ni la MOPF ni la MOPG y la hojarasca (H, excepto en la cuenca baja) presentaron una correlación significativa con el caudal en ninguna parte de la cuenca (tabla 1). Las concentraciones de hojarasca y MOPG fueron mucho menores que las de MOPF, lo que sugiere diferencias de los aportes de materia orgánica dentro y fuera del río.

Concentración y flujo de compuestos. El caudal no mostró diferencias significativas entre las partes alta y baja de la cuenca del río Pescador a lo largo del periodo de estudio ($t_{30} = -0.77$, $p > 0.05$) (tabla 2). Esto determinó grandemente los resultados para los compuestos nitrogenados. La concentración promedio de amonio no presentó diferencias significati-

vas entre las dos partes de la cuenca (tabla 2). Esto quiere decir que la cantidad de masa de amonio que entra al sistema es similar en ambas partes de la cuenca. Por otra parte, el flujo de amonio mostró un efecto notable de la varianza. Después de realizar la transformación logarítmica tampoco presentaron diferencias significativas entre ambas partes de la cuenca. Lo anterior significa que la cantidad de masa de amonio que es transportada por el cauce del río es similar en ambas partes de la cuenca. La concentración y el flujo de los nitritos y los nitratos mostraron un comportamiento similar al amonio; por lo anterior, tampoco estas formas inorgánicas del nitrógeno presentan diferencias en la cantidad de masa que entra ni la que es transportada en cada parte de la cuenca.

El flujo de nitratos mostró un incremento significativo en 1999 con respecto a 1998, relacionado con

Tabla 2. Comparación del caudal, las concentraciones y flujo de nitrógeno inorgánico y las fracciones de detritus entre las partes alta y baja de la cuenca del río Pescador. Se indican los promedios y la desviación estándar. * = $P < 0.05$, NS = diferencias no significativas

Compuesto de la cuenca	Parte (mg/l)	Concentración	Probabilidad (mg/s)	Flujo	Probabilidad
NH ₄	Alta	0.43 ± 0.21	NS	517.38 ± 553.07	NS
	Baja	0.48 ± 0.20		480.02 ± 372.51	
NO ₂	Alta	0.047 ± 0.022	NS	58.08 ± 53.47	NS
	Baja	0.041 ± 0.019		52.13 ± 38.09	
NO ₃	Alta	13.13 ± 4.10	NS	16.775.48 ± 14.004.55	NS
	Baja	13.89 ± 5.57		15.689.90 ± 15.381.64	
MOPF †	Alta	0.85 ± 0.56	NS	1.615.09 ± 1.414.26	*
	Baja	0.50 ± 0.32		676.13 ± 611.88	
MOPG	Alta	13.71 ± 13.05	NS	34.572.40 ± 48.478.26	NS
	Baja	16.35 ± 11.87		15.231.40 ± 10.538.60	
Hojarasca	Alta	16.94 ± 46.28	NS	24.198.45 ± 55.971.58	NS
	Baja	12.33 ± 17.79		15.838.80 ± 24.145.06	
Caudal ‡	Alta			1.25 ± 0.48	NS
	Baja			1.02 ± 0.67	

† = masa expresada en gramos; ‡ = volumen expresado en metros cúbicos

el incremento de caudal durante el evento La Niña (figura 2). La correlación con el caudal fue menor, con lo que se demuestra que hay una alta variabilidad durante las condiciones de alta escorrentía y que otras variables también pueden ser importantes. El incremento fue asintótico, mostrando que las reservas del sistema se agotan después de cierto nivel de escorrentía.

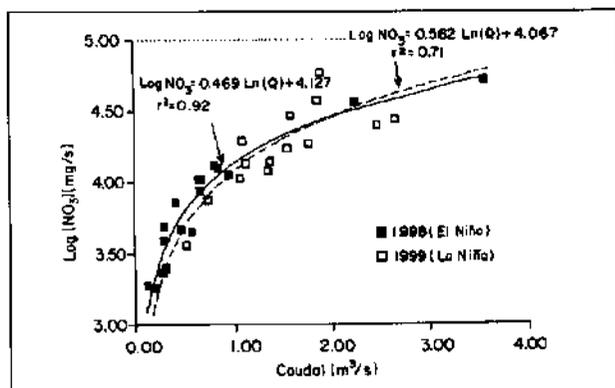


Figura 2. Regresión entre el caudal y el flujo de nitratos en el río Pescador durante 1998 y 1999, correspondientes a los eventos El Niño y La Niña, respectivamente. La línea discontinua en el valor de 5.00 en la ordenada muestra la posición aproximada de la asíntota.

La concentración y flujo de las diferentes fracciones de detritus también mostraron un comportamiento similar al del nitrógeno inorgánico. Todas las fracciones presentaron una distribución no normal fuertemente influenciada por la varianza, por lo cual fueron transformadas logarítmicamente para realizar las comparaciones entre ambas partes de la cuenca por medio de la prueba pareada de t-student. La concentración de detritus fino (MOPF) fue similar en ambas partes de la cuenca, mientras que el flujo presentó diferencias significativas (tabla 2). Las fracciones gruesas de detritus no presentaron diferencias significativas de la concentración ni del flujo entre las estaciones de estudio.

Ruta metabólica del nitrógeno. El flujo de nitratos presentó una correlación significativamente alta y directa con el del amonio (datos transformados logarítmicamente), que no mostró diferencias entre ambas partes de la cuenca ($F_{1,29} = 0.33$, $p > 0.05$) (figura 3). Igual resultado se observó con los nitritos ($F_{1,29} = 0.85$, $p > 0.05$). Esto indica que a medida que se incrementan ambos precursores de los nitratos se aumenta su flujo. La mayor correlación entre los nitratos y los nitritos demuestra la inme-

diatez de la reacción y evidencia la ocurrencia de la ruta metabólica nitrificante.

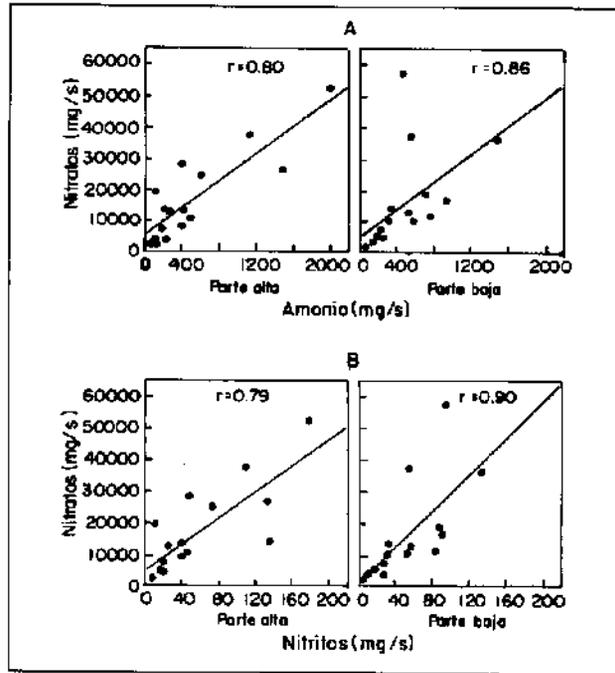


Figura 3. Correlación del flujo de nitratos con el flujo de amonio (A) y de nitritos (B) en la cuenca del río Pescador. El coeficiente de correlación fue obtenido con datos transformados logarítmicamente

Entre las fracciones de detritus (tabla 3), solamente la MOPG tuvo una correlación significativa con los nitratos en la parte alta de la cuenca, mostrando, por tanto, diferencias significativas con la parte baja. La MOPF y la hojarasca no presentaron pendientes significativamente diferentes de cero con respecto a los nitratos. De esta forma no se descarta la ocurrencia de la ruta desnitrificante en la parte alta de la cuenca, pero con una producción de nitratos directamente de la descomposición bacteriana de la MOPG, y menos fases que la nitrificación (producción de nitratos). Dado que ninguna de las fracciones de detritus se correlacionó significativamente con los nitratos en la cuenca baja, se puede afirmar que la desnitrificación en la columna de agua está prácticamente ausente, y por tanto la ruta dominante en esta parte también es la nitrificación.

Tabla 3. Coeficiente de correlación (r) entre el flujo de nitratos (mg/s) y el flujo de MOPF, MOPG y hojarasca. Se muestra el coeficiente para las partes alta y baja de la cuenca y se compara utilizando una prueba de covarianza (F). * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, NS = diferencias no significativas

Compuesto (g/s)	Parte de la cuenca	r	GL	F	Probabilidad
MOPF	Alta	0.27 ^{NS}	1.13	2.72	NS
	Baja	0.07 ^{NS}			
MOPG	Alta	0.83 ^{**}	1.27	4.50	*
	Baja	0.05 ^{NS}			
Hojarasca	Alta	0.16 ^{NS}	1.27	0.14	NS
	Baja	0.40 ^{NS}			

DISCUSIÓN

La ausencia de diferencias significativas de la concentración y el flujo de nitrógeno inorgánico y particulado entre ambas partes de la cuenca es un resultado importante en el ámbito de la limnología neotropical. Se ha establecido que los nutrientes y detritus que reciben los ríos son producidos principalmente en la parte terrestre de la cuenca alta (Mulholland, 1981 y 1992) y/o en la vegetación marginal a lo largo de su trayecto (Mulholland, 1992; Décamps, 1993; Johnson y Covich, 1997). Éstos son transportados y luego acumulados gradualmente en las partes bajas de las cuencas (Vannotte *et al.*, 1980). Teniendo en cuenta esta situación, los resultados de este trabajo sugieren que la parte terrestre de la cuenca del río Pescador (en sus partes alta y baja) presenta una baja capacidad de carga, explicable por la baja cobertura vegetal (bosque seco tropical y secundario, y pastizales). Ello provoca una baja producción de nutrientes y detritus (MOP), y que éstos no se acumulen cuenca abajo.

Por otra parte, la materia que entra al cauce por los márgenes posiblemente recorre tramos cortos río abajo o es atrapada por barreras naturales. Webster *et al.* (1987) y Cushing *et al.* (1993) encontraron que el detritus recorre cortos tramos dentro del curso de los ríos estrechos dependiendo de aspectos como la cantidad de barreras naturales (represamien-

tos hechos por troncos o piedras, Bilby y Likens, 1979 y 1980), la textura del lecho (Triska *et al.*, 1989b) y el "meandrismo" (Wallace *et al.*, 1982). Estas distancias pueden oscilar entre decenas (Webster *et al.*, 1987) y cientos de metros (Cushing *et al.*, 1993) dependiendo del orden del río. En contraste, el transporte de nitrógeno inorgánico (nitratos) puede ser de tan sólo el orden de unos pocos metros (Triska *et al.*, 1989b). La presencia de barreras naturales puede ser una condición común en el tramo del río Pescador que separa las dos estaciones de estudio. Sin embargo, dado el alto caudal (con relación a la morfología del río), se mantienen altas velocidades de corriente que no permiten que la materia suspendida y particulada principalmente sea atrapada en dichas barreras. Por el contrario, es altamente probable que si existe una baja entrada de detritus a través de los márgenes del río o por encima del cauce, éste pueda ser rápidamente fragmentado mecánicamente por la corriente en tramos relativamente cortos (Wallace *et al.*, 1982). El flujo de detritus en el río Pescador es comparable con el de quebradas de ordenes inferiores con mayor cobertura de bosque (*i.e.* Webster, 1987), lo cual refleja su nivel bajo. Por esta situación, se podría afirmar que en ríos de cuencas cubiertas por bosques secos cada punto del curso depende de la producción local de detritus de sus márgenes o de tramos cortos aguas arriba. Éstos podrían ser mucho más cortos que los establecidos por Johnson y Covich (1997) (500-1.000 m aguas arriba) en praderas templadas.

En este estudio se observaron incrementos de la concentración de los detritus (principalmente MOPF y MOPG) y de los nitratos en función directa del caudal, similares a los reportados para otros ríos de zonas tropicales (Brinson, 1976) y templadas (Bilby y Likens, 1979, Wallace *et al.*, 1982). Sin embargo, la fracción más fina (MOPF) es la que representa el mayor porcentaje de los flujos totales de detritus en ambas partes del río Pescador, contrario a lo reportado para otras zonas.

A pesar de que el flujo de nitrógeno aumentó durante el evento La Niña, debido al incremento de la escorrentía y la precipitación, éste fue de tipo asintótico, mostrando que las reservas de la parte terrestre de la cuenca disminuyen gradualmente.

Borman *et al.* (1974) encontraron que en un bosque talado experimentalmente el transporte de materia orgánica y nutrientes se incrementaba en el corto plazo (menos de un año), debido a la erodabilidad del suelo durante las lluvias, pero disminuía significativamente a medida que las reservas o los almacenamientos se agotaban en ausencia de aportes posteriores por parte de la vegetación.

La ruta metabólica principal del nitrógeno en el río Pescador es la nitrificación gracias a las altas concentraciones de oxígeno disuelto y el flujo de amonio. En contraste, la desnitrificación debida a la fragmentación o descomposición del detritus es una ruta muy débil, como lo evidenciaron las bajas correlaciones entre las fracciones del detritus y los nitratos. Además, el bajo flujo de detritus en el sistema puede contribuir significativamente a limitar esta ruta. Actualmente, se conoce que en un medio con alta concentración de oxígeno disuelto la ruta predominante del nitrógeno es la nitrificación (Lipschultz *et al.*, 1986). En estos medios, las bacterias o el perifiton no utilizan los nitratos como fuente de oxígeno liberando nitritos, sino como nutriente, adquiriéndolo directamente para transformarlo en proteínas (Howarth *et al.*, 1988a). La nitrificación también es la ruta dominante en algunos ríos de Costa Rica (Pringle y Triska, 1991; Triska *et al.*, 1993; Duff *et al.*, 1996), en los que se mantienen concentraciones bajas de amonio pero altas de nitratos. A pesar de que éstos aumentan río abajo (Triska *et al.*, 1989a), no se favorece la ruta inversa (Duff *et al.*, 1996).

Sin embargo, no se puede afirmar que los nitratos que fluyen dentro del sistema son generados por nitrificación exclusivamente; es probable que la desnitrificación y la amonificación ocurran en un porcentaje bajo y de forma localizada en partes anaerobias del lecho del cauce (microhábitat) en los que se acumulan fracciones finas y gruesas de detritus que son descompuestas por bacterias. También es probable que otra fracción de los nitratos se produzca a partir del amonio que entra en forma directa al sistema por la escorrentía a través de los márgenes, como sucede comúnmente en zonas agrícolas (Mulholland, 1992) o con vertimientos de aguas residuales (Machado y Roldán, 1981; Escobar, 1989).

Los grupos tróficos de macroinvertebrados del río Pescador son determinados por la ruta metabólica del ciclo del nitrógeno (Blanco, 2000). Los raspadores y los omnívoros son los grupos dominantes en números de taxa y de individuos, y dependen del material que fluye en el río y se deposita sobre los sustratos. Los fragmentadores presentan una abundancia baja como producto de las bajas entradas de detritus al sistema. Esta red trófica presenta una estructura similar en ambas partes de la cuenca y su dinámica está estrechamente relacionada con la del flujo de nitrógeno inorgánico.

En Colombia, algunos estudios anteriores han tenido en cuenta el efecto que tienen las concentraciones de amonio o de nitratos sobre la diversidad de las comunidades acuáticas (Machado y Roldán, 1981; Escobar, 1989; Ramírez y Roldán, 1989; Naundorff *et al.*, 1990; Bohórquez *et al.*, 1993; Navarrete *et al.*, 1993), pero éstos no fueron sustentados estadísticamente y no establecieron el mecanismo que opera en dicha influencia. Sólo Roldán (1992) mencionó que los nitratos y el amonio se consideran una de las fuentes principales de alimento para los organismos acuáticos. Castillo *et al.* (1991) realizaron el primer estudio trófico de un sistema lótico en Colombia pero enfocado principalmente a la importancia del detritus. En la literatura internacional tampoco se encontraron estudios que relacionaran la dinámica del nitrógeno inorgánico disuelto con la estructura trófica de los macroinvertebrados. La mayor parte de los estudios se han enfocado en la asimilación del nitrógeno por parte de organismos del epilíton (Duff *et al.*, 1984; Lipschultz *et al.*, 1986; Howarth *et al.*, 1988a y 1988b; Seitzinger, 1988; Triska *et al.*, 1989a y 1989b; Duff *et al.*, 1996).

CONCLUSIONES

Este estudio demuestra que en una cuenca con baja cobertura vegetal la ruta dominante del ciclo del ni-

trógeno es la nitrificación, la cual es producto de los niveles bajos de transporte, alta fragmentación, y posiblemente baja descomposición de detritus. Las entradas de amonio con aguas residuales de asentamientos humanos y la alta dinámica del sistema pueden reforzar la dominancia de la ruta. La baja capacidad de carga del sistema, dada las grandes limitaciones de cantidad y tipos de alimento, determina el número y tipo de niveles tróficos dentro del sistema. Éstos varían en función de la dinámica de los nutrientes y la materia orgánica particulada. Esta condición los hace naturalmente frágiles ante factores externos que afecten las cantidades y dinámica de los nutrientes, razón por la cual merecen especial atención en los planes de manejo ambiental, principalmente en la disposición de aguas residuales y las derivaciones de caudal.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado parcialmente por el Grupo de Hidrobiología, Subdirección de Patrimonio Ambiental, de la Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, a través de los proyectos 0177-97 y 0238-98. Se presentan datos parciales de la tesis de maestría del autor en la Universidad del Valle. J. R. Cantera, M. C. Zúñiga, G. A. Bolívar y F. A. Zapata revisaron críticamente varias versiones del manuscrito. Finalmente, agradezco a G. L. Vásquez, J. C. Ramírez y A. M. Navarrete por su colaboración en el trabajo de campo y laboratorio durante la realización de los proyectos y las discusiones constructivas sobre el tema. Catherine M. Pringle (Universidad de Georgia) facilitó gran cantidad de la bibliografía. J. J. Ramírez y un evaluador anónimo contribuyeron a mejorar la versión final.

REFERENCIAS

- Bilby RE, Likens GE. 1979. Effect of hydrologic fluctuations on the transport of fine particulate organic carbon in a small stream. *Limnol Oceanogr* 24(1):69-75.
- Bilby RE, Likens GE. 1980. Importance of organic debris dams in the structure and function of stream ecosystems. *Ecology* 61(5):1.107-1.113.

- Blanco JF, Vásquez GL, Ramírez JC, Navarrete AM, Cantera JR. 1999. Modelo descriptivo hidrobiológico para el programa de gestión ambiental de la cuenca del río Pescador, municipio de Bolívar, Departamento del Valle del Cauca. Informe técnico SPA-HI-0238-98. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca (CVC), Cali.

- Blanco JF.** 2000. Flujo de nitrógeno y dinámica de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en una cuenca subxerofítica tropical. Tesis de maestría. Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Blanco JF** (en prensa). Effects of the 1997-1999 El Niño-La Niña cycle in the aquatic ecosystem of a tropical stream in the Western Cordillera of Colombia. *Biotropica*.
- Brinson MM.** 1976. Organic matter losses from watersheds in the humid tropics. *Limnol Oceanogr* 21(4):572-582.
- Bobórzuez A, Ardila JL, Franco LA.** 1993. Contribución al estudio limnológico por bioindicación con macroinvertebrados bentónicos en aguas continentales en Colombia. Fase I, río Bogotá. *Rev Asoc Col Cienc Biol* 7(1,2):56-61.
- Bormann FH, Likens GE, Sicama TG, Pierce RS, Eaton JS.** 1974. The export of nutrients and recovery of stable conditions following deforestation at Hubbard Brook. *Ecol Monogr* 44:255-277.
- Castillo J, Figueroa A, Jacome LF, Naundorff G, Zamora H.** 1991. Contribución al conocimiento del flujo de nutrientes y energía en un ecosistema tropical, caso río Palacé, municipio de Totoro (Cauca). *Nov Col* 3:7-25.
- Christensen PB, Nielsen LP, Sorensen J, Revsbech NP.** 1990. Denitrification in nitrate-rich streams diurnal and seasonal variation related to benthic oxygen metabolism. *Limnol Oceanogr* 35(3):640-651.
- Cushing C, Minshall GW, Newbold JD.** 1993. Transport dynamics of fine particulate organic matter in two Idaho streams. *Limnol Oceanogr* 38(6):1.101-1.115.
- Décamps H.** 1993. River margins and environmental change. *Ecol Appl* 3(3):441-445.
- Duff JH, Triska TJ, Oresland RS.** 1984. Denitrification associated with stream periphyton: chamber estimates from undisturbed communities. *J Environ Qual* 13:514-518.
- Duff JH, Pringle CM, Triska FJ.** 1996. Nitrate reduction in sediments of lowland tropical streams draining swamp forest in Costa Rica: an ecosystemic perspective. *Biogeochem* 33:179-196.
- Escobar A.** 1989. Estudio de las comunidades macrobénticas en el río Manzanares y sus principales afluentes y su relación con la calidad del agua. *Actual Biol* 18(65):45-60.
- Grimm NB.** 1988. The role of macroinvertebrates in nitrogen dynamics of a desert stream. *Ecology* 69(6):1.884-1.893.
- Howarth RW, Marino R, Lane J, Cole JJ.** 1988a. Nitrogen fixation in freshwater, estuarine and marine ecosystems. 1. Importance and rates. *Limnol Oceanogr* 33(4):669-687.
- Howarth RW, Marino R, Lane J, Cole JJ.** 1988b. Nitrogen fixation in freshwater, estuarine and marine ecosystems. 2. Biogeochemical controls. *Limnol Oceanogr* 33(4):688-701.
- Johnson SL, Covich AP.** 1997. Scales of observation of riparian forests and distributions of suspended detritus in a prairie river. *Freshwat Biol* 37:163-175.
- Lampert W, Sommer U.** 1997. *Limnology. The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, NY, USA. 382 p.
- Lipschultz F, Wofsy SC, Fox LE.** 1986. Nitrogen metabolism of the eutrophic Delaware river ecosystem. *Limnol Oceanogr* 31(4):701-716.
- Machado T, Roldán G.** 1981. Estudio de las características fisicoquímicas y biológicas del río Anorí y sus principales afluentes. *Actual Biol* 10(35):3-19.
- Mann KH.** 1988. Production and use of detritus in various freshwater, estuarine and marine ecosystems. *Limnol Oceanogr* 33(4):910-930.
- Mulholland PJ.** 1981. Organic carbon flow in a swamp-stream ecosystem. *Ecol Monogr* 51(3):307-322.
- Mulholland PJ.** 1992. Regulation of nutrient concentrations in a temperate forest stream: Roles of upland, riparian and instream processes. *Limnol Oceanogr* 37(7):1.512-1.526.
- Naundorff GI, Vásquez GL, Zamora H.** 1990. Estudio hidrobiológico del río Cauca en el sector comprendido entre el embalse de "La Salvajina" y el puente "El Horniguero". *Nov Col Popayán* 2:18-24.
- Navarrete P, Naundorff G, Paz JP.** 1993. Estudio limnológico del río Las Piedras y evaluación ambiental de la subcuenca. *Rev Asoc Col Cienc Biol* 7(1-2):33-38.
- Pringle CM, Triska FJ.** 1991. Effects of geothermal groundwater on nutrient dynamics of a lowland Costa Rican stream. *Ecology* 72(3):951-956.
- Ramírez JJ, Roldán G.** 1989. Contribución al conocimiento limnológico y de los macroinvertebrados acuáticos de algunos ríos de la región del Urabá antioqueño. *Actual Biol* 18(16):113-126.
- Roldán G.** 1992. *Fundamentos de limnología tropical*. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín. 529 p.
- Seitzinger SP.** 1988. Denitrification in freshwater and coastal ecosystems: ecological and geochemical significance. *Limnol Oceanogr* 33(4):702-724.
- Sokal S, Rohlf G.** 1995. *Biometry*. Freeman, NY.
- Stanley DW, Hobbie JE.** 1981. Nitrogen recycling in a North Carolina coastal river. *Limnol Oceanogr* 26(1):30-42.
- Triska FJ, Kennedy VC, Avanzino RJ, Zellweger GW, Bencala KE.** 1989a. Retention and transport of nutrients in a third order stream: channel processes. *Ecology* 70(6):1.877-1.892.
- Triska FJ, Kennedy VC, Avanzino RJ, Zellweger GW, Bencala KE.** 1989b. Retention and transport of nutrients in a third order stream: hyporheic processes. *Ecology* 70(6):1.877-1.892.
- Triska FJ, Pringle CM, Zellweger GW, Duff JH, Avanzino RJ.** 1993. Dissolved inorganic nitrogen composition, transformation, retention and transport in naturally phosphate-rich and phosphate-poor tropical streams. *Can J Fish Aquat Sci* 50:665-675.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE.** 1980. The river continuum concept. *Can J Fish Aquat Sci* 37:130-137.
- Volk CJ, Volk CB, Kaplan LA.** 1997. Chemical composition of biodegradable DOM in stream water. *Limnol Oceanogr* 42(1):39-44.
- Wallace JB, Ross DH, Meyer JL.** 1982. Seston and dissolved organic carbon dynamics in a Southern Appalachian stream. *Ecology* 63(3):824-838.
- Wallace JB, Cuffney TF, Webster JR, Lugthart GJ, Chung K, Goldowitz GB.** 1991. Export of FPOM from headwater streams: effects of season, extreme discharges and invertebrate manipulation. *Limnol Oceanogr* 36(4):670-682.
- Webster JR, Benfield EF, Golladay SW, Hill BH, Hornick LE, Kazmierczak RF, Perry WB.** 1987. Experimental studies of physical factors affecting seston transport in streams. *Limnol Oceanogr* 32(4):848-863.
- Zar J.** 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 716 p.