

CARACTERIZACIÓN LIMNOLÓGICA PRELIMINAR DE LA CIÉNAGA DE JOTAUDÓ (CHOCÓ, COLOMBIA)

PRELIMINAR LIMNOLOGICAL CHARACTERIZATION OF THE JOTAUDÓ SWAMP (CHOCÓ, COLOMBIA)

Sonia Asprilla¹, John Jairo Ramírez² y Gabriel Roldán³

Resumen

Entre junio de 1996 y marzo de 1997 se llevó a cabo un estudio limnológico en la ciénaga de Jotaudó, localizada en el departamento del Chocó, Colombia. Se realizaron 10 muestreos a dos profundidades distintas en una sola estación en la parte más profunda en la zona pelágica. Los resultados muestran un cuerpo de agua altamente oligotrófico, con contenidos altos de sustancias húmicas y de amonio, pH ácido, valores bajos de oxígeno y de fósforo soluble reactivo, transparencia relativamente alta y una comunidad planctónica rica en desmidiáceas y rotíferos. Se trata aparentemente de un cuerpo de agua polimictico cálido, aunque se requiere de futuros estudios más detallados para llegar a esta conclusión. Los valores de clorofila *a* muestran una baja biomasa algal y, por lo tanto, una baja capacidad fotosintética en el sistema. Se trata además, de un cuerpo de agua alotrófico, como se observa por los valores obtenidos en la razón producción primaria neta/respiración (P/R). Los valores del índice de estado trófico (IET) para transparencia y fósforo soluble identifican el cuerpo de agua como mesotrófico con valores cercanos a 44, considerado divisorio entre sistemas oligo y mesotróficos. Los IET para clorofila *a* y fósforo total también clasifican el sistema como oligotrófico. Se concluye que los pulsos de inundación de los ríos Atrato y Munguadó no afectan la composición físico-química de la ciénaga, tratándose entonces de una ciénaga cuya dinámica está altamente influenciada por la pluviosidad.

Palabras claves: ciénaga tropical, oligotrofia, comunidad planctónica, polimictico cálido, clorofila *a*.

Abstract

From June 1996 to March 1997 a limnological study was carried out in the Jotaudó swamp (small lake) located in the Department of Chocó, Colombia. Ten samples were taken in a single station in two depths at the deepest part of the pelagic zone. Results showed a highly oligotrophic body of water with high values of humic substances, acid pH, high values of ammonium, low contents of reactive soluble phosphorus, low values of oxygen, and relatively high transparency. Primary productivity was low and the planktonic community was rich in desmidiaceae and rotifera. All this seems to indicate that the Jotaudó swamp is a warm polymictic body of water. However more study is required to confirm it. Chlorophyll *a* values showed a low algae biomass, and therefore a low photosynthetic capacity in the system. It is also, according to the values for the gross primary production/respiration (P/R) relation, it is an alotrophic ecosystem. Trophic state index (TSI) values for transparency and phosphorus identify the ecosystem as mesotrophic with values near 44, considered between oligo and mesotrophic systems. TSI values for chlorophyll *a* and phosphorus show also oligotrophy in the system. In conclusion, the flood pulses of the Atrato and Munguadó rivers don't affect the physical-chemical composition of the swamp; rainfall being the main factor affecting the dynamics of the system.

Key words: tropical swamp, oligotrophy, planktonic community, warm polymictic, chlorophyll *a*

Recibido: septiembre de 1998; aprobado para publicación: noviembre de 1998

¹ Universidad Tecnológica del Chocó "Diego Luis Córdoba", Quibdó, Chocó, Colombia. E-mail: angelita@norma.net

² Universidad de Antioquia, Posgrado de Biología, Medellín, Colombia. E-mail: jjram@matematicas.udea.edu.co

³ Universidad de Antioquia, Posgrado de Biología, Medellín, Colombia. E-mail: grolan@epm.net.co

INTRODUCCIÓN

Considerando la profusión y variedad de aguas lénticas presentes en la provincia hidrológica del Pacífico colombiano, puede considerarse que esta región, desde el punto de vista limnológico, es aun menos estudiada que la Amazonia, para la cual se reportan varios estudios con diferentes enfoques (Castro, 1989; Bahamón, 1994; Díaz y Hernández, 1996; Duque y Donato, 1993, 1994; Duque, 1994, 1995; Duque y Núñez, 1997). No se conoce ningún esfuerzo investigativo equivalente para los cuerpos de agua lénticos de la región Pacífica, a pesar de lo que representan como fuente de sustento para las gentes de la región y de la alta densidad poblacional presente en la misma.

En Colombia hay muy pocos estudios relacionados con la ecología de los sistemas tipo ciénaga. Por tal razón se les ha dado un mal manejo, consistente fundamentalmente en desecarlos, alterando de esta forma su eficiencia ecológica y la dinámica fluvial (Moreno *et al.*, 1987). No en vano, Junk (1980) afirma que la existencia de las áreas inundables depende de los ríos de los cuales reciben agua y a los cuales regresa parte de las mismas. Por esta causa, tales áreas son tradicionalmente consideradas como parte de estos sistemas, o como apéndices formados periódicamente, siendo por tanto de gran significado para los ríos a los que están ligados.

El aspecto más estudiado en estos cuerpos de agua es su producción pesquera, principalmente en las ciénagas asociadas al río Magdalena (Ducharmé, 1975; Chapman *et al.*, 1975; Arias, 1985). Sobre estudios limnológicos en sistemas cenagosos se citan los de Arias (1975) y Pedraza *et al.* (1989), y sobre otros aspectos ecológicos se conocen los de Moreno (1984) y Moreno y Reyes (1986). La ciénaga más estudiada del país es la Ciénaga Grande de Santa Marta (Zamorano, 1983).

Las ciénagas se sitúan en lo que Junk (1997) denomina el plano de inundación, es decir, áreas periódicamente inundadas por el desbordamiento de ríos, lagos y/o precipitación pluvial directa o aguas subterráneas. Según este concepto, los sistemas cenagosos no necesariamente están sometidos directamente a los pulsos de inundación de los sistemas lóticos circundantes, pues pueden presentar mayor influencia de la pluviosidad, la cual afectará preponderantemente sus dinámicas física, química y

biológica. El mismo autor considera que las llanuras de inundación pueden ser caracterizadas por las concentraciones de sustancias suspendidas y disueltas introducidas por los pulsos de inundación, ya que la composición física, química y biológica de las planicies de inundación de las aguas ricas en nutrientes provenientes de ríos de agua blanca, diferirá sustancialmente de la composición fisicoquímica encontrada en las llanuras de inundación pobres de aguas negras o de aquellas inundadas por agua lluvia. Igualmente, este autor considera que la cobertura vegetal circunvecina puede afectar también la dinámica de los sistemas de este tipo. Por ello, deben considerarse ciénagas presentes en llanuras de inundación selváticas y otras enclavadas en medio de sabanas.

Por lo expuesto anteriormente, esta investigación preliminar pretende: 1) determinar la magnitud de los cambios espacio-temporales de variables físicas, químicas y biológicas de la ciénaga de Jotaudó con base en muestreos en dos niveles de profundidad durante diez meses; 2) identificar su estado trófico y la variabilidad temporal del mismo; y 3) establecer la influencia de la pluviosidad en sus dinámicas física, química y biológica.

Descripción del área

La ciénaga de Jotaudó (fig. 1) es un cuerpo de aguas negras localizado en una selva tropical lluviosa en el departamento del Chocó, la segunda región más lluviosa del mundo.

La formación Munguidó, definida por Duque (1990) con base en la descripción de Haffer (1965) y a la cual pertenece la ciénaga de Jotaudó, consiste en rocas que son de la edad terciaria, pero que no serían más jóvenes que el Plioceno superior, por lo que el desarrollo genético de sus suelos es incipiente.

Debido a los sedimentos recientes y al suelo saturado con agua casi todo el año, su contribución mineral es pequeña (IGAC, 1977).

Los suelos de esta zona son "typic tropaquept" (suelos tropicales arcillosos e inundados), localizados en las áreas más bajas (pendientes entre 1 y 3%) y ligeramente cóncavas, donde el nivel freático está dentro de los primeros 50 cm la mayor parte del año. Son suelos pobremente drenados, químicamente ácidos (5.1 a 5.6), orgánicos, de

textura generalmente fina, de color pardo grisáceo oscuro y con manchas de color rojo amarillento. Son además superficiales, de fertilidad baja, pobres en nitrógeno, fósforo y potasio y con niveles intermedios de aluminio intercambiable (IGAC, 1977).

La ciénaga es alimentada por la quebrada Larga y se comunica con el río Munguidó mediante el caño de Jotaudó. El río Munguidó desemboca al río Atrato. Se trata de un río de aguas blancas, cuya densidad, debida a la alta carga de material suspendido, es mucho mayor que la del caño proveniente de la ciénaga y que desemboca al mismo. Es un cuerpo de agua que presenta drenaje tipo dendrítico (fig. 1) y fondo lodoso y cuya profundidad media en el sitio de muestreo es de 2.9 m. Algunas de sus características se muestran en la tabla 1.

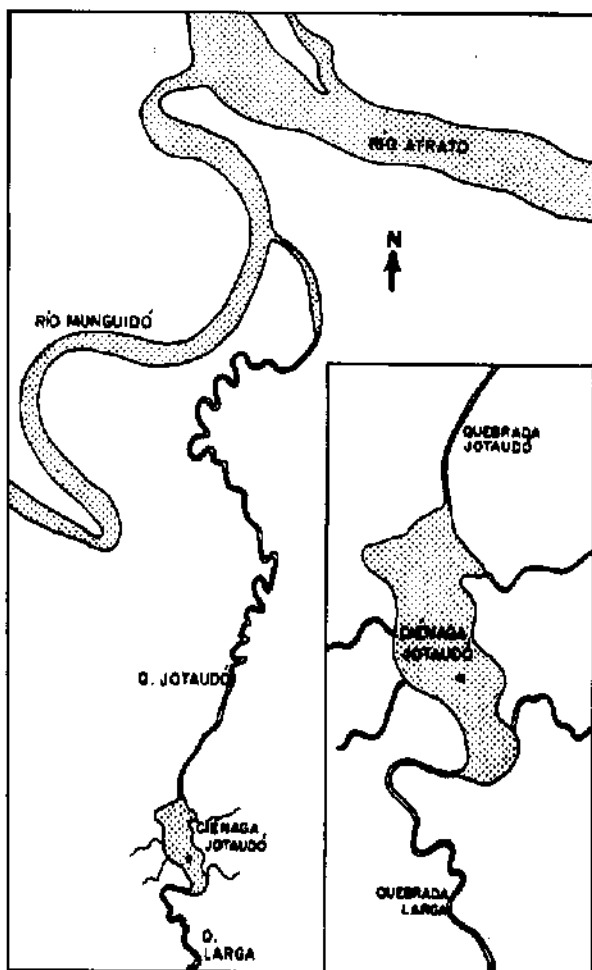


Figura 1. Ciénaga de Jotaudó. Localización general y ubicación de la estación de muestreo.

Tabla 1. Valores de algunas variables climáticas, geográficas y morfométricas de la ciénaga de Jotaudó

Variable	Valor
Localización latitudinal	5°43' N - 76°37' W
Formación vegetal	bmh-T (Holdridge, 1978)
Humedad relativa	82-89%
Promedio pluviosidad anual	8000 mm
Temperatura media anual	28 °C
Altura sobre el nivel del mar	53 m
Área	30982.0 m ²
Largo máximo	370.0 m
Ancho máximo	95.0 m
Perímetro	1178.0 m

La ciénaga de Jotaudó parece ser una laguna de anexación, formada por la fusión de dos o más cuerpos de agua y con forma variable entre subrectangular-elongada a dendrítica (Drago, 1990). Pertenecer, en el sistema de Arias (1985), a las ciénagas del tipo 2, es decir, a un conjunto o racimo de ciénagas consistente en una ciénaga primaria conectada directamente con el río y una o más ciénagas secundarias conectadas directa o indirectamente a la ciénaga primaria.

Las plantas acuáticas encontradas fueron *Eichornia azurea* y *Pistia stratiotes*, las cuales ocupan pequeñas porciones del cuerpo de agua (Callejas, 1997, com. pers.).

METODOLOGÍA

Se realizaron diez muestreos mensuales entre junio de 1996 y marzo de 1997. En cada uno de ellos se efectuaron medidas en dos profundidades (superficie y fondo), y en la parte más profunda de la ciénaga se midieron variables físicas, químicas y biológicas. Para ello, se extrajo agua desde un bote con una botella Kemmerer de un litro de capacidad. Los muestreos fueron efectuados entre las 10:00 am y las 2:00 pm. Las variables climáticas analizadas fueron pluviosidad y temperatura del aire, cuyos datos fueron suministrados por la estación meteorológica del IDEAM en el aeropuerto El Caraño de la ciudad de Quibdó.

En las tablas 2 y 3 se muestran las unidades y el material y/o método correspondiente para cada una de las variables físicas y químicas propuestas, respectivamente.

Las variables biológicas estudiadas fueron clorofila *a*, producción primaria bruta, producción primaria

Tabla 2. Metodología utilizada en la estimación de las variables físicas en la ciénaga de Jotaudó

Variable	Unidad	Material y/o método
Temperatura del agua	°C	Termómetro de escala centígrada
Transparencia	m	Disco Secchi, d = 0.30 m
Atenuación vertical de luz	m ⁻¹	Poole & Atkins (1929)
Sólidos totales	mg.l ⁻¹	Gravimétrico
Conductividad eléctrica	µS.cm ⁻¹	Conductímetro WTW LF 92

Tabla 3. Metodología utilizada en la estimación de las variables químicas en la ciénaga de Jotaudó

Variable	Unidad	Material y/o método
Oxígeno disuelto	mg.l ⁻¹	Oxímetro WTW
Saturación	%	Oxímetro WTW
pH	Unidades de pH	Peachímetro WTW 320
Alcalinidad total	µEq.l ⁻¹	Peachímetro, H ₂ SO ₄ 0.02N
CO ₂ libre y total	mmol.l ⁻¹	Mackereth <i>et al.</i> (1978)
Nitrógeno total	µg.l ⁻¹	Kjeldhal
N-NH ₄	µg.l ⁻¹	Destilación
N-NO ₂	µg.l ⁻¹	Sulfanilamida
N-NO ₃	µg.l ⁻¹	Reducción en columna de cadmio-cobre
Fósforo total	µg.l ⁻¹	Ácido ascórbico
Fósforo soluble reactivo	µg.l ⁻¹	Ácido ascórbico

neta, respiración, capacidad fotosintética y razón producción primaria neta/respiración (P/R).

La clorofila *a* se estimó con la ecuación de Talling y Driver (1961), utilizando como solvente extractor una mezcla de metanol y acetona (1:1 v/v). Las absorbancias medidas fueron 665 nm y 750 nm, en un espectrofotómetro Beckman DU-6. El proceso de feofitización de la muestra fue realizado usando HCl 4M.

Las producciones primarias bruta y neta y la respiración se midieron mediante el método del oxígeno (Gaarder y Gran, 1927). El tiempo de incubación fue de tres horas. Para la conversión a mgC.m⁻².h⁻¹, se utilizó el factor 0.375 y un cociente fotosintético (PQ) de 1.2 (Ramírez, 1991).

La estimación de la capacidad fotosintética para la ciénaga como un todo se llevó a cabo mediante la razón producción primaria neta máxima/biomasa (P/B), cuyas unidades finales son mgC(mg cl. a.h)⁻¹ (Cole, 1983).

La condición metabólica de la ciénaga se estableció

usando la razón producción primaria neta/respiración. En los lagos en los que lo producido es gastado completamente, esta relación tiene un valor de 1; por debajo de este valor, los cuerpos lacustres son considerados alotróficos, y por encima del mismo, autotróficos (Cole, 1983).

Se efectuaron arrastres horizontales en todo el cuerpo de agua y verticales en la estación de muestreo con el fin de efectuar una descripción cualitativa de las comunidades planctónicas encontradas. La red usada tenía poros de 45 µm de diámetro.

Con una draga Ekman se extrajo material de fondo en dos épocas contrastantes del año de muestreo (época de estiaje y época de lluvia), con el fin de identificar los macroinvertebrados bentónicos presentes.

Estado trófico

La variación temporal de la condición trófica de la ciénaga de Jotaudó se evaluó por medio de los índices de Toledo *et al.* (1983), modificados para

clorofila *a* (cl. *a*), transparencia (SD), fósforo total (PT) y fósforo soluble reactivo (FSR). Se usó también el índice promedio ponderado (IETpp) propuesto por el mismo autor, el cual fue calculado de la siguiente forma:

$$\text{IETpp} = \{\text{IET}(\text{SD}) + 2[\text{IET}(\text{PT}) + \text{IET}(\text{FSR}) + \text{IET}(\text{cl } a)]\} / 7$$

Además se usaron los índices de Nygaard (1949) para cianofíceas, clorofíceas, diatomeas y compuesto.

Análisis estadístico

Se efectuó un análisis exploratorio de datos utilizando para ello la media (*m*) como medida de tendencia central, y la desviación estándar (*S*) y el coeficiente de variación (*CV*) como medidas de dispersión absoluta y relativa, respectivamente.

Para establecer la significancia estadística de las variaciones espaciales de cada una de las variables estudiadas, se usó un diseño de bloques, sin repeticiones. En él, las profundidades fueron consideradas como factor y los tiempos de muestreo como variable de bloque. De los supuestos del análisis de varianza (Anova) se chequearon normalidad, aleatoriedad y homogeneidad de varianzas para el factor profundidad.

La magnitud de la variación temporal fue establecida comparando la media del *CV* de cada variable (sumando los *CV* de superficie y fondo y dividiendo por dos, en los casos en que hubiesen estos dos niveles de profundidad) con el valor medio de los mismos, obtenido sumando todos los *CV* y dividiendo por el número de variables estudiadas. Para ello se consideró que aquellas variables con *CV* considerablemente superiores al valor medio de los mismos (39.0%) presentaban cambios temporales significativos. La relación entre variables se estableció por medio del análisis de regresión lineal simple y de correlación lineal. La amplitud de medida de una variable cualquiera se obtuvo sustrayendo el valor mínimo del valor máximo. Todos estos análisis se llevaron a cabo en el paquete estadístico Statgraphics plus, versión 7.1.

Utilizando el Índice de Distancia Euclidiana Media y la estrategia de ligamiento medio (UPGMA) se agruparon los muestreos y las medias de las variables

físicas, químicas y biológicas analizadas. Los datos fueron estandarizados con el algoritmo $(X_i - X_{\text{mín}}) / (X_{\text{máx}} - X_{\text{mín}})$. Estos análisis se efectuaron en el programa Fitopac 1, versión 2.0.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Debido a que en la mayoría de los casos no se encontraron diferencias significativas entre niveles de profundidad, se consideró el valor medio de las mismas como valor analítico.

Variables climáticas

La precipitación pluvial presentó durante el tiempo de muestreo un valor medio de 702.25 mm, y un valor total de 7020.25 mm en los diez meses del muestreo. En la figura 2 se ve una tendencia bimodal característica de la zona tropical. Se observa además que los meses de mayor pluviosidad fueron junio (987.8 mm), julio (960.1 mm) y agosto (876.4 mm) de 1996. El mes de menor pluviosidad fue marzo de 1997 con 178.9 mm. Esto permite concluir que en junio la pluviosidad fue 5.5 veces mayor que en marzo, lo cual es una diferencia considerable. Sin embargo, el valor del *CV* (32.0%) no fue considerado significativo; se concluye entonces que el comportamiento de la pluviosidad, durante el periodo estudiado, es relativamente uniforme y está afectado especialmente por el comportamiento del mes de marzo. Prueba de ello es que al retirar del análisis este mes, el *CV* desciende a 19.7%.

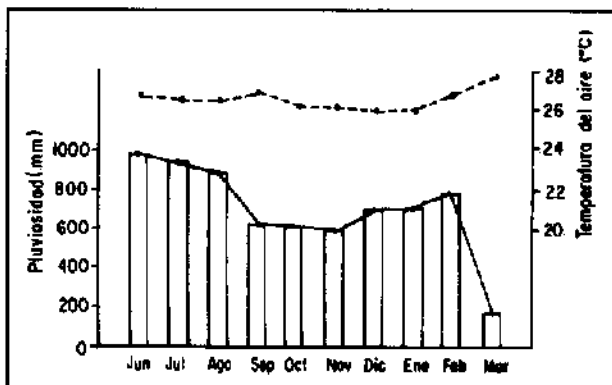


Figura 2. Ciénaga de Jotaudó. Variación temporal de la pluviosidad y la temperatura del aire

Dado que los suelos de las selvas tropicales bajas son muy pobres en nutrientes, el agua lluvia debe constituir una contribución importante para el suplemento de nutrientes de la vegetación selvática.

En el Amazonas, por ejemplo, el agua lluvia y su carga de nutrientes se considera que juegan un papel más importante en el ciclo de elementos químicos que en los ecosistemas de zonas templadas.

El valor medio de la temperatura del aire fue 26.5 °C. El mayor valor se presentó durante marzo (27.6 °C) y el menor (25.9 °C) en diciembre de 1996 y enero de 1997, para una amplitud de 1.7 °C y un coeficiente de variación de 1.9%. Esta es una de las variables con menores fluctuaciones temporales (CV = 1.9%), lo cual es un hecho común en la zona tropical.

La región ecuatorial se caracteriza por una temperatura e insolación poco variables y por marcadas variaciones en la pluviosidad, la escorrentía y las descargas de los ríos (Melack y Fisher, 1990) a lo largo del ciclo anual. Por ello, al comparar las variaciones de pluviosidad y temperatura del aire halladas en la presente investigación a través de la razón de sus CV, se encontró que la variación de la primera es 18.6 veces la de la temperatura, como efectivamente corresponde a la zona tropical. En otras zonas del país dicho contraste es mayor, como en la zona del Alto de San Miguel, en el nacimiento del río Medellín, en donde es de 25:1 (Urrego y Ramirez, 1998).

La figura 3 muestra el resultado del análisis de agrupamiento efectuado para la precipitación pluvial. En esta figura se observa la formación de tres grupos: los dos primeros con una similitud del 51% y el último similar a los dos primeros tan sólo en el 43.0%. Los dos primeros grupos correspondieron a los dos picos de pluviosidad mostrados en la figura 2 y el último al mes de marzo, cuando la pluviosidad disminuyó y con ello las concentraciones y los valores de muchas de las variables estudiadas.

Según Junk (1997), las ciénagas de tierras bajas,

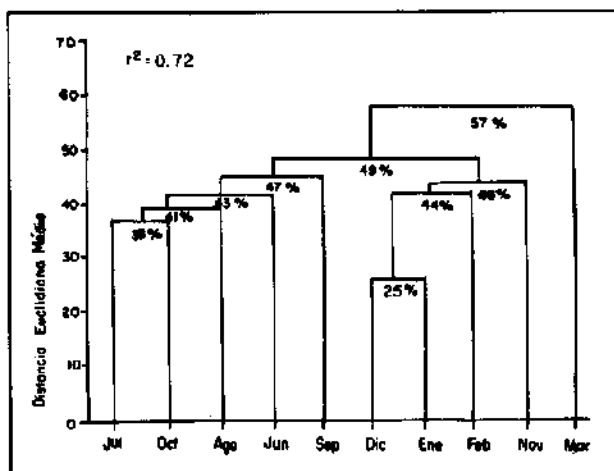


Figura 3. Ciénaga de Jotaudó. Análisis de agrupamiento para la pluviosidad obtenido con base en la distancia euclidiana media y la estrategia de ligamiento UPGMA

como la estudiada, no están sometidas a pulsos de inundación directa, pero sí a las fluctuaciones estacionales del nivel de agua, acordes con las épocas de lluvia y sequía. Estas son al menos periódicamente húmedales y la mayoría de ellas pertenecen a la categoría de llanuras de inundación.

Variables físicas y químicas

Temperatura del agua. El Anova efectuado no mostró para esta variable diferencias significativas entre profundidades ($F = 0.097, p = 0.7661$) (tabla 4).

A pesar de no haberse efectuado perfiles térmicos en cada muestreo, la ausencia de diferencias estadísticamente significativas entre los dos niveles de profundidad y los valores muy bajos de los deltas de temperatura (-0.03), parecen aseverar la ausencia de estabilidad térmica. Esta condición es reportada por una serie de autores para cuerpos de agua poco profundos. Estas masas de agua que pueden presentar estratificación débil durante el día y mezcla completa en el periodo nocturno, han sido

Tabla 4. Ciénaga de Jotaudó. Matriz básica de las unidades y valores de tendencia central y dispersión en el tiempo para las variables físicas evaluadas ($n = 10$)

Variable	Unidad	Profundidad	Valor mín.	Valor máx.	Valor medio	CV (%)
Temperatura del agua	°C	Superficie	25.0	29.0	24.0	4.0
		Fondo	25.0	27.8	23.9	3.0
Transparencia	m		0.3	2.0	1.12	39.9
Sólidos totales	mg.l ⁻¹	Superficie	14.0	63.0	34.8	50.0
		Fondo	18.7	55.0	33.6	36.0
Conductividad eléctrica	μS.cm ⁻¹	Superficie	7.1	12.4	8.54	37.0
		Fondo	5.0	13.0	9.45	27.0

clasificadas por Lewis (1983) como polimícticas cálidas. Las pequeñas diferencias presentadas hacia el fondo por variables como conductividad, pH y CO₂ total, ampliamente utilizadas para definir la duración de la estratificación, corroboran la supuesta condición polimíctica del cuerpo de agua estudiado. Sin embargo, deben efectuarse muestreos más periódicos e incluso muestreos nictemerales de perfiles térmicos que permitan dilucidar mejor el patrón térmico de la ciénaga.

Transparencia. En teoría, en los cuerpos de agua con altas concentraciones de compuestos húmicos, como el presente, los fenómenos de dispersión y radiación son especialmente intensos; consecuentemente, deben presentar altos valores de atenuación vertical de luz y, por ende, bajas transparencias (Esteves, 1988). Sin embargo, la ciénaga de Jotaudó presentó una transparencia media de 1.12 m que no puede ser considerada baja, ya que correspondió al 38.1% de la profundidad media medida (2.94 m), y la de la zona fótica representó el 88.8% de la misma. El coeficiente de variación hallado para la transparencia fue 39.0%, lo que muestra ausencia de variación temporal. Aunque Esteves (1988) considera que las variaciones de transparencia están ligados a la pluviosidad, el análisis de regresión pluviosidad-transparencia no mostró resultados significativos ($r = 0.06$, $p = 0.86884$). Los sólidos totales tampoco influenciaron significativamente la transparencia ($r = -0.16$, $p = 0.66305$).

La variación encontrada se debe a los valores extremos (0.3 m en agosto y 2.0 m en junio, para una amplitud de 1.7 m). La razón de ambos valores muestra que la transparencia hallada en el muestreo de junio fue 6.7 veces mayor que en agosto. Vale la pena anotar que el valor de 2.0 m fue registrado durante el primer muestreo, correspondiente a la época de mayor pluviosidad (987.8 mm, fig. 2).

De los resultados anteriores puede concluirse que ninguna de las variables relacionadas con la transparencia explica satisfactoriamente sus fluctuaciones. Por ello, su valor relativamente alto puede deberse a otras causas, entre las que figuran: 1) la alta pluviosidad, que incrementa el volumen de agua y con ello la dilución de los materiales presentes; 2) las densidades bajas de plancton; 3) los suelos relativamente jóvenes de la formación

Munguidó; y 4) la localización de la misma en medio de una selva inundada permanentemente.

Esta última causa posible permite esbozar una explicación más plausible ya que la alta transparencia podría deberse al hecho de que la alta pluviosidad presente en la zona diluye las aguas, por lo que podría pensarse que se trata de agua prácticamente destilada (conductividad media = $9.45 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), en la que la turbidez, los sólidos totales, el contenido iónico y otros factores de atenuación lumínica serían bajos. Es menester recordar que en las cuencas de este tipo, los ecosistemas se basan en una gran afluencia de aguas absorbidas por la espesa vegetación. En ella, los árboles y el limo funcionan como colchones de agua, mientras que la hojarasca y otros elementos se descomponen rápidamente y algunos de sus nutrientes se incorporan al suelo, en tanto que otros son arrastrados por las aguas. Para Margalef (1983), la exportación de elementos químicos hasta los ríos en las selvas tropicales lluviosas es prácticamente equivalente a la importación por la lluvia más los compuestos orgánicos derivados del carbono inorgánico atmosférico, por lo que los ríos son de agua casi destilada. Según Payne (1986), la alta transparencia de las aguas negras se debe a la ausencia de fitoplancton y material orgánico suspendido. Para Sioli (1968a), las aguas negras provenientes de los ríos negros brasileños poseen transparencias entre 1 y 2 m, como las encontradas en la ciénaga de Jotaudó. Según Arias (1985), la penetración lumínica general de las ciénagas varía entre 0.17 y 1.13 m.

El hecho de que las concentraciones de sustancias húmicas sean siempre mayores en el agua intersticial del sedimento que en la columna de agua sugiere que estas sustancias se originan del detrito presente en el mismo. Esta hipótesis es apoyada por la caracterización de sustancias húmicas en lagos y por observaciones que muestran que las concentraciones de materia orgánica particulada y materia orgánica disuelta son mucho mayores en los sedimentos que en la columna de agua (Jorgensen, 1987). Los aminoácidos libres, las sustancias húmicas y otros componentes de la materia orgánica disuelta producidos en los sedimentos entran a la columna de agua por difusión, surgencia convectiva, difusión por remolinos y adsorción sobre burbujas de gas (Thomas, 1997).

Según Carlson (1977), la transparencia del disco Secchi puede dar valores erróneos en lagos altamente coloreados o en lagos extremadamente claros donde la atenuación de la luz por el agua y las sustancias disueltas sea un factor importante. De hecho, de los componentes del coeficiente de atenuación vertical de luz, el debido al agua más las sustancias coloreadas parece ser el más importante en este cuerpo de agua.

Las poblaciones zooplanctónicas tienen poco efecto sobre la atenuación, una vez que estos organismos presentan pigmentación reducida. Solamente en casos de densas poblaciones de microcrustáceos que acumulan carotenoides (resultantes de su herbivoría) pueden observarse efectos sobre la atenuación de la radiación (Esteves, 1988).

Respecto a los sólidos totales, puede decirse que sus valores medios en superficie (34.8 mg.l^{-1}) y fondo (33.6 mg.l^{-1}), muestran que las diferencias entre los dos niveles de profundidad medidos son prácticamente inexistentes. La variación temporal no fue considerada significativa. La regresión efectuada entre la pluviosidad y los sólidos totales no mostró valores significativos ($r = 0.42$, $p = 0.22716$).

En las aguas negras, al contrario de lo que ocurre en las aguas blancas, debido a la baja acción selectiva de los sólidos suspendidos por la disminución de la concentración de sedimentos, se encuentran incrementos porcentuales significativos de ácidos húmicos y fúlvicos.

El color negro de las aguas se debe a solutos orgánicos, así como también a metales solubles,

principalmente Fe^{3+} , que se asocian a los ácidos fúlvicos y forman el color rojo oscuro característico de estas aguas (Trujillo, 1983). El ión Al^{3+} también interviene en el proceso. La intensidad del color depende del material orgánico disponible alrededor, el cual se acumula en la estación seca y se lava en la lluviosa; consecuentemente, el agua será más oscura al comienzo de las lluvias que en la época seca (Junk y Fursch, 1985).

Conductividad, alcalinidad y pH. Los valores de conductividad encontrados fueron bajos (media en superficie: $8.54 \mu\text{S.cm}^{-1}$, media en fondo: $9.45 \mu\text{S.cm}^{-1}$). El Anova efectuado mostró diferencias levemente significativas entre profundidades ($F = 5.860$, $p = 0.0386$). La variación temporal no fue considerada significativa (CV medio = 32.2%) por ser inferior al valor límite considerado (39.0%).

El pH no mostró diferencias significativas con la profundidad ($F = 4.865$, $p = 0.0548$) y su variación temporal fue casi inexistente (CV medio = 2.5%). El valor medio hallado en superficie fue 4.86 y en el fondo 4.94, que son valores ácidos y muy semejantes a los del río Negro cerca de Manaus, Brasil (pH entre 4.8 y 5.1), un cuerpo de agua considerado como el representante típico de las aguas negras (Junk, 1997). Como consecuencia de estos valores de pH, los protones (H^+) son los cationes más abundantes. Según Leenheer (1980), la mayor parte de la acidez en las aguas negras puede atribuirse a los solutos orgánicos disueltos y no al ácido carbónico disuelto. Rai y Hill (1980) y Payne (1986) reportan para las aguas negras valores de pH entre 4.0 y 7.0, los que son debidos, parcialmente, a la baja capacidad buffer del agua, y parcialmente a los ácidos orgánicos

Tabla 5. Ciénaga de Jotaudó. Matriz básica de las unidades y valores de tendencia central y dispersión en el espacio para las variables relacionadas con oxígeno y carbono inorgánico disueltos ($n = 10$)

Variable	Unidad	Profundidad	Valor mín.	Valor máx.	Valor medio	CV (%)
pH	Unidades de pH	Superficie	4.95	5.60	4.86	3.0
		Fondo	5.23	5.60	4.94	2.0
Oxígeno disuelto	mg.l^{-1}	Superficie	1.50	3.60	2.28	26.0
		Fondo	1.50	2.80	2.01	25.0
Saturación	%	Superficie	18.50	36.00	26.04	20.0
		Fondo	17.30	36.10	24.58	26.0
Alcalinidad total	$\mu\text{Eq.l}^{-1}$	Superficie	80.00	160.00	100.00	40.0
		Fondo	80.00	160.00	90.00	44.0
CO_2 libre	mmol.l^{-1}	Superficie	0.56	1.31	0.86	34.0
		Fondo	0.39	1.22	0.69	40.0
CO_2 total	mmol.l^{-1}	Superficie	0.64	1.52	1.10	31.0
		Fondo	0.50	1.32	0.80	35.0

resultantes de la descomposición incompleta del material orgánico. Debido a que los valores de CO_2 libre encontrados en la presente investigación fueron relativamente altos (media en superficie: 0.86 mmol.l^{-1} , media en fondo: 0.69 mmol.l^{-1}) y a que no hay concentraciones altas de fitoplancton que lo retiren por fotosíntesis, posiblemente las concentraciones encontradas son causantes en buena parte de los valores de pH, a pesar de que según Leenbeer (1980) en las aguas del río Negro la mayor parte de la acidez (85.0%) es atribuible a solutos orgánicos (especialmente ácidos húmicos y fúlvicos) y no al ácido carbónico disuelto, que contribuye únicamente con el 15%. La acumulación de CO_2 libre es favorecida en condiciones de inundación por las altas temperaturas (30 a $35 \text{ }^\circ\text{C}$), la presencia de materia orgánica en descomposición y el pH bajo (Garavito, 1976a).

Entre superficie y fondo los valores medios hallados fueron bastante próximos, tanto para CO_2 libre como para CO_2 total (tabla 5). En cuanto a la variación temporal, puede decirse que fue levemente significativa ($\text{CV} = 37.0 \%$ para CO_2 libre y $\text{CV} = 33.0 \%$ para CO_2 total).

La alcalinidad fue extremadamente baja ($100 \mu\text{Eq.l}^{-1}$ en superficie y $90 \mu\text{Eq.l}^{-1}$ en fondo) y mostró, al igual que la conductividad, leves diferencias significativas en el eje vertical ($F = 5.732$, $p = 0.0403$). Valores de pH y conductividad bajos indican ausencia de sustancias tamponadoras (bicarbonatos y carbonatos) en solución. En regiones de alta pluviosidad y condiciones geológicas recientes, como la del sitio en donde está situada la ciénaga de Jotaudó, la composición iónica del agua está determinada por la composición de las rocas, o sea por la geología de la cuenca de drenaje (Hutchinson, 1957). Lo anterior explica en parte los valores de acidez, alcalinidad y conductividad hallados en el cuerpo de agua, ya que los suelos que rodean la misma son ácidos. Es necesario recordar que estas dos últimas variables brindan, según Esteves (1988), información acerca de las condiciones geológicas circundantes.

La variación temporal de la alcalinidad fue levemente alta ($\text{CV} = 42.0\%$ en promedio) y está ligada posiblemente a las variaciones de la pluviosidad.

Santos y Ribeiro (1988) consideran a las aguas negras como de poca productividad, poca concentración de sedimentos suspendidos, bajos valores de pH y conductividad (entre 4.95-5.35 y 11.06, aproximadamente), pobres en electrolitos, no carbonatadas y deficientemente tamponadas y con concentraciones de fósforo insignificantes (0.01 mg.l^{-1}), pero normales para esta agua.

Según Steinberg y Melzer (1982), citados por Esteves (1988), una característica común a todas las sustancias húmicas y los taninos es su alto peso molecular y su alta resistencia a la descomposición microbiana, lo que posibilita su acumulación en el medio y los bajos valores de pH. Este es un hecho más que contribuye a explicar las altas concentraciones de CO_2 libre presentes. Para Margalef (1983), los lagos oligotróficos y distróficos tienen relativamente un exceso de materia orgánica disuelta y una fracción de ella es altamente refractaria y de baja importancia biológica. Para Thomas (1997), las sustancias húmicas constituyen la mayoría de la materia orgánica disuelta en términos de masa y pueden influenciar la actividad fotosintética mediante captura de fotones, ya que adsorben radiación en los rangos de luz visible y ultravioleta. Según el mismo autor, afectan la disponibilidad de materia orgánica, nutrientes y metales tóxicos, pues se ligan rápidamente a muchos compuestos orgánicos e inorgánicos y se degradan hasta compuestos lábiles de bajo peso molecular, en respuesta a la influencia de la energía lumínica o química.

Respecto a las diferencias halladas con la profundidad para conductividad y alcalinidad, puede decirse que tienen más un carácter estadístico, ya que los valores del residuo en el Anova realizado son bastante bajos (0.691 para la conductividad y 0.03 para la alcalinidad).

Para Rai y Hill (1980), las aguas negras, como las de la masa de agua estudiada, tienen conductividades de 5.1 a 50 mS.cm^{-1} . En el sistema de Talling y Talling (1965) la ciénaga de Jotaudó se clasifica como un agua de la clase I (con conductividades menores que $600 \mu\text{S.cm}^{-1}$), en la que se incluyen muchos cuerpos de agua ecuatoriales situados en regiones selváticas y en los que muchos iones son absorbidos y acumulados por la vegetación circundante. También se incluyen cuerpos de agua alimentados en buena parte por la lluvia, que reduce el contenido de solutos

orgánicos por dilución, lo cual se cumple también en buena parte en la ciénaga de Jotaudó. Lo anterior lleva a concluir nuevamente que se trata de un cuerpo de agua de régimen pluvial.

Al comparar la conductividad de la ciénaga de Jotaudó con la media mundial (considerada entre 170 y 200 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ por Furch, 1984), puede decirse que la de la ciénaga es aproximadamente la vigésima parte del promedio mundial. El contenido iónico de este cuerpo de agua es tan bajo como el del agua lluvia (aproximadamente 10 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) y similar al del río Negro, que varía entre 9 y 10 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (Junk, 1997).

Oxígeno. Esta variable presentó valores bajos (entre 1.49 y 3.60 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$); su valor medio en superficie fue 2.28 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ y en fondo 2.01 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$, lo que permite suponer ausencia de variaciones significativas entre profundidades. Su variación temporal también fue baja (CV medio = 25.5%). Los bajos valores hallados pueden deberse inicialmente a las altas temperaturas reinantes en la zona de muestreo, ya que como se sabe la solubilidad de este gas en el agua depende inversamente de la temperatura y, además, de la descomposición de materia orgánica por la acelerada actividad microbiana. Es necesario recordar nuevamente que las concentraciones de CO_2 , que están directamente relacionadas con la actividad respiratoria de los organismos, fueron relativamente altas en las dos profundidades consideradas. Como es bien sabido, la dinámica de estos dos gases es inversamente proporcional.

La temperatura influye en la velocidad metabólica de los organismos y, con ello, en la descomposición de

materia orgánica muerta y el consumo de oxígeno. En los cuerpos de agua rasos y polimícticos, la concentración de materia orgánica, aunada a las altas temperaturas, contribuye decisivamente en el grado de desoxigenación. Por ser poco profundo, el cuerpo de agua estudiado sufre durante el periodo de lluvias variaciones de nivel y aumento de la concentración de materia orgánica disuelta y particulada. Ésta se origina, bien sea en el propio lago por resuspensión del sedimento, o a partir de aguas tributarias y aguas superficiales, y está conformada por innumerables compuestos (carbohidratos, lípidos, proteínas, compuestos húmicos, etc.) en diferentes grados de descomposición (Esteves, 1988). Según este autor, los suelos de las selvas marginales constituyen una fuente considerable de materia orgánica que proviene de la invasión de los suelos por las aguas del lago durante el periodo lluvioso.

Las altas concentraciones de amonio presentes (tablas 6 y 7) influyen fuertemente la dinámica del oxígeno en el agua. Esteves (1988) dice que para oxidar 1 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de ión amonio por nitrificación, son necesarios cerca de 4.3 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de oxígeno. Sobra decir que las concentraciones de este ión en el cuerpo de agua estudiado fueron altas, como será descrito a continuación.

Nutrientes. Al igual que en las regiones templadas, en la zona tropical el nitrógeno y el fósforo son los nutrientes principales que limitan a los productores primarios. Sin embargo, los factores que inciden en la concentración de estos elementos no se conocen claramente en el trópico, máxime cuando el agua de lluvia actúa como un solvente para los nutrientes que entran en los ecosistemas forestales. Entonces, el exceso de agua origina pérdida de nutrientes del bosque a los drenajes (McColle, 1969).

Tabla 6. Ciénaga de Jotaudó. Matriz básica de las unidades y medidas de tendencia central y dispersión en el espacio para los nutrientes (n=10)

Variable	Unidad	Profundidad	Valor mín.	Valor máx.	Valor medio	CV (%)
Nitrógeno total	$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$	Superficie	674.0	3066.0	1744.8	43.0
		Fondo	628.0	3200.0	1656.9	41.0
N-NH ₄	$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$	Superficie	628.0	824.0	617.8	14.0
		Fondo	651.9	890.0	722.2	13.0
N-NO ₂	$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$	Superficie	23.0	30.4	25.1	10.0
		Fondo	23.0	30.4	25.0	10.0
N-NO ₃	$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$	Superficie	3.2	16.7	10.4	43.0
		Fondo	3.4	16.2	10.4	40.0
Fósforo total	$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$	Superficie	10.4	37.8	19.74	52.0
		Fondo	11.7	41.4	20.44	55.0
Fósforo soluble reactivo	$\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$	Superficie	3.9	12.4	8.51	62.0
		Fondo	6.1	27.4	11.11	72.0

Tabla 7. Ciénaga de Jotaudó. Valores de las razones entre las diferentes formas del nitrógeno evaluadas

Razón	Superficie	Fondo
NH ₄ /NID	94.6%	95.3%
NH ₄ /NT	35.4%	43.6%
NO ₂ /NID	3.8%	3.3%
NO ₂ /NT	1.4%	1.5%
NO ₃ /NID	1.6%	1.4%
NO ₃ /NT	0.6%	0.6%
NID/NT	37.4%	45.7%

NID = nitrógeno inorgánico disuelto

NT = nitrógeno total

Nitrógeno. El Anova efectuado para el ión amonio mostró que existen diferencias entre los dos niveles de profundidad medidos ($F = 8.134$, $p = 0.0190$). Ni para el nitrito ($F = 0.364$, $p = 0.5675$), ni para el nitrato ($F = 0.000$, $p = 0.9911$), ni para el nitrógeno total ($F = 0.722$, $p = 0.4263$) hubo diferencias significativas entre profundidades.

La variación temporal del nitrógeno total fue levemente significativa ya que su CV medio (42.0%) fue tan sólo 1.08 veces mayor que el CV medio (39.0%). Estuvo además ligada inversamente a la pluviosidad ($r = -0.79$, $p = 0.02669$), ya que al aumentar el nivel del agua, las concentraciones se diluyen y por tanto disminuyen sus valores. La variación temporal del nitrato también fue leve (CV medio = 41.5%) y no relacionada con la pluviosidad ($r = 0.24$, $p = 0.50194$).

En general, los cuerpos de aguas negras contienen mayores cantidades de nitrógeno total (alrededor de 750.0 $\mu\text{g.l}^{-1}$), debido a la presencia de ácidos orgánicos, especialmente los fúlvicos que en su estructura poseen importantes cantidades de nitrógeno en los grupos funcionales amonio-nitrógeno (Santos y Ribeiro, 1988).

Considerando los valores medios de estas formas del nitrógeno, se establecieron varias razones, que se muestran en la tabla 7. En las zonas templadas los lagos tienden a derivar la mayoría del agua y de nutrientes de las cuencas que los rodean y las concentraciones totales de nutrientes pueden predecirse mediante modelos de carga. No ocurre igual en la mayoría de los lagos del Amazonas y otras zonas tropicales que reciben agua y nutrientes de dos fuentes distintas: una de la cuenca local y otra de un río importante (Forsberg *et al.*, 1988). Como puede

observarse en dicha tabla, el amonio representó casi la totalidad del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en ambas profundidades, lo mismo que en referencia al nitrógeno total (NT).

Estas altas proporciones de amonio muestran que el nitrógeno se encuentra en su mayoría en la forma reducida. Las mismas explican en parte las bajas concentraciones de oxígeno en el fondo y el proceso de desnitrificación reinante. En general, cuando el medio se torna anaeróbico se observa una fuerte reducción de la concentración de nitrato, debido a su utilización para la desnitrificación y la amonificación del nitrato. Las altas concentraciones de amonio provienen de la descomposición de la materia orgánica disuelta y particulada. El amonio formado es resultante de la descomposición tanto aeróbica como anaeróbica de la parte nitrogenada de la materia orgánica por organismos heterotróficos. Este proceso se realiza principalmente en el sedimento (Esteves, 1988). Por ello, se presentó mayor concentración de amonio en el fondo de la ciénaga (tabla 6).

Una de las posibles causas por las que la concentración de amonio fue alta es que el fitoplancton, dada su baja densidad, no consigue asimilar la cantidad producida, y sobra gran parte de ella. Debe recordarse que el ión amonio es la mayor fuente de nitrógeno para el fitoplancton, ya que no tiene que ser reducido en el interior del alga como cuando se asimila nitrato, siendo por tanto una fuente energéticamente más viable.

La mayor acumulación de NH₄ representa altos aportes de materia orgánica. Bajo condiciones de anegamiento, la disminución del oxígeno disuelto hace que las concentraciones de nitrito y nitrato sean reducidas a formas gaseosas y se pierdan por volatilización. Este proceso puede agudizarse si se presentan ciclos de inundación y drenaje (Garavito, 1976b). Esto explica los bajos porcentajes de nitrito y nitrato encontrados en relación con el nitrógeno total, y los aumentos en las proporciones de NH₄ (tabla 7).

Fósforo. Los valores medios de fósforo soluble reactivo fueron bastante bajos (8.51 $\mu\text{g.l}^{-1}$ en superficie y 11.11 $\mu\text{g.l}^{-1}$ en fondo). Para el fósforo total, dichos valores fueron 19.74 y 20.44 $\mu\text{g.l}^{-1}$, respectivamente. El fósforo soluble reactivo no presentó diferencias significativas entre superficie y

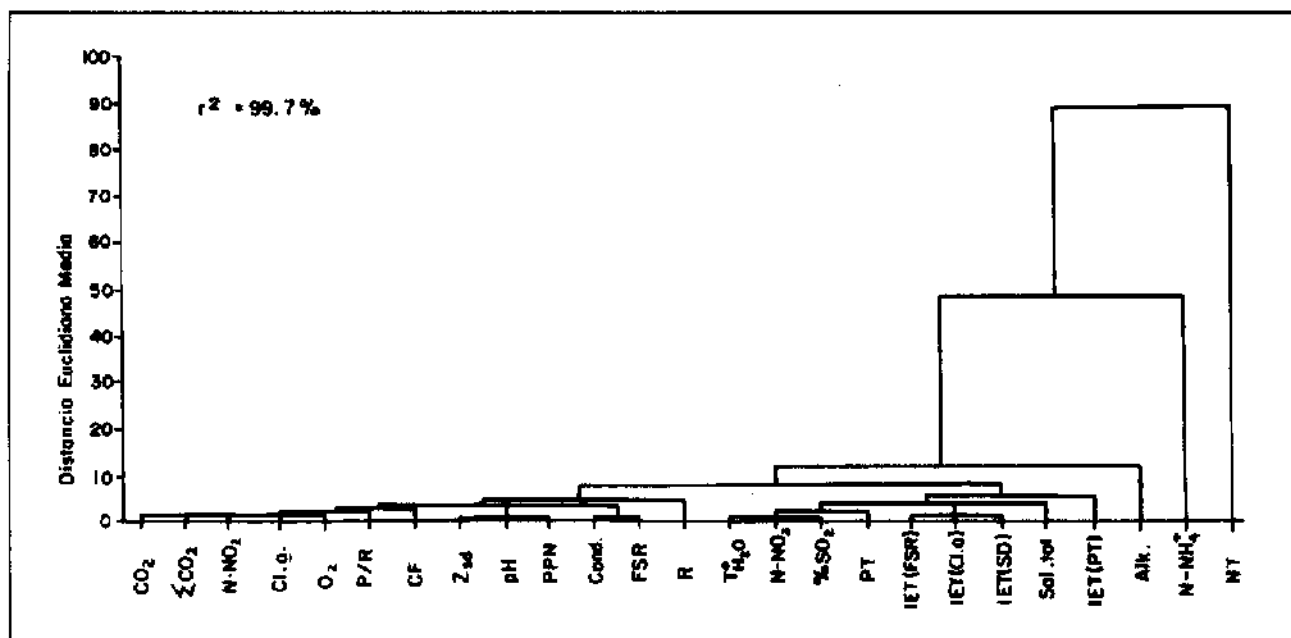


Figura 4. Ciénaga de Jotaudó. Análisis de agrupamiento para las variables analizadas obtenido con base en la distancia euclidiana media y la estrategia de ligamiento UPGMA

fondo ($F = 3.974$, $p = 0.0774$). Dados los valores próximos de fósforo total entre los dos niveles de profundidad estudiado (tabla 6), se considera que tampoco hubo diferencias significativas para esta variable.

Las variaciones temporales del fósforo total fueron leves (1.4 veces las del CV medio) y las del fósforo soluble reactivo (FSR) fueron un poco mayores (1.7 veces la del CV medio), por lo que no se consideran significativas.

Considerando los valores medios, el FSR en superficie representó el 43.1% del fósforo total y en el fondo el 54.3%. Esto permite concluir que una buena parte del fósforo presente se encuentra disponible en el agua y no ligado a la biomasa algal, debido quizás a la poca demanda del mismo por la comunidad fitoplanctónica presente, la cual posee, como ya se mencionó, densidades bajas.

Según Roldán (1992), la disponibilidad de los fosfatos en el agua aumenta en un pH básico y disminuye en un pH ácido. La alta acidez ocasiona también la formación de fosfatos de hierro (PFe) insolubles. En los trópicos, las altas temperaturas aumentan el metabolismo de las plantas y el

fitoplancton, lo que hace que los ortofosfatos se consuman más rápidamente, encontrándose por ello bajas concentraciones en el agua.

Otra posible causa de las bajas concentraciones de fósforo es la retención del mismo por la vegetación circundante, la cual, según Odum (1983) y Payne (1986), atrapa los nutrientes, permitiendo que lleguen muy pocos iones al agua. Las selvas tropicales minimizan la pérdida de nutrientes por poseer asociaciones con micorrizas, que reducen el tiempo que los iones libres están disponibles en el suelo para lixiviación. Como consecuencia, puede concluirse que las aguas de escorrentía de los bosques de lluvia tropical serán particularmente pobres.

También es posible que las bajas concentraciones halladas se deban a la retención del fósforo por los ácidos húmicos y fúlvicos que actúan como trampas de fósforo, tornándolo limitante en el agua (Payne, 1986). Para Trujillo (1983), las sustancias húmicas se encuentran cargadas negativamente y en un estado altamente coloidal, por lo que se combinan con cantidades considerables de iones metálicos a través de la formación de quelatos o complejos que reducen la concentración de estos iones. Además, los

Tabla 8. Ciénaga de Jotaudó. Listado de los organismos fitoplanctónicos registrados.

Taxa	Taxa
Desmidiaceae	Cyanophyceae
<i>Closterium calosporum</i>	<i>Anabaena</i> sp.
<i>Closterium aciculare</i>	<i>Aphanocapsa elachista</i>
<i>Closterium parvulum</i>	<i>Chroococcus turgidus</i>
<i>Closterium</i> sp.1	<i>Microcystis</i> cf. <i>aeruginosa</i>
<i>Closterium</i> sp.2	<i>Oscillatoria</i> sp.
<i>Cosmarium laeve</i>	<i>Oscillatoria rubescens</i>
<i>Desmidium cylindricum</i>	<i>Oscillatoria</i> sp.1
<i>Euastrum</i> sp.	<i>Oscillatoria</i> sp.2
<i>Gonatozygon aculeatum</i>	<i>Oscillatoria tenuis</i>
<i>Gonatozygon monotaenium</i>	<i>Oscillatoria brevis</i>
<i>Gonatozygon</i> sp.	<i>Spirulina</i> sp.
<i>Hyalotheca dissiliens</i>	Bacillariophyceae
<i>Hyalotheca</i> sp.	<i>Aulacoseira italica</i>
<i>Micrasterias radiata</i>	<i>Aulacoseira granulata</i>
<i>Micrasterias radiosa</i>	<i>Cymbella</i> sp.1
<i>Micrasterias truncata</i>	<i>Cymbella</i> sp.2
<i>Nitrium digitus</i>	<i>Epithemia turgida</i>
<i>Penium</i> sp.	<i>Eunotia</i> sp.
<i>Pleurotaenium</i> sp.1	<i>Fragilaria</i> sp.
<i>Pleurotaenium trabecula</i>	<i>Frustulia romboides</i>
<i>Roya</i> sp.	<i>Frustulia</i> sp.
<i>Spirogyra</i> sp.	<i>Navicula</i> sp.
<i>Staurastrum radians</i>	<i>Pinnularia maior</i>
<i>Staurastrum rotula</i>	<i>Surirella</i> sp.
<i>Staurastrum setigerum</i>	<i>Synedra ulna</i>
<i>Xanthidium antilopaenum</i>	<i>Tabellaria</i> sp.
<i>Xanthidium</i> sp.	Euglenophyceae
Otras Chlorophyceae	<i>Trachelomonas superba</i>
<i>Botryococcus braunii</i>	Dinophyceae
<i>Bulbochaete</i> sp.	<i>Peridinium</i> sp.
<i>Eudorina elegans</i>	
<i>Microspora</i> sp.	
<i>Oedogonium</i> sp.	
<i>Oocystis elliptica</i>	
<i>Scenedesmus armatus</i>	
<i>Tetraëdron gracile</i>	
<i>Ulothrix</i> sp.	
<i>Zygnema</i> sp.	

Tabla 9. Ciénaga de Jotaudó. Número de taxones y contribución de los grupos fitoplanctónicos registrados

Grupos	Número de taxones	Porcentaje
Desmidiáceas	27	42.0%
Diatomeas	14	21.9%
Cianofíceas	11	16.9%
Clorofíceas	10	16.0%
Dinofíceas	1	1.5%
Euglenofíceas	1	1.5%

procesos de drenaje de la ciénaga hacia el río, a través del caño que va al río Munguidó (fig. 1), representan disminuciones del fósforo asimilable y total.

Cuando aumenta el nivel de las aguas, la concentración de fósforo se incrementa debido a la liberación de fosfatos por la reducción del hierro. El aumento de su solubilidad puede deberse al incremento de fosfatos de calcio cuando disminuye el pH, a la reducción de fosfato férrico a ferroso o al aumento de la solubilidad de fosfatos de hierro y aluminio cuando se incrementa el pH (Garavito, 1976b).

La figura 4 muestra el resultado del análisis de agrupamiento efectuado para las variables físicas y químicas analizadas. En ella se observa la formación de tres grupos, dos de ellos conformados por un integrante. Las variables con la mayor disimilitud fueron el N-NH₄ (50% de disimilitud) y el nitrógeno total (90% de disimilitud). Estas dos variables fueron las más disimiles debido a que una de ellas (el N-NH₄) representa el 40.0% de la otra (nitrógeno total). Dado que la amplitud de medida de estas dos variables fue la mayor de todas (205.1 µg.l⁻¹ para el N-NH₄ y 1149.0 µg.l⁻¹ para el nitrógeno total) (tabla 6), es lógico pensar que formen grupos separados en un tipo de análisis como éste, debido a su comportamiento.

Variables biológicas

Fitoplancton. De acuerdo al análisis cualitativo efectuado, se encontraron 64 taxa (tabla 8). De éstos, 27 pertenecen al grupo de las desmidiáceas, lo que equivale al 42.0%, como puede observarse en la tabla 9. Este grupo de algas se encuentra en aguas ácidas, muy diluidas y pobres en electrolitos (Cole, 1983), pero con densidades bajas (Sioli, 1968b).

La presencia de macrófitas acuáticas puede ser importante en la determinación de la riqueza y abundancia de las desmidiás (Brook, 1981). La ciénaga estudiada no presenta gran desarrollo de macrófitas acuáticas; sin embargo, éstas pueden provenir de las áreas circundantes inundadas en cada periodo de lluvia, que pueden funcionar como una importante fuente de algas de este grupo. Además, el sedimento puede almacenar inóculos de desmidiás que durante los periodos de mezcla se incorporarán a la columna de agua (Huszar, 1994).

Las desmidiáceas crecen favorablemente en concentraciones altas de CO_2 libre (superiores a $0.011 \text{ mmol.l}^{-1}$ de CO_2 libre, según Moss, 1973). Las concentraciones halladas de CO_2 libre en la ciénaga de Jotaudó fueron muy superiores a este valor (media en superficie = 0.86 mmol.l^{-1}), lo que apoya la hipótesis del éxito de las desmideas en aguas ácidas en las que además de CO_2 libre como fuente de carbono inorgánico para la fotosíntesis, se presentan bajas concentraciones de calcio, un pH ácido y altas concentraciones de material orgánico, que también las favorecen.

La baja tasa de replicación de las desmidiáceas (Brook, 1981) y su tendencia a comportarse como estrategias K (Sommer, 1981) les confiere ventajas selectivas para vivir en ambientes pobres en nutrientes como el presente. Además, su tamaño relativamente grande disminuye las pérdidas por herbivoría, pero incrementa las pérdidas por sedimentación, que a su vez son disminuidas por el alargamiento, las espinas y los procesos comunes en el grupo. Igualmente, la turbulencia de las aguas del lago las mantendrá en la columna de agua. Estas características, aunadas a las aguas ácidas de la ciénaga de Jotaudó, explican la riqueza de especies y la dominancia de este grupo en el cuerpo de agua estudiado.

Según Nygaard (1949), la presencia de desmidiáceas en un cuerpo de agua es indicador de aguas de tipo oligotrófico. Al aplicar el índice compuesto propuesto por este autor, el valor hallado fue 0.68, mientras que el índice para clorofíceas fue 0.17, para diatomeas 0.15 y para cianofíceas 0.39. Todos ellos, por ser menores que 1, indican un estado oligotrófico en el cuerpo de agua.

Sin embargo, es necesario considerar que la utilización de especies fitoplanctónicas para caracterizar ecosistemas lacustres debe hacerse solamente a partir de datos cuantitativos y de estudios a largo plazo.

Zooplankton. De los 14 taxas zooplanctónicos registrados, 12 pertenecieron a los rotíferos, lo que corresponde al 85.7%. La mayor dominancia del grupo implica, según Esteves (1988), condiciones desfavorables para cladóceros y copépodos, como son las bajas concentraciones de oxígeno que los rotíferos pueden tolerar por periodos más largos.

Por ello, se encontró un sólo taxón de copépodos ciclopoideos y un cladóceros (tabla 10).

Tabla 10. Ciénaga de Jotaudó. Listado de los taxones zooplanctónicos registrados

Taxa	Taxa
<i>Epiphanes</i> sp.	<i>Platyas</i> sp.2
<i>Euchlanis</i> sp.	<i>Polyarthra</i> sp.
<i>Keratella</i> sp.	<i>Trichocerca</i> sp.1
<i>Lecane</i> sp.1	<i>Trichocerca</i> sp.2
<i>Lecane</i> sp.2	<i>Cyclopoide</i> sp.
<i>Lecane</i> sp.3	<i>Bosminopsis</i> sp.
<i>Lecane</i> sp.4	
<i>Platyas</i> sp	
<i>Platyas</i> sp.1	

Tundisi y Tundisi (1976) encontraron dominancia de rotíferos (78.0% del zooplankton total) durante todo el año en un cuerpo de agua con condiciones oligotróficas; y Hardy et al. (1984) encontraron también a los rotíferos como el grupo dominante en el lago Camaleón (Amazonas, Brasil), en el que contribuían con más del 70% del zooplankton total.

A pesar de que muchas especies de rotíferos son citadas como indicadoras de condición oligotrófica, en este caso, debido a la falta de un estudio taxonómico más profundo y de datos cuantitativos, es difícil concluir categóricamente sobre el estado trófico de la ciénaga de Jotaudó basándose en la comunidad zooplanctónica encontrada.

Biomasa, producción primaria, capacidad fotosintética y razón producción primaria neta/respiración. Los resultados de la producción primaria neta arrojaron un valor medio de $8.6 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ para la superficie y $6.1 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ para el fondo (tabla 11). El anova realizado no dio diferencias entre profundidades ($F = 1.241$, $p = 0.2941$). La biomasa (clorofila a) de la comunidad algal presentó valores bajos tanto en superficie ($0.9 \mu\text{g.l}^{-1}$) como en fondo ($1.1 \mu\text{g.l}^{-1}$) y sin diferencias significativas entre profundidades ($F = 1.101$, $p = 0.1513$). Los bajos valores se deben a la baja densidad de la comunidad fitoplanctónica.

En cuanto a la variación temporal puede observarse que no fue significativa para la clorofila a (CV medio=22.5%), pero sí levemente significativa para la producción primaria neta (1.4 veces el valor del

Tabla 11. Ciénaga de Jotaudó. Matriz básica de las unidades y los valores de tendencia central y dispersión de las variables relacionadas con el metabolismo

Variable	Unidad	Profundidad	Valor mín.	Valor máx.	Valor medio	CV (%)
Clorofila <i>a</i>	$\mu\text{g.l}^{-1}$	Superficie	0.6	1.1	0.9	15.0
		Fondo	0.7	2.0	1.1	30.0
Producción primaria neta	$\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$	Superficie	2.1	15.6	8.6	55.4
		Fondo	1.0	11.5	6.1	56.9
Respiración	$\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$	Superficie	0.0	85.0	21.0	132.2
		Fondo	0.0	82.5	21.5	125.6
Capacidad fotosintética	Adimensional	----	1.0	15.6	6.6	79.5
P/R	Adimensional	Superficie	0.0	4.6	1.1	125.0
		Fondo	0.0	2.5	0.6	119.2

CV límite). Para la respiración (3.5 veces el CV medio) y la razón P/R (cuatro veces el CV medio), la variación temporal resultó altamente significativa y posiblemente ligada a los pulsos de pluviosidad durante los cuales, como ya se mencionó, la ciénaga extiende sus límites y los aportes de materia orgánica son mayores. Esto asevera una vez más que se trata de un cuerpo de agua de régimen pluvial, relativamente independiente de los pulsos de inundación del río.

En los lagos tropicales la producción fitoplanctónica depende principalmente de la disponibilidad de radiación subacuática y de la concentración de nutrientes, especialmente amonio, nitrato y fósforo soluble reactivo, ligados indirectamente a la pluviosidad, a la radiación y a la temperatura del aire. Las variaciones de estos factores son amplias a nivel local y regional en esta zona. De esta forma, pueden encontrarse lagos en que la variación anual es controlada principalmente por la concentración de nutrientes, y otros en donde la disponibilidad de radiación subacuática es el principal factor. Pueden también encontrarse lagos en los que estos dos factores se alternen durante el año (Esteves, 1988). Sin embargo, según Payne (1986) la disponibilidad de nutrientes es de significancia particular en los trópicos ya que otras condiciones son a menudo muy favorables, siendo estas últimas las que determinan cuantitativamente la fotosíntesis. Aun con altas intensidades de luz y con altas biomásas fitoplanctónicas, la tasa y capacidad de fotosíntesis pueden inhibirse si los nutrientes están en bajas concentraciones. En general, si en los trópicos el suplemento de nutrientes es bueno, entonces las condiciones para la fotosíntesis y, por ende, la producción, serán ideales.

Considerando las bajas concentraciones de la mayoría de los nutrientes y las condiciones ácidas del medio, que en cierta forma las corroboran, puede considerarse que los valores de producción hallados son relativamente bajos (tabla 11). Dado que la disponibilidad de luz dentro de la ciénaga es relativamente buena, y que la temperatura es alta y no hay problemas de radiación solar durante el año, se puede concluir entonces que en realidad son los nutrientes (diluidos fuertemente por la alta pluviosidad) los que controlan la producción fitoplanctónica en la masa de agua, y en especial el fósforo, que fue el nutriente limitante, como se describirá más adelante. Esta condición corrobora nuevamente la dependencia de la ciénaga de los niveles de pluviosidad regionales. Según Sioli (1968b), en este tipo de lagos la cantidad de nutrientes disponibles es mantenida por la velocidad de circulación de los mismos a través de la materia viva, acelerada por la alta temperatura.

Para Schmidt (1976), la baja producción primaria característica de las aguas negras se debe a las altas concentraciones de materiales húmicos, conjuntamente con las bajas concentraciones de nutrientes y la poca penetración lumínica.

Devol *et al.* (1984) consideran que en algunos casos los bajos valores de producción primaria en las aguas negras amazónicas se deben a la complejación de iones metálicos por parte de los ácidos húmicos y fúlvicos. Sin embargo, dicha inhibición ocurre a concentraciones altas de estas sustancias (400 a 1000 mg.l^{-1}), mientras que concentraciones menores (1 a 15 mg.l^{-1}) favorecerían la producción primaria (Prakash y Rashid, 1968; Toledo *et al.*, 1980). Lo que no está claro es si la complejación metálica

promueve el crecimiento algal y la producción por la disminución de la toxicidad de los metales o por volver disponibles dichos iones metálicos para la incorporación algal (Toledo *et al.*, 1980).

Los bajos valores de la producción primaria neta son corroborados por las bajas concentraciones de carbono inorgánico disponibles (CO_2 total: 1.10 mmol.l^{-1} en superficie y 0.80 mmol.l^{-1} en fondo, tabla 5) y por los pH ácidos encontrados. Estos últimos implican CO_2 libre en concentraciones correspondientes al 78.1% del CO_2 total en la superficie y al 86.2% en el fondo, ya que como se mencionó anteriormente no hay densidades fitoplanctónicas altas que consigan incorporarlo para fotosíntesis. Los valores medios de la capacidad fotosintética ($6.6 \text{ mgC.}(\text{mg cl } \alpha\text{-h}^{-1})^{-1}$, tabla 11) fueron bajos y se debieron a las bajas reservas de biomasa algal. Esto demuestra, una vez más, que es un error considerar a la biomasa como equivalente a la producción. La variación temporal de esta razón fue significativa (2.2 veces la del CV medio), lo cual implica condiciones metabólicas inestables en la ciénaga durante el tiempo de muestreo y ligadas posiblemente a la variabilidad de nutrientes.

Por las mismas razones esbozadas en el párrafo anterior, debe existir un desbalance entre fotosíntesis y respiración; por ello, los valores de respiración medidos tanto en superficie (media = $21.0 \text{ mgC.m}^3\text{.h}^{-1}$) como en fondo ($21.5 \text{ mgC.m}^3\text{.h}^{-1}$) fueron, respectivamente, 2.4 y 3.5 veces mayores que los de producción primaria neta y fueron además altamente variables temporalmente y ligados posiblemente a las variaciones de pluviosidad como ya se mencionó. La relación entre ambas variables (P/R) mostró valores menores que 1 en el 60% de los muestreos realizados en superficie y en el 80% de los mismos en el fondo. Esto implica que se está degradando materia orgánica no producida en el sistema y que la energía disponible es importada como energía alóctona producida por autótrofos fuera del mismo. En las aguas negras y claras de los lagos de la selva amazónica, Marlier (1967) encontró que la producción orgánica es alóctona, debido a la baja producción autóctona, debida a su vez a las bajas concentraciones de sales minerales presentes. Esta energía entra al cuerpo de agua bajo la forma de sustancias húmicas que representan moléculas orgánicas de origen externo y difícil degradación y cuya descomposición requiere de un incremento en la respiración. Leenheer (1980) demostró que en la

cuenca del Amazonas central cerca del 30 al 50% de esta materia orgánica está compuesta de ácidos fúlvicos y húmicos.

Según Cole (1983), los lagos fuertemente coloreados por recepción de sustancias húmicas externas y los lagos distróficos tienen baja productividad y valores de P/R típicamente heterotróficos. Lo anterior lleva a considerar que el metabolismo de la comunidad de este lago es más típico de la distrofia que de la oligotrofia, caracterizándose por su baja capacidad fotosintética y por su metabolismo de tipo alotrófico. No en vano, las ciénagas pueden recibir aportes del río y/o sus afluentes, la escorrentía, el drenaje de la cuenca y los desechos metabólicos de animales (por ejemplo, aves migratorias). Adicionalmente, el cinturón de bosque ripario aporta mantillo, que se incorpora al agua por escorrentía, que proporcionan nutrientes al descomponerse, sustentando una gran biomasa bacteriana y detritica que alimenta organismos del plancton, el bentos y otros (Moreno y Fonseca, 1987). Por ello, Nilssen (1984) considera que los lagos de selva tropical lluviosa se comportan en muchos casos como los lagos distróficos de las zonas templadas. El mayor impacto estacional en ellos es ejercido por la precipitación, el flujo y el régimen de luz subacuático. El fitoplancton está dominado por especies edibles pequeñas y la estructura del zooplancton es similar a la de muchos lagos del mismo tipo.

Las mayores concentraciones de sustancias húmicas son registradas en aguas ácidas y distróficas y las menores en aguas eutróficas o en ambientes marinos. La concentración de sustancias húmicas se relaciona inversamente con la actividad biológica, el pH y el estado nutricional del cuerpo de agua (Thomas, 1997). Según este autor, las siguientes evidencias pueden ser citadas para justificar el por qué las concentraciones de sustancias húmicas son menores en aguas eutróficas: 1) las sustancias húmicas se adsorben fuertemente sobre las superficies minerales, especialmente sobre arcillas y floculos de hidróxidos férricos; 2) las tasas de adsorción y floculación de las sustancias húmicas en aguas eutróficas son facilitadas por las concentraciones incrementadas de iones, particularmente cationes básicos; y 3) las partículas de arcilla en suspensión son coaguladas y precipitadas por los cationes básicos, en especial por Ca^{2+} . Estas consideraciones fisicoquímicas ayudan a explicar por qué la

concentración de sustancias húmicas tiende a ser mucho menor en aguas eutróficas que son más ricas en arcillas y cationes básicos, que en las aguas ácidas oligotróficas, deficientes en bases.

En concordancia con lo anterior, la ciénaga estudiada parece pertenecer a una variación de lo que Esteves (1988) denomina lagos tropicales de segundo grupo en cuanto a los valores de producción primaria. Estas masas de agua se caracterizan por ser lagos rasos, que pueden o no desarrollar estratificación y cuyo aporte de nutrientes puede ocurrir a partir de las áreas adyacentes durante el periodo de lluvias, cuando éstas se inundan y el cuerpo de agua aumenta su área e invade las regiones circundantes. Lo anterior reafirma el papel decisivo de la pluviosidad en el comportamiento de la ciénaga de Jotaudó.

Macroinvertebrados. Esta comunidad estuvo integrada por larvas de Chironominae, *Limnognonus* sp, ninfas de efemerópteros del género *Campsurus* y por hirudíneos de la familia Glossiphoniidae, todos ellos organismos característicos de aguas lénticas y ricas en materia orgánica en descomposición. La presencia de *Campsurus* en el cuerpo de agua estudiado, posiblemente está relacionado con la poca concentración de oxígeno en el mismo; por ello, presenta grandes agallas, que le sirven para aumentar la superficie respiratoria del cuerpo (Roldán, 1992). La fauna bentónica en las ciénagas se considera en general poco variada debido a la inestabilidad, abundancia y persistencia de la sedimentación (Moreno y Fonseca, 1987).

Estado trófico. En la tabla 12 se observa que los valores del coeficiente de variación (entre 12.8% y 19.9%) para los IET basados en la transparencia (SD), clorofila *a* (cl. *a*), fósforo total (PT) y fósforo soluble reactivo (FSR) fueron todos relativamente bajos. Esto muestra que la variación temporal, juzgada de acuerdo con este estadístico, fue pequeña.

La proximidad de los valores de los IET calculados para superficie y fondo permiten concluir que las diferencias encontradas no fueron significativas para ninguno de ellos (tabla 12).

Observando en la misma tabla los valores medios de los IET aplicados, puede decirse que los de clorofila. *a* y PT clasificaron el cuerpo de agua como oligotrófico, mientras que los de SD y FSR lo identificaron como mesotrófico, con valores muy cercanos al de 44, considerado por Toledo *et al.* (1983) como divisorio entre cuerpos de agua oligotróficos (≤ 44) y mesotróficos (44-54).

Considerando que en los lagos altamente coloreados, como el presente, la transparencia puede brindar datos erróneos en cuanto al estado trófico (Henao, 1987) y que los valores de los IET de superficie y fondo fueron muy similares (tabla 12), se halló el valor del IET medio ponderado sólo para superficie, concediendo un peso de 1 a la transparencia y del doble a las demás variables involucradas en el cálculo. El valor hallado fue de 41.7, correspondiente a un lago oligotrófico.

Respecto a la variación temporal, puede decirse que el IET(SD) mostró el lago como mesotrófico en nueve de los diez muestreos efectuados, lo que corresponde al 90% del tiempo de colecta. Para el IET(cl. *a*) la ciénaga de Jotaudó no presentó variabilidad ninguna, mostrando por tanto un estado oligotrófico permanente durante los diez meses que duró el estudio. Por su parte, el IET (PT) identificó el cuerpo de agua como oligotrófico en seis de los muestreos, correspondientes al 60% de los mismos, mientras que el IET (FSR) lo identificó como tal en el 50% de las colectas.

Al utilizar los valores de los criterios limnológicos citados en Toledo *et al.* (1983) para los valores de SD (tabla 4) y las concentraciones de PT, FSR (tabla 6) y

Tabla 12. Ciénaga de Jotaudó. Valores de tendencia central y dispersión para los índices utilizados en la evaluación del estado trófico

Variable	Unidad	Profundidad	Valor mín.	Valor máx.	Valor medio	CV (%)
IET (SD)	Adimensional		47.0	65.7	50.8	12.8
IET (cl. <i>a</i>)	Adimensional	Superficie	22.5	40.6	35.5	19.9
		Fondo	31.4	40.6	35.3	11.7
IET (PT)	Adimensional	Superficie	30.0	49.0	39.2	18.8
		Fondo	32.0	50.0	39.9	17.5
IET (FSR)	Adimensional	Superficie	35.2	61.0	45.8	16.4
		Fondo	41.7	63.0	49.4	15.4

cl. a (tabla 11), se encontró que todos ellos mostraron de nuevo el cuerpo de agua como oligotrófico.

Considerando las bajas concentraciones de oxígeno en el fondo, este cuerpo de agua sería permanentemente eutrófico. Sin embargo, según Ruttner (1953) y Esteves (1988) este es un criterio desarrollado en regiones templadas, que no puede ser tenido en cuenta en zonas tropicales, pues se muestra en muchos casos inadecuado, ya que estos ecosistemas presentan patrones metabólicos completamente diferentes de los de aquellas latitudes. La alta temperatura en el fondo de los lagos tropicales es responsable de los déficits de oxígeno a esta profundidad, presentando casi siempre perfiles de tipo clinógrado, como en los lagos templados eutróficos.

CONCLUSIONES

Se considera que los pulsos de inundación de los ríos

REFERENCIAS

Arias P. 1975. Contribución al conocimiento limnológico de la ciénaga de Guarinocito y su relación con el río Magdalena. Tesis de grado. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá.

Arias P. 1985. Las ciénagas en Colombia. *Revista Divulg Pesq Inderena* 22: 39-70.

Bahamón N. 1994. Estudio limnológico, con énfasis en la comunidad del fitoplancton en algunos lagos de inundación del río Amazonas (Colombia). Tesis. Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá.

Brook AJ. 1981. *The biology of desmids*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Carlson RE. 1977. A trophic state index for lakes. *Limnol Oceanogr* 22:361-369.

Castro D. 1989. Caracterización resumida de los tipos de agua de la Amazonia. En: *Memorias del Simposio Internacional de Investigación y Manejo de la Amazonia*. Biblioteca Andrés Bóveda. Posada Arango. Libro 1. Inderena. Bogotá.

Chapman D, Kapestky JM, Escobar J, Arias P, Zárate M. 1975. Metodología para el muestreo y cálculo de los resultados de la evaluación de la pesca en el río Magdalena. Inderena. Bogotá.

Munguidó y Atrato no afectan directamente las condiciones ecológicas de la ciénaga de Jotaudó. El factor preponderante en la dinámica del cuerpo de agua es entonces la pluviosidad. Esta variable influyó significativamente la dinámica temporal del CO₂ total y libre, del nitrógeno total, del fósforo soluble reactivo y del IET(FSR). La variación espacial fue también afectada por ella, pues influyó el patrón de mezcla de la ciénaga y, con ello, disminuyó las posibles diferencias superficie-fondo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos a la Universidad de Antioquia, al Centro de Investigaciones de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (CIEN) y al Comité de Investigaciones (CODI) de esta universidad, por el apoyo logístico y financiero. Igualmente, a la Universidad Tecnológica del Chocó por su apoyo logístico.

Cole GA. 1983. *Textbook of limnology*. 3rd ed. The C.V. Mosby Company. St. Louis.

Devol AH, Dos Santos A, Forsberg BR, Zaret TM. 1984. Nutrient addition experiments in lago Jacaretinga, Central Amazon, Brazil: 2. The effect of humic and fulvic acids. *Hydrobiologia* 109: 97-103.

Díaz J, Hernández L. 1996. Biotopos de importancia para *Innia geofrensis* en el Medio Caquetá y algunos de sus tributarios, pp. 209-223. En: Pinilla G (ed). *Memorias del Seminario Taller de Investigaciones Limnológicas Recientes en Ecosistemas Acuáticos Tropicales*. UJTL. Santafé de Bogotá. Diciembre 1-2 de 1994.

Drago EC. 1990. Limnology in Argentina. *Acta Limnol Brasil* 3: 49-75.

Ducharmé A. 1975. Informe técnico de biología pesquera. Proyecto Inderena-FAO. Bogotá.

Duque H. 1990. Estratigrafía, paleoceanografía de la cuenca del Atrato y la evolución de Panamá. Ingeominas. *Bol Geol* 31:1.

Duque SR, Donato J. 1993. Primeros registros de Micrasterias (Desmidiaceae) en lagos del río Amazonas de Colombia. *Caldasia* 17(2): 354-355.

- Duque SR, Donato J. 1994. Primeros registros de Closterium (Desmidiaceae) en lagos de la orilla colombiana del río Amazonas. *Revista Acad Col Cienc* 19: 259-264.
- Duque SR, Núñez M. 1997. Ficoflora de algunos ambientes acuáticos de la Amazonia colombiana. *Caldasia* 19(1-2): 37-42.
- Esteves F. 1988. *Fundamentos de limnología*. Edit. Interciencia/FINEP. Rio de Janeiro. Brasil.
- Forsberg BR, Devol AH, Richey JE, Martinelli LA, Dos Santos H. 1988. Factors controlling nutrient concentrations in amazonian floodplain lakes. *Limnol Oceanogr* 33:41-56
- Furch K. 1984. Water chemistry of the amazon basin: the distribution of chemical elements among freshwaters. En: Sioli H (ed). *The Amazon Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. Junk, Dordrecht.
- Gaarder T, Gran HH. 1927. Investigation on the production of plankton in the Oslo- Fjord Rapp. *Proc Verb Cons Int Expl Mer* 42.
- Garavito NF. 1976a. Cambios fisicoquímicos en suelos inundados. 1ª parte. *Arroz* 24: 32-35.
- Garavito NF. 1976b. Cambios fisicoquímicos en suelos inundados. 2ª parte. *Arroz* 24: 32-36.
- Haffer J. 1965. On the stratigraphy of the upper Sinú, San Jorge region, northwestern Colombia. Report GR-302. Ecopetrol. Bogotá.
- Hardy ER, Robertson B, Koste W. 1984. About the relationship between the zooplankton and fluctuating water levels of lago Camalhão, a central amazonian várzea lake. *Amazoniana* 9: 43-52.
- Henao A. 1987. El disco Secchi y el estado trófico. *Revista Ainsa* 7: 35-58. Medellín. Colombia.
- Huszar VLM. 1994. Fitopláncton de um lago amazônico impactado por rejeito de bauxita (Lago Batata, Pará, Brasil): estrutura sa comunidade, flutuações espaciais e temporais. Tese de doutorado. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP. Brasil.
- Hutchinson GE. 1957. *A treatise on Limnology*. Vol. I. Wiley. New York.
- IGAC. 1977. Estudio general de suelos del municipio de Quibdó. Bogotá.
- Jorgensen NOG. 1987. Free aminoacids in lakes, concentrations and assimilation rates in relation to phytoplankton and bacterial populations. *Limnol Oceanogr* 32:97-111.
- Junk WJ. 1980. Areas inundáveis- Um desafio para a Limnologia. *Acta Amazonica* 10: 775-995.
- Junk WJ. (ed.). 1997. The central amazon floodplain. Ecology of a pulsing system. Springer-Verlag. Berlin.
- Junk WJ, Furch K. 1985. The physical and chemical properties of amazonian waters and their relationships with the biota. En: Prance GT, Loveloy TE (eds). *Amazonia*. Pergamon Press, Oxford. pp. 3-17.
- Leenheer JA. 1980. Origin and nature of humic substances in the water of the Amazon River Basin. *Acta Amazonica* 10: 513-526.
- Lewis WM. 1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Can J Fish Aquat Sci* 40: 1779-1787.
- Mackereth FJH, Heron JR, Talling JF. 1978. *Water analysis: some revised methods for limnologists*. Freshwater Biological Association. Cumbria Scientific Publication 36.
- Margalef R. 1983. *Limnología*. Omega, S.A. Barcelona.
- Marlier G. 1967. Ecological studies on some lakes of the Amazon valley. *Amazoniana* 1: 91-115.
- McColle JG. 1969. Ion transport in a forest soil: models and mechanism. Ph.D. thesis. University of Washington. Seattle.
- Melack JM, Fisher TR. 1990. Comparative limnology of tropical floodplain lakes with emphasis on the Central Amazon. *Acta Limnol Brasil* 3: 1-48.
- Moreno LF. 1984. Producción de material vegetal del cinturón litoral de bosque y su aporte al complejo de ciénagas de Chucurí. Tesis de grado. Universidad Nacional. Bogotá.
- Moreno LF, Reyes C. 1986. Bases y criterios de ordenación del cuerpo de agua de Palagua (Boyacá). Inderena, Sub. Medio Ambiente. Bogotá.
- Moreno LF, Fonseca C. 1987. Las ciénagas: polos potenciales para el desarrollo. *Actual Biol* 16: 57-68.

- Moreno LF, García LC, Márquez G. 1987. Productividad e importancia del bosque ripario del complejo de ciénagas de Chucuri (departamento de Santander, Colombia). *Actual Biol* 16:93-102.
- Moss B. 1973. The influence of environmental factors on distribution of freshwater algae: an experimental study. II. The role of pH and the carbon dioxide-bicarbonate system. *J Ecol* 61: 172-192.
- Nilssen JP. 1984. Tropical lakes-functional ecology and future development: the need for a process orientated approach. *Hydrobiologia* 113: 231-242.
- Nygaard G. 1949. Hydrobiological studies in some Danish ponds and lakes. Part II. The quotient hypothesis and some new or little known phytoplankton organisms. *Kon Dansk Vid Selskad Biol Skr* 7 nr 1.
- Odum EP. 1983. *Ecología*. Edit. Guanabara. Rio de Janeiro.
- Payne AI. 1986. *The Ecology of Tropical Lakes and Rivers*. Wiley. Nueva York.
- Pedraza GS, Márquez G, García LC. 1989. Aspectos hidro-limnológicos en las ciénagas de Chucurí y aguas negras (Magdalena Medio, Colombia) durante un ciclo anual. *Acta Biol Col* 1(5): 9-22.
- Poole HH, Atkins WRG. 1929. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. *Mar Biol Ass V K* 16: 297-324.
- Prakash A, Rashid MA. 1968. Influence of humic substances on the growth of marine phytoplankton: dinoflagellate. *Limnol Oceanogr* 13: 598-606.
- Rai H, Hill G. 1980. Classification of central amazon lakes on the basis of their microbiology and physico-chemical characteristics. *Hydrobiologia* 72:85-99.
- Ramírez JJ. 1991. Determinación de biomasa por clorofila. *Revista Ainsa* 1: 53-63.
- Roldán G. 1992. *Fundamentos de Limnología Tropical*. Edit. Universidad de Antioquia. Medellín.
- Ruttner F. 1953. Planktonstudien der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. *Arch Hydrobiol Supl* 21: 1-274.
- Santos U de M, Ribeiro MG. 1988. A hidroquímica do rio Solimões-Amazonas. *Acta Amazonica* 18: 145-172.
- Schmidt GW. 1976. Primary production of phytoplankton in the three types of amazonian waters. IV. On the primary productivity of phytoplankton in a bay of the lower River Negro (Amazonas, Brazil). *Amazoniana* 5: 517-528.
- Sioli H. 1968a. Studies in Amazonian Waters. Atlas do simposio a Biota Amazonica 31: 9-50.
- Sioli H. 1968b. Principal biotopes of primary production in the waters of Amazonia. En: Misha R, Gopal B (ed). 1968. *Proc Symp Recent Adv Trop Ecol*
- Sommer U. 1981. The role of r- and K-selection in the succession of phytoplankton in lake Constance. *Acta Oecol* 2: 327-342.
- Steinberg C, Melzer A. 1982. Stoffkreislauf in Binnengewasser. Bayerisches Landesamt Wasserw Munchen. Rtschaft. En: Esteves F (ed). 1988. *Fundamentos de Limnologia*. Edit. Interciencia/FINEP. Rio de Janeiro. Brasil.
- Talling JF, Driver D. 1961. Some problems in the estimation of chlorophyll *a* in phytoplankton. Proceedings conference of primary productivity measurements, marine and freshwater. Hawaii 1961. US Atomic Energy Comm TID-7633, pp 142-146.
- Talling JF, Talling IB. 1965. The chemical composition of african lakes waters. *Int Rev Ges Hydrobiol* 50: 421-463.
- Thomas JD. 1997. The role of dissolved organic matter, particularly free aminoacids and humic substances in freshwater ecosystems. *Freshwat Biol* 38: 1-36.
- Toledo AP, Tundisi JG, D'Aquino VA. 1980. Humic acid influence on the growth and copper tolerance of *Chlorella* sp. *Hydrobiologia* 71: 261-263.
- Toledo AP, Talarico M, Chinez SJ, García E. 1983. A aplicação de modelos simplificados para a avaliação do processo da eutrofização em lagos e reservatórios tropicais. São Paulo: CETESB.
- Trujillo J. 1983. Química de la coordinación: notaciones sobre las interacciones entre las sustancias húmicas y los iones metálicos en solución. Universidad de Antioquia. Medellín.

Tundisi MT, Tundisi JG. 1976. Planktonic studies in a lacustrine environment. I. Preliminary data on zooplankton ecology of Broa reservoir. *Oecologia* 25:265-270.

Urrego A, Ramírez JJ. 1998. Cambos diurnos de variables físicas y químicas en la zona de ritral del río Medellín, Colombia. (Sometido a *Caldasia*).

Zamorano D. 1983. Productividad del manglar y su importancia para el pelagial de la Ciénaga Grande de Santa Marta. Tesis de grado. Universidad Nacional. Bogotá.