
*María J. Salcedo-Hernández / Santiago R. Duque / Liliana Palma
Angélica Torres-Bejarano / Diego Montenegro / Nixon Bahamón / Luisa Lagos
Luis F. Alvarado / Martha Gómez / Ángela P. Alba*

ECOLOGÍA DEL FITOPLANCTON Y DINÁMICA HIDROLÓGICA
DEL SISTEMA LAGUNAR DE YAHUARCACA, AMAZONAS, COLOMBIA:
ANÁLISIS INTEGRADO DE 16 AÑOS DE ESTUDIO

Resumen

Se provee una síntesis del conocimiento actual sobre la evolución de la relación río Amazonas-sistema lagunar de Yahuaraca a través de las características limnológicas y de la ecología del fitoplancton durante 16 años de estudio. La síntesis de la información fue realizada mediante la revisión de los datos existentes sobre el sistema, correspondiente al tiempo indicado y el análisis mediante estadística descriptiva y correlación lineal de las variables encontradas. Asimismo, se presenta una síntesis de los aspectos más relevantes del primer y único trabajo que en Colombia ha evaluado la influencia del pulso de inundación sobre el fitoplancton en una escala temporal diaria. Su patrón térmico corresponde al de un lago polimíctico cálido continuo según la clasificación de Lewis (1983). Las variables físicas, químicas y biológicas analizadas en este sistema de várzea varían de acuerdo al período hidrológico. La conductividad, transparencia y riqueza del fitoplancton presentan sus mayores valores en temporada de aguas altas, mientras que la concentración de nutrientes, densidad, productividad y biomasa fitoplanctónica aumentan en aguas bajas. El nitrato constituye el nutriente limitante en aguas bajas y el fosfato en aguas altas. Los cambios que se han dado en la conectividad del río con el sistema a través de los años se reflejan en la dinámica de la estructura y composición del fitoplancton durante el tiempo de estudio.

Palabras clave: *várzea; Amazonas; fitoplancton; ecología; conectividad.*

PHYTOPLANKTON ECOLOGY AND HYDROLOGICAL DYNAMICS
OF THE YAHUARCACA LAGOON SYSTEM, AMAZONAS, COLOMBIA:
INTEGRATED ANALYSIS OF SIXTEEN YEARS OF STUDY

Abstract

This article provides a synthesis of the current knowledge on the evolving relation between the Amazon River and the Yahuaraca lagoon system, through the limnological features and

María J. Salcedo-Hernández mjsalcedoh@gmail.com: Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Santiago R. Duque sruque@unal.edu.co, Liliana Palma lileback@gmail.com, Angélica Torres-Bejarano angelicatb@hotmail.com, Grupo Limnología Amazónica (GILA) de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia. Diego Montenegro diegocamillo.montenegrolopez@gmail.com, Biólogo, Universidad del Magdalena, Colombia. Nixon Bahamón bahamon@ceab.csic.es, Centro de Estudios Avanzados de Blanes (CEAB-CSIC), España. Luisa Lagos luchalagos@hotmail.com, Bióloga, Universidad Nacional de Colombia. Luis Fernando Alvarado luisferalvarado@gmail.com, Biólogo, Universidad Nacional de Colombia. Martha Gómez mcgomez@campestre.edu.co, Gimnasio Campestre, Bogotá, Colombia. Ángela Patricia Alba angelapatria.alba@gmail.com, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.

the ecology of phytoplankton in a period of sixteen years. The synthesis of the information was conducted by reviewing existing data about the system, for the time indicated, and analyzing it by means of descriptive statistics and linear correlation between the variables found. Also, it contains a summary of the most important aspects of the first attempt in Colombia to evaluate the influence of the flood pulse on the phytoplankton in a daily time scale. The thermal pattern of this lagoon system corresponds to a warm and constant polymictic lake type according to the de Lewis (1983) classification. The physical, chemical and biological variables examined in this várzea system change according to the hydrologic period. The conductivity, transparency and richness of the phytoplankton increase in the low water season, while the nutrient concentration, and the density, productivity and the biomass of phytoplankton increase during the high water season. Nitrate during the low water season and phosphate during the high water season are the most restricting nutrients. The changes that have taken place through these years in the connectivity between the river and the Yahuaraca lagoon system are reflected in the dynamics of the structure and composition of the phytoplankton.

Keywords: *várzea; Amazon; phytoplankton; ecology; connectivity.*

Introducción

El río Amazonas posee gran cantidad de lagos de várzea que se encuentran en su mayoría ubicados en su cuenca media y baja, en la franja entre los 52.5 y los 70.5°W (Melack & Forsberg 2001). El paisaje aluvial cambia constantemente debido a varios factores: 1) por la capacidad que tiene el río de modelar su valle erosionando y aportando sedimentos a sus riberas (Posada-García 2005), y 2) por los severos cambios de nivel del río en el ciclo anual, que pueden llegar a los 11 metros en la columna vertical (Rangel & Luengas 1997). De este tramo del río una pequeña porción (70-70.5°W; 116 km) corresponde a la ribera colombo-peruana, en cuyo margen colombiano se encuentra el sistema de lagos de Yahuaraca, uno de los ambientes leníticos de várzea más destacados de la zona (Aldana & Daza 2005) debido a su compleja y vasta red de lagos interconectados y al papel que cumplen como proveedores de gran cantidad de recursos para las comunidades locales (Torres-Sanabria et ál. 2011). Estos lagos de várzea están afectados por las fases anuales y picos interanuales de cambios en el nivel del agua y la complejidad de la conectividad hidrológica que tienen con el río. Estos procesos modelan el intercambio lateral y longitudinal de sedimentos, materia orgánica y organismos vivos (Drago 2007), generando cambios en las características limnológicas de los lagos.

El conocido pulso de inundación es el fenómeno que ordena, anualmente, los sistemas leníticos asociados a grandes ríos como el Amazonas (Junk et ál. 1989; Junk & Wantzen 2004), y está constituido por cuatro períodos hidrológicos

conocidos como aguas altas y bajas y transiciones de descenso y ascenso. Este fenómeno modifica durante el año las condiciones físicas, químicas y biológicas de los lagos. En un lapso mayor se pueden apreciar variaciones interanuales de picos históricos más altos o bajos de los caudales (Neiff 1997), así como modificaciones en el grado de conexión entre el río y sus lagos (Drago 2007) como consecuencia de la dinámica de sedimentación y erosión mediante la cual el río modela el paisaje fluvial (Neiff 1990).

Varios estudios limnológicos con relación a la ecología del fitoplancton se han desarrollado en el sistema de lagos de Yahuaraca, especialmente en los períodos hidrológicos de aguas altas y bajas (Bahamón 1994; Duque 1997; Duque et ál. 1997; Lagos 1997; Torres-Bejarano 2006; Palma 2011); Martha Gómez (2008) hizo un interesante acompañamiento al proceso de inundación y su efecto en el fitoplancton con visitas periódicas cada tres días durante tres meses, mientras que dos investigaciones experimentales se realizaron para definir el papel de los nutrientes sobre la ecología del fitoplancton (Alvarado 1998; Montenegro 2008). El presente artículo presenta un análisis y síntesis de estos estudios.

Con base en la información que se ha obtenido sobre el sistema de lagos de Yahuaraca desde hace 16 años se realiza un análisis en una escala de tiempo mayor con el propósito de conocer los cambios históricos que se han generado en el sistema, referentes a las variaciones en la dinámica del río y la conectividad con el sistema de lagos para así comprender junto a estos procesos los cambios ocurridos en el fitoplancton, que es el grupo biológico mejor estudiado de este ecosistema. Con estudios como los de Aldana & Daza (2005) y Posada-García (2005) se reconstruyen las transformaciones que le han ocurrido al complejo lagunar de Yahuaraca, y los cambios producidos por el río Amazonas.

ÁREA DE ESTUDIO

El sistema de lagos de Yahuaraca se encuentra ubicado a dos kilómetros al oeste de la ciudad de Leticia, Amazonas (4°11'16" LS y 69°58'16" LW), a una altitud de 82 msnm. El sistema está constituido por 17 lagos interconectados por canales naturales (figura 1). Sus cuatro lagos principales, que han sido los más estudiados, son Largo (lago I), Taricaya (II), Boa Anaconda (III) y Pozo Hondo 1 (IV). De acuerdo a los tipos de conexión definidos por Drago (2007), el sistema presenta dos maneras de unirse con el río Amazonas: 1) conexión directa, permanente y de doble flujo a través del canal de Yahuaraca entre el canal de La Fantasía y el lago Largo, la cual aporta agua a los lagos entre los meses de octubre a marzo y drena al río entre junio y septiembre. El ciclo se completa con el desborde de todo el sistema, que sobrepasa la barra que separa a los lagos del río en el mes de

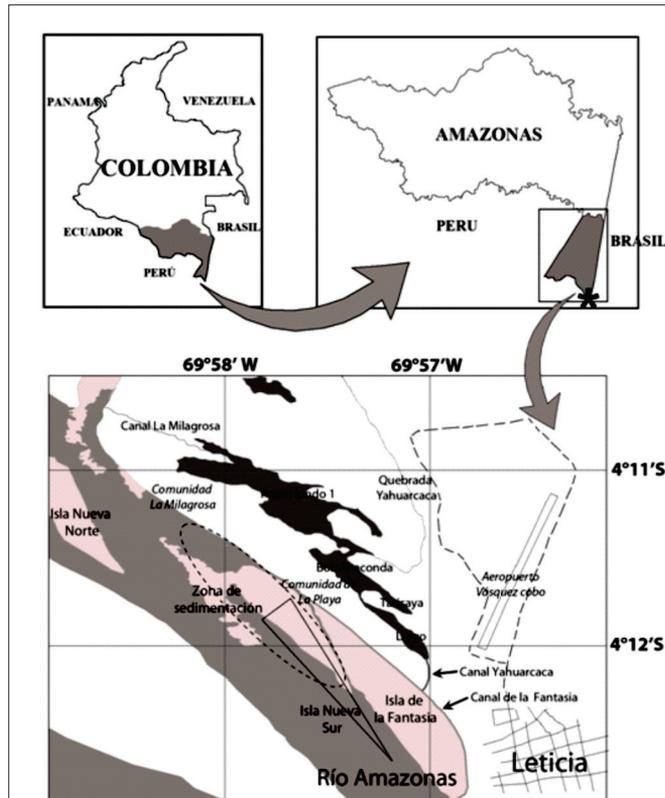
abril y donde se ubican las comunidades indígenas de La Playa y La Milagrosa y 2) conexión directa y temporal con el río conocida como el canal La Milagrosa, con dirección única hacia los lagos y que aporta al sistema en aguas medias y altas (abril-mayo; figura 1).

Parte de la primera conexión se ha perdido en los últimos años, producto del cierre del canal de La Fantasía por una barra de arena ubicada en el noroccidente de la isla del mismo nombre (figura 1), la cual se ha formado por un proceso de acelerada sedimentación. Por tal razón, actualmente se ve retrasado el proceso de llenado de los lagos. En la actualidad (2010 y 2011) el río ingresa a los lagos a través del canal de La Fantasía pero las aguas drenan en dirección opuesta a lo comentado arriba como conexión 1; es decir, el agua del río puede a veces llegar hasta los lagos cuando logra devolverse por el canal La Fantasía en dirección contraria al flujo natural del río Amazonas. Esto hace que los lagos ahora tengan mayor tiempo de aislamiento con el río. Por otro lado, el canal de La Milagrosa ha ampliado su profundidad, siendo el principal flujo de ingreso de las aguas del Amazonas al sistema de lagos de Yahuaraca en temporadas de aguas altas (figura 1).

A la altura de Leticia el río Amazonas presenta un comportamiento hidrológico con cuatro fases en el año: un nivel máximo de las aguas que ocurre durante los meses de abril y mayo, a partir del cual inicia un descenso pronunciado que va hasta mediados de agosto; el nivel de aguas bajas ocurre principalmente en septiembre, para luego presentarse el proceso de ascenso gradual que va hasta el mes de marzo, en donde comienza de nuevo el ciclo anual (figura 2). Entre las temporadas de aguas altas y bajas, la variación del nivel del agua del río puede alcanzar hasta 11 metros (Rangel & Luengas 1997). El sistema de lagos de Yahuaraca modifica sus niveles y expansión de acuerdo a su conexión con el río Amazonas. Estos lagos también reciben un pequeño aporte de aguas amazónicas a través de la quebrada Yahuaraca (figura 1), la cual presenta un comportamiento muy cercano al patrón de lluvias de la región (figura 2).

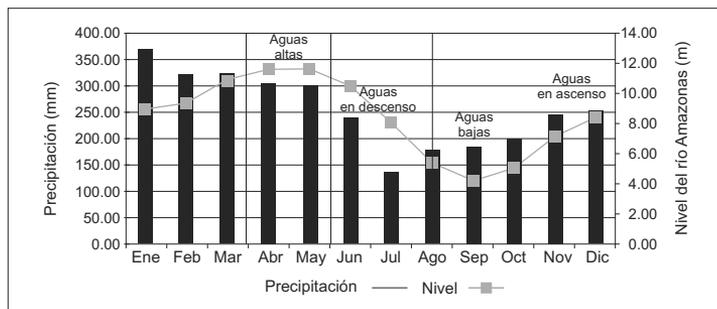
Las lluvias en la región amazónica están influenciadas por el paso de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT). El régimen de precipitación en Leticia es de tipo monomodal (figura 2). El período de mayores lluvias se presenta entre diciembre y febrero y el menor en julio y agosto. Los cambios de caudal y nivel del río Amazonas a la altura de Leticia dependen más de sus tributarios andinos, como son los ríos Napo (Ecuador), Ucayali y Marañón (Perú), por lo que hay poca relación entre el cambio del nivel del río y las lluvias locales (Pearson $r = 0.29$; 1992-2005; $n = 4966$).

Figura 1



Sistema lagunar de Yahuaraca: lagos Largo (I), Taricaya (II), Boa Anaconda (III) y Pozo Hondo 1 (IV). Canales de entrada y salida de agua del río Amazonas a los lagos; islas aledañas y zonas de erosión y sedimentación del río

Figura 2



Medias mensuales multianuales del nivel del río Amazonas (1992-2005), precipitación en Leticia (1992-2008) y fases del ciclo de oscilación anual del río

Fuente: IDEAM.

Las características del agua en los lagos son producto de sus dos afluentes, el río Amazonas y la quebrada Yahuaraca. El río presenta las condiciones de aguas blancas tipo I, con pH cercano a la neutralidad, altos valores de conductividad y valores bajos de transparencia (tabla 1). La quebrada Yahuaraca presenta aguas negras tipo I con valores de pH y conductividad más bajos que el río y mayor transparencia (Núñez-Avellaneda & Duque 2001).

Hace una década el lago más cercano al río (Largo) mostraba aguas blancas tipo I, mientras los lagos internos (Taricaya, Boa Anaconda y Pozo Hondo 1) conservaban las características de sus aguas negras tipo I (Duque et ál. 1997: figura 1). Con la nueva conexión por el canal La Milagrosa se mantiene el patrón en temporada de aguas bajas, pero en altas todos los lagos presentan las características de aguas blancas tipo I.

Tabla 1
Rangos de las variables físicas del río Amazonas, lagos de Yahuaraca y quebradas Yahuaraca y La Arenosa registradas en diferentes estudios

ECOSISTEMA	PH	CONDUCTIVIDAD ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	TRANSPARENCIA SECCHI (M)	FUENTE
Q. Yahuaraca	5.8 – 6.4	22.9 - 45	0.3 - Total	Bolívar (2006), Ríos-Villamizar & Duque (2010)
Q. Arenosa	5.8-6.32	23.9-39.93	0.33 - Total	Bolívar (2006), Duque et ál. (2011)
Río Amazonas	7.5	160-208	0.17	Duque et ál. (1997), Duque (2011)
Lagos de Yahuaraca	7	51.3-114	0.53	Duque et ál. (1997), Palma (2011) Ríos-Villamizar & Duque (2010), Duque (2011)

METODOLOGÍA

COMPOSICIÓN QUÍMICA DE LAS AGUAS

Se analiza con el esquema de Gibbs (1970), utilizando datos de cationes y aniones citados por Duque et ál. (1997) para los tres principales ríos de la cuenca amazónica colombiana (Amazonas, Putumayo y Caquetá), así como de los lagos conexos a estos ríos, dentro de los cuales se encuentra el sistema Yahuaraca. El propósito del modelo es ubicar espacialmente el grado de mineralización de los sistemas en un contexto global.

SÍNTESIS DEL COMPORTAMIENTO DE LAS VARIABLES FÍSICAS, QUÍMICAS Y BIOLÓGICAS EN EL SISTEMA

El presente trabajo se basa en la información secundaria publicada o en trabajos de tesis desarrollados (cinco de pregrado y tres de maestría), así como en datos recientes (Duque 2011). Estos estudios cubren un período de 16 años (1994-2010) y abarcan tres temáticas generales (tabla 2) correspondientes a: i) efecto del pulso de inundación (1-5); ii) seguimiento de un pulso de inundación (6) y iii) efecto de enriquecimiento de nutrientes en condiciones de laboratorio (7) y en microcosmos (8).

Tabla 2
Trabajos base de información secundaria

AUTOR	PERÍODO	LAGOS	ASPECTOS ANALIZADOS
Bahamón (1994)	B, As, A	I, II, III, IV	T(°C), variables físicas
Duque et ál. (1997) Duque (1997)	Ds, As, B	I, II, III, IV, río y Q. Yahuarcaca	Gibbs, T(°C), Patrón térmico y OD, riqueza y abundancia
Lagos (1997)	B y A	I, III y IV, río y Q. Yahuarcaca	T(°C), patrón térmico y OD, variables físicas, riqueza y abundancia, PPB y PPN, biomasa
Torres-Bejarano (2006)	A y Ds	I, II, III, IV	T(°C), variables físicas y químicas, nutrientes, pigmentos accesorios, riqueza y abundancia
Palma (2011)	A, Ds, B, As	I, II, III, IV	T(°C), variables físicas, nutrientes, riqueza y abundancia
Gómez (2008)	As-A	I y IV, canal y Q. Yahuarcaca	Variables físicas, biovolumen, densidad, relación área/volumen.
Alvarado (1998)	A y B	II	Diversidad de fitoplancton y nutrientes
Montenegro (2008)	As, A, Ds	II, Zapatero, IV	Diversidad de fitoplancton y nutrientes
Duque (2011)	A, Ds, B, As	I, II, III, IV	T(°C), variables físicas
Alba (2011)	As, A, Ds		PPB y PPN, biomasa

NOTA: Períodos tratados en cada uno de ellos (A: altas, B: bajas, Ds: descenso, As: ascenso) y lagos abordados (I: Largo, II: Taricaya, III: Boa Anaconda, IV: Pozo Hondo 1).

De los trabajos consultados se obtiene información sobre las características físicas, químicas y biológicas (fitoplancton) del sistema en diferentes períodos hidrológicos (tabla 3). Los estudios son organizados de acuerdo a la información proporcionada y sus datos se extraen en matrices de Excel para posterior análisis mediante estadística descriptiva y correlación de Pearson. Finalmente se definen y explican los patrones encontrados para cada variable.

ANÁLISIS DE CAMBIOS FÍSICOS, QUÍMICOS Y BIOLÓGICOS INTERANUALES

Se compara la información física, química y biológica (fitoplancton) de los estudios indicados en la tabla 2. Para el análisis se tienen en cuenta las variables de la zona limnética de los lagos Largo y Pozo Hondo 1, que son los únicos sistemas comunes en todos los estudios. Estos datos se analizan a través de estadística descriptiva y gráficas para dilucidar las diferentes tendencias de las variables y sus cambios entre los períodos contrastantes de aguas altas y bajas.

Tabla 3
Variables seleccionadas para el análisis limnológico del sistema de lagos de Yahuaraca

FÍSICAS	QUÍMICAS	BIOLÓGICAS
Temperatura (°C)	Nitratos (mg/L NO ₃ ⁻)	Biomasa (Ch a mg.m ⁻³)
Oxígeno disuelto (mg/L)	Ortofosfatos (mg/l PO ₄ ⁻)	Abundancia (ind.L ⁻¹)
Conductividad (µS/cm)	Na (mg.L ⁻¹)	Riqueza (No. de morfotipos)
Transparencia Secchi (m)	Ca (mg.L ⁻¹)	Estrategias ecológicas (S, R, C)
pH	HCO ₃ (mg.L ⁻¹) Cl (mg.L ⁻¹)	Productividad primaria bruta y neta (mg O ₂ /m ³ /h)

EL PULSO DE INUNDACIÓN Y SU RELACIÓN CON EL FITOPLANCTON

Mediante la utilización de las matrices originales proporcionadas por Gómez (2008) se realizan figuras que resumen los aspectos más importantes que afectan al fitoplancton durante el seguimiento del pulso de inundación según el estudio de la autora. En este trabajo se explican los aspectos más importantes de la investigación, considerando las tres fases que presenta el pulso de inundación para este estudio.

EL EFECTO DE NUTRIENTES EN EL FITOPLANCTON

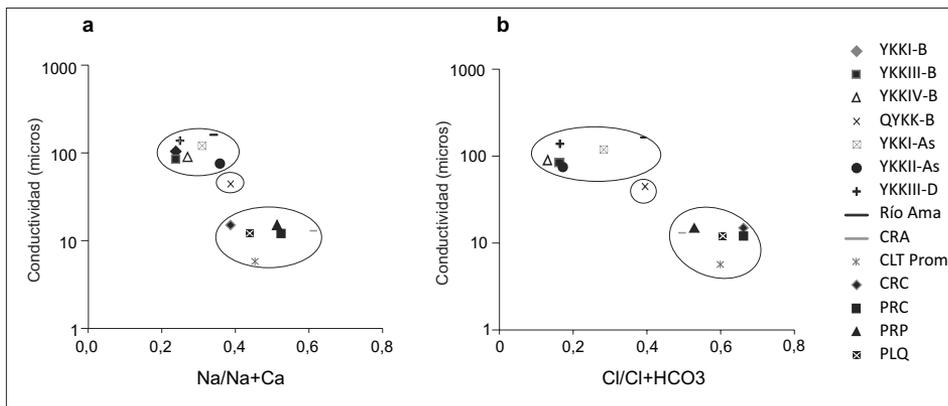
Se analizan los datos de los trabajos de Alvarado (1998) y Montenegro (2008) mediante estadística descriptiva para establecer cómo las modificaciones en las concentraciones de nutrientes en los experimentos desarrollados generan cambios en la estructura del fitoplancton.

Resultados

UBICACIÓN DE LOS LAGOS DE YAHUARCACA SEGÚN EL MODELO DE GIBBS

Mediante la realización del diagrama de Gibbs (1970) es posible determinar cuál de los mecanismos (precipitación atmosférica, meteorización de las rocas o el proceso de evaporación-cristalización) es el principal factor determinante de la composición química de un sistema acuático (Na^+ , Ca^{2+} , HCO_3^- , Cl^-). Su aplicación al sistema de lagos de Yahuaraca evidencia la misma tendencia tanto para cationes como aniones (figura 3). Los datos evaluados para los cuatro lagos, así como para el río Amazonas en los diferentes períodos hidrológicos del año, se ubican en el centro del búmeran del modelo, indicando la dominancia del factor de meteorización de las rocas (geología del sector) sobre la mineralización de las aguas del sistema (figura 3a y b; 1). Por otro lado, la quebrada Yahuaraca (figura 3a y b; 2) como sistema de aguas negras y los ambientes relacionados con las cuencas del Putumayo y Caquetá (figura 3a y b; 3) se sitúan en el brazo inferior del búmeran, indicando que es el proceso de precipitación, más que el de meteorización, el factor que define la mineralización de las aguas de estos ambientes.

Figura 3



Modelo de Gibbs para cationes (a) y aniones (b) con relación a la conductividad en los ecosistemas acuáticos de las cuencas de los ríos Amazonas, Putumayo y Caquetá

Nota: YKK= Lagos de Yahuaraca I, II, III y IV en diferentes temporadas (B=bajas, AS=ascenso, D=descenso), QYKK= Quebrada Yahuaraca, CRA=Cuenca del río Caquetá, río Apaporis, CLT= lago Taraira, CRC=río Caquetá, PRC=Cuenca del río Putumayo, río Cotuhé, PRP=río Putumayo, PLQ= lago Quinina. Datos de Duque et ál. (1997).

PATRÓN TÉRMICO Y DEL OXÍGENO DISUELTTO

El valor promedio de temperatura superficial en los lagos es de 29.58°C (n=19), lo que indica que son sistemas cálidos, razón por la cual pueden presentar frecuentes procesos de estratificación térmica. En general, los valores más bajos se presentan durante la temporada de aguas altas, con un promedio de 26.46°C (n=10), en comparación con las aguas bajas que tienen 30.1°C (n=9). La diferencia del promedio entre los lagos Largo (n=10) y Pozo Hondo 1 (n=9) es mínima (0.06°C).

Dentro del ciclo anual se pueden observar cuatro patrones térmicos que cambian entre la mañana y la tarde y a su vez afectan la distribución vertical de gases como el oxígeno disuelto (Duque et ál. 1997; Lagos 1997) así:

1. Isoterma, acompañada de una disminución gradual del oxígeno disuelto hacia el fondo, el cual se presenta generalmente en horas de la mañana, tanto en aguas altas como en bajas. En aguas altas se presentan valores bajos desde la superficie que pueden llegar a la hipoxia (2.9-1.6 mg/L; figura 4a). En aguas bajas, los valores de oxígeno en superficie son altos y pueden oscilar entre los 4-8.5 mg/L (figura 4b). En el fondo de los lagos el oxígeno disminuye alcanzando valores cercanos a la anoxia.
2. Estratificación con una sola termoclina con un Δ de 1°C/10 cm en aguas altas. La termoclina se ubica a 1.6 m en el lago Largo y a 5 m en el lago Pozo Hondo 1; el oxígeno presenta un perfil heterógrado positivo (figura 4c).
3. Patrón similar al anterior sin presencia del perfil heterógrado positivo.
4. Estratificación múltiple (termoclinas múltiples) con el primer gradiente a los 0.8 m y el segundo a los 1.6 m en temporada de aguas bajas. Las termoclinas múltiples producen descenso gradual del oxígeno en el lago IV y oxiclina pronunciadas en el lago I (figura 4d).

VARIABLES FÍSICAS DE LOS LAGOS

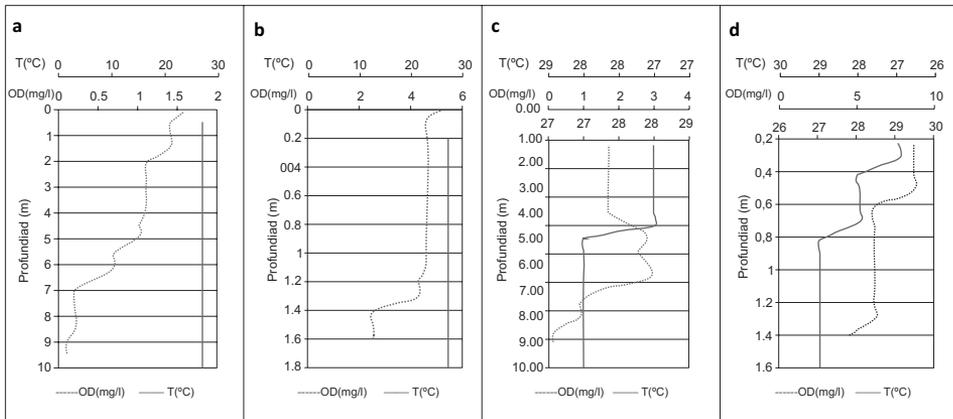
Durante los años de estudio los lagos han presentado un valor promedio de conductividad de 121.87 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (n=20), con un rango que va desde 34.4 (Bahamón 1994) hasta 471 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (Torres-Bejarano 2006) para el lago Largo. Los menores valores se han encontrado en los lagos Largo y Pozo Hondo 1 en aguas bajas con un promedio de 80.2 (n=10) y de 163.5 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ en aguas altas. Los valores de mineralización más altos, medidos por la conductividad, se presentan en el lago más externo del sistema, como es lago Largo (figura 5a).

La transparencia en los lagos presenta un valor promedio de 0.45 m (n=19), con mínimo de 0.13 (Lagos 1997) y máximo de 1.23 m (Torres-Bejarano 2006),

ambos valores registrados en el lago Largo. En general, los menores valores se presentan en temporada de aguas bajas (0.32 m; n=9) y los mayores en altas (0.65 m; n=10). El lago Largo posee el valor más bajo de transparencia por su cercanía al río Amazonas (figura 5b).

En cuanto al pH, su valor promedio en los lagos ha sido de 6.6 (n=20), con un mínimo de 5.41 (Palma 2011) para el lago Pozo Hondo 1 y máximo de 7.5 para el lago Largo (Torres-Bejarano 2006). No hay diferencias importantes en esta variable al comparar los lagos entre aguas altas y bajas.

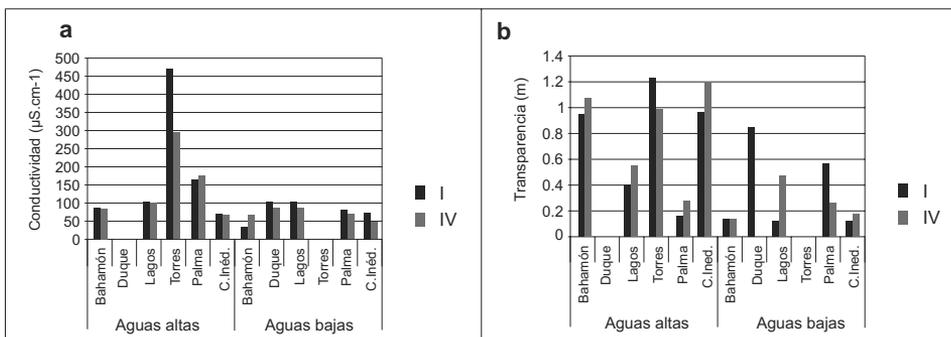
Figura 4



Patrones térmicos y de oxígeno disuelto encontrados en los lagos Largo y Pozo Hondo 1 del sistema de lagos de Yahuaraca durante mañana y tarde

Datos tomados de Duque et ál. (1997) y Lagos (1997)

Figura 5



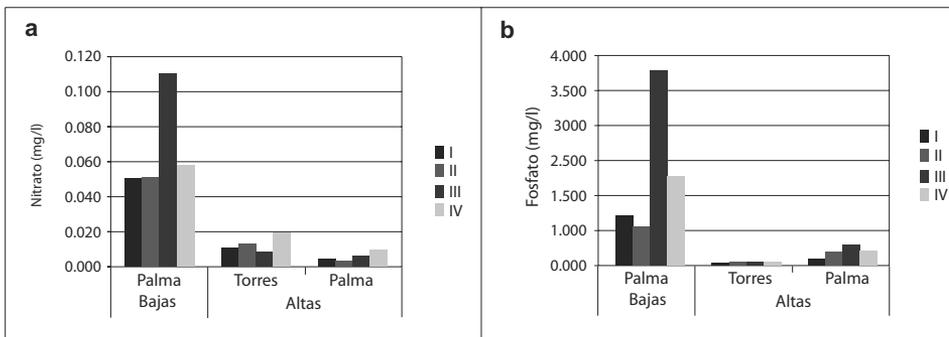
Valores superficiales de conductividad (a) y transparencia (b), que se registran en los diferentes períodos de estudio en los lagos Largo y Pozo Hondo 1 del sistema de Yahuaraca

Datos tomados de Bahamón (1994), Duque et ál. (1997), Lagos (1997), Torres-Bejarano (2006), Palma (2011) y Duque (2011).

NUTRIENTES

El sistema de lagos de Yahuaraca presenta una concentración superficial promedio de nitratos (NO_3) de 0.028mg/L y de fosfatos (PO_4) de 0.697 mg/L ($n = 12$; figura 6a y b). Las concentraciones más elevadas de ambos nutrientes ocurren en temporada de aguas bajas (0.067 mg/l N y 1.774 P) y las menores en aguas altas (0.009 mg/l N y 0.158 P). Tanto el nitrato como el fosfato tienen sus mayores valores en el lago Pozo Hondo 1 (IV) en comparación con el lago Largo (I), tanto en temporada de aguas bajas como en altas.

Figura 6



Concentración de nitrato (a) y fosfato (b) a nivel superficial en temporadas de aguas altas y bajas en los lagos Largo (I), Taricaya (II), Boa Anaconda (III) y Pozo Hondo 1 (IV) del sistema de Yahuaraca

Datos tomados de Torres-Bejarano (2006) y Palma (2011).

FITOPLANCTON EN EL SISTEMA DE YAHUARCACA

Durante los 16 años de estudio en los lagos de Yahuaraca se han encontrado ocho grupos taxonómicos de fitoplancton que incluyen a las cianobacterias (antes *Cyanophyceae*) y a las algas pertenecientes a *Euglenophyceae*, *Chlorophyceae*, *Zygophyceae*, *Bacillariophyta*, *Chrysophyceae*, *Dinophyceae* y *Cryptophyceae*. Los grupos de mayor riqueza en el sistema en su orden son *Euglenophyceae*, *Bacillariophyta* y *Chlorophyceae* ($n = 10$) y respecto a la densidad son *Cryptophyceae*, *Euglenophyceae* y *Cyanophyceae* ($n = 14$; tabla 4).

Los estudios realizados por Duque (1997), Lagos (1997), Torres-Bejarano (2006) y Palma (2011) han demostrado que la riqueza del fitoplancton presente en el sistema de lagos cambia con relación a la variación del régimen hidrológico, así: en aguas altas las *Bacillariophyta* y *Euglenophyceae* superan a las demás, con 19 y 18 taxa respectivamente; en aguas bajas las *Euglenophyceae* alcanzan los 15 taxa, seguidas por las *Chlorophyceae*. Durante el ascenso y descenso de las aguas las *Euglenophyceae* mantienen la mayor riqueza (figura 7 c).

La abundancia también varía con la temporada: durante aguas altas los valores más altos están en *Euglenophyceae* (33%) seguidas por las *Cryptophyceae* (32%), mientras que en aguas bajas predominan las *Cryptophyceae* (44%) y *Euglenophyceae* (20%). En las dos temporadas de transición, *Euglenophyceae* mantiene la mayor abundancia (figura 7a y b).

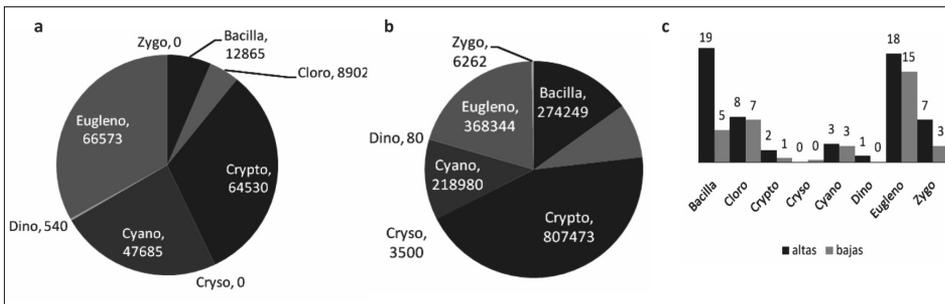
Tabla 4

Promedios de riqueza y abundancia para los grupos de cianobacterias y algas encontradas en los lagos Largo y Pozo Hondo 1 del sistema de Yahuaraca durante las diferentes fases del pulso de inundación

GRUPO	RIQUEZA (MORFOTIPOS)	ABUNDANCIA (IND/L)
Cianobacteria	4	128343
Euglenophyceae	14	209038
Chlorophyceae	6	70160
Zygophyceae	3	8126
Bacillariophyta	8	116255
Crysophyceae	1	1250
Dinophyceae	1	1197
Cryptophyceae	1	309874

NOTA: Datos obtenidos a partir de los estudios de Duque (1997), Lagos (1997), Torres-Bejarano (2006) y Palma (2011).

Figura 7

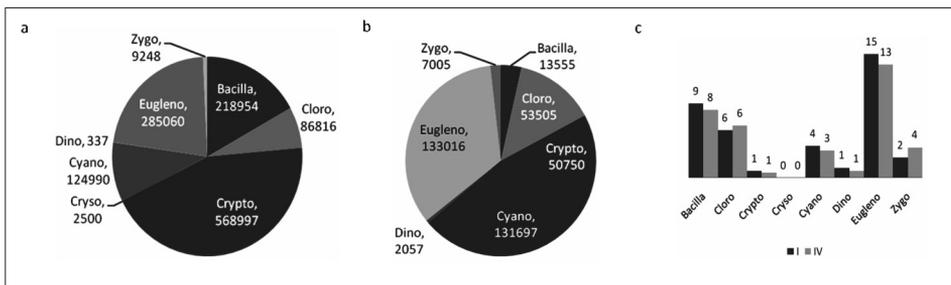


Abundancia (ind.L⁻¹) de fitoplancton en aguas altas (a) y bajas (b) y riqueza (No. de taxa, c). Promedios obtenidos a partir de los datos de Duque (1997), Lagos (1997), Torres-Bejarano (2006) y Palma (2011).

Abundancia alta (n=4) y bajas (n=5); riqueza alta (n=2) y bajas (n=3)

Así como el nivel hidrológico afecta los atributos del fitoplancton, también las condiciones limnológicas de cada lago (Largo y Pozo Hondo 1) generan diferencias en su estructura y composición. Aunque ambos lagos presentan la mayor riqueza en los grupos *Euglenophyceae* y *Bacillariophyta*, el lago Largo tiene el mayor número de taxa. En general en el lago Largo la mayor abundancia la tienen las *Cryptophyceae* (568.997 ind.L⁻¹) y en Pozo Hondo 1 las *Euglenophyceae* (133.016 ind.L⁻¹; figura 8).

Figura 8

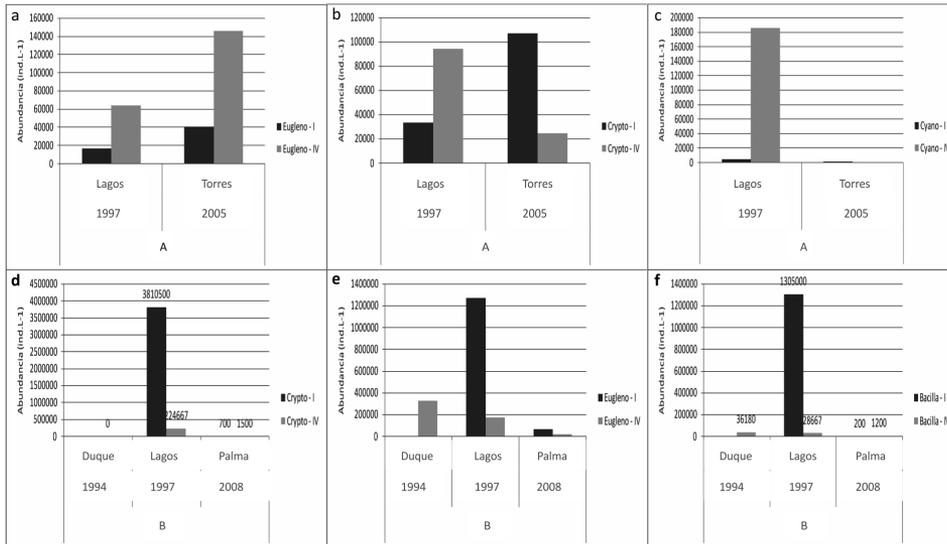


Abundancia (ind.L⁻¹) de fitoplancton en el lago Largo (a) y Pozo Hondo 1 (b) y riqueza (No. de taxa, c). Promedio obtenido a partir de los datos de Duque (1997), Lagos (1997), Torres-Bejarano (2006) y Palma (2011). Abundancia lago I y IV (n=7); riqueza lago I y IV (n=5)

Comparando los estudios realizados por Lagos (1997) y Torres-Bejarano (2006), los grupos taxonómicos más representativos en cuanto a la abundancia en el período de aguas altas son *Euglenophyceae* y *Cryptophyceae*, que han presentado un aumento considerable de su densidad (figura 9a-b), con excepción de las cianobacterias (figura 9c), que tienen un comportamiento opuesto. Para aguas bajas, los grupos *Cryptophyceae*, *Euglenophyceae* y *Bacillariophyta* disminuyen cuando comparamos los estudios de la década del noventa con los del presente siglo (figura 9d-f).

La riqueza también ha presentado un patrón de disminución para la temporada de aguas bajas; según los estudios más recientes, no se cuenta con datos suficientes para evaluar el cambio en aguas altas.

Figura 9



Comparación de la abundancia (ind.L⁻¹) de los grupos de fitoplancton encontrados durante los períodos de aguas altas (a-c) y bajas (d-f) en períodos históricos diferentes

Datos tomados de Duque (1997), Lagos (1997), Torres-Bejarano (2006) y Palma (2011). En las figuras d-f se indican los valores referentes a cada columna para dilucidar los rangos bajos que se encuentran.

PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

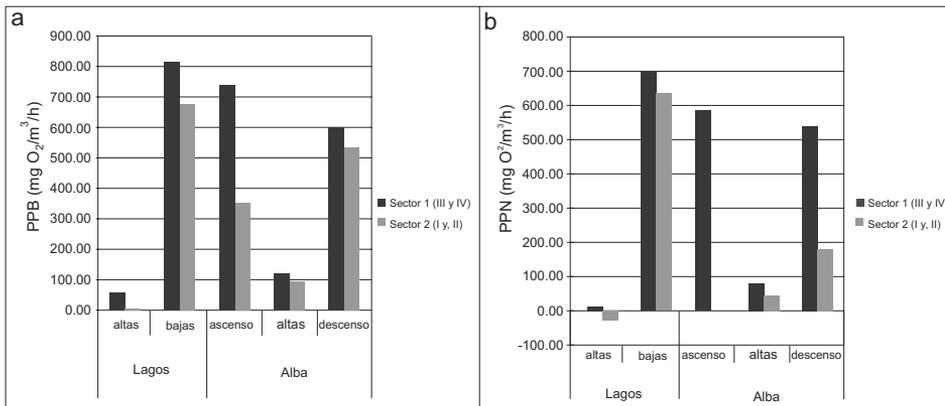
Los datos de productividad primaria bruta (PPB) registrados por Lagos (1997) en los cuatro sistemas leníticos de Yahuaraca muestran que los mayores valores ocurren en aguas bajas y en los lagos interiores como Boa Anaconda y Pozo Hondo 1 (814.35 mg O₂/m³/h; n = 6); la productividad primaria neta (PPN) presentó el mismo patrón (697.95 814.35 mg O₂/m³/h). En aguas altas los valores mínimos de PPB se acercan a cero en los lagos externos Largo y Taricaya. La PPN tuvo valores negativos en estos mismos lagos, indicando que la respiración fue mayor a la fotosíntesis.

Una década después, en el trabajo de Alba (2011) se presenta el mismo patrón con menores valores de PPB y PPN en aguas altas; sin embargo, se aprecian variaciones considerables en la media respecto a los datos de Lagos (1997). La PPB pasa de 57.81 a 119.69 mg O₂/m³/h (n = 4) en los lagos internos Boa Anaconda y Pozo Hondo 1 y de 4.2 a 88.23 mg O₂/m³/h en los externos Largo y Taricaya, aumentando dos y 20 veces en magnitud, respectivamente. La PPN también aumenta en todos los lagos entre los dos períodos de estudio. Los lagos internos alcanzan una PPN de 78.47 mg O₂/m³/h y los externos pasan de no presentar

PPN a valores de 44.27 mg O₂/m³/h. Alba (2011) muestra los únicos datos que se tienen de PPB y PPN en las fases de transición, evidenciándose que los mayores valores se dan en la temporada de ascenso en los lagos internos y de descenso en los lagos externos, con la media más alta siempre en los primeros.

En el período del estudio de Lagos (1997) se aprecia un fuerte gradiente de los valores de PPN y PPB entre los lagos interiores (valores altos) y los exteriores (valores bajos), el cual ha disminuido, según los datos de Alba (2011), debido al aumento considerable que estos atributos han presentado en los lagos exteriores. En general se aprecia un aumento en los valores de PPN y PPB en todo el sistema de lagos de Yahuaraca en temporada de aguas altas.

Figura 10

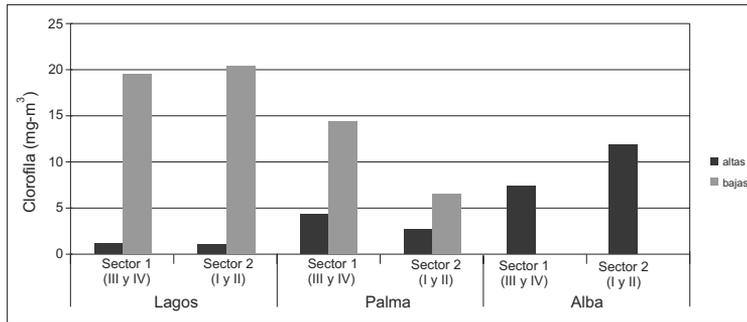


Productividad primaria bruta y neta (mgO₂/m³/h) fitoplanctónica de los cuatro lagos del sistema de Yahuaraca, Largo, Taricaya (lagos externos I y II), Boa Anaconda y Pozo Hondo 1 (internos III y IV), durante los cuatro períodos del ciclo del pulso de inundación tomados por Lagos (1997) y Alba (2011)

BIOMASA

Los datos de biomasa del fitoplancton medida a través de la clorofila-a en los lagos de Yahuaraca presentan un promedio de 9.64 mg/m³ (n = 18). El menor valor de biomasa se presenta durante la temporada de aguas altas (4.7 mg/m³; n = 6) y el mayor en aguas bajas (15.2 mg/m³; n = 4). Las temporadas de descenso y ascenso presentan valores entre 10 y 11.1 mg/m³ (n = 4) respectivamente. A través del tiempo, los valores obtenidos en los diferentes estudios (Lagos 1997; Alba 2011; Palma 2011) evidencian un aumento de la biomasa en temporada de aguas altas en todos los lagos del sistema y una disminución en aguas bajas (figura 11).

Figura 11



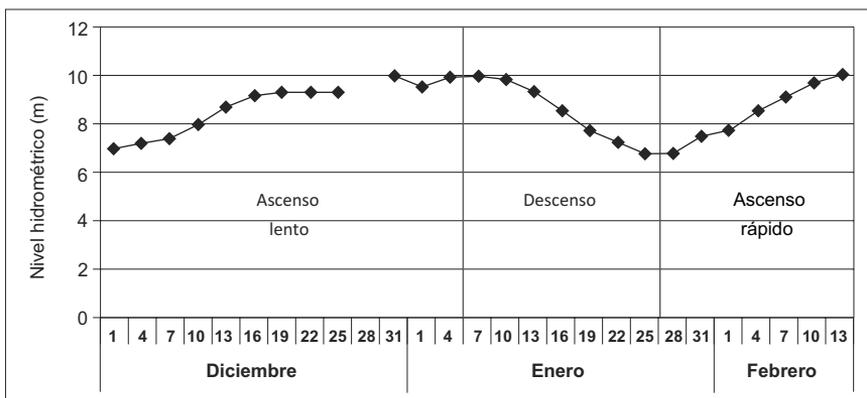
Biomasa de fitoplancton (clorofila-a mg·m⁻³) en los cuatro lagos del sistema de Yahuaraca, Largo, Taricaya (lagos externos I y II), Boa Anaconda y Pozo Hondo 1 (internos III y IV), durante los períodos contrastantes del pulso de inundación. Datos tomados de Lagos (1997), Alba (2011) y Palma (2011)

SEGUIMIENTO DE LA ECOLOGÍA DEL FITOPLANCTON DURANTE EL PERÍODO DE INUNDACIÓN, EN UNA ESCALA CORTA DE TIEMPO

El estudio realizado por Gómez (2008) permitió comprender con mayor claridad qué factores físicos y químicos están fuertemente relacionados con la variación del fitoplancton en el sistema durante el proceso entre el aislamiento del lago (aguas bajas), su posterior conexión al río (aguas en ascenso) hasta la inundación del sistema (aguas altas). Este proceso, que duró diez semanas de muestreo, permite observar con detalle los cambios estructurales que sufre el fitoplancton por este proceso hidrológico.

Gómez (2008) encontró tres fases, que identificó como ascenso lento (los primeros 38 días), descenso (20 días) y ascenso rápido en los últimos 18 días (figura 12).

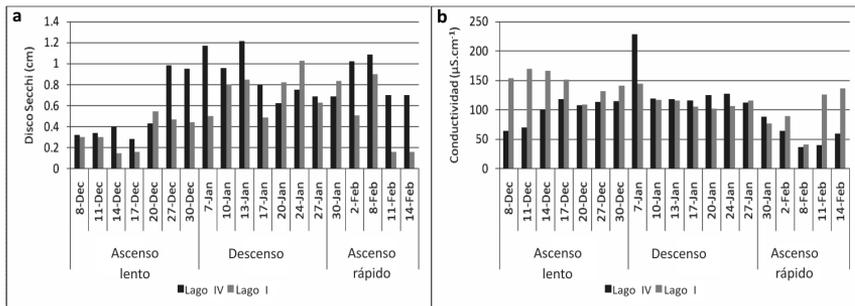
Figura 12



Patrón hidrométrico del río y los lagos encontrado por Gómez (2008)

Las condiciones físicas y químicas encontradas en el estudio de Gómez muestran que la transparencia se ve afectada cuando el río ingresa a los lagos, disminuyendo sus valores en las fases de ascenso lento y rápido (figura 13a). Otras variables estudiadas durante todo el estudio, como pH y conductividad, muestran una disminución paulatina al compararlas con el momento de inicio de la investigación que correspondía al nivel más bajo de los lagos y, por tanto, a mayor concentración de electrolitos (figura 13b).

Figura 13

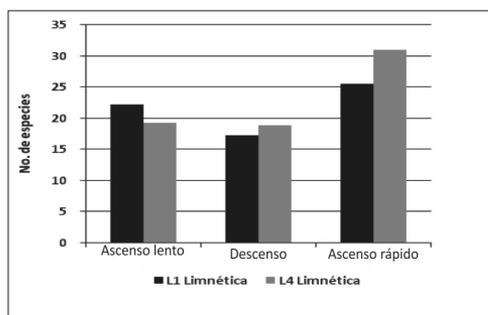


Transparencia Secchi y conductividad en los lagos Largo (I) y Pozo Hondo 1 (IV) durante las tres fases del pulso de inundación. Datos tomados de Gómez (2008)

Densidad y biovolumen del fitoplancton

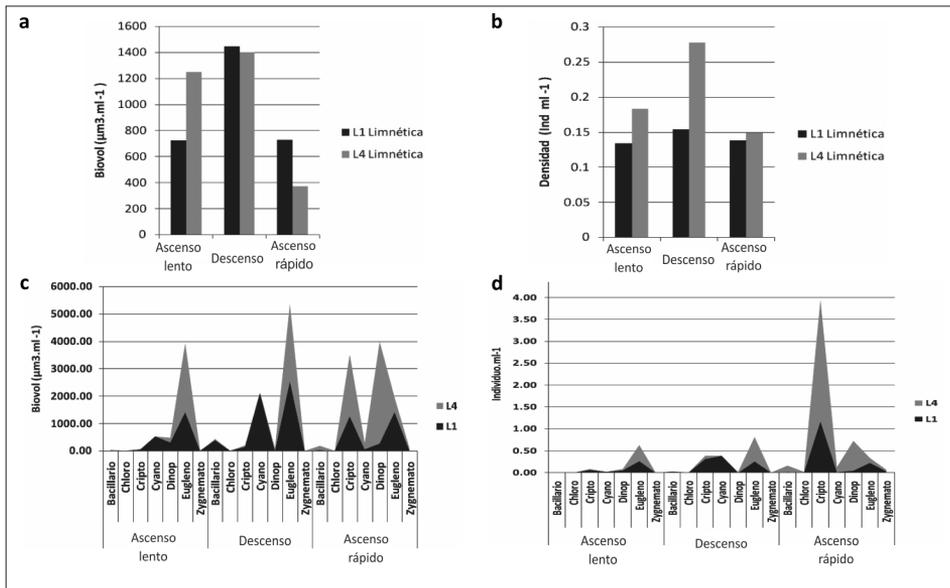
Durante el estudio de Gómez (2008) el fitoplancton estuvo representado por los mismos grupos que han caracterizado el sistema entre 1994-2009. *Euglenophyceae* fue el grupo más importante durante todo el estudio, seguido por *Bacillariophyta* y *Zygothryx*. La riqueza en los lagos presentó una relación directa con el nivel hidrométrico, reflejando claramente las tres fases identificadas (figura 14).

Figura 14



Promedios de valores de riqueza para los lagos 1 y 4, durante las tres fases del pulso de inundación

Figura 15



Biovolumen ($\mu\text{m}^3 \cdot \text{ml}^{-1}$) y densidad ($\text{ind} \cdot \text{ml}^{-1}$) de las clases de algas en las diferentes fases de llenado (a y b) y valores generales por fase (c y d)

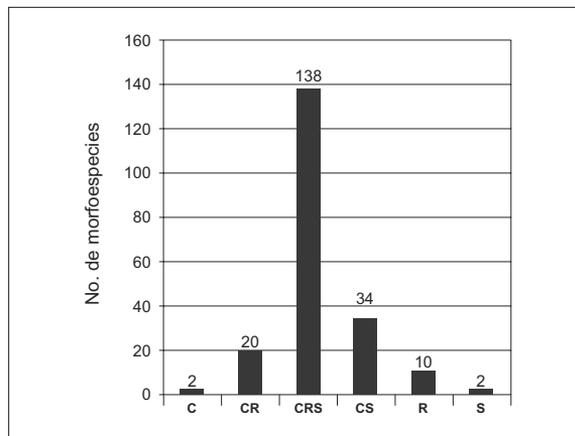
En general, los mayores valores de densidad y biovolumen se presentaron durante la fase intermedia de descenso y los valores más bajos en la fase de ascenso rápido, en especial en el lago IV (figura 15a y b). Nuevamente *Euglenophyceae* posee los mayores valores de densidad y biovolumen, en especial en la fase de descenso (figura 15 c y d).

Estrategias de vida del fitoplancton

De acuerdo a la clasificación de Reynolds (1984; 2002a; 2002b), teniendo en cuenta la morfometría (volumen, área superficial y longitud máxima) de los individuos de fitoplancton, se estableció la distribución de estrategias C, R y S. La primera estrategia corresponde a individuos invasores de pequeño tamaño, de dispersión eficiente y crecimiento rápido, con una alta relación As/V y altos requerimientos de nutrientes y energía para su desarrollo. Las especies de estrategia R, se caracterizan por presentar una estrategia adquisitiva, tienen grandes tamaños, una relación As/V baja, lento desarrollo y requieren mucha energía pero pocos nutrientes para crecer. Por último, los organismos de estrategia S son individuos de tamaño intermedio y con gran relación As/V (Reynolds 1984). El resultado de Gómez (2008) evidenció que la mayoría de las morfoespecies en el

estudio tienden a una estrategia intermedia entre S, C y R, por lo que la autora los clasifica como CS, CR y CRS (figura 16). Se observó además que en ambos lagos predominó la estrategia CRS, con algunos picos de la estrategia CS para el lago 1. La estrategia CR aparece en la fase de descenso y ascenso rápido en ambos lagos.

Figura 16



Correspondencia entre las morfoespecies encontradas en el sistema y las estrategias en las que se ubican según el modelo de Reynolds (1997)

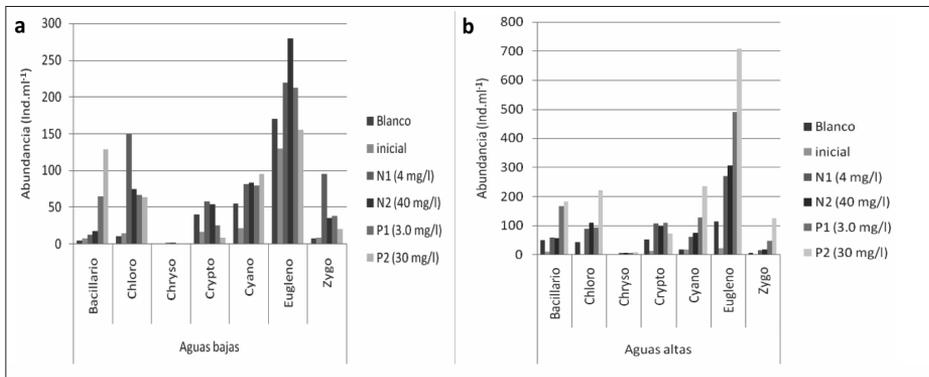
EFEECTO DE LA CONCENTRACIÓN DE NUTRIENTES (NITRÓGENO Y FÓSFORO) SOBRE LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DEL FITOPLANCTON EN EL SISTEMA DE LAGOS DE YAHUARCACA

Durante el tiempo de análisis de la información de los lagos de Yahuaraca se realizaron dos trabajos (Alvarado 1998; Montenegro 2008) que de manera experimental analizan el efecto de los nutrientes en el desarrollo del fitoplancton. Alvarado trabajó en condiciones de laboratorio, modificando concentraciones de nitrógeno y fósforo en aguas altas y bajas. Por otra parte, Montenegro desarrolló su investigación directamente en los lagos (limnocorales), también modificando las relaciones entre los dos nutrientes entre marzo-junio, período que abarca el final de la temporada de ascenso, aguas altas y el comienzo del descenso, y evaluó los cambios estructurales del fitoplancton.

El primer trabajo modificó las concentraciones de nitrógeno en cuatro tratamientos: 3 y 30 mg/L de nitratos y 4 y 40 mg/L de fosfato. Alvarado concluyó que el nitrato es limitante en aguas bajas y el fosfato en altas. Durante la temporada de aguas bajas, la mayoría de los grupos de fitoplancton alcanzan

su mayor abundancia en los tratamientos enriquecidos con nitrógeno (*Euglenophyceae Chlorophyceae, Zygoephyceae, Chrysophyceae* y *Cryptophyceae*), siendo más determinante este nutriente para las *Chlorophyceae, Zygoephyceae* y *Chrysophyceae*, pues en su ausencia su crecimiento se ve limitado (figura 17a). En temporada de aguas altas, el enriquecimiento de fosfato favorece a todos los grupos excepto a *Cryptophyceae*, que al parecer no tiene una relación directa con este nutriente. Como en el caso anterior, algunos grupos son más sensibles a la ausencia del nutriente en el medio, en este caso las cianobacterias, *Zygoephyceae* y *Chrysophyceae* (figura 17b).

Figura 17



Abundancia inicial y final de los diferentes grupos taxonómicos de fitoplancton para los tratamientos con nitrógeno y fósforo y sus respectivos blancos

Datos tomados de Alvarado (1998).

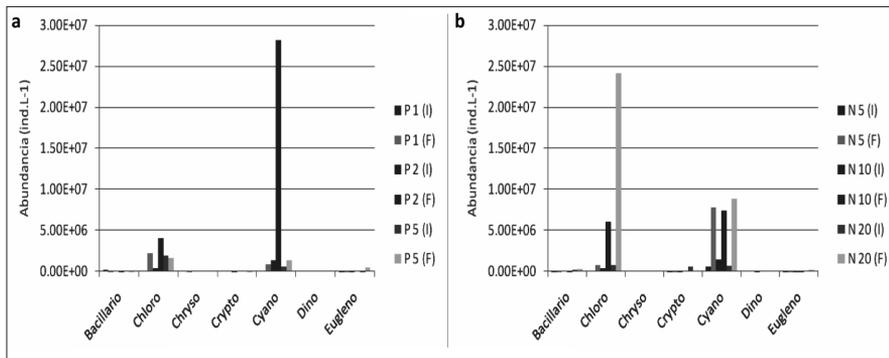
El segundo experimento fue realizado una década después por Montenegro (2008), durante la temporada de aguas en ascenso. Los resultados evidenciaron, al igual que Alvarado (1998), modificación en la abundancia de los grupos de fitoplancton de acuerdo a los tratamientos de nitrógeno (0.5, 2, 5, 10 y 20 μ M) y fósforo (0.2, 0.5, 1, 2, 5 μ M), para un total de diez tratamientos. En este caso el nitrógeno resulta ser el elemento limitante, pues en los tratamientos con enriquecimiento de este nutriente hubo un consumo total al final del experimento y al mismo tiempo un mayor incremento de la biomasa fitoplanctónica (figura 18a y b).

Las cianobacterias representaron un grupo importante durante todo el estudio de Montenegro; el estudio, de todos modos, no logró comprobar el factor externo en el medio que generó este cambio en la estructura del fitoplancton. En el caso de las *Chlorophyceae*, el grupo predominante en todo el estudio, Montenegro indica que buena parte de sus densidades se debe a la suma de elementos no

planctónicos (perifiton que se desarrolla en las paredes de los frascos), aspecto que fue difícil separar en los análisis de este estudio.

En los experimentos de Montenegro las *Euglenophyceae*, que generalmente son abundantes en el sistema, aparecieron significativamente disminuidas, indicando que probablemente es la materia orgánica particulada la fuente de nutrición para este grupo.

Figura 18



Abundancia (ind.L⁻¹) inicial y final de los diferentes grupos taxonómicos de fitoplancton para los tratamientos con nitrógeno y fósforo y el control. Datos tomados de Montenegro (2008)

Discusión

MODELO DE GIBBS

Teniendo en cuenta el modelo de Gibbs (figura 3), los lagos de Yahuaraca y sus dos principales tributarios, el río Amazonas y la quebrada Yahuaraca, se ubican en una posición intermedia del modelo, lo que indica que en buena medida la geología determina las condiciones de mineralización de las aguas, en particular para el río y los lagos (figura 3, numeral 1), que dependen de los aportes andinos (Napo, Ucayali y Marañón). Estas condiciones ya han sido comentadas por Duque et ál. (1997) y Nuñez-Avellaneda & Duque (2001), razón por la cual estos autores categorizan este tipo de ambiente como aguas blancas tipo I. La quebrada, por su parte, ocupa una posición más baja (figura 3, numeral 2) debido a que es un sistema de origen amazónico de aguas negras tipo I. Resulta interesante en nuestro análisis que la ubicación de la cuenca del Amazonas respecto a otras grandes cuencas de la región amazónica colombiana que se ubican más hacia el lado de la precipitación (figura 3, numeral 3) sería el factor enriquecedor de electrolitos, como lo ha planteado Gibbs en su modelo. Las cuencas del Putumayo

y del Caquetá en diferentes sectores colombianos presentan la constancia de esa posición en el modelo, indicando una menor mineralización en todos sus sistemas acuáticos (Duque et ál. 1997; Núñez-Avellaneda 2000; Pinilla 2005). Vale la pena comentar que la geología de algunos sectores más septentrionales de la Amazonia colombiana es diferente a Leticia, por tanto sus aportes a la mineralización de las aguas son menores (Jaramillo-Justinico et ál. 2011).

PATRÓN TÉRMICO Y DE OXÍGENO DISUELTO

Los lagos de Yahuaraca presentan un patrón de estratificación térmica que se acerca al modelo polimíctico cálido continuo que indica Lewis (1983), aunque los datos que se conocen para estos lagos muestran que en la mayoría de las ocasiones la estratificación sólo dura algunas horas, en especial en la tarde, como lo han indicado para otros sistemas amazónicos Rai & Hill (1984). La mezcla, cuando ocurre, es completa, es decir que son lagos holomícticos, patrón que ha sido encontrado también en otros sistemas amazónicos (Tundisi et ál. 1984; Furch & Junk 1997).

Las mayores temperaturas se presentan en aguas bajas, período que coincide con la temporada de mayor insolación en la región. En aguas altas (abril-mayo), el aumento de la columna de agua favorece la segregación de capas y genera una termoclina que al parecer se desarrolla en la tarde, mientras que en la noche y en la madrugada la columna de agua tiende a homogeneizarse. En algunas ocasiones se han observado termoclinas múltiples, en particular en aguas bajas, lo que indica, según Payne (1986), una fuerte estabilidad térmica de los lagos.

La estratificación simple o las termoclinas generan curvas clinógradas de oxígeno (figura 4d), y puede llegar a niveles de hipoxia (≤ 2 ppm) y en algunos casos hasta anoxia, aspecto que al parecer es muy común en lagos amazónicos (Furch & Junk, 1997). Los estudios referenciados para Yahuaraca no incluyen análisis de gases reductivos, sin embargo, en las salidas de campo y en conversación con pobladores es clara la presencia de estos gases debido a su olor característico, que se genera al remover el sedimento de los lagos. En aguas altas la desoxigenación de los lagos es más pronunciada, ya que la demanda de oxígeno se incrementa dados los grandes aportes de materia orgánica que hacen el río y el bosque inundable (Lagos 1997). Un único caso reporta Lagos (1997) para aguas altas, mostrando un comportamiento heterógrado positivo del oxígeno, el cual consideramos que puede deberse al efecto de la entrada de la masa de agua del río Amazonas que ingresa en un nivel medio de la columna de agua (figura 4c).

VARIABLES FÍSICAS Y QUÍMICAS

Los lagos de Yahuaraca hacen parte de la várzea del río Amazonas y por tal razón modifican sus condiciones limnológicas entre los diferentes períodos del año (Junk et ál. 1989); en aguas altas estos sistemas leníticos aumentan su mineralización (figura 5) por el aporte del río. La transparencia en general presenta valores altos, a pesar de la cantidad de sólidos suspendidos provenientes del Amazonas, debido a que rápidamente estos se sedimentan en el fondo del lago, por lo que al principio de la inundación se espera una menor transparencia que irá aumentando con el transcurso de la temporada de aguas altas. La deficiencia de nutrientes durante esta época puede deberse a procesos de advección (Engle & Melack 1993), dilución e incremento de las lluvias (Rodríguez 1994) y a la utilización de estos por parte de los macrófitos y las algas no planctónicas (Furch & Junk 1993).

Durante la temporada de aguas bajas la conductividad se ve reducida por la desconexión de los lagos con el río y al aporte de aguas negras tipo I de la quebrada Yahuaraca (Duque et ál. 1997). La transparencia presenta sus menores valores por la gran cantidad de sólidos disueltos y en suspensión provenientes de la materia orgánica en descomposición aportada al sistema durante las aguas altas y a un menor volumen de agua que los contiene, lo cual además favorece la mezcla continua de la columna de agua por efectos del viento y la lluvia. Los valores de nutrientes alcanzan su máximo en esta temporada debido a la alta evaporación, las heces de las aves, la descomposición de los macrófitos y de la materia orgánica del bosque (Furch & Junk 1997; Putz & Junk 1997). El proceso de desnitrificación representa una pérdida importante de nitrógeno para el sistema, elemento que parece ser el factor limitante en buena parte del año para la producción de los lagos de Yahuaraca, aspecto que ha sido ya comentado para varios lagos del neotrópico (Forsberg 1984; Payne 1986).

En ambos momentos hidrológicos el pH mantiene una estabilidad de los valores cercano a la neutralidad. Los menores valores se dan en el lago interior Pozo Hondo 1, el cual presenta mayor influencia de las aguas negras de la quebrada Yahuaraca.

FITOPLANCTON

El grupo taxonómico que presentó la mayor riqueza en los lagos de Yahuaraca fue *Euglenophyceae*, microalgas heterotróficas consideradas como oportunistas (Conforti et ál. 1993), coincidiendo con los registros para otros lagos de várzea de la Amazonia (Rodríguez 1998). Las *Cryptophyceae* presentaron la mayor abundancia durante los años de estudio del sistema de lagos, lo cual está relacionado

con su eficiencia en el uso de los nutrientes y adaptabilidad a las condiciones de disturbio (Reynolds 2002a).

El fitoplancton en estos lagos cambia su estructura entre aguas altas y bajas, lo cual era de esperar ya que es un sistema que se puede modelar por el concepto de pulso de inundación (Junk et ál. 1989). En aguas altas, que corresponde a la potamofase planteada por Neiff (1990), encontramos la mayor variedad de organismos del fitoplancton; este término hace referencia no sólo a organismos propios de la zona limnética (euplancton) sino a otros que provienen del litoral y que se asocian a los macrófitos que aumentan su cobertura en este período, considerados como plancton accidental. Un patrón similar fue obtenido por Borges (2009) en ambientes del río Paraná. En aguas bajas el comportamiento de la riqueza es opuesto; sin embargo, las densidades aumentan, en especial de los elementos euplanctónicos como *Euglenophyceae* y *Cryptophyceae*.

Durante aguas altas los grupos dominantes en riqueza y abundancia fueron *Bacillariophyta* y *Euglenophyceae*, respectivamente. El primero refleja la influencia de las aguas del río Amazonas, cuya composición de fitoplancton se caracteriza por un gran porcentaje de estas algas (Huszar 1994) y su efectivo crecimiento en ambientes con gran desarrollo de tapetes de macrófitos (Putz & Junk 1997). Además, su presencia es característica en ambientes turbulentos, como sucede con el sistema durante la inundación. La presencia del segundo grupo coincide con los bajos valores de oxígeno disuelto y gran aporte de materia orgánica de esta temporada, factores que favorecen su crecimiento en comparación con otros grupos, como ha sido encontrado también por Oliveira & Calheiros (2000) para otro lago amazónico de várzea.

Durante aguas bajas, la mayor riqueza la presenta *Euglenophyceae*, que a su vez continúa siendo abundante en el sistema (20%), aunque la mayor densidad se da para *Cryptophyceae* (44%). Estas últimas, según Reynolds (1984), presentan alta actividad metabólica y altas tasas de producción/biomasa, indicando un alto grado de adaptabilidad y eficiencia en el uso de nutrientes bajo condiciones extremas de luminosidad, característica de este momento hidrológico del año.

La diferencia en la densidad de los grupos de fitoplancton entre lagos está dada por su cercanía al río Amazonas. *Cryptophyceae* prevalecen sobre *Euglenophyceae* en el lago Largo (más externo), pues constituyen parte del aporte de los grupos del río (organismos reofílicos), el cual entra directamente desde la temporada de ascenso por este lago (Torres-Bejarano 2006).

PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y BIOMASA FITOPLANCTÓNICA

El sistema de lagos de Yahuaraca presenta valores promedio de productividad primaria bruta mayores a otros sistemas de la Amazonia colombiana ubicados en las cuencas del Putumayo y Caquetá (Duque et ál. 1997), hecho que puede explicarse por su mayor mineralización (figura 3, numeral 1). Sin embargo, si comparamos este sistema con otros ambientes de Colombia como la Ciénaga de Zapatosa en el Bajo Magdalena (Duque et ál. 1997) y la Ciénaga Grande de Santa Marta (Hernández 1986), los valores de estos sistemas extra-amazónicos son entre dos y tres veces superiores en productividad.

Las diferencias encontradas entre los períodos hidrológicos contrastantes y entre los lagos internos (Boa Anaconda y Pozo Hondo 1) y externos (Largo y Taricaya; figura 10) indican que la transformación del sistema de lenítico a lótico es un factor determinante en el cambio de los valores de producción primaria bruta y neta. Los bajos valores en aguas altas y en los lagos interiores se ven explicados por el efecto de deriva que genera el ingreso de las aguas del río (Lagos 1997). Aunque algunos estudios realizados en otros lagos de la Amazonia señalan que la penetración de la luz es el factor limitante de la productividad (Schmidt 1973; Fisher 1978); en el caso de Yahuaraca esto no ocurre, y los incrementos de productividad pueden explicarse por la mayor concentración de nutrientes y la estabilidad de la masa acuática en aguas bajas, aspecto que comprobó Rodríguez (1994) en el lago Camaleño cerca de Manaus.

Respecto a la biomasa medida por clorofila-a, el pigmento presenta variaciones desde β - oligotrófico en período de aguas altas, hasta β -mesotrófico en aguas bajas (Lagos 1997; Alba 2011), clasificación trófica definida utilizando el modelo de Contreras-Espinosa et ál. (1994). Los resultados del presente estudio coinciden con estudios realizados en la Amazonia brasilera por Rai & Hill (1984).

SEGUIMIENTO DEL PULSO DE INUNDACIÓN

La importancia del estudio realizado por Gómez (2008) radica en que no se encuentran otras investigaciones en lagos de llanura aluvial de grandes ríos del continente que hayan seguido el pulso de inundación a una escala temporal de días. Así, este trabajo constituye un gran aporte que, esperamos, pueda ser replicado por otros investigadores para poder enriquecer la discusión sobre este nuevo acercamiento al estudio de la dinámica del fitoplancton.

Los resultados obtenidos en este estudio revelan más claramente los factores causa-efecto que están influenciando el reemplazo del fitoplancton debido a los cambios paulatinos que va generando el pulso de inundación sobre el sistema.

Las variaciones en el nivel del agua durante las tres subfases, aunque pequeñas, fueron suficientes para producir condiciones diferenciales en los lagos y, asimismo, generar cambios en los atributos (composición, biovolumen, diversidad y morfología funcional) del fitoplancton. La prevalencia de estrategias intermedias CRS, RC y CS en todos los lagos indica una mayor eficiencia en el uso de los recursos del medio y altas tasas de crecimiento del fitoplancton, características que confieren gran adaptabilidad, indispensable en un sistema influenciado por el pulso de inundación como es Yahuaraca.

EXPERIMENTOS DE ENRIQUECIMIENTO CON NITRÓGENO Y FÓSFORO

La respuesta del fitoplancton en los lagos de Yahuaraca al enriquecimiento con nitrógeno y fósforo varía de acuerdo a la temporada del período hidrológico, siendo el primero el factor limitante en aguas bajas y el segundo en aguas altas, patrón que ha sido descrito ya para otros lagos de várzea (Setaro & Melack 1984). Este comportamiento puede estar explicado porque en aguas altas el fosfato derivado del río es absorbido por las arcillas y limos y es sedimentado en el fondo del lago (Grobbelaar 1983), quedando no disponible para el fitoplancton. Aunque durante aguas altas generalmente hay una mezcla nocturna de la columna de agua en Yahuaraca, es de esperar que en algunos casos la profundidad de mezcla no alcance la totalidad de la profundidad del lago, por lo que el fosfato quedará acumulado al fondo. Por el contrario, en aguas bajas las mezclas completas de la columna de agua se producen muy fácilmente, incluso varias veces al día por efecto de vientos y lluvias, y el fosfato permanecerá disponible para el fitoplancton.

Tres grupos de algas (*Chlorophyceae*, *Zygothryceae* y *Chrysophyceae*) presentan bajas densidades en los experimentos de Alvarado para la temporada de aguas bajas. Condiciones similares parecen observarse en las poblaciones naturales en los lagos por el posible déficit de nitrógeno, como lo han expuesto Duque (1997), Lagos (1997), Torres-Bejarano (2006) y Palma (2011). Este mismo patrón es observado en aguas altas. Para el caso del fósforo, en aguas altas las comparaciones entre los estudios experimentales y las investigaciones en poblaciones naturales indican que cianobacterias, *Zygothryceae* y *Chrysophyceae* disminuyen sus densidades cuando hay déficit de fósforo en el medio. Por otro lado, al parecer son otras las condiciones que generan la presencia y abundancia de *Cryptophyceae*, y no estos nutrientes. Revisando las especies que corresponden a cianobacterias se observa que en su gran mayoría son organismos filamentosos, lo cual indica que su presencia en el plancton depende de los aportes en la zona litoral. Además, en esta temporada se presenta el mayor desarrollo de macrófitos en los lagos de Yahuaraca.

La información de Alvarado difiere de los resultados obtenidos por Montenegro; este último autor encontró al nitrógeno como elemento limitante y como grupos predominantes a *Chlorophyceae* y cianobacterias. Las cianobacterias, por su capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, podrían ser favorecidas competitivamente cuando se le aportan óptimas condiciones de fósforo, aun en detrimento de nitrógeno (Reynolds 1984).

CAMBIOS HISTÓRICOS EN LA LIMNOLOGÍA DEL LAGO YAHUARCACA

Los cambios encontrados en las variables biológicas del fitoplancton (densidad, productividad y biomasa) a través de los años, pueden asimismo estar relacionados con los cambios que ha tenido la conectividad de los lagos y el río (descritos en el área de estudio), que podemos resumir así: el aumento del aporte de las aguas del río Amazonas al sistema a través del canal de La Milagrosa durante la temporada de aguas altas ha generado cambios físicos y químicos en las aguas del sistema, favoreciendo las condiciones para los dos grupos taxonómicos (*Euglenophyceae* y *Cryptophyceae*), razón por la cual se ven aumentados en densidad respecto a los estudios anteriores (figura 9a-c). El aumento en los valores de biomasa (figura 11) sugiere más enriquecimiento por el mayor aporte del agua que el río está generando; esto también explica por qué la productividad del sistema también se ve incrementada (figura 10).

Por otro lado, la fuerte sedimentación que ha tenido la cabecera del canal de La Fantasía está generando el mayor aislamiento de los lagos, lo que explicaría la disminución de abundancia (figura 9d-f) y biomasa del fitoplancton (figura 11) durante el período de aguas bajas. De esto se podría inferir además que, aunque no hay datos para comparar los valores interanuales de aguas bajas en cuanto a la productividad, es de esperar que si la abundancia y la biomasa han disminuido, la productividad presente un comportamiento similar. Estos resultados corroboran que en los ecosistemas de várzea el pulso de inundación (Junk et ál. 1989) y la complejidad de la conectividad hidrológica entre el río principal y su llanura de inundación son los procesos principales que dirigen el intercambio lateral y longitudinal de sedimento, materia orgánica y organismos a una escala de paisaje fluvial (Drago 2007; Agostinho et ál. 2008). Todos estos factores sin duda favorecen la oferta pesquera de los lagos, actividad que es fundamental para el sostenimiento de los pobladores ribereños de esta parte de la Amazonia (Fabrè & Alonso 1998; Torres-Sanabria et ál. 2011).

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia, a los integrantes del Grupo de Limnología de la Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia y al biólogo John Jairo Díaz, quien colaboró en la realización del mapa explicativo de la dinámica hidrológica del sistema. El programa Bicentenario - Amazonia patrocinó con el financiamiento de una beca a la primera autora para desarrollar este escrito.

Referencias

- AGOSTINHO, ANGELO, CLÁUDIA C. BONECKER & LUIZ C. GOMES. 2008. "Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River Floodplain". *Ecohidrology & Hidrobiología* 10: 1-15.
- ALBA, ÁNGELA PATRICIA. 2011. Productividad primaria y estructura de la comunidad fitoplanctónica y su relación con la dinámica hidrológica en el sistema de lagos Yahuaraca. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá.
- ALDANA, MILLER A. & EDIXSON G. DAZA. 2005. Dinámica fluvial del río Amazonas sector colombiano (casos específicos isla Moncagua - isla La Fantasía). Tesis de pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- ALVARADO, LUIS. 1998. Respuesta de la comunidad fitoplanctónica del lago Yahuaraca (Amazonía Colombiana) al enriquecimiento con nitrógeno y fósforo en incubaciones in vitro. Tesis de pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- BAHAMÓN, NIXON. 1994. Estudio limnológico, con énfasis en la comunidad de fitoplancton en algunos lagos de inundación del río Amazonas (Colombia). Tesis de pregrado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- BOLÍVAR, ÁNGELA. 2006. Estudio de la comunidad de peces en dos quebradas de aguas negras amazónicas (Colombia): ecología y bases filogenéticas para su entendimiento. Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia - Sede Leticia.
- BORGES, PAULA A. & SUELI TRAIN. 2009. "Phytoplankton diversity in the Upper Paraná River floodplain during two years of drought (2000 and 2001)". *Brazilian Journal of Biology* 69 (2, Suppl.): 637-647.
- CONFORTI, VISITACIÓN. 1993. "Study of the Euglenophyta from Camaleão lake (Manaus-Brazil). II. *Strombomonas* Defl". *Revue d'hydrobiologie tropicale*. 26 (3): 187-197.
- CONTRERAS-ESPINOSA, FRANCISCO, OFELIA CASTAÑEDA-LÓPEZ & AROLDO GARCÍA-NAGAYA. 1994. "La clorofila A como base para un índice trófico en lagunas costeras mexicanas". *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 21 (1/2): 55-66.

- DRAGO, EDMUNDO. 2007. "The Physical Dynamics of the River-Lake Floodplain System". En: Iriondo MH, et ál. (eds.). *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- DUQUE, SANTIAGO R. (ed.) 2011. *Valoración integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuaraca (Amazonia colombiana): su importancia en el cambio climático global*. Informe final Programa Bicentenario - Amazonia. Inédito.
- DUQUE, SANTIAGO R. 1997. Tipificación limnológica de algunos lagos de la Amazonia colombiana a través de la composición, biomasa y productividad del fitoplancton. Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- DUQUE, SANTIAGO R., JOSÉ EFRAÍN RUIZ, JEREMÍAS GÓMEZ, & EWALD ROESSLER. 1997. "Limnología". En: IGAC (eds.). *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (Apaporis-Tabatinga): PAT*, pp. 69-134. Bogotá: Editorial Linotipia Bolívar.
- ENGLE, DIANA L. & JOHN M. MELACK. 1993. "Consequences of riverine flooding for seston and the periphyton of floating meadows in an Amazon floodplain lake". *Limnology and Oceanography* 38 (7): 1500-1520.
- FABRÉ, NIDIA & JUAN CARLOS ALONSO. 1998. "Recursos icticos no alto amazonas: Sua importancia para as populacoes ribeirinhas". *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Zoologia* 14 (1):19-54.
- FISHER, THOMAS R. 1978. "Plankton and primary production in aquatic systems of the central Amazon basin". *Comparative Biochemistry and Physiology* 62(A): 31-38.
- FORSBERG, BRUCE R. 1984. "Nutrient processing in Amazon floodplain lakes". *Verhandlungen - Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie* 22: 1294-1298.
- FURCH, KARIN & WOLFGANG JUNK. 1993. "Seasonal nutrient dynamics in an Amazonian floodplain lake". *Archiv für Hydrobiologie* 128 (3): 277-285.
- FURCH, KARIN Y WOLFGANG JUNK. 1997. "Physicochemical conditions in the floodplains". En: Junk (ed.). *The central amazon floodplain: Ecology of a pulsing system*, pp. 69-108. Berlin: Springer.
- GIBBS, RONALD. 1970. "Mechanisms Controlling World Water Chemistry". *Science* 170: 1088-1090.
- GÓMEZ, MARTHA. 2008. Dinámica espacial y temporal de la comunidad fitoplanctónica en el lago Yahuaraca, Planicie de inundación del río Amazonas. Tesis de maestría, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.
- GROBBELAAR, JOHAN V. 1983. "Availability to algae of N and P adsorbed on suspended solids in turbid waters of the Amazon River". *Archiv für Hydrobiologie* 96: 302-316.
- HERNÁNDEZ, CARLOS. 1986. Producción primaria y dinámica del fitoplancton en la ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

- HILL, GARY & HAMUTKAT RAI. 1982. "A preliminary characterization of the tropical lakes of the central Amazon by comparison with polar and temperate systems". *Archiv für Hydrobiologie* 96: 743-761.
- HUSZAR, VERA LÚCIA DE M. 1994. Fitoplâncton de um lago amazônico impactado por rejeito de bauxita (Lago Batata, Pará, Brasil): Estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. Tesis de doctorado, Universidade Federal de São Carlos, Brasil.
- JARAMILLO-JUSTINICO, ALEXIS, LUIS NORBERTO PARRA & JESÚS ORLANDO RANGEL-CH. 2011. "El registro de los cambios de clima en la estratigrafía de la amazonía colombiana I. Neogeno - inicios del cuaternario". *Caldasia* 33(2): 539-572.
- JUNK, WOLFGANG J, PETER B. BAYLEY, & RICHARD E. SPARKS. 1989. "The flood pulse concept in river- floodplains systems". En: Dodge (ed.). *Proceedings of the International Large River Symposium. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110-127.
- JUNK, WOLFGANG J. & KARL M. WANTZEN. 2004. "The flood pulse concept: new aspects, approaches, and applications-an update". En: Welcomme & Petr (eds.). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*, volumen II, pp. 117-140. Bangkok: FAO, RAP Publication.
- LAGOS, LUISA. 1997. Productividad primaria y biomasa fitoplanctónica en el lago Yahuaraca (Amazonia colombiana). Tesis de pregrado, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- LEWIS, WILLIAM JR. 1983. "A revised classification of lakes based on mixing". *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 1779-1787.
- MELACK, JOHN & BRUCE FORSBERG. 2001. "Biogeochemistry of Amazon Floodplain Lakes and Associated Wetlands". En: McClain et ál. (eds.). *The Biogeochemistry of the Amazon Basin*, pp. 235-274. Oxford: Oxford University Press.
- MONTENEGRO, DIEGO. 2008. Efecto del enriquecimiento con nutrientes en la dinámica del fitoplancton del lago ecuatorial Yahuaraca, Amazonas – Colombia. Tesis de pregrado, Universidad del Magdalena, Santa Marta.
- NEIFF, JUAN J. 1990. "Ideas para la interpretación ecológica del Paraná". *Interciencia* 15 (6): 424-441.
- . 1997. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. En: Malvarez & Kandus (eds.). *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos. ORCYTMAB (UNESCO), Montevideo, Uruguay. 90-139 pp.*
- NÚÑEZ-AVELLANEDA, MARCELA & SANTIAGO R. DUQUE. 2001. "Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia Colombiana". En: Franky & Zárate (eds.). *Imani Mundo: Estudios en la Amazonia colombiana*, pp. 305-335. Bogotá: Unibiblos.
- NÚÑEZ-AVELLANEDA, MARCELA 2000. Ecología del fitoplancton de la cuenca del río Putumayo (Amazonia colombo-peruana). Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia, Leticia.

- OLIVEIRA, MÁRCIA D. & DÉVORA F. CALHEIROS. 2000. "Flood pulse influence on phytoplankton communities of the south Pantanal floodplain, Brazil". *Hydrobiologia* 427: 101-112.
- PALMA, LILIANA. 2011. Efecto de la conectividad del río Amazonas en la ecología del fitoplancton en lagos amazónicos. Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia. Leticia.
- PAYNE, A. I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. New York: John Wiley & Sons.
- PINILLA, GABRIEL. 2005. *Ecología del fitoplancton en un lago amazónico de aguas claras (Lago Boa, Caquetá medio)*. Bogotá: Editorial Universidad Jorge Tadeo Lozano.
- POSADA-GARCÍA, LILIAN (ed.). 2005. *Ejecución de obras de encauzamiento, extensión y mejoramiento de las condiciones de operación del muelle flotante Victoria Regia del municipio de Leticia, Amazonas*. Medellín: UN Sede Medellín & INVIAS, contrato 073 - 2002.
- PUTZ, RAINER & WOLFGANG JUNK. 1997. "Phytoplankton and periphyton". En: Junk (ed.). *The central Amazon Floodplain. Ecology of a pulsing system*, pp. 207-222. Berlín: Springer.
- RAI, HAKUMTKA & GARY HILL. 1984. "Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem". En: Sioli H. (ed.). *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*, pp. 269-293. The Hague: Junk Publ.
- . 1984a. Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem. En Sioli H. (ed.). *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*, pp. 311-335. The Hague: Junk Publ.
- RANGEL, ERNESTO & BELISARIO LUENGAS. 1997. Clima - Aguas. En: IGAC (eds.). *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (Aparoris-Tabatinga): PAT*, pp. 49-68. Bogotá: Editorial Linotipia Bolívar.
- REYNOLDS, COLIN S. 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. New York: Cambridge University Press.
- . 2002a. "The concept of ecological succession applied to seasonal periodicity of freshwater phytoplankton". *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 23: 623-691.
- . 2002b. "Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton". *Journal of Plankton Research* 24 (5): 417-428
- RÍOS-VILLAMIZAR, EDUARDO & SANTIAGO R. DUQUE. 2010. "Calidad del agua y aspectos hidrológicos de la quebrada Yahuaraca: especial énfasis en su función como fuente abastecedora para la ciudad de Leticia, sur de la Amazonia colombiana". En: Duque & Tobón (eds.). *Remando a varias manos. Investigaciones de la Amazonia Colombiana. Imani Mundo IV*, pp. 201-222. Leticia: Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia.
- RODRIGUES, MARÍA DO SOCORRO. 1994. Biomassa e produção fitoplanctônica do lago Camaleão (Ilha da Marchantaria, Amazonas). Tesis de doctorado, INPA/FUA, Manaus.

- . 1998 “Phytoplankton composition and abundance of a central Amazonian floodplain lake”. *Hydrobiologia* 362: 79–83.
- SCHMIDT, GREGORY W. 1973. “Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. III. Primary production of phytoplankton in a tropical floodplain lake of Central Amazonia, Lago Castanho, Amazon, Brazil”. *Amazoniana* 4: 379-404.
- SETARO, FRANK V. & JOHN M. MELACK 1984. “Responses of phytoplankton to experimental nutrient enrichment in an Amazon floodplain lake”. *Limnology and Oceanography* 29(5): 972-984.
- TORRES-BEJARANO, ANGÉLICA. 2006. Ecología funcional del fitoplancton en el sistema de lagos Yahuaraca (Leticia-Amazonas). Tesis de pregrado, Universidad Pedagógica Nacional, Bogotá.
- TORRES-SANABRIA, CAMILO, MÓNICA PÉREZ, SANTIAGO R. DUQUE & ABEL SANTOS. 2011. Manejo del recurso pesquero de los lagos de Yahuaraca en la Amazonia Colombiana: una visión desde la economía experimental. En Fernández Lucas (ed.). *Taller sobre Evaluación integral de los factores inductores de los cambios en ecosistemas degradados*. 25-27 agosto. Quito: CYTED. En prensa.
- TUNDISI, JOSÉ, BRUCE R. FORSBERG, ALLAN H. DEVOL, THOMAS M. ZARET, TAKAKO MATSUMURA-TUNDISI, ANTONIO DOS SANTOS, JORGE S. RIBEIRO & ELSA R. HARDY. 1984. “Mixing Patterns in Amazon lakes”. *Hydrobiologia* 108: 3-15.

Fecha de recepción: 3 de febrero de 2011.

Fecha de aceptación: 12 de abril de 2012.

