



FUNDAMENTOS DE LIMNOLOGÍA NEOTROPICAL

3 edición

**Gabriel Roldán Pérez
John Jairo Ramírez Restrepo**
Editores

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
COLECCIÓN JULIO CARRIZOSA VALENZUELA No. 18

ACADEMIA COLOMBIANA DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
COLECCIÓN JULIO CARRIZOSA VALENZUELA No. 18



Fundamentos de limnología neotropical

3.^a. edición

Gabriel Roldán Pérez
John Jairo Ramírez Restrepo

Bogotá, D.C., 2022

**Catalogación en la publicación Academia
Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**

Gabriel Roldán Pérez, John Jairo Ramírez Restrepo. Fundamentos de limnología neotropical. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 2022.

782 p. il (Colección Julio Carrizosa Valenzuela No. 18)

ISBN: 978-958-52969-0-9

Materia: Ecología acuática

Palabras clave: limnología, neotrópico, lagos, ríos, embalses, biota acuática, eutrofización

- © Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera 28A No. 39A-63, Apartado 44763, Bogotá, D.C. Colombia
2022
- © Universidad Católica de Oriente
2022
- © Gabriel Roldán Pérez - John Jairo Ramírez Restrepo
Editores
2022

Diagramación e Impresión:

Editorial Gente Nueva

Tels: 320 28 40 - 320 29 71



MINEDUCACIÓN



**GOBIERNO
DE COLOMBIA**

Esta Publicación se ha financiado mediante la transferencia de recursos del Gobierno Nacional a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y la Universidad Católica de Oriente -UCO-

El Ministerio de Educación Nacional ni la Universidad Católica de Oriente son responsables de las opiniones aquí expresadas

Todos los derechos reservados. Este libro o partes del mismo no pueden ser reproducidos sin la autorización de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y de los autores.

*La imaginación es más importante que el conocimiento.
El conocimiento es limitado y la imaginación circunda el mundo.*

Albert Einstein
(1879-1955)

Contenido

Prólogo	13
---------------	----

SECCIÓN I

El ambiente acuático

Capítulo 1. Reseña histórica de la limnología	17
Capítulo 2. El agua	55
Capítulo 3. Los humedales	85
Capítulo 4. Los lagos	101
Capítulo 5. Los ríos	129
Capítulo 6. Los estuarios	169
Capítulo 7. Los embalses	185

SECCIÓN II

Física y química del agua

Capítulo 8. La energía radiante, la luz y el ecosistema acuático	221
Capítulo 9. Gases disueltos en el agua	259
Capítulo 10. El sistema carbono inorgánico disuelto, alcalinidad y pH	277
Capítulo 11. Carbono orgánico	297
Capítulo 12. Principales iones en las aguas naturales	311
Capítulo 13. Nutrientes en los ecosistemas acuáticos: el fósforo y el nitrógeno	337

SECCIÓN III

Producción y ensamblajes

Capítulo 14. El ensamble fitoplanctónico	361
Capítulo 15. El ensamble de perifiton	449
Capítulo 16. El ensamble zooplanctónico	471
Capítulo 17. Plantas acuáticas	513
Capítulo 18. Los macroinvertebrados acuáticos	543
Capítulo 19. La comunidad íctica	273

SECCIÓN IV

Uso y manejo de los ecosistemas acuáticos

Capítulo 20. La contaminación del agua.	591
Capítulo 21. El ecosistema acuático y el cambio climático	619
Capítulo 22. Pesca y acuicultura en el neotrópico	633
Capítulo 23. Servicios ecosistémicos y elementos de gestión de los sistemas acuáticos.	671
Referencias bibliográficas.	679

Coautores tercera edición

Alexander Taborda Marín

Biólogo Marino, MSc, Ph D.
Ecología, pesca y acuicultura
Consultor independiente
Correo: alextaborda@gmail.com

Camilo Andrade-Sossa

Profesor Asociado Universidad del Cauca - Popayán - Colombia
Coordinador Maestría en Recursos Hidrobiológicos Continentales
Red de Zooplankton Neotropical
Grupo de Estudios en Recursos Hidrobiológicos Continentales
Correo: ceandrade@unicauca.edu.co

Carolina Bustamante Gil

Bióloga, Maestra en Ciencias, Doctora en Biología
Investigadora Independiente
Correo: bg.carolina@gmail.com

César Rojas

Economista, Ingeniero Catastral y Geodesta, Máster en Medio Ambiente y Desarrollo
Máster en Economía del Turismo y Economía Ambiental.
Universidad Distrital Francisco José de Caldas
Grupo NIDE, Núcleo de Investigación en Datos Espaciales
Correo: carojas@udistrital.edu.co

Daniela Salazar Suaza

Bióloga, Universidad de Antioquia
Grupo de Investigación en estudios Florísticos
Universidad Católica de Oriente
Correo: daniela.salazars@udea.edu.co

Edison Andrés Parra García

Biólogo, Doctor Biología
Investigador Independiente
Correo: edisonparra50@gmail.com

Esnedy Hernández Atilano

Bióloga, Magister en ciencias Ambientales y Doctora en Biología
Universidad de Antioquia
Profesora Facultad de Ingeniería
Grupo: GeoLimna y Ecología Aplicada,
Correo: esnedy.hernandez@udea.edu.co

Hilda María Palacio Betancur

Bióloga, Doctora en Biología
Profesora Universidad CES
Correo: hpalacio@ces.edu.co

José Andrés Posada García

Biólogo, Máster en Biología
Investigador Independiente
Correo: joseaposadagarcia@gmail.com

Juan Pablo Alvarez-Silva

Biólogo - UNAL
Investigador y consultor independiente
Grupo Unidad de Ecología en Sistemas Acuáticos UDESA/UPTC
Correo: jpalvarezs@unal.edu.co

Luz Fernanda Jiménez S.

Profesor titular
Investigador Senior-Colciencias
Coordinador Grupo de Ictiología
Instituto de Biología
Universidad de Antioquia
Correo: www.udea.edu.co

Lina María Mesa

MSc Ciencias Biológicas
Investigadora independiente
Correo: lmesasalazar@gmail.com

Magnolia Longo

Bióloga, Dra. Biología
Profesor titular
Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano
Correo: magnoliac.longos@utadeo.edu.co

María Isabel Ríos-Pulgarín

Doctora en Ecología, Magíster en Biología

Docente de tiempo completo, Facultad de ingeniería, Programa de Ingeniería Ambiental

Universidad Católica de Oriente (Rionegro, Antioquia, Colombia)

Líder del grupo de investigación en Limnología y Recursos Hídricos.

Correo: mrios@uco.edu.co

Mario Alberto Quijano-Abril

Biólogo PhD

Universidad Católica de Oriente, Rionegro, Antioquia, Colombia

Docente tiempo completo, Facultad de Ingeniería, Programa de Ingeniería Ambiental

Lider Grupo de Investigación: Estudios Florísticos

Correo: maquijano@uco.edu.co

Mario Fernando Medina Tombé

Magister en Biología

Servicios Ambientales y Geográficos S.A

Grupo LimnoBaseyBiotamar

Correo: mfernando621@gmail.com

Mónica Tatiana López Muñoz

Bióloga, Doctora Biología

Investigadora Independiente

Correo: monicatatiana@gmail.com

Nelson Aranguren-Riaño

Dr. en Ciencias

Unidad de Ecología en Sistemas Acuáticos UDESA

Escuela de Ciencias Biológicas

Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia

Correo: nelson.aranguren@uptc.edu.co

Santiago Gaviria

PhD. University of Vienna

Division of Limnology y Marine Biology

Departamento of Functional and Evolutionary Ecology y

Technisches Buero fuer Biologie Dr. Gaviria Melo

Correo: santiago.gaviria@gmx.at

Silvia Lucía Villabona-González

M.Sc. Biología, Dra. Biología

Grupo de Limnología y Recursos Hídricos,

Facultad de Ingenierías

Universidad Católica de Oriente, Rionegro, Colombia.

Correo: svillabona@uco.edu.co

Yimmy Montoya

Biólogo, MSc Biología, Dr. Ingeniería Ambiental

Investigador Asociado Grupo de Investigación GEOLIMNA.

Laboratorio de Hidrobiología Sanitaria.

Escuela Ambiental, Facultad de Ingeniería.

Correo: yimmymontoya3@gmail.com

Prólogo

En 1992 fue editado por primera vez este texto. Se presentaba como una publicación de cuyo tema aún poco se conocía en Colombia o no estaba publicado. Desde entonces, muchas cosas han cambiado. Son cientos de trabajos los que se han publicado, provenientes de las más variadas regiones de Colombia. Además, se han adelantado y publicado los resultados de investigaciones en diversos tópicos entre los que destacan los de Limnología física y química de ríos, lagos y, especialmente, embalses avaladas por nuevos grupos de investigación provenientes de diferentes universidades. Otro tanto puede decirse del descubrimiento de nuevos taxones que contribuyen al mejor conocimiento de la diversidad de grandes grupos taxonómicos como el fitoplancton, el zooplancton, el perifiton, las plantas acuáticas, los macroinvertebrados y los peces, entre otros. Lo anterior ha contribuido a un mejor entendimiento de lo que podría denominarse no solo una Limnología colombiana sino también neotropical.

Mucha agua ha corrido bajo del puente desde la publicación de la segunda edición en el año 2008 hasta la fecha. La Limnología en Colombia y en toda Latinoamérica ha avanzado de manera exponencial en las últimas décadas en todas las áreas del saber de esta ciencia. La voluminosa bibliografía adjunta así lo demuestra. Temas como la fisicoquímica de ríos, lagos y embalses se han visto grandemente enriquecidos, los que han contribuido a un mejor entendimiento de los ecosistemas acuáticos. Igualmente, puede decirse lo mismo de la flora y fauna acuáticas y del fitoplancton y zooplancton. Aún falta mucho por conocer en varios grupos, pero también es cierto que se tiene un mejor conocimiento de muchos de ellos.

En esta nueva edición podrá verse esta diferencia, al observar modificaciones radicales en capítulos como los ríos, los embalses, los lagos, la fisicoquímica del agua, el fito y zooplancton y los servicios ecosistémicos de los recursos hídricos. La eutrofización, debido a la contaminación por aguas residuales, la agroindustria, la deforestación y las prácticas de acuicultura reciben en esta edición tratamiento destacado por los impactos negativos y a veces devastador de estas actividades de origen humano. No se podían dejar de considerar los efectos que está teniendo y tendrá en el futuro el calentamiento global del planeta. Los picos nevados de las

montañas en el cinturón neotropical ya se están derritiendo con graves consecuencias para el mantenimiento de los niveles de los caudales de arroyos y quebradas que de ellos dependen.

Quizás lo más novedoso está en los últimos capítulos. La fauna íctica se trata de manera más detallada al igual que la acuicultura como una actividad mirada no solo desde el punto de vista económico y social, sino también por los impactos de eutrofización que ha traído a lagos y embalses. Igualmente se pone a consideración el tema de los impactos que el calentamiento global comienza a traer sobre los ecosistemas acuáticos, especialmente el derretimiento de los picos nevados andinos y la paulatina perturbación de todos los ecosistemas interconectados. Este trabajo culmina con una reflexión sobre la importancia de la conservación de las cuencas abastecedoras de agua y los servicios ecosistémicos que ofrecen los recursos hídricos en las diferentes regiones.

Hemos querido también documentar en este texto el uso y conservación del agua con numerosas ilustraciones, para crear una apasionante motivación de nuestros estudiantes, por un mejor conocimiento de la composición y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos. ¡Una imagen vale más que mil palabras dice un viejo aforismo!

Hoy día la información está *presente en las redes de internet*. La labor del profesor debe estar más orientada a motivar a los estudiantes por la pasión en la búsqueda del conocimiento con base en la observación, el análisis y la investigación.

Una característica novedosa de esta tercera edición es la participación de numerosos coautores invitados para brindar su aporte, en especial con los temas de la biota acuática que es en lo que más se ha avanzado en las últimas décadas. Por ello, en algunos capítulos se ha agregado sus nombres para reafirmar este merecido reconocimiento. Reafirmar este inmenso reconocimiento al inmensurable aporte que han hecho a la Limnología con repercusión en el ámbito nacional e internacional. Esto es una prueba de lo que el profesor y el alumno pueden lograr mediante un trabajo de equipo formador de nuevas generaciones de limnólogos y de una escuela que se prolonga en el tiempo. Para ellos nuestros más sinceros reconocimientos, seguros de que también podrán decir lo mismo en el futuro de sus actuales alumnos.

Gabriel Roldán-Pérez
John Jairo Ramírez-Restrepo

Medellín, enero de 2022

SECCIÓN I

El ambiente acuático

Reseña histórica de la Limnología

¹*Gabriel Roldán Pérez*

Definición de Limnología

En términos muy amplios, la *Limnología* es el estudio de las relaciones funcionales y de productividad de las comunidades de agua dulce y la manera como estas son afectadas por el ambiente físico, químico y biológico (Wetzel, 1983).

Cole (1983) ahonda más en detalles al tratar de analizar la palabra Limnología. Se pregunta primero: ¿qué es Limnología? La respuesta más simple podría ser: “estudio de la oceanografía de las aguas continentales”. Esto podría tener cierta aceptación si se tiene en cuenta la definición de Limnología dada por Forel (1892) como: “oceanografía de los lagos”. También la Limnología se describe como hidrobiología o biología acuática, ambas palabras se refieren al agua sin hacer distinciones entre dulce o salada, por lo que serían términos demasiado amplios.

Baldi (1949), limnólogo italiano, la define como: “la ciencia que trata de las interrelaciones de procesos y métodos donde quiera que haya transformación de materia y energía en el agua”. El Primer Congreso Internacional de Limnología realizado en Kiel (Alemania) en 1922 definió la Limnología como “el estudio ecológico de todas las masas de agua continentales”, independiente de su origen, dimensión o salinidad. Aquí se incluyen los estuarios, cuyo estudio es compartido por los oceanógrafos.

Posteriormente, el Congreso Internacional de Limnología llevado a cabo en la Unión Soviética en 1971, propuso que el objetivo más importante de la Limnología es el de estudiar la circulación de materiales, especialmente de sustancias orgánicas en un cuerpo de agua. Por lo tanto, los fenómenos biótico y abiótico se interrelacionan siendo el balance del ecosistema la parte principal de esta interrelación.

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groldan@une.net.co

La palabra Limnología se deriva del griego *limné*: pantano o lago. Keller (1961) definió el estudio de los ríos como *potamología* (del griego *potamos*: río, corriente), pero actualmente, el término Limnología ha sido aceptado para designar el estudio de las aguas interiores o continentales, no importa si son lénticas (lagos) o lóxicas (ríos, corrientes). Más recientemente todo esto se considera bajo el término de humedales. Guerrero (1998), Universidad de los Andes (1997).

Albores de la Limnología

Muchos siglos antes de que el hombre introdujera el término limnología, ya la humanidad conocía los beneficios del agua como medio de transporte, como fuente indispensable para la obtención de cosechas y como medio para la vida de un gran número de especies. Los chinos ya conocían, cinco mil años atrás, la técnica del cultivo del arroz en medios anegados. Los monumentos egipcios muestran representaciones de peces en sus grabados y las poblaciones más primitivas de México utilizaban ciertos insectos (hemípteros y larvas de ciertos dípteros) y *Artemia* como alimento. Igualmente los mayas usaban estanques y canales para mantener peces y plantas acuáticas.

Por su parte, las técnicas de acuicultura se aplicaban tres mil años atrás en cultivos de carpa en el extremo Oriente. Desde varios siglos antes de Cristo ya se hablaba de la fauna y la flora de los lagos y ríos. Aristóteles, en su libro *Historia de los animales* dice que todas las aguas continentales son iguales, en lo que se refiere a los animales que las habitan, clasificándolas en animales de lagos, animales de ríos y animales de pantanos.

La invención del microscopio en el siglo XVII por Anton van Leeuwenhoek (1632-1723), abrió un mundo nuevo al conocimiento de la vida en el agua.



Anton van Leeuwenhoek (1632-1723),
(<http://antoni+van+leeuwenhoekyrzl=1C1CHBD>)

Una extraordinaria curiosidad por lo casi invisible fue lo que llevó a un humilde comerciante de telas holandés a hacer uno de los descubrimientos más importantes de la historia de la Biología. (www:anton+van+leeuwenhoek+1674+image).

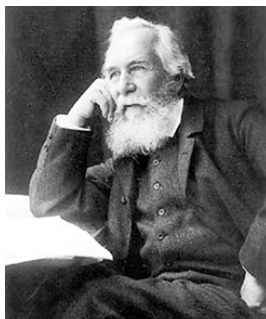
Observaciones de protozoarios y rotíferos hechas por primera vez en una gota de agua por J. Swammerdan (1637-1680) y F. Redi (1626-1698), trajeron consigo toda una revolución en el campo científico. Se hicieron así descripciones detalladas y aparecieron las primeras publicaciones sobre organismos acuáticos, tales como *Animalcula Infusoria Fluviatilia et Marina* de O. F. Müller en 1786 y *Die Infusionthierchen als vollständige Organismus* de Ch. Ehrenberg (1795-1876).

De Saussure (1779) reportó las primeras mediciones de temperatura en los Alpes suizos. Simony (1850), trabajando en estos mismos lagos, descubrió el fenómeno de la estratificación térmica o cambio brusco producido en la temperatura del agua, que más tarde recibiría el nombre de termocline. Agassiz (1850) relacionó por primera vez los organismos acuáticos con las condiciones físicas y químicas del agua. Agassiz (1868) habla de los primeros trabajos de peces en el Amazonas.

Establecimiento de la Limnología como ciencia

Desarrollo en Europa

Ernst Haeckel (1866) *padre de la ecología*, fue uno de los primeros en establecer que los principios ecológicos que rigen la vida en la tierra eran los mismos que regían la vida en el agua. *Haeckel* fue un naturalista y filósofo alemán que popularizó el trabajo de Charles Darwin en Alemania (www. haeckel+ecologiayoq=Haekelygs)



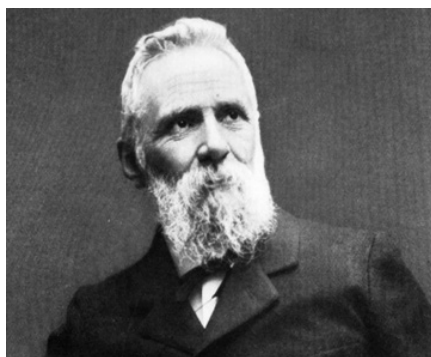
Ernst Haeckel 1834 - 1919

<https://www.google.com/search?q=ernst+haeckel+imagenesyrlz>

El primer concepto limnológico del ecosistema acuático se debe a Stephen A. Forbes (1844 1930), quien publicó un artículo llamado *El lago como un*

microcosmos, el cual pasó desapercibido por muchos años, pero con el correr de los tiempos se convirtió en una pieza clásica de la literatura limnológica. Uno de sus apartes dice: “el lago aparece como un sistema orgánico, un balance entre la síntesis y la descomposición en el que la lucha por la existencia y la selección natural han producido un equilibrio, una comunidad de interés entre el depredador y la presa”. Forbes concluye diciendo: “si el sistema de la vida es tal que el equilibrio armónico de intereses conflictivos ha llegado hasta donde cada elemento es hostil o indiferente el uno al otro, no podemos creer mucho acerca de sus resultados donde, como en las cuestiones humanas, a los ajustes espontáneos de la naturaleza, se agregan los esfuerzos inteligentes, bien sea por simpatía o “autosacrificio”. Forbes se decantó por los lagos, maravillado por la relación funcional que representaban.

Son los trabajos de Forel (1841-1912), publicados en tres volúmenes (1892, 1895 y 1904), los que marcan el comienzo de la Limnología como ciencia. Por ello, se ha llamado a Forel *el padre de la Limnología*. Su obra, basada en los estudios del lago “Le Léman”, Suiza, es un tratado en el cual dedica cerca de la cuarta parte a la biología y el resto a aspectos aplicados de los peces, la Química y el agua potable (Schauenberg, 1984). Forel (1901, 1901a) publicó también una obra sobre Limnología general en la cual dedica 249 páginas a la biología, 14 a la Química y solo media página a los eventos biogénicos que suceden en las aguas profundas; dio igualmente importancia a la acción de la temperatura en el agua y este concepto lo utilizó para clasificar los lagos como polares, templados y tropicales.



François-Alphonse Forel 1841 - 1912

<https://www.google.com/search?q=francois+forel+imagenesy>

El primer laboratorio dedicado a estudios limnológicos fue fundado en Plön, Alemania, en 1891 por Otto Zacharías, orientado principalmente al estudio de organismos planctónicos.



Figura 1.1. Instituto de Limnología Max Planck, Plön (Alemania): Edificio donde se fundó el primer Instituto de Limnología en 1889. Foto: G. Roldán

Los científicos que allí han laborado hicieron que este sitio se convirtiera, hasta nuestros días, en uno de los de mayor reputación en el mundo. Este mismo instituto creó a mediados del siglo XX un laboratorio de Limnología en Manaus, Brasil, cuyos trabajos han contribuido enormemente al conocimiento de la Limnología neotropical.



Otto Zacharias (1846-1916)

<https://www.google.com/search?q=otto+zacharias+imganesyr>

Otro laboratorio importante fue fundado en Lunz, Austria, en 1906 por la Fundación Kupelwieser, el cual continúa siendo hoy día uno de los principales centros limnológicos de Europa.

Correspondió a August Thienemann (1882-1960) limnólogo alemán, estructurar la Limnología como ciencia. Al fallecer en 1916 O. Zacharias fundador del Instituto de Limnología de Plön (hoy Instituto Max Planck de Limnología), Thienemann asumió su dirección hasta 1957. A él correspondió la fundación de la

Sociedad Internacional de Limnología, la creación del *Archiv für Hydrobiologie* (Archivo para la Hidrobiología) revista especializada en publicaciones limnológicas, la creación de la revista *Binnengewässer* (Aguas interiores), el desarrollo del microscopio invertido en asocio con su discípulo Hans Uthermöhl y el perfeccionamiento de numerosas técnicas de análisis químico del agua con su también discípulo, Waldemar Ohle (Ohle, 1934, 1958a).



August Thienemann (1882-1960)

<http://ischyq=august+thienaman+imagenesysa>

A Thienemann se unió, en 1920 a Einer Nauman (1891-1934), limnólogo sueco dedicado al estudio de lagos oligotróficos y profundos en las regiones montañosas de su país. La unión de estos dos científicos, aunque poco duradera, fue muy productiva. Fueron ellos quienes crearon en 1922, junto con 186 investigadores de veinticinco países, la Sociedad Internacional de Limnología (SIL). Posteriormente sus trabajos comparativos entre lagos suecos y bálticos llevaron a los conceptos de oligo, meso y eutrófico y fueron el inicio del desarrollo de los estudios de *eutrofización* en los lagos. Nauman (1931) era considerado por sus compañeros como un teórico de la Limnología, gracias a sus numerosas teorías y terminología limnológica propuestas.



Einer Nauman (1891-1934)

<https://www.google.com/search?q=einer+nauman+imagenesybtm>

Otro de los grandes limnólogos de Europa fue el austríaco Franz Ruttner (1882-1961), pionero de la ecología del fitoplancton lacustre tropical. Precisamente realizó con Thienemann las primeras investigaciones en Limnología tropical. Su texto: *Grundriss der Limnologie (Fundamentos de Limnología)* publicado por primera vez en 1940, con una última reimpresión en 1975, constituye uno de los textos clásicos de la Limnología.

A partir de la influencia germánica, la Limnología se extiende rápidamente por Europa. En Rusia, por ejemplo, se crean los Institutos de Microbiología en Moscú, y de Zoología en Leningrado (ahora San Petersburgo), donde se realizan las primeras investigaciones de organismos acuáticos. También se crean el Instituto de Biología de Aguas Interiores, localizado cerca a la represa de Borok y el Instituto de Limnología cerca al lago Baikal. El Instituto de *Limnología* de la Academia Rusa de Ciencias fue fundado por el Decreto del Presidente de la Federación de Rusia el 15 de mayo de 2018.

Francia, por su parte, ha contado con buenos taxónomos, entre ellos Bourrelly (1971) autor de numerosos trabajos de algas de agua dulce y Dussart (1966), quien publica un libro de Limnología sobre el estudio de las aguas dulces continentales.

En cuanto a la Gran Bretaña, la Limnología está dirigida a su aplicación empírica. Allí se creó la Asociación Biológica de Agua Dulce del Reino Unido, que fundó en 1931 un laboratorio a orillas del lago Windermore, famoso por sus estudios de fitoplancton, estratificación y movimiento del agua.

Dinamarca merece igualmente un lugar destacado en la historia de la Limnología. Fue Wesenberg-Lund (1939) quien publicó numerosos trabajos sobre rotíferos, plancton e insectos acuáticos con representaciones artísticamente dibujadas a mano. Igualmente los trabajos de Steemann Nielsen (1952) sobre el uso del carbono radioactivo C-14 proporcionaron grandes avances para el estudio de la productividad primaria, principalmente del plancton.

En Suecia, los trabajos de Ekman (1915) aportaron grandes conocimientos sobre la fauna béntica en los lagos.

En Noruega existen reportes desde principios del siglo XX sobre plancton; allí también se han publicado numerosos artículos sobre el fenómeno de la meromixis en los lagos.

En Finlandia, un país de numerosos lagos, se presenta una enorme cantidad de investigaciones sobre plancton.

Por su parte, los llamados países bálticos han desarrollado igualmente mucha actividad limnológica desde principios de siglo XX. Polonia cuenta desde hace

varias décadas con las estaciones de Limnología a orillas de los lagos Wigry y Micoletzki. Checoslovaquia atrajo la atención principalmente por los trabajos sobre algas hacia la década de los años treinta y actualmente es uno de los países más preocupados por el estudio limnológico de los embalses. Hungría ha sido uno de los centros más antiguos de los estudios limnológicos y allí se han hecho notables avances en la química del agua. A Clemens Alexander Winkler, por ejemplo, se le debe el desarrollo del método titrimétrico para el análisis del oxígeno en el agua. Los estudios del lago Ocrida, en Yugoslavia, han conseguido que este país también merezca un puesto de importancia en la historia de la Limnología.

Italia es otro de los países europeos que se ha destacado por su aporte a la Limnología. Los estudios realizados por Baldi (1949) como su primer director en el lago Maggiore convirtieron este lugar en un centro de encuentro de limnólogos en Europa.

En España, los primeros estudios aparecen a partir de 1912 con los aportes hechos por Celso Arévalo en Valencia y su posterior publicación titulada *La vida en las aguas dulces* (Arévalo, 1929). En las últimas décadas, la Limnología española ha tenido un impresionante desarrollo debido fundamentalmente al profesor Ramón Margalef (1983), quien sintetiza magistralmente estos conocimientos en su obra *Límnología*. Su vida en la Universidad de Barcelona dejó un valioso legado en quienes han sido y son los limnólogos de España.



Ramón Margalef (1919-2004)

<https://www.google.com/search?q=ramon+margalef+imagenesytbm=>

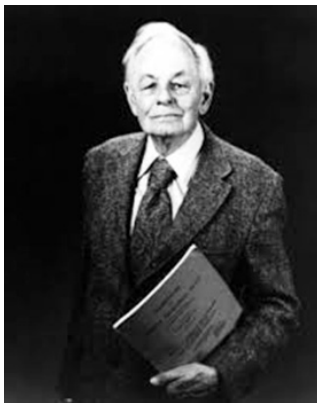
Desarrollo de la Limnología en Norteamérica

El desarrollo de la Limnología en Norteamérica ha sido verdaderamente explosivo a partir de los comienzos del siglo XX. Fue Edward Asahel Birge (1851-1950),

en compañía de su discípulo Chancey Juday, quienes sentaron las bases de la Limnología moderna. Birge fue primero zoólogo, lo que le permitió convertirse posteriormente en zooplanctólogo, siendo así el primer taxónomo de cladoceros de su época. En sus investigaciones limnológicas introdujo las relaciones de los organismos con su medio físico y químico (Birge. 1895, 1897). Los fenómenos de estratificación térmica fueron preocupación de Birge, y fue él, quien en 1904, acuñó el término *termoclino* para designar la zona de descenso brusco de temperatura dado en los lagos de zonas templadas en la época de verano. Asimismo, designó con el término *epilimnio* e *hipolimnio* las zonas del lago que se encontraban por encima y por debajo del termoclino.

El verdadero avance de la Limnología en Norteamérica comenzó en 1909, cuando se asociaron Birge y Juday para trabajar en la caracterización de los lagos de ese país, utilizando como indicador el estado trófico y el patrón de distribución del oxígeno a lo largo de una columna de agua.

Quizás, el más grande limnólogo norteamericano ha sido George Evelyn Hutchinson (1903-1991) nacido en Inglaterra en 1903 y nacionalizado en Estados Unidos en 1941. La revista *Limnology and Oceanography* dedicó en 1971 una extensa publicación sobre su obra. Allí es presentado como un gigantesco árbol con cientos de ramas correspondientes cada una de ellas a un discípulo, la mayoría de ellos importantes limnólogos en el mundo actual. La culminación de su obra es el libro *A Treatise on Limnology (Tratado de Limnología)*, publicado en tres volúmenes: el primero, trata sobre geografía, física y química de los lagos; el segundo, trata principalmente sobre plancton lacustre y el tercero, sobre plantas acuáticas y perifiton (Hutchinson, 1957, 1967, 1975).



George Evelyn Hutchinson (1903-1991)

<https://www.google.com/search?q=george+evalin+hutchinson+imagenesyt>



Fig. 8. Phylogenetic tree of scientific descendants of G. E. Hutchinson, material in three parts, using standard notation. Main branches and terminal nodes represent Hutchinson's own scientific studies. Secondary branches and tags with lowercase letters indicate second- and third-generation studies. Central lines indicate scientific lineage. Date shown refers to PhD granted in 1971. The abstract form represents people who have been posthumously noted with Hutchinson; their genetic descent and migration are shown in scientific nomenclature lines.

Deben mencionarse igualmente las contribuciones significativas de Usinger (1956), Edmonson (1959), Merritt and Cummins (1978, 1986, 1996).

Sería necesario redactar varios volúmenes si se quisiera hablar de todos los limnólogos norteamericanos que han hecho innumerables aportes a la limnología. Sin embargo, hay que mencionar los nombres de George K. Reid, Gerald A. Cole y Robert Wetzel, cuyos textos de Limnología son de amplia consulta en universidades norteamericanas y en otros países del mundo (Reid, 1966; Cole, 1983; Wetzel, 1983; Wetzel y Likens, 2000). Welch (1935, 1948).

Desarrollo de la Limnología en el neotrópico

Margalef (1983) dice que “toda ecología es incompleta, a veces irremediadamente incompleta, si no se toman en consideración las regiones tropicales. En el caso de la Limnología, cualquier tipología desarrollada con referencia a la región templada no puede pretender ser universal. Los organismos de las zonas tropicales son mucho más variados con representación de numerosos grupos que faltan en la zona templada”.

La Limnología en el trópico americano es muy diferente a la del trópico asiático y africano, su hidrología, con faunas y floras, totalmente disímiles. En primer lugar, y para efectos de una localización geográfica, se entiende por *neotrópico* la región comprendida entre el trópico de Cáncer en el norte y el trópico de Capricornio en el sur. En otros términos, es la región comprendida aproximadamente entre los 20° de latitud norte y los 20° de latitud sur. Se está hablando, entonces, de los países de Centroamérica hasta el norte de México y de Suramérica hasta el norte de Argentina y Chile y un poco antes del extremo sur del Brasil.



Figura 1.2. Ubicación de la región tropical en el mapa mundial. La región neotropical corresponde a América Latina.

(<https://www.google.com/search?q=tropico+cancer+y+capricornio+america+tropical+imagen>)

La zona intertropical aquí marcada en rojo, está definida por el trópico de C ncer al norte y el tr pico de Capricornio al sur. El tr pico americano se denomina *neotropical* por referirse al nuevo mundo.

Lewis (1987) hace un extenso an lisis acerca de la necesidad de estudiar la Limnolog a de los lagos tropicales. Por ejemplo, al estudiar las caracter sticas de un lago de zonas templadas (posiblemente de origen glaciar) y las de un lago tropical (posiblemente por inundaci n de valles) seguramente se llegar  al conocimiento de comportamientos t rmicos, faunas y floras completamente diferentes entre s .

Brasil: es el pa s que m s ampliamente ha desarrollado esta ciencia desde varias d cadas atr s. Los primeros datos existentes acerca de un reconocimiento de la amazon a datan desde 1637 y 1638 y nacieron en la expedici n dirigida por el portugu s Pedro Texeira, compuesta por dos mil hombres, que parti  desde Belem a Iquitos (Per ). All  se describe la anchura y longitud del r o Amazonas, las zonas de inundaci n (v rzea), la variedad de peces, tortugas y sus h bitos. Podr a, por lo tanto, decirse que constituye el primer estudio limnol gico en el neotr pico.

Posteriormente, las expediciones de Alexander Von Humboldt (1799 a 1804) hacen nuevos aportes a la ecolog a del Brasil. Herndon (1853) relata una exploraci n del r o Amazonas. Dahl (1894) realiza los primeros estudios sobre cop podos del Amazonas y Poppe (1892) describe una nueva especie del cop podo *Diatomus*. Katzer (1897), investigador austr aco, hace los primeros an lisis qu micos de las aguas del r o Amazonas.

El desarrollo de la microbiolog a acu tica en el Brasil se debe al salubrista Oswaldo Cruz, quien present  su tesis de doctorado sobre este tema a la Facultad de Medicina de R o de Janeiro (Cruz, 1893). Los aportes de este investigador fueron de tanta trascendencia, que hoy existe en R o de Janeiro uno de los m s grandes institutos de investigaciones de enfermedades tropicales que lleva su nombre.

Rodolpho von Ihering fue uno de los iniciadores de los estudios limnol gicos e ictiol gicos en el Brasil, a principios del presente siglo. Posteriormente von Ihering incorpor  a su equipo de trabajo al limn logo norteamericano Stillman Wright del Instituto Smithsonian, quien fuera m s tarde considerado pionero de la Limnolog a brasilera. Vino luego el limn logo holand s Hermann Kleerekoper invitado por la Universidad de S o Paulo quien inici  estudios limnol gicos sistematizados en la represa Santo Amaro (hoy represa de Guarapiranga) en S o Paulo (Kleerekoper, 1939). Dentro de sus hallazgos est n la ocurrencia de per odos diarios de circulaci n y estratificaci n t rmica, lo cual fue confirmado posteriormente para la mayor a de los ecosistemas l nticos tropicales. La estad a de Kleerekoper en el Brasil se extendi  por varios a os y su inmensa contribuci n

limnológica lo llevó a publicar el primer libro de Limnología en Brasil titulado *Introdução ao Estudo da Limnologia* (Kleerekoper, 1944). Lutz (1930) trata sobre las aguas torrenciales al sur del Brasil.

En 1934 llegó al Brasil el alemán Harald Sioli para unirse a los trabajos limnológicos que se estaban realizando al norte de ese país. Durante la Segunda Guerra Mundial fue detenido entre 1942-1945 y recluso en Tomé-Acu (Pará). Después de su liberación se reincorporó a los estudios limnológicos, publicando diferentes trabajos sobre los ríos de la amazonía (Sioli, 1949 y 1950). En estos trabajos, Sioli clasifica los ríos en tres tipos: a) ríos de aguas blancas, los que corren por regiones geológicas jóvenes como los Andes y arrastran cantidades de material en proceso erosivo; b) ríos de aguas claras, los que tienen sus orígenes en regiones geológicas antiguas, como las planicies centrales del Brasil y las Guyanas; y c) ríos de aguas negras, originados en regiones planas, antiguas y de suelos arenosos; su color negro se debe a sustancias húmicas en descomposición (Esteves, 1988).



Harald Sioli (1910-2004)

(<https://www.google.com/search?q=harald+sioli+imagenesyrlz=>)

Sioli regresó a Alemania en 1957 donde sucedió a Thienemann como director del Instituto Max Planck de Limnología en Plön. En su larga estadía en el Brasil se convirtió en una de las mayores autoridades mundiales en ecología tropical. Son numerosas sus publicaciones, pero su obra maestra es: *The Amazon-Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and it's Basin* (Sioli, 1984).

Aparece luego, en el panorama limnológico, el brasileño Lejeune Henriques de Oliveira (1915-1983) quien es considerado el pionero en los estudios limnológicos de lagunas brasileñas, en especial las del litoral de Río de Janeiro. Sus trabajos están relacionados con fitoplancton, zooplancton, crustáceos, fauna de manglares, problemas de malaria y estudios aplicados a la explotación pesquera (Oliveira,

1948, 1955a y 1955b). Vanzolini (1964) habla de los organismos acuáticos del Brasil.

En 1966 se realizó en este país el *Simposio sobre Biota Amazónica*, cuyos resultados se recogieron en tres volúmenes, de los cuales el tercero fue dedicado enteramente a la limnología de la amazonía.

Entre la época de los años sesenta y setenta aparece la figura de Samuel Murgel Branco quien dedicó buena parte de su trabajo a estudios de contaminación acuática y problemas de eutroficación en ríos y represas en el estado de São Paulo (Branco, 1971, 1972, 1977 y 1984) y Branco y Rocha, 1977).



Samuel Murgel Branco (1930-2003)

(<http://source=univytbm=ischyq=samuel+murgel+branco+imagenesysa>)

Es necesario mencionar los trabajos de los alemanes Klinge y Ohle (1964) sobre las propiedades químicas de los ríos de la región amazónica. En ellos se demuestra la estrecha relación existente entre la tierra y el agua llegando a la conclusión de que las aguas de la cuenca amazónica de suelos más antiguos y de sedimentos del terciario, son extremadamente pobres en electrólitos. En general, estas aguas poseen más cationes que aniones debido a la absorción del humus o por los óxidos de hierro y aluminio. Es característica de estas aguas la pobreza en nitratos, fosfatos y sulfatos, factores ecológicos de extrema importancia en la región amazónica; estos compuestos circulan dentro de un delicado balance, que al ser roto puede ser catastrófico para la región.

Entre las décadas del sesenta y setenta aparecen otros investigadores alemanes que hacen grandes aportes a la ecología y Limnología de la región amazónica. Ernst Josef Fittkau trabajó por varios años en Manaus, Brasil, donde realizó numerosos estudios acerca de la Limnología de los ríos de la amazonía central y la ecología de los ríos de la selva tropical, también acerca de su productividad, biomasa y

dinámica de poblaciones (Fittkau, 1964, 1967 y 1977 y Fittkau et al., 1975, Fittkau, 1971b). Los trabajos de Fittkau sobre los quironómidos (Diptera, Chironomidae) de la región amazónica son considerados pioneros en este campo.

Otros aportes al conocimiento de la Limnología de la región amazónica corresponden a Goulding (1980) sobre los peces del Amazonas y a Furch et al., (1982) quienes destacan el carácter ácido de sus aguas, pobres en electrólitos y con abundante cantidad de metales alcalinos. Hill y Rai (1982) discuten el origen fluvial de los lagos amazónicos, su débil estratificación térmica durante el día y su pobreza en nitrógeno y fósforo. De nuevo Rai y Hill (1982) hacen un extenso análisis de la estrecha relación existente entre los lagos y los ríos de la amazonía, de la cual depende el funcionamiento de su delicado balance.

Junk (1983) describe las fluctuaciones del nivel del agua en el río Amazonas y sus tributarios, la consecuente inundación de planicies y la formación de charcas temporales, lo que convierte un mismo lugar en hábitat lacustre durante los períodos de lluvia y hábitat terrestre durante la época de sequía.

A partir de 1970, el desarrollo de la Limnología en el Brasil ha sido verdaderamente explosivo. Nuevos trabajos en el Instituto Nacional de Investigaciones de la Amazonía en Manaus y programas de posgrado en varias universidades han incrementado los conocimientos limnológicos en los últimos años.

José Galizia Tundisi de la Universidad de São Paulo en São Carlos ha realizado, con sus colaboradores numerosos trabajos acerca de la productividad primaria y funcionamiento general de los embalses (Tundisi, 1977a; Tundisi et al., 1977b; Barbosa y Tundisi, 1980; Tundisi, 1981a; Tundisi, 1981b; Tundisi y Hino, 1981c; Tanji et al., 1983; Maier, 1985; Maier et al, 1985; Takino et al., 1985; Santo y Paulo, 1985; Tundisi, 1986). El profesor Tundisi ha tenido una intensa actividad como investigador y profesor universitario, fundador del Instituto Internacional de Ecología en São Carlos (donde aún labora), fue ministro del Medio Ambiente y formador de decenas de estudiantes, por lo que es reconocido en todo Latinoamérica como un ícono de la Limnología.

Simultáneamente, con la época de Tundisi, Carlos Bicudo del Instituto de Botánica en São Paulo, ha desarrollado un enorme estudio de las algas de agua dulce y sus libros son referencia obligada en América tropical (Bicudo y Bicudo, 1970).

Francisco de Asis Esteves, ha impulsado una intensa actividad investigativa en el área de la Limnología y las macrofitas acuáticas (Esteves 1981a; Esteves et al., 1981b; Esteves y Camargo, 1982a; Esteves, 1982b; Esteves, 1982c; Esteves et al.,

1984; Esteves et al., 1985; Esteves y Rodríguez, 1986 y Esteves, 1988). Su más reciente publicación *Fundamentos de Limnología* (Esteves, 1988), constituye uno de los pocos textos de Limnología existentes actualmente en el neotrópico. Esteves (2011) publica la tercera edición del libro *Fundamentos de Limnología* de amplia aceptación en Latinoamérica.

El Segundo Congreso Brasileño de Limnología realizado en julio de 1988 en la Universidad Federal de Mato Grosso, es una prueba del enorme avance de esta ciencia en el Brasil. Allí se presentaron cerca de 235 trabajos limnológicos realizados en diferentes regiones del Brasil. Ningún otro país neotropical puede presentar un récord similar (Universidad Federal de Mato Grosso, 1988).

El desarrollo de la Limnología en otros países neotropicales ha tenido muchos avances en las últimas décadas. Los primeros trabajos conocidos se deben a Juday (1916) quien reporta algunos estudios limnológicos en varios lagos de Centroamérica. Deevey (1957) y Griva (1982) hacen referencia a algunos estudios limnológicos realizados en Centroamérica. Ayala y Phleger (1969) editan las memorias sobre un simposio dedicado a lagunas costeras, realizado en México y auspiciado por el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de ese país.

México: El *Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* se originó a partir de la necesidad de *estudio* de los cuerpos acuáticos del país más relevantes tales como las *lagunas* costeras y al ambiente marino en las áreas del Golfo de *México*. Por ello muchos de los estudios versan sobre lagunas y manglares (Ocaña y Lot, 1966; Ruiz y López-Portillo, 2014; Alcocer et al., 2015). Igualmente, investigadores como Manuel Elías-Gutiérrez y Martha Valdez-Moreno, entre otros, se han destacado en el uso de herramientas moleculares (DNA barcodes, COI) para la identificación de organismos del zooplancton (Elías-Gutiérrez et al., 2008; Valdez-Moreno et al., 2021).

Nicaragua: Barlow et al. (1976) hacen referencia a la composición química de algunos lagos de origen volcánico cercanos al lago de Nicaragua; esta es una publicación dentro de un volumen dedicado a investigaciones sobre la ictiofauna de los lagos de Nicaragua. Posteriormente, en el año 1980, se funda el Centro para la Investigación en Recursos Acuáticos de Nicaragua que forma parte de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua (CIRA/UNAN), el cual se ha dedicado a contribuir al aprovechamiento, protección y gestión de los recursos hídricos del país. Con el apoyo inicial de reconocidos limnólogos de América del Sur (José Tundisi y Aída de Infante) y de España (Ramón Margalef), tuvo un crecimiento muy acelerado y ya en la década de 1990 tenía grupos de trabajo

consolidados que lograron publicar los aspectos limnológicos más importantes (físicoquímica, fitoplancton, zooplancton, etc.) del lago Xolotlán en un número especial de la revista *Hydrobiological Bulletin* (hoy *Aquatic Ecology*) en su volumen 25 del año 1991, con trabajos publicados por Salvador Montenegro-Guillén, Mauricio Lacayo, Evelyn Hooker, Katherine Vammen y Rigel Cisneros, entre otros (Montenegro-Guillén, 1991; Montenegro-Guillén et al., 1991; Lacayo, 1991; Hooker et al., 1991; Cisneros et al., 1991; entre otros). Desde entonces, investigadores como Thelma Salvatierra, junto a otros, han hecho enormes contribuciones a la Limnología nicaragüense en las dos últimas décadas (Salvatierra, 2014).

El Salvador: Hustedt (1953b) realiza una publicación sobre los microorganismos de arroyos termales en El Salvador. Posteriormente, Menjívar (2010), de la Universidad de El Salvador, publica una excelente *Guía ilustrada para el estudio ecológico y taxonómico de los insectos acuáticos inmaduros de San Salvador*. Son siete folletos ilustrados y en ella participaron varios profesores de dicha Universidad.

Guatemala: Cowgill et al. (1966) realizan estudios acerca de la historia de la Laguna Petenxil en el norte de Guatemala. La profesora Margaret Dix en las últimas tres décadas ha sido catedrática e investigadora en Guatemala. Ha realizado proyectos de investigación sobre ríos y lagos, con el manejo de cuencas, monitoreo de calidad de agua, control biológico de zancudos, taxonomía y ecología. Entre sus actividades más importantes está la del estudio del lago Atitlán (Dix et al., 2011). El creciente interés por los aspectos limnológicos del país permitió, en el año 2014, la creación de la Asociación Guatemalteca de Limnología y Gestión de Lagos (AGUALIMNO), que ha sido un ente de referencia sobre el estado de los cuerpos de agua continentales del país (Basterrechea y Dix, 2020).

Honduras: Se han realizado varios estudios en los últimos años sobre la Limnología de lagos y ríos este de país (Sánchez y Álvarez, 2018).

Costa Rica: Son muchos los trabajos realizados en Costa Rica, pero solo se mencionarán Springer (2010) sobre los macroinvertebrados acuáticos y los de Umaña (2014) sobre lagos tropicales.

Panamá: Aydée Cornejo, Coodinadora del Grupo de Investigación en Macroinvertebrados Dulceacuícolas de Panamá (GIMADPA) y Jefa del Departamento de Investigación en Entomología del Instituto Conmemorativo Gorgas de Estudios de la Salud, ha realizado en las últimas décadas las

investigaciones más representativos de la Limnología y los macroinvertebrados acuáticos de Panamá (Cornejo 2017, 2019).

Cuba: la primera contribución al conocimiento limnológico de lagunas y embalses fue publicada por Straškraba et al. (1969) quienes abarcaron principalmente embalses de la región occidental. Quiñones et al. (1990) realizaron investigaciones sobre fitoplancton y zooplancton en varias presas de todo el país y brindan una clasificación trófica de esos ecosistemas (Alonso, 1984; Betancourt et al., 2010). Por su parte, Laíz et al. (1993a, 1993b, 1993c, 1993d) publicaron los aspectos relevantes de los embalses cubanos Lebrije, Higuanojo, Zaza y Tuinicú.

República Dominicana: Incháustegui et al. (1978) publican unas notas sobre el lago Enriquillo. Margalef (1986) publica la Limnología del lago Enriquillo.

Puerto Rico: Uno de los primeros trabajos publicados se refiere a la Limnología del embalse Loaiza (Quiñones-Márquez, 1980), el cual provee de agua potable a la ciudad de San Juan. Otros trabajos han sido los publicados por Kröger et al. (2010) y por Martínez-Rodríguez y Sotomayor-Ramírez (2012).

Surinam (Guyana Holandesa): existen una serie de estudios limnológicos, originados de ellos a raíz de la construcción de la represa de Brokopondo; los trabajos más destacados corresponden a Leentvaar (1973 y 1975) y Van Donselaar (1968) quien realiza varios trabajos sobre la vegetación acuática de la represa Brokopondo.

Venezuela: es un país donde ha habido una relativa actividad limnológica en los últimos años. Gessner y Vareschi (1956) reportan los resultados de la expedición limnológica realizada a Venezuela en 1952. Pannier (1957, 1958) realiza estudios sobre el consumo de oxígeno de plantas acuáticas con relación a distintas concentraciones de oxígeno. Weibezahn et al. (1970) realizan un estudio morfométrico e hidrométrico de dos lagunas en los Andes venezolanos. Lewis y Weibezahn (1976) reportan los resultados de los estudios químicos, flujo de energía y estructura de comunidades en algunos ecosistemas de agua dulce de Venezuela. Krumdieck (1977) habla sobre la minimización del impacto ecológico por embalses en selvas tropicales. Bowen (1979) estudia los aspectos determinantes de la composición química de los agregados detríticos al perifiton en el lago Valencia (Venezuela). Solabarrieta y Weibezahn (1980) discuten la distribución y abundancia de los macroinvertebrados bénticos en el lago Valencia. Schubert (1980) realiza varios estudios sobre paleoLimnología en el lago Valencia. Lewis y Weibezahn (1981) estudian la constitución química del lago Valencia. Rabinovich y Novoa (1982) plantean los impactos ambientales

que se presentarán por el aprovechamiento hidroeléctrico del río Orinoco. Lewis (1983) estudia la temperatura, el calor y la circulación del agua en el mismo lago Valencia. Entre 1973 y 1984, Aída de Infante publica numerosos trabajos sobre el plancton del lago Valencia, profundizando así el conocimiento sobre este cuerpo de agua (Infante, 1973; 1978a,b; Infante et al., 1979a, 1979b; Infante, 1980a, 1980b; 1981; 1982; Infante y Riehl, 1984). Otros estudios para el río Orinoco son los de Vásquez y Sánchez (1984), Blanco y Sánchez (1984) y Pérez (1984). Estudios sobre embalses en la cuenca del río Caroní se encuentran en Alvarez et al. (1986), Castro y Gorzula (1986) y Paolini (1986). En los últimos años Ernesto González ha desarrollado, en el Laboratorio de Limnología de la Universidad Central de Venezuela, numerosos proyectos de Limnología de embalses, fitoplancton, zooplancton y eutrofización, lo que ha puesto a Venezuela en un lugar sobresaliente en Latinoamérica (González et al., 2004, 2006, 2011a, 2011b; González y Roldán, 2020).

Ecuador: Blanca Ríos-Touma ha presentado varias de sus investigaciones en libros y revistas especializadas en los temas de taxonomía y ecología de los macroinvertebrados acuáticos. Parte de su trabajo lo ha realizado junto a otros expertos entre los cuales se destacan Andrea Encalada y Narcís Prat. Entre sus publicaciones más destacadas se encuentran los ensambles de macroinvertebrados y los procesos de colonización en altas montañas de los Andes (Ríos et al., 2011, 2012).

Perú: existen varios reportes de investigadores europeos que desde los años sesenta han visitado la región de Huallaga. Löffler (1955) estudia los boeckelidos del Perú, un copépodo ciclópido de color rojo muy común en lagos de altas montañas andinas. Löffler (1960) publica los resultados de las investigaciones limnológicas realizadas en el norte de Chile y Perú. Illies (1961, 1963, 1964) hace un estudio limnológico comparativo entre Europa y Suramérica y una revisión de la familia Gripopterygidae (Plecoptera) de Suramérica; el mismo autor realiza estudios de la fauna de invertebrados acuáticos en el río Huallaga, un tributario del río Amazonas.

No se puede dejar de mencionar al profesor Joachin Illies (1925-1982) Biólogo, entomólogo y autor alemán, quien dedicó varios años a estudios limnológicos y biogeográficos en el Perú y posteriormente se radicó en Schlitz (Alemania) donde fue director del Instituto Max Planck de Limnología de Aguas Corrientes hasta 1981, cuando falleció. Illies (1969) publica un magnífico artículo sobre la biogeografía y ecología de los insectos de agua dulce neotropicales.



Joachim Illies (1925-1982).

Foto: G. Roldán

Estudió biología en la Universidad de Götting y Kiel. Fue profesor honorario de zoología en la Universidad de Gießen y líder del Instituto Max-Planck de Limnología en Plön. Hegewald et al. (1980) realizaron posteriormente estudios sobre fitoplancton en varios lagos del Perú. También deben resaltarse en los últimos años los trabajos realizados por Jerry Arana sobre los humedales de la costa de Lima (Arana, 2021).

Bolivia: ha sido escenario de numerosos estudios realizados en el lago Titicaca. El primer reporte sobre este lago lo hace Coker (1911) quien lo califica como el lago más llamativo del mundo. Frenguelli (1939) realiza una publicación sobre las diatomeas de dicho lago y Marcus (1953) sobre la fauna de briozoos allí existente. Schindler (1955) realiza un estudio limnológico general, al igual que lo hace Gilson (1964). Plafker (1964) lleva a cabo estudios sobre varios lagos en el noreste de Bolivia. Richerson et al. (1974, 1977) hacen un reconocimiento de la Limnología física del lago Titicaca y posteriormente llevan a cabo un estudio limnológico del mismo. Warwick et al. (1984) realizan estudios sobre la dinámica estacional de la limitación de nutrientes en un lago tropical de altas montañas, trabajando también en el lago Titicaca. Hurlbert (1981) hace una recopilación de la biota acuática suramericana. El Departamento de Limnología del MHN de la UNMSM, forma parte de la División de Ecología y fue creado en 1989. En el departamento se llevan a cabo estudios relacionados principalmente con el conocimiento integral de los ecosistemas acuáticos ubicados en Costa, Sierra y Selva del país. Una de las líneas de estudio más fortalecidas es el de las comunidades biológicas del plancton (fitoplancton y zooplancton), perifiton y macroinvertebrados acuáticos (Sumanez y López, 2014).

Chile: Se cuenta con contribuciones importantes al conocimiento de los cuerpos de agua dulce del país por parte de investigadores como Irma Vila (Limnología general), una de las precursoras de la disciplina en este país austral, Oscar Parra y

Vivian Montecino (fitoplancton) y Jaime Pizarro (química de aguas), entre otros investigadores (Vila et al., 2000; Parra et al., 2003; Vila y Pardo, 2003).

Argentina: El país ha contado con numerosos estudios limnológicos, cuyos precursores fueron Raúl Ringuet y Argentino Bonetto (López y Ponte Gómez, 2009; Espínola et al., 2012). Estos investigadores fueron reconocidos por sus aportes al conocimiento ictiológico de Argentina, en primera instancia. Ringuet (1962), publicó el primer texto sobre Limnología en Argentina, cuyo título es *Ecología Acuática Continental*, considerado aún como el libro más completo de esta materia. Por su parte, Bonetto fue el fundador del Instituto Nacional de Limnología en la provincia de Santa Fe en el año 1964, donde impulsó los estudios limnológicos en el río Paraná Medio y lagunas del valle de inundación, y en 1973 creó el Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL) en la ciudad de Corrientes, el que se proyectó para fomentar los estudios biológicos pesqueros y limnológicos del nordeste argentino. Otros investigadores argentinos destacados han sido Edmundo Drago (Limnología fluvial), Juan José Neiff (humedales), Juan César Paggi y Susana José de Paggi (zooplancton), Rolando Quirós (dinámica ecológica de ríos y de lagunas pampeanas) e Irina Izaguirre y Guillermo Tell (fitoplancton), entre muchos otros (Drago y Quirós, 1996; Neiff, 1996; Allende et al., 2009; José de Paggi y Paggi, 2014).

Uruguay: En la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República, funciona la Sección de Limnología, donde Daniel Conde, Rafael Arocena, Guillermo Chalar, Carla Kruk, entre otros, han hecho importantes contribuciones al conocimiento limnológico de este país (Chalar y Conde, 2000; De León y Chalar, 2003; Chalar, 2009; Kruk et al., 2010; Arocena, 2016).

Desarrollo de la Limnología en Colombia

Hasta en la década del noventa los estudios limnológicos en Colombia eran prácticamente inexistentes. Williamson (1918), profesor de la Universidad de Michigan, escribió un reporte titulado *A Collecting Trip to Colombia, South America*, donde relata sus experiencias de un viaje, en el que recorrió parte del río Magdalena desde Santa Marta hasta las poblaciones de Honda y La Dorada. Aunque el viaje estuvo dirigido a la colección de odonatos adultos, por sus descripciones detalladas se pueden deducir las condiciones ambientales y de riqueza de fauna acuática del río Magdalena y sus tributarios en esa época.

El primer reporte limnológico para Colombia se debe a los trabajos realizados por el profesor Joaquín Molano Campuzano, quien por contrato con el Ministerio de Agricultura realizó una serie de observaciones y estudios en varias lagunas y

ríos de Colombia. Joaquín Molano fue científico químico y biólogo, especialista en Limnología, geógrafo y docente. Sus estudios se centraron en mediciones fisicoquímicas del agua y observación del plancton (Molano, 1954). El mismo autor publicó luego un estudio sobre el lago La Tota (Molano, 1960). Por sus primeras contribuciones que datan desde 1948 es considerado como el *padre de la Limnología* en Colombia.



Joaquín Molano Campuzano (1913-2003)

(<https://www.google.com/search?q=joaquin+molano+campuzano+imagenesytbm=>)

Luego Roberto Galán Ponce, profesor de la Universidad de los Andes (Bogotá) y quien fuera colaborador del profesor Joaquín Molano Campuzano, inició una serie de estudios limnológicos de carácter aplicado al tratamiento biológico del agua y sobre el conocimiento del fitoplancton en lagunas y ríos en los alrededores de Bogotá. Debido a su temprana desaparición, se quedó una gran cantidad de material sin publicar. Una de sus pocas publicaciones se refiere al tratamiento biológico de aguas negras de la ciudad de Bogotá (Galán, 1966).

A partir de la década de los años setenta comienza a realizarse estudios limnológicos más detallados sobre lagos, ciénagas, ríos y embalses en Colombia. Roldán (1992) publicó el primer libro de Limnología para Colombia y Roldán y Ramírez (2008) complementan esta obra con una segunda edición actualizada y aumentada. En la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Vol. 44 No 171), Roldán (2020) publicó un artículo sobre el desarrollo histórico de la Limnología en Colombia. A continuación se presenta una versión resumida de este artículo con el fin de dar una idea del desarrollo que ha tenido la Limnología en Colombia en las últimas décadas. Para mayor comprensión esta revisión se hará por tipos de ecosistemas.

Los ecosistemas lénticos

Colombia posee más de 1.800 lagos y lagunas, la mayoría de ellas situadas por encima de los 2.700 m, en lo que se denomina alta montaña. Las lagunas

constituyen una red de amortiguación de caudales y sedimentos provenientes de las cuencas altas, constituyendo una importante reserva hídrica. En el país existen al menos 1.900 ciénagas por debajo de los 1.000 msnm, que ocupan más de 7.800 km² a lo largo de los grandes ríos como el Cauca, Magdalena, Atrato y Sinú. (<https://www.todacolombia.com/geografia-colombia/hidrografia-colombia.html>). A pesar de ser estos ecosistemas muy abundantes, sus reportes todavía son escasos. Ducharme (1975) lleva a cabo un estudio limnológico sobre varios ríos, lagos y ciénagas de Colombia y Ducharme (1975), realiza una revisión bibliográfica del lago de La Tota. Arias (1975, 1977) efectúa estudios limnológicos en la ciénaga de Guarinocito y planicies inundables del río Magdalena. Alvarado y Pinilla (1977) realizan un estudio del zooplancton del lago de La Tota. Flórez (1978) efectúa una revisión bibliográfica sobre el mismo lago. Ruíz et al. (1984) realizan también un estudio en el lago de La Tota en relación con su eutrofización, calidad bacteriológica y composición planctónica. Narváez (1984) hace estudios batimétricos y algunas relaciones ecológicas del lago Guamuez (La Cocha), Nariño. Aspectos generales sobre el lago La Cocha son también tratados por Cabrera (1970) y Pérez (1976). Arias (1985) efectúa un extenso análisis acerca de las ciénagas en Colombia. Ramírez (1987) realiza un estudio de las condiciones limnológicas de la laguna del Parque Norte de Medellín; Moreno y Fonseca (1987) discuten el papel que desempeñan las ciénagas como polos de desarrollo y Moreno et al. (1987) discuten la importancia del bosque ripario en la productividad de las ciénagas. La Universidad Industrial de Santander ha realizado numerosos estudios de las ciénagas cercanas al Río Magdalena (Solis-Parra y Criales, 2016; Criales-Hernández y Jeréz-Guerrero, 2016). Quijano et al. (2018) publica un libro sobre los humedales del oriente antioqueño.

IDEAM (2018) publica una extensa y completa obra sobre el protocolo de monitoreo del agua en donde se estandarizan las metodologías para el monitoreo fisicoquímico y biológico de los ecosistemas acuáticos en Colombia. En la página Web del IDEAM se pueden encontrar numerosas publicaciones realizadas en las últimas décadas. Por su parte el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt define los criterios para la delimitación de humedales en Colombia (Cortés y Rodríguez, 2014).

Un avance importante ha sido el de los estudios en la Amazonia colombiana de los cuales los más significativos son los de Duque y Núñez (1997), Duque (2000), Núñez y Duque (1998), Viña y Duque (1999), Salas y Martino (1988), Guisande et al. (2000). Dentro de los estudios limnológicos están los de Ramírez y Días (199-1997), Donato-Rondón et al. (1996), Asprilla et al. (1998), Guerrero (1998), Sierra y Ramírez (2000), Ramírez et al. (2000, 2001), Roldán et al. (2000), Donato-

Rondón (2001), Sánchez et al, (2001), Roldán (2002). El campo de las algas se destacan los trabajos de Ramírez (1996), Duque y Nuñez (2000). En cuanto a los estudios de zooplancton están Gaviria (1994) y Sánchez y Ramírez (2000). Ramírez y Viña (1998) publican el libro *Limnología Colombiana* el cual hace aportes a su conocimiento y estadísticas de análisis. Roldán y Ruíz (2001) hacen una descripción del desarrollo de la Limnología en Colombia el cual fue publicado en el (Volumen No. 3) de la Asociación Internacional de Limnología (SIL).

Los embalses. A partir de la década de los años cincuenta, la construcción de embalses en Colombia recibe un fuerte impulso en el país. El propósito fundamental fue generar energía hidroeléctrica y agua potable para grandes ciudades. La formación de estos nuevos cuerpos de agua favoreció la realización de una serie de estudios, tanto de carácter ictiológico como limnológico. Varios programas ictiológicos se pusieron en marcha en algunos de los embalses ya establecidos, Beltrán (1978); Beltrán y Beltrán (1978); Mosquera y Valderrama (1980, 1984); Ramos (1982; Magallanes (1989). A partir de la década de los años setenta empezaron a surgir numerosos trabajos relacionados con la fisicoquímica del agua y poblaciones de fito y zooplancton, Uribe y Roldán (1975); Sánchez (1976); Roldán (1978); Björk y Gelin (1980); Bernier (1981); Roldán (1982); Ramírez y Machado (1982); Molina (1983); Victoria y García (1983); ISA (1983, 1985); Márquez (1984); Valderrama (1984); Roldán et al, (1984); Saavedra (1984); Horta (1985); Márquez y Guillot (1987); Roldán et al, (2000) y Ramírez et al, (2000). Villabona et al, (2014) realizan un estudio de la biomasa de rotíferos en varios embalses de Antioquia y su relación con variables limnológicas y Villabona et al, (2015) llevan a cabo un estudio de biomasa zooplanctónica en el embalse Riogrande II en Antioquia. El Laboratorio de Limnología de la Universidad Católica de Oriente ha realizado numerosos estudios limnológicos de embalses para empresas de energía y acueductos en las últimas décadas, pero por tratarse de contratos oficiales, estos datos no están disponibles para publicación. (<https://www.uco.edu.co/investigacion/grupos/limnologia/Paginas/default.asp>)

Los estuarios. En cuanto a los estudios sobre estuarios, se han centrado básicamente en la Ciénaga Grande de Santa Marta, donde el Instituto de Investigaciones Marinas (Invemar) ha venido realizando una serie de trabajos desde la década del sesenta sobre fauna y acuicultura. Algunos de estos trabajos son los de Squires y Riveros (1971); Wiedeman (1973); Kaufmann y Hevert (1973); Cosel (1973, 1978, 1986); Wedler (1973); Jeske (1976); Pérez (1977); Rentería (1977); Wedler et al, (1978). En el Golfo de Urabá también se ha realizado algunos trabajos en la zona estuarine (Escobar 1981). El Instituto de Investigaciones Marinas

(INVEMAR) ha realizado diversas actividades que datan desde los años sesentas con numerosas publicaciones sobre la Ciénaga Grande de Santa Marta.

Las plantas acuáticas. Los primeros estudios se deben a Schmidth-Mumm (1988, 1992, 1994, 1995, 1996, 2007) y Schmidth-Mumm y Posada (2000) quienes abordan temas taxonómicos y ecológicos sobre las plantas acuáticas en Colombia. La preocupación mayor ha sido el problema de la invasión especialmente de *Eichhornia crassipes* (buchón o jacinto de agua) en embalses, lagos y ciénagas. El caso del embalse Porce II y muchas ciénagas del bajo Magdalena y Cauca son ampliamente reconocidos como críticos. La presencia en en los ecosistemas acuáticos causan desoxigenación por cobertura del espejo del agua (Arboleda y Ramírez (2002). Posada y López (2011) publican el libro sobre las plantas acuáticas en el oriente antioqueño. Quijano et al, (2018) profesor de la Universidad Católica de Oriente, publica un libro sobre los humedales del oriente antioqueño ampliamente ilustrado y documentado. Para la erradicación de las plantas en lagos y embalses se han utilizado varios tipos de herbicidas y la remoción mecánica, pero los resultados han sido poco efectivos. Este aspecto debe ser tomado muy en serio por las entidades responsables de su manejo, pues amenazan la vida útil de embalses y ciénagas.

Los ecosistemas lóticos: ríos y corrientes

Muchos de los primeros trabajos tuvieron una orientación ictiológica, pero todos en general con un alto contenido limnológico. Dahl (1894) Miles (1947) publica el libro sobre los peces del río Magdalena. Dahl y Medem (1964) realizan un estudio sobre la fauna acuática del río Sinú y Dahl (1963 y 1971) con sus publicaciones sobre la biología y ambiente del bocachico (*Prochilodus reticulatus magdalенаe*) y peces del norte de Colombia, abre definitivamente la investigación ictiológica en el país. Cala (2019) publica una extensa obra sobre el medio ambiente y diversidad de peces de agua dulce de Colombia.

Bunker (1931) realizó el primer estudio del río Medellín con el fin de proponer soluciones al problema de la contaminación que ya se observaba en él. El verdadero impulso al estudio limnológico de corrientes, realmente solo comienza a finales de la década de los años setentas. Es en la Universidad de Antioquia donde se da un fuerte impulso al estudio limnológico de ríos y quebradas de Antioquia, con un énfasis especial en la fauna de los macroinvertebrados acuáticos a distintos pisos altitudinales. Dentro de estos trabajos se mencionan los siguientes: Roldán et al. (1973); Pérez y Roldán (1978); Roldán (1980); Ramírez (1981); Machado y Roldán (1981); Matthias y Moreno (1983); Bedoya y Roldán (1984); Roldán

(1985). En la década de los años ochenta se realiza una serie de estudios de trabajos de grado sobre la distribución altitudinal de los macroinvertebrados acuáticos en Antioquia que fueron publicados en *Actualidades Biológicas* y que fueron la base para la guía de los macroinvertebrados de Antioquia (Correa et al, 1981; Álvarez y Roldán, 1983; Arango y Roldán, 1983, Bedoya y Roldán, 1984).

Roldán (1988) publica la guía taxonómica y ecológica sobre los macroinvertebrados acuáticos de Antioquia. Roldán (2003) publica un libro sobre la biondicación en Colombia usando los macroinvertebrados como indicadores de la calidad del agua y donde adapta la metodología del BMWP/Col. Roldán (2017) realiza una síntesis del desarrollo del estudio de los macroinvertebrados acuáticos como bioindicadores de la calidad del agua en Colombia en las últimas cuatro décadas.

El río Magdalena, el más importante del centro del país, ha recibido mucha atención en los últimos años. IDEAM (1986) realizó un foro sobre el estado de contaminación y sus alternativas de solución; los trabajos quedaron consignados en un documento titulado: *Memoria del foro sobre contaminación del río Magdalena y sus alternativas de solución* (Universidad del Norte, Barranquilla). Galeano (1987) lleva a cabo el estudio hidrobiológico del río Bogotá con el fin de evaluar sus condiciones ecológicas mediante el uso de bioindicadores. Ruíz y Gómez (1988) publican una extensa obra sobre calidad de agua en Colombia, en la cual se incluyen datos fisicoquímicos y biológicos de los ríos Cauca y Magdalena y otra serie de ríos de importancia secundaria. Sobre los estudios de ríos en Colombia se recomienda consultar la página del IDEAM donde se encuentra numerosa información hidrológica, biológica y fisicoquímica.

Los macroinvertebrados acuáticos en Colombia

Desde la época en la cual se publicó la primera edición del libro *Fundamentos de Limnología Neotropical* (Roldán, 1992), el desarrollo de la Limnología en Colombia ha sido verdaderamente prolífico. Los primeros estudios de macroinvertebrados acuáticos en Colombia se iniciaron en la década de los años setenta (Roldán, et al., 1973; Pérez y Roldán, 1978). Las identificaciones preliminares se realizaron con base en las claves disponibles en esa época, desarrolladas en su mayoría por especialistas norteamericanos y europeos. Al inicio de la década de los años ochenta y con el apoyo de entomólogos americanos y europeos, que ya tenían experiencias en el neotrópico, se comenzó la elaboración de claves taxonómicas para cada uno de los grupos de macroinvertebrados acuáticos presentes en Colombia. En este proyecto participaron estudiantes del Programa de Biología en

la Universidad de Antioquia, quienes aportaron a través de sus trabajos de pregrado valiosa información al conocimiento de los diferentes órdenes de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en Antioquia, trabajo que sirvió de referencia para el inicio del conocimiento de las comunidades de estos organismos en diferentes regiones de Colombia y de Latinoamérica.

Estudios taxonómicos de los macroinvertebrados acuáticos. Los macroinvertebrados acuáticos son los que mayor atención han recibido en Colombia desde los puntos de vista taxonómico, ecológico y de bioindicación; debido a esto se le concede mayor atención a este tema. A continuación se hace una revisión del estado actual de cada uno de los diferentes taxones.

Los primeros reportes de Turbellaria de agua dulce en Colombia fueron hechas por Fuhrmann (1914), Furmann y Mayor (1914) y Ball (1969, 1980). El género *Dugesia* (*Planariidae*) es reportado para los ríos Medellín y Rionegro en aguas poco contaminadas (Roldán et al., 1973, Pérez y Roldán 1978). Muñoz y Vélez (2007) reportaron en 22 sistemas acuáticos del centro y sur oriente del departamento de Antioquia *Girardia cameliae*, *G. paramensis* y *G. tigrina* (*Dugesidae*). La subclase Hirudinea es un grupo que se encuentra principalmente en ambientes acuáticos degradados, ricos en carga orgánica residual y baja disponibilidad de oxígeno disuelto. Los primeros reportes de hirudíneos colombianos en ecosistemas acuáticos de diferentes regiones, incluida la zona altoandina de los páramos, fueron hechos por Michaelsen (1913, 1914) y Ringuelet (1972, 1974, 1975). Gaviria (1993) elabora una clave para las familias *Naidae* y *Tubificidae* (*Tubifex*) presentes en Colombia.

Orden *Ephemeroptera*: se debe al apoyo prestado por William Peters, Manuel Pescador, W. Flowers, Michel Hubard y H. Savage, Florida A. y M. University, Departamento de Entomología, Tallahassee, Florida; Lewis Berner, University of Florida, Departamento de Zoología, Gainesville, Florida e Ingrid Müller-Liebenau, Instituto Max Planck de Limnología, Plön, Alemania. Los primeros estudios de Ephemeroptera en Colombia se realizaron en el departamento de Antioquia, con énfasis en su taxonomía y distribución en diferentes gradientes altitudinales (Roldán, 1980, 1985, 1988). Es la región natural andina mayor distribución y diversidad y la que cuenta con el mayor número de registros específicos (Roldán, 1988; Reinoso, 1999; Zúñiga et al, 2004). Posteriormente, diferentes autores contribuyeron en al avance del conocimiento del orden en varias regiones del país, mediante el registro y descripción de nuevos géneros y especies, particularmente de las familias *Leptohyphidae*, *Baetidae*, *Leptophlebiidae* y *Polymitarcyidae* (Muñoz y Ospina, 1999; Muñoz, 2000; Mosquera et al, 2001; Domínguez et al, 2002,

2009; Domínguez y Zúñiga, 2003, 2009; Camargo y Rozo, 2003; Molineri, 2010; Molineri et al, 2002, 2011; Molineri y Zúñiga 2004, 2006; Gutiérrez y Reinoso 2010; Salinas et al, 2011; Días, et al., 2011; Forero et al, 2013 y Forero y Reinoso, 2013)..

Orden *Odonata*: fue fundamental el apoyo de Minter Westfall, Universidad de Florida, Departamento de Zoología, Gainesville, Florida. Los primeros reportes en el país fueron hechos por Williamson (1918); Navas, 1935. Trabajos sobre la taxonomía, la riqueza de este orden y su distribución en algunas regiones como Antioquia, distrito de Santa Marta, Valle del Cauca, Boyacá y las zonas del pacífico y el atlántico, fueron realizados por Arango y Roldán, (1983); Cruz, (1986); De Marmels (1982a,b, 2001); Novelo-Gutiérrez (1995a, b); Ramírez (1996); Ramírez y Novelo-Gutiérrez (1999); Pérez (2003); Astudillo (2005); Bermúdez (2005), Palacino-Rodríguez (2009); Altamiranda-Saavedra et al, (2010) y Garzón y Realpe (2009). Rodríguez (2009), evaluó los anisopteros depositados en la Colección del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia y Amaya-Perilla y Palacino-Rodríguez (2012) publican una lista de los odonatos del departamento del Meta. En años recientes, diferentes autores ampliaron el registro y la distribución de las familias y géneros conocidos para Colombia y describieron nuevas especies asociadas con sus correspondientes estados adultos (Pérez-Gutiérrez, 2003, 2007; Pérez et al, 2007; Bermúdez y López, 2009; Montes-Fontalvo y Pérez-Gutiérrez, 2011a, 2011b; Amaya-Vallejo y Novelo-Gutiérrez, 2011 y Rojas-Riaño, 2011). En Colombia, igual que para Sur América, la mayor riqueza de especies está en las familias *Libellulidae* (*Anisoptera*) y *Coenagrionadae* (*Zigoptera*).

Orden *Plecóptera*: los primeros reportes en Colombia se deben a la colaboración de Claudio Froelich, Universidad de São Paulo, Departamento de Ecología General, São Paulo, Brasil. Este Orden está representado por la familia Gripopterygidae y el género *Claudioperla*, registrada para los Andes del sur de Nariño (Barreto et al, 2005, Zúñiga et al, 2009) y Perlidae, con los géneros *Klapalekia* (conocido en los Andes orientales de la Sabana de Bogotá), *Anacroneuria* dominante en Colombia y el Neotrópico y *Macrogynoplax*, registrado únicamente en tierras bajas de la región amazónica (Zúñiga y Stark, 2007; Zúñiga et al, 2001, 2007). El registro actual de *Anacroneuria* muestra una amplia distribución altitudinal (50-3600 msnm), la mayoría de ellas citadas para la región natural andina y pacífica y en menor proporción para la caribe y la amazónica. Varios autores contribuyeron en los últimos años al avance del conocimiento del orden, mediante la descripción de nuevas especies y el registro y ampliación del ámbito de distribución para los géneros y las especies, particularmente de la familia Perlidae (Rojas y Baena, 1993;

Zamora y Rossler, 1995, 1997; Stark et al, 1999, 2002, 2009; Stark y Zúñiga, 2003; Zúñiga y Stark, 2002, 2007; Zúñiga et al, 2007, 2009; Zúñiga, 2010 y Bohórquez et al., 2011). Claves taxonómicas para la identificación de los estados inmaduros y los individuos adultos del orden en Sur América y Colombia se encuentran en Stark et al, (1999, 2009) y Fröhlich (2009).

Orden Hemiptera: pertenecen a este grupo los insectos conocidos popularmente como chinches de agua. Para el conocimiento de este Orden se contó con la colaboración de Nico Nisser, Universidad de Utrech, Laboratorio de Zoología, Ecología y Taxonomía, Utrech, Holanda, quien también fue nuestro huésped en el laboratorio de Limnología de la Universidad de Antioquia, Medellín y Axel Bachman, Universidad de Buenos Aires, Departamento de Ciencias Biológicas, Buenos Aires, Argentina. Los registros pioneros del grupo fueron hechos por Roback y Nieser (1974) en los llanos orientales y Álvarez y Roldán (1983) en Antioquia. Las familias de mayor frecuencia y riqueza específica son Naucoridae y Veliidae. Entre los Heteroptera, los Gerromorpha constituyen el grupo mejor conocido en el país. Aristizábal (2002) estudió los taxones de este infraorden en la película superficial del agua. Molano et al, (2005) reportan un listado de las especies de Gerromorpha, con información sobre su distribución geográfica y altitudinal. Aportes importantes al conocimiento de los heterópteros en Colombia y la descripción de nuevas especies fueron hechas por (Polhemus y Manzano, 1992; Polhemus y Polhemus, 1995; Padilla y Nieser, 2003; Padilla, 2010b, 2012a,b; Molano y Camacho, 2006; Morales-Castaño y Molano-Rendón, 2008; Posso y González, 2008; Mazzucconi et al, 2009 y Sites y Álvarez, 2010). Esta información está relacionada especialmente con los departamentos de Antioquia, Risaralda, Quindío, Nariño, Valle del Cauca, centro y suroccidente del país. Aristizabal (2017) publica una monumental obra sobre los hemípteros acuáticos y semiacuáticos del Neotrópico con el apoyo de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

Orden Coleoptera: debe destacarse la colaboración de Paul Spangler, Natural Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, quien prestó su valiosa asesoría en confirmar los primeros registros taxonómicos para Colombia. Los trabajos pioneros fueron hechos por Wooldrige (1973, 1976), con énfasis en la descripción de nuevas especies y registros de los géneros en el norte del país, cuenca del Río Cauca, Magdalena y el Urabá antioqueño. Las familias de mayor abundancia y riqueza son Elmidae, Ptilodactylidae y Psephenidae y, en general, están asociadas a aguas de buena calidad ambiental (Roldán, 2003; Arias-Díaz et al, 2007; Zúñiga y Cardona, 2009). Otros autores contribuyeron con el

conocimiento del grupo en la región Neotropical, afín con la fauna de coleópteros del país (Spangler, 1981 y Spangler y Santiago, 1987, 1992). Posteriormente, Machado (1988), Roldán (1988), Ramos (1997), Manzo (2005, 2006), Caupaz-Flórez et al, (2006), Arias Díaz et al., (2007) y Gutiérrez et al, (2009), aportaron información a la riqueza del orden, especialmente en los departamentos de Antioquia, Tolima, Valle del Cauca, suroccidente y centro del país. Elmidae fue la familia de mayor diversidad y ámbito de altura, con predominio de los géneros *Heterelmis*, *Macrelmis*, *Cylloepus*, *Microcylloepus*, y *Disersus*.

Familia Corydalidae: el género *Corydalus* son los registros con mayor frecuencia (Roldán, 2003; Zúñiga y Cardona, 2009). Contreras-Ramos (1998) contribuyó al conocimiento de este orden en Colombia con nuevos registros de distribución y la descripción de nuevas especies de *Corydalus* presentes en el país. Contreras-Ramos (2009) elaboró una clave taxonómica ilustrada para larvas y adultos para Sur América y una sinópsis de las familias Corydalidae y Sialidae, información válida para los taxones que se encuentran en Colombia.

Orden Trichoptera: se debe a la colaboración de Oliver Flint, Museo de Historia Natural, Smithsonian Institution, Washington, quien también fue nuestro huésped en el laboratorio de Limnología de la Universidad de Antioquia. Los primeros estudios fueron realizados por Correa et al, (1981). Hydropsychidae es la familia de mayor distribución y diversidad en Colombia, seguida de Leptoceridae e Hydroptilidae (Reinoso, 1999; Muñoz, 2004; Guevara et al., 2005, 2007a, b; Reinoso et al, 2007, 2008; Vásquez et al., 2010; Vásquez y Reinoso, 2012 y Vásquez et al, 2013, 2014). En las últimas décadas varios autores contribuyeron al registro y la descripción de nuevos géneros y especies que existen en Colombia con énfasis en la región natural andina, particularmente de las familias Hydropsychidae, Leptoceridae e Hydroptilidae (Flint, 1978; Flint y Wallace, 1980; Holzenthal, 1988a, b; Holzenthal y Flint, 1995; Holzenthal y Blahnik, 1995; Blahnik, 1998 y Muñoz-Quesada, 1997). Flint (1991) publica un estudio sobre los tricópteros de Antioquia y describe una nueva especie *Mortoniella roldani* (en reconocimiento al autor de este artículo). Claves taxonómicas para la identificación de las formas inmaduras y los individuos adultos de Trichoptera presentes en Colombia, solo están documentadas regionalmente en Antioquia (Roldán, 1988; Flint, 1991 y Posada y Roldán, 2003).

Orden Lepidoptera: se debe a la colaboración de Dale Habeck, Universidad de Florida, Departamento de Entomología y Nematología, Gainesville, Florida. Es un grupo aun poco estudiado; los primeros reportes fueron hechos por Berg (1871) sobre la familia Piralidae. Romero y Navarro (2009) aportaron información

sobre las familias más comunes con representantes acuáticos o semiacuáticos y elaboraron una clave taxonómica ilustrada para larvas y adultos de estos taxones en Suramérica, varios de ellos presentes en Colombia.

Orden Diptera: fue la colaboración de Charles Hogue del Museo de Historia Natural de los Angeles, California, quien también fue nuestro huésped en el laboratorio de Limnología de la Universidad de Antioquia, quien oriento y asesoró en este proyecto. Los dípteros son un grupo complejo y megadiverso. Welkenson (1979) reportó los Tabanidae de los departamentos del Chocó, Valle del Cauca. Bedoya y Roldán (1984) realizaron evaluaciones sobre la riqueza y la distribución altitudinal de los estados larvarios de las familias del orden en el departamento de Antioquia. Wayne y Hogue (1986) reportan una nueva especie de Ephydriidae *Diedrops roldanorum* (en reconocimiento a mi trabajo en este campo). Hogue y Bedoya (1989) describen una nueva especie de Blephariceridae en Antioquia *Paltostima roldani*, y Hogue (1990) reporta una nueva especie de Blephariceridae *Maruina roldanorum*. Lizarralde de Grosso (2009) reportó las principales familias de dípteros acuáticos conocidos para Sudamérica, varias de ellas frecuentes en cuerpos de agua del país. Información sobre los trabajos con las familias Simuliidae y Ceratopogonidae, con representantes en el medio acuático, se encuentran en la serie Aquatic Biodiversity in Latin America-ABLA (Coscarón y Coscarón-Arias, 2007 y Borkent y Spinelli, 2007).

Familia Chironomidae: constituye parte importante de la biomasa de los ambientes lóticos y lénticos y tiene un papel determinante en los ciclos tróficos y el procesamiento de los detritus (Ospina et al, 1999; Paggi, 1999). Abril y Parra (2007) y Posada-García et al, (2008) generaron información sobre la familia con base en el análisis de los huevos, las larvas, las pupas y los individuos adultos de los sistemas lénticos y lóticos del Páramo de Frontino (3500-4000 msnm). Con base en información de la sabana de Bogotá, Ospina et al, (1999) y Ruíz et al, (2000a, b) elaboraron guías taxonómicas ilustradas para la identificación de géneros de Chironominae, Tanypodinae, Podonominae y Diamesinae. Wiedembrug y Ospina (2005) publican una clave para la identificación de exuvias de Tanytarsini (Chironomidae) neotropicales.

En cuanto a la Clase Arachnoidea aún no hay un estudio sistemático de este taxón para Colombia. Algunos registros pioneros de los ácaros acuáticos del país fueron hechos por Walter (1914), Lundblad (1953). Recientemente, Rosso de Ferradás y Fernández (1995, 2005, 2009) publicaron un listado de las especies con datos biogeográficos y claves taxonómicas ilustradas para las principales familias y géneros de los ácaros acuáticos (Hydrachnidia) de Sur América.

Clase Crustacea: los cangrejos de agua dulce pertenecientes, especial al orden Decapoda, son grupo de macroinvertebrados el mejor conocido. De este grupo. El mayor reconocimiento se debe a Henry von Pahl (fallecido trágicamente en un accidente aéreo a las afueras de Bogotá, en toda la plenitud de su edad y productividad académica). Rodríguez (1972), describe Brachyura, Trichodactylidae de Venezuela y Colombia. Rodríguez (1981) distingue dos familias Trichodactylidae de zonas geográficas bajas y Pseudothelphusidae de regiones de montaña y Rodríguez (1985) describe los Pseudothelphusidae de Colombia. Von Prah (1988) reporta los cangrejos de agua dulce del departamento de Antioquia. Rocha (1994) realiza una extensa revisión de la Familia Pseudothelphusidae, género *Neostrengeria* en la cordillera oriental de Colombia. Campos (2003), hace la revisión del género *Hypolobocera* (Pseudothelphusidae); Valencia y Campos (2007) evalúan el género *Macrobrachium* (Palaemonidae); Campos y Guerra (2008), establecen la propuesta de sinonimia para las especies de cangrejo dulceacuícola *Hypolobocera solimanie* - *Hypolobocera triangula* de Colombia y Arteta-Bonivento (2009) hace un estudio sobre los cangrejos en el delta del Río Ranchería, Colombia.

Clase Gastropoda: los primeros estudios fueron realizados Fuhrmann y Mayor (1914) a partir de su viaje de exploración científica en Colombia. Posteriormente, Patiño-González (Hermano Daniel) (1941), Pilsbry (1955), Prain (1956), Malek y Little (1971), aportaron al conocimiento del grupo, mediante la descripción de nuevas especies en diferentes familias. Soler (1983) y Gómez y Velásquez (1999), contribuyeron al estudio taxonómico y ecológico de los caracoles pulmonados de agua dulce en la sabana de Bogotá y los moluscos de la reserva ecológica del Cerro San Miguel en Medellín. Gómez (2010) realiza su tesis de doctorado en Alemania sobre la sistemática, filogenia y biogeografía de los gastrópodos de mesoamérica y del Caribe. María Isabel Gómez tiene muchas más publicaciones de gastrópodos del neotrópico que no se alcanzan a referenciar en el presente resumen.

Estudios ecológicos

Los trabajos pioneros sobre la ecología acuática en Colombia se iniciaron en los años setenta con los estudios sobre la contaminación del río Medellín y otras corrientes de agua en el departamento de Antioquia (Roldán et al., 1973; Pérez y Roldán (1978); Matthias y Moreno (1983) y Roldán (2001). Posteriormente Quintero y Rojas (1987), Rojas et al., (1995); Rojas y Zúñiga (1996); Zamora (1996); Zúñiga et al., (1997), Ballesteros et al., (1997), Ramos (1997), Gutiérrez et al., (2009), García et al., (2009), Zúñiga (2010) y Giraldo (2012), registraron en el Valle del Cauca y la región suroccidental la fauna de Ephemeroptera, Trichoptera,

Odonata y Coleoptera, su distribución altitudinal, los aspectos ecológicos y la relación con la calidad del agua y el hábitat. Chará et al., (2009), Giraldo (2012) evaluaron la composición de la comunidad de los macroinvertebrados bentónicos en las corrientes de bajo orden en el sur y centro del país. Mesa et al., (2012) realizaron estudios de calidad en el río Chinchiná. Zamora (1995, 1996, 1997, 2001) y Serna y Zamora (2004) analizaron la similitud de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos entre los ecosistemas lénticos ubicados en la costa pacífica caucana y el piedemonte amazónico, así como también los diferentes aspectos ecológicos y biogeográficos de las corrientes hídricas del departamento del Cauca. Guevara-Cardona et al., (2005), Arias et al., (2007), Guevara-Cardona et al., (2007a, b), Vásquez-Ramos y Reinoso-Flórez (2012), reportaron la estructura y distribución de coleópteros y tricópteros y su relación con la calidad del agua en varias corrientes del departamento del Tolima. Casas et al., (2006) analizaron la composición y la distribución de los efemerópteros en algunos ríos del Chocó. Rincón (1996, 1999) y Romero et al., (2006) describen la distribución espacial y altitudinal de los tricópteros en los Andes orientales y Rincón y Castro (2008) analizan el efecto del caudal sobre los patrones de emergencia de los individuos de este orden.

La estructura de la comunidad de Trichoptera y su dinámica espacio-temporal en un gradiente altitudinal de la cuenca del río Manzanares fue estudiada por Serna (2003); Rúa-García (2012) reportó la composición y distribución de los órdenes Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera en cuatro ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta. Pérez y Gutiérrez (2003) realizan el estudio biotaxonomico de los odonatos del distrito de Santa Marta, Rodríguez et al., (2011) evaluaron los grupos funcionales alimentarios de macroinvertebrados acuáticos en el río Gaira y Aguirre-Pabón et al., (2012) estudiaron la deriva de macroinvertebrados acuáticos en el río Gaira. Ballesteros (2004), Tamaris-Turizo et al., (2007), Tamaris-Turizo y Sierra-Labastidas (2009), Zúñiga (2010) y Bohórquez et al., (2011), aportaron al conocimiento del microhábitat, los hábitos alimentarios, los patrones de emergencia y la producción secundaria para el orden Plecoptera en la zona andina del suroccidente y el caribe colombiano.

Rincón (2002) analizó las preferencias de diferentes taxones de insectos acuáticos por los microhábitats disponibles en una pequeña corriente altoandina de Boyacá. Realpe (2009), determinó la diversidad del género *Ischnura* (Odonata: Coenagrionidae) y su relación con la altitud y orogenia de la Cordillera Oriental.

Zamora et al., (1996) evaluaron la composición de las comunidades de los macroinvertebrados acuáticos en pequeñas corrientes en la isla de Gorgona. Longo

et al., (2004, 2005, 2009, 2010) analizaron la composición, la riqueza, la densidad, la diversidad y la equidad de la comunidad de macroinvertebrados y el ensamblaje de insectos acuáticos en la Isla Gorgona y su relación con las variables físicas, químicas e hidráulicas. Longo et al., (2009) y Longo y Blanco (2009), analizaron las variables ambientales, físicas y químicas que influyeron en la composición y la estructura del ensamble de la entomofauna acuática en dicha isla.

Chará-Serna, et al., (2010, 2012), evaluaron mediante análisis de contenido estomacal la dieta de la entomofauna asociada a los paquetes de hojarasca en corrientes de bajo orden en las zonas protegidas de la ecorregión cafetera de Colombia y definieron el papel trófico de esta fauna. Rodríguez-Barrios et al., (2011) determinaron la riqueza, la abundancia y la biomasa de los grupos funcionales alimentarios de la comunidad de macroinvertebrados y su variación espacio-temporal en una corriente de la Sierra Nevada de Santa Marta. Boyero et al., (2011a, b), analizaron los patrones de la distribución a nivel global de los macroinvertebrados detritívoros y de la diversidad latitudinal, así como sus implicaciones en la pérdida de la biodiversidad en las corrientes ubicadas en zonas de clima variable.

Nazarova et al., (2004) realizaron observaciones sobre las deformidades del aparato bucal de las larvas de Chironomidae en los canales laterales de la Ciénaga Grande de Santa Marta, en una comunidad dominada por *Goeldichironomus* y *Chironomus*. Adicionalmente, Monsalve (2004), Abril y Parra (2007) utilizaron los fósiles de esta familia para valoraciones sedimentarias del páramo de Frontino en Antioquia y discutieron su utilización como indicadores del cambio climático. Rodríguez-Barrios et al., (2007) estimaron la variación en la densidad de la deriva de los macroinvertebrados acuáticos y su aporte de materia orgánica en términos de la biomasa en una pequeña corriente tropical de montaña en los cerros orientales de Bogotá.

Tamaris-Turizo (2009) evaluó el transporte de la materia orgánica y la deriva de los macroinvertebrados acuáticos en varias Corrientes en la región Caribe. Quiñonez, et al., (1998) analizaron estos tópicos en la zona de ritral del río Medellín. Carmona et al., (2010) estudian la calidad de las aguas en una vereda El Colorado del municipio de Guarne (Ant), Chará et al., (2007, 2008, 2011) evaluaron la transformación del paisaje hacia monocultivos agrícolas y ganaderos en las microcuencas asociadas al río La Vieja (Valle del Cauca). Los resultados de estos trabajos mostraron problemas de degradación del suelo, la pérdida de la diversidad biológica y la disminución de la calidad y cantidad de agua, especialmente en corrientes pequeñas. Contreras et al., (2008) evalúan la

calidad del agua en cuatro corrientes en Norte de Santander. Longo et al., (2005) discuten aspectos relacionados con la autoecología de dos especies de *Lymnaea*. Giraldo et al., (2014) determinaron los cambios en el ambiente acuático asociados a la restauración del corredor ribereño en las corrientes de bajo orden afectadas por la ganadería y su impacto sobre las comunidades bentónicas y las características abióticas.

La bioindicación de la calidad del agua

La utilización de los organismos acuáticos como bioindicadores de la calidad de los ecosistemas acuáticos comienza en Europa mediados del siglo XIX. Kolenati (1848) y Cohn (1853), encontraron relaciones entre ciertas especies y el grado de calidad del agua. En el siglo XX, Kolkowitz y Marsson (1908, 1909) propusieron el sistema saprobio para Alemania, que actualmente es adoptado en otros países europeos. Patrick (1949, 1950) y Gaufin y Tarzwell (1952) desarrollan métodos biológicos para evaluar las condiciones ecológicas de las corrientes en Norteamérica y proponen los macroinvertebrados como indicadores de contaminación. El sistema limnosaprobio es introducido en Checoslovaquia por Sládeček (1962). Hynes (1959, 1963) propone los macroinvertebrados como indicadores de la calidad del agua. Alba-Tercedor (1996, 1988) adoptó la utilización de los macroinvertebrados acuáticos en los programas de evaluación de la calidad del agua en España, utilizando para ello el índice BMWP' (Biological Monitoring Water Party) adaptado para la Península Ibérica.

El método BMWP/COL para Colombia

Basado en las anteriores consideraciones (Roldán, 2003) adapta este índice para Colombia. Las siguientes son las razones por las cuales se consideran los macroinvertebrados como los mejores indicadores de calidad del agua: son abundantes, de amplia distribución y fáciles de recolectar; son sedentarios en su mayoría y, por tanto, reflejan las condiciones de su hábitat; son relativamente fáciles de identificar; representan los efectos de las variaciones ambientales de corto tiempo; proporcionan información para integrar efectos acumulativos; poseen ciclos de vida largos (semanas o meses); se reconocen a simple vista; pueden cultivarse en el laboratorio; responden rápidamente a los tensores ambientales y varían poco genéticamente Roldán (1999, 2003). La adaptación para la bioindicación se contó con la colaboración de Narcis Prat, Universidad de Barcelona, España, quien también fue huésped en el laboratorio de Limnología de la Universidad de Antioquia. Roldán (2003) publica un libro sobre la bioindicación en Colombia

usando los macroinvertebrados como indicadores de la calidad del agua y donde adapta la metodología del BMWP/COL. Roldán (2016) realiza una síntesis del desarrollo del estudio de los macroinvertebrados acuáticos como bioindicadores de la calidad del agua en Colombia a partir de la década de los años setenta.

La bioindicación en Colombia se remonta a los años setenta con los trabajos en el río Medellín (Roldán et al., 1973). Posteriormente Matthias y Moreno (1983) realizaron un estudio fisicoquímico y biológico del mismo río, utilizando los macroinvertebrados como indicadores de la calidad del agua. Bohórquez y Acuña (1984) realizaron los primeros estudios para la sabana de Bogotá. (Zúñiga *et al.*, (1993) hicieron una adaptación de este método para algunas cuencas del Valle del Cauca. Reinoso (1999) realizó un estudio del río Combeima en el Departamento del Tolima. Roldán (2001) aplica esta metodología para la cuenca de Piedras Blancas en el Departamento de Antioquia. Riss et al., (2002) establecen valores de bioindicación para la Sabana de Bogotá. Roldán (2003) adapta el sistema como BMWP/Col para evaluar la calidad del agua en Colombia mediante el uso de los macroinvertebrados acuáticos como bioindicadores. El BMWP es uno de los índices más utilizados a nivel mundial y, aunque existen algunas adaptaciones de este parámetro biológico a nivel regional, para la validez de su aplicación es importante tener en cuenta la clase de los cuerpos de agua donde se aplica. Este índice ha sido estandarizado para la evaluación de la calidad del agua en corrientes hídricas de bajo y mediano orden, principalmente de la zona andina (Zúñiga et al., 1993; Roldán, 2003). El BMWP ha sido adoptado y adaptado en todos los países de Latinoamérica.

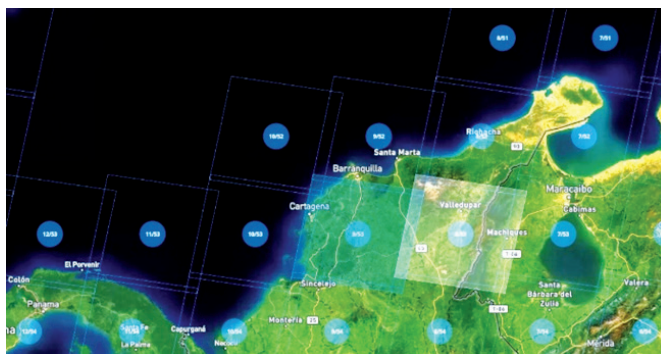
La Limnología: presente y futuro y nuevas tecnologías

En busca de mejorar proyectos de investigación, la nueva tecnología satelital puede ofrecer una solución. Ya no habrá que pasar una noche en un bote tomando mediciones manuales con la ayuda de una sonda multiparamétrica. Tampoco habrá que hacer largos viajes a zonas remotas para saber como se comportan los niveles de oxígeno en una laguna o un embalse. Las estaciones de monitoreo localizadas a lo largo de un río, ya no tendrán que ser visitadas para obtener los datos registrados o a reponer los equipos perdidos o averiados. Ahora ya se puede acceder a un seguimiento de estos ecosistemas mediante información satelital.

Con el apoyo del BID (Banco Internacional de Desarrollo) se llevaron a cabo en Bolivia numerosas actividades de investigación para evaluar el estado de ecológico del lago Titicaca. Estas actividades incluyeron: monitoreo de la calidad del agua del lago Titicaca, cambios en la cubierta terrestre en la Bahía de Cohana

y la expansión urbana en la zona de El Alto. Un análisis llevado a cabo durante 13 años reveló un aumento significativo de la concentración de clorofila y turbiedad en el Lago Titicaca, especialmente en la desembocadura de la cuenca Katari, en la Bahía de Cohana <https://blogs.iadb.org/sostenibilidad/es/tecnologia-satelital/>.

Las exponenciales mejoras técnicas en los sensores satelitales y la creciente disponibilidad de datos de Observación de la Tierra que se vieron durante las últimas décadas hicieron de esta información no solo un recurso valioso, sino también una necesidad para actividades como el monitoreo ambiental. (Figura 1.2)



MixDyr.WorldPress.com

Figura 1.2. Imágenes satelitales en Colombia de monitoreo ambiental. (<https://www.google.com/search?q=imagenes+satelitales+imagenesyrlz>)

En Colombia se realizaron estudios variación espacial y temporal de la distribución de concentración de clorofila- α y de la condición trófica de dos ecosistemas acuáticos con condiciones ambientales contrastantes en la Ciénaga de Ayapel (Córdoba) y el Lago de Tota (Boyacá). En este estudio se presenta el uso de imágenes de satélite Landsat-8 (SR) como herramienta de monitoreo de procesos funcionales en ecosistemas acuáticos complementarios a las técnicas *in-situ* (Merchan-Camargo, 2018).

Universidades: programas académicos e investigación en Limnología

Los programas académicos e investigación en Limnología en Colombia comenzaron desde hace varias décadas. Las siguientes son las universidades que más se han destacado en esta actividad: Universidad de Antioquia, Medellín; Universidad de la Amazonía, Florencia; Universidad de los Andes, Bogotá; Universidad de los Llanos, Villavicencio; Universidad Católica de Oriente, Rionegro; Universidad de Caldas, Manizales; Universidad Distrital, Bogotá; Universidad Industrial de Santander,

Bucaramanga; Universidad Pontificia Javeriana, Bogotá; Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá; Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja; Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Leticia y Medellín; Universidad del Magdalena, Santa Marta; Universidad del Tolima, Ibagué; Universidad Tecnológica de Pereira, Pereira; Universidad del Valle, Cali; Universidad del Cauca, Popayán; Universidad de Nariño, Pasto; Universidad Surcolombiana, Neiva; Universidad de Córdoba, Montería; Universidad del Atlántico, Barranquilla; Universidad de Cartagena, Cartagena; Universidad Francisco de Paula Santander, Cúcuta.

Es importante también, mencionar algunos Institutos Gubernamentales de Colombia que trabajan en investigación sobre flora, fauna y recursos hídricos, estos son: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas-SINCHI, Leticia; Instituto de Investigación de Recursos. Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá; Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico Jhon Von Newman, Quibdó, Chocó; Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives- INVEMAR, Santa Marta; Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales-IDEAM, Bogotá.

Red Colombiana de Limnología

Fundada en 1992 en la Universidad Nacional (Bogotá) y liderada por un grupo de profesores de dicha Universidad, la Universidad de Antioquia y varias universidades del país. Allí se definieron los estatutos y se constituyó una cuenta para el manejo de los fondos provenientes de las cuotas de los afiliados. Se realizaron varias reuniones en distintas ciudades del país, siendo la última en Medellín en junio 20 de 2012. La Red permaneció inactiva hasta noviembre de 2019, cuando por iniciativa de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (Tunja) y la Universidad Javeriana (Bogotá) se reactivó, con un evento académico de conferencias y talleres a nivel nacional los días ocho y nueve de dicho mes con sede en la Universidad Javeriana. Por iniciativa de la Universidad Católica de Oriente (Rionegro), se decidió programar un número especial sobre la Limnología en Colombia en la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. A esta convocatoria hubo una entusiasta respuesta de cerca de 40 trabajos científicos, que con orgullo y satisfacción aparecen publicados en el número. Su alta calidad es una prueba fehaciente de los logros que ha tenido la Limnología en Colombia desde hace cerca de cinco décadas. (<https://racefyn.co/index.php/racefyn/issue/view/197>)

Figura 1.3. Reunión de la Red Colombiana de Limnología en un evento académico de conferencias y talleres a nivel nacional los días 8 y 9 de noviembre de 2019 en la sede de la Pontificia Universidad Javeriana (Bogotá).



Foto: archivo Red Colombiana de Limnología.

CAPÍTULO 2

El agua

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

La vida surgió en el agua y ella es esencial para el mantenimiento de todo tipo de vida en nuestro planeta. Ningún proceso metabólico ocurre sin su acción directa o indirecta. El agua disuelve las rocas, erosiona el terreno y arrastra sedimentos a lagos, ríos y al océano. El agua cubre el 71% de la superficie de la tierra y es el medio natural para muchas formas de vida. La interacción entre el agua y la atmósfera constituye el principal factor determinante del clima. El ecosistema acuático, al igual que el terrestre, es el resultado de la interacción entre el agua, la atmósfera, la tierra y los organismos vivos (Figura 2.1).

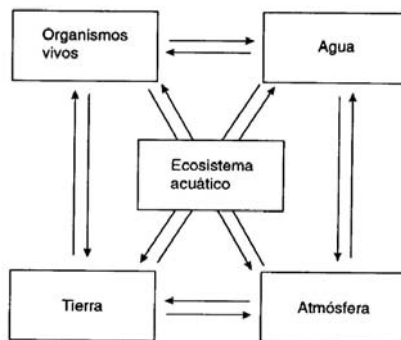


Figura 2.1. El ecosistema acuático, al igual que el terrestre, es el resultado de la interacción dinámica de todos sus componentes.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

Propiedades físicas del agua

Una de las propiedades físicas más importantes del agua es su alto calor específico, el cual es una medida de la capacidad del agua para absorber calor del ambiente. Se

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groidan@une.net.co

2 Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

define como la cantidad de calor requerida para aumentar en 1 °C la temperatura de 1.0 g de agua. El agua pura tiene un calor específico de 1.0, el cual es el más alto comparado con el de otras sustancias comunes como por ejemplo: agua de mar con 0.93; lodo 0.60; arcilla húmeda 0.33; roca sólida 0.20 y cobre 0.09.

El alto calor específico del agua hace que esta retenga el calor absorbido por un período largo de tiempo o que requiera mucho calor para elevar su temperatura, lo que garantiza a los seres vivos una estabilidad térmica bastante amplia y segura para su supervivencia. Si la vida, tal como la conocemos, hubiese dependido de un líquido con un calor específico bajo, no se hubiera desarrollado esta en nuestro planeta. De igual manera, esto hace que los cambios climáticos sean lentos y poco bruscos (Tabla 2.1).

Tabla 2.1 Cambios de la densidad del agua con la temperatura

Densidad (g/m ³)	Temperatura (°C)
0,917	0 (estado sólido)
0,999	0 (estado líquido)
1,000	4
0,999	10
0,997	25
0,958	100

La cantidad de calor absorbida al cambiar el agua de líquido a gas se denomina calor latente de evaporación y la cantidad de calor liberada al cambiar de sólido a líquido se denomina calor latente de fusión. El calor latente de evaporación a 100 °C es de 540 cal/g. Esto quiere decir que requiere más de cinco veces de la energía necesaria para evaporar una cantidad determinada de agua en su punto de ebullición sin cambiar su temperatura, como ocurre cuando se eleva de 0 °C a 100 °C. El calor latente de fusión del agua a 0 °C es de 79,7 cal/g; o sea que la cantidad de calor necesario para derretir una cantidad determinada de hielo a 0 °C, sin cambiar su temperatura, es suficiente para elevar la temperatura de la misma cantidad de agua de 0 °C a más del doble de la temperatura del cuerpo humano (37 °C).

Otra propiedad física del agua es la densidad. La relación entre la temperatura y la densidad (o masa por unidad de volumen) es poco usual, pues cuando el agua se enfría alcanza su máxima densidad a los 3,94 °C; si llega al punto de congelación (0 °C, el agua se expande y debido a arreglos intramoleculares, el hielo flota (Figura 2.2).

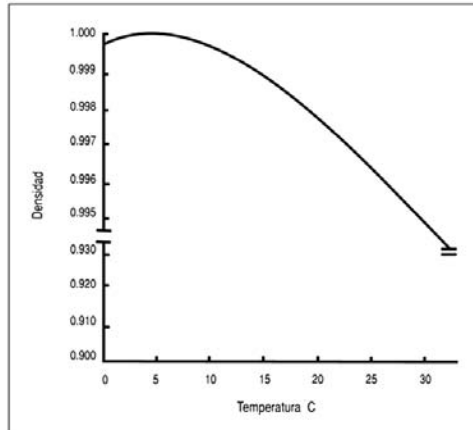


Figura 2.2. Relación entre la temperatura y densidad del agua pura.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

Si el agua en estado sólido fuera más densa se iría al fondo de los lagos y ríos, aplastando los organismos acuáticos durante el invierno en las zonas templadas. La densidad del agua puede aumentar con la concentración de sales, hecho que favorece la estratificación química del agua (o meromixis).

El agua es un líquido relativamente viscoso. La viscosidad está en función de la temperatura y de la concentración de sales disueltas. Sin embargo, la temperatura ejerce una mayor acción sobre la viscosidad del agua que la salinidad. La tabla 2.2 muestra como a medida que la temperatura aumenta disminuye la viscosidad del agua; así, por ejemplo, el agua a 30 °C es aproximadamente 66 veces menos viscosa que a 0 °C. Esto tiene un significado ecológico grande para los organismos acuáticos como el plancton, el cual se puede hundir más rápidamente en aguas cálidas con relación a las frías.

Lo anterior quiere decir que los organismos planctónicos de lagos tropicales que se mantienen a temperaturas superiores a los 25 °C, deben poseer adaptaciones morfológicas o fisiológicas que les permitan permanecer más tiempo en la parte superior del agua que los de zonas templadas.

Otra característica del agua es su alta tensión superficial, la cual es mayor con relación a otros líquidos naturales, excepto el mercurio. Debido a esta característica, el polen y el polvo flotan en el agua y los “hemípteros patinadores”, pueden desplazarse a gran velocidad sobre su superficie sin hundirse y tomar el oxígeno del aire. La alta tensión superficial permite, además, que los suelos retengan una apreciable cantidad de agua mediante la atracción capilar poniéndola a disposición de las plantas terrestres.

La tensión superficial del agua decrece con el aumento de la temperatura y con la cantidad de sustancias en ella disueltas. La presencia de ácidos húmicos y de cantidad excesiva de algas, reduce la tensión superficial del agua. Artificialmente, el hombre está hoy día disminuyendo la tensión superficial de ésta con el uso de los detergentes. Esto no solamente causa problemas a los organismos del “neuston” (que viven en la superficie del agua), sino que también provocan su desoxigenación a niveles peligrosos para la vida en el agua.

La molécula del agua

El agua es un compuesto formado por moléculas covalentes en las cuales un átomo de oxígeno (O) comparte dos electrones con dos átomos de hidrógeno (H). En el agua, el átomo de oxígeno está unido a los dos átomos de hidrógeno (H - O - H) formando un ángulo de 104.5° ; la distancia del centro del átomo de oxígeno a cada átomo de hidrógeno (O-H) es de 0.958 \AA (Figura 2.3).

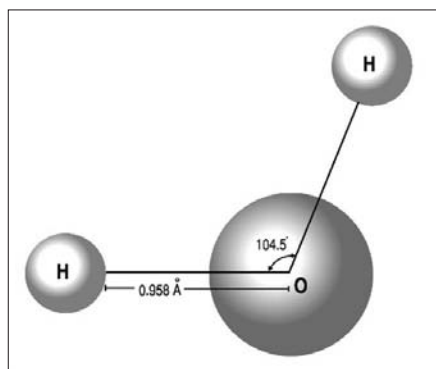


Figura 2.3. Esquema de la unión covalente entre un átomo de oxígeno y dos de hidrógeno para formar una molécula de agua.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

La nube eléctrica que resulta de esta unión covalente es atraída por el átomo de oxígeno debido a su electronegatividad, dejando una carga parcialmente negativa; por lo tanto, el átomo de hidrógeno que ejerce una menor atracción sobre la nube electrónica permanece con una carga parcialmente positiva. Este fenómeno es lo que hace que la molécula del agua sea parcialmente polar.

El agua es un líquido organizado y sus moléculas tienen una configuración definida. La asociación de las moléculas unidas por puentes de hidrógeno formando ya sea agua líquida, hielo o vapor, hace que el agua sea muy versátil (Figura. 2.4).

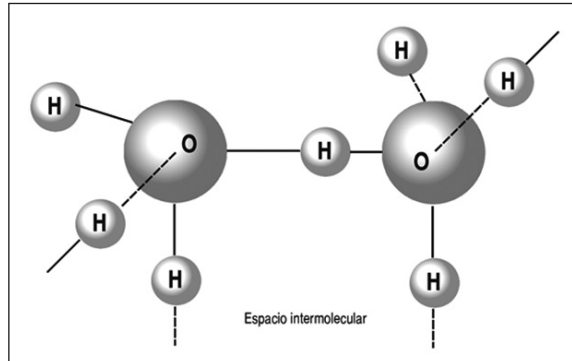


Figura 2.4. Dos moléculas de agua unidas por puentes de hidrógeno.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

La oxidación y la hidrólisis ocurren, por ejemplo, cuando se rompen los enlaces entre el hidrógeno y el oxígeno. Los procesos de derretido del hielo y de evaporación del agua tienen lugar cuando las fuerzas de atracción entre las moléculas se rompen sin afectar químicamente la molécula de agua. Sin embargo, las variaciones de temperatura del agua cambian las distancias intermoleculares. El aumento de temperatura, por ejemplo, incrementa la agitación de las moléculas, lo que hace que se rompan los puentes de hidrógeno. Cuando el hielo se derrite, se incrementa la ruptura de los enlaces y disminuye la distancia intermolecular; el resultado es un aumento en la densidad del agua.

Dado que el agua es 775 veces más densa que el aire, los organismos presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas para moverse en este medio. Este valor llega a su máximo a los 4 °C; por encima de esta cifra las vibraciones intermoleculares aumentan al igual que lo hacen las distancias entre las moléculas, tomándose el agua menos densa. Estos cambios de densidad juegan un papel crucial en los fenómenos de circulación del agua en los lagos y en su productividad.

Finalmente, hay que decir que el agua no es un simple agregado de átomos de hidrógeno de peso 1,0 y de oxígeno de peso 16. El agua también contiene sustancias isotópicas observadas cuando dos átomos de deuterio (^2H) se combinan con uno de oxígeno para formar el “agua pesada”. También existen en el agua pequeñas cantidades de moléculas isotópicas en las cuales el O^{17} y el ^{18}O reemplazan al ^{16}O ; igualmente, existen pequeñas cantidades de tritio (^3H). La presencia de estos isótopos y su proporción en los restos de los organismos formados en un lago a lo largo del tiempo geológico, permiten una estimación de las temperaturas de esas épocas. La técnica se basa en la dependencia de la temperatura del fraccionamiento de los isótopos de oxígeno en el sistema dióxido de carbono-agua-carbonato. La diferencia medida en la relación entre ^{18}O y ^{16}O , entre el carbonato fósil y el

contemporáneo es el resultado de cambios tanto en la temperatura como en la composición de los isótopos del agua.

Estructura y funcionamiento del ecosistema acuático

Por definición, el ecosistema es una unidad ecológica de carácter disipativo en la cual un grupo de organismos interactúa entre sí y estos con el ambiente. En Limnología, un lago es el ejemplo por excelencia para discutir y analizar los componentes del ecosistema acuático, las partes físicas, químicas y biológicas que lo constituyen y la manera como se transforman en él la materia y la energía en concordancia con los postulados termodinámicos característicos de un sistema abierto. En un lago existen igualmente un número variado de hábitats a los cuales viven asociados los distintos grupos de organismos, que en último término forman las cadenas y tramas alimenticias cuya abundancia y complejidad está determinada por el estado trófico del lago.

La estabilidad y productividad de la vida en un lago está determinada por una red compleja de factores que van desde la penetración de la luz hasta el origen geológico, la morfología del lago y la posición latitudinal del mismo, hasta el efecto que el hombre ejerce sobre él a través de las prácticas culturales que realiza en su área de influencia. Rawson (1939), limnólogo canadiense, construyó un diagrama que muestra la gran variedad de factores que interactúan para dar al lago cierto carácter y determinar su biota y su productividad (Figura. 2.5).

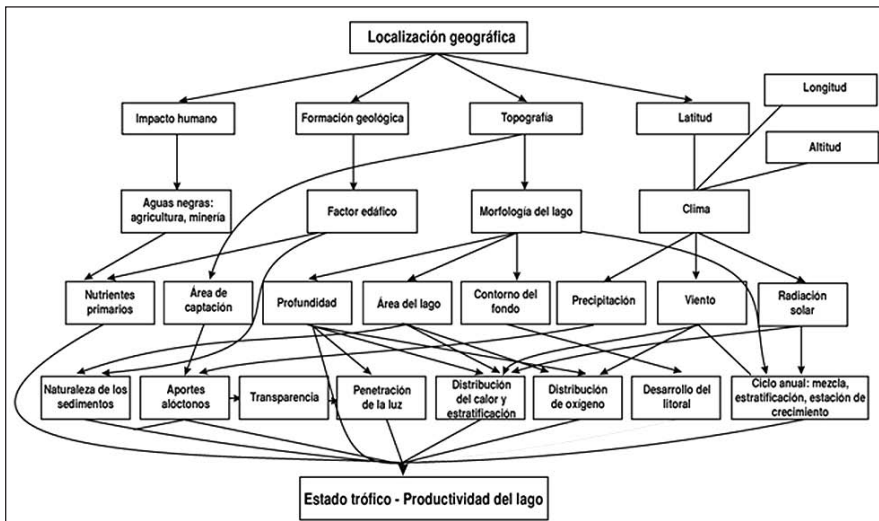


Figura 2.5. Interacción de los factores que determinan la composición, distribución y cantidad de biota, tasa de reutilización de nutrientes y profundidad general del lago.

Según Rawson (1939). Fuente: modificado de Cole (1983).

A pesar de que el diagrama de Rawson fue propuesto desde 1939, aún conserva vigencia, en especial en lo relacionado con el efecto creciente que el hombre ejerce sobre el ambiente (por ejemplo: industria, agricultura y efecto sobre el clima global en la biósfera).

El agua posee además una alta capacidad para solubilizar compuestos orgánicos e inorgánicos; por ello, 1) tiene baja concentración de sales disueltas, 2) los organismos, especialmente los autótrofos, pueden absorber nutrientes por toda la superficie corporal, y 3) los organismos son hipertónicos con relación al medio y surgen adaptaciones para mantener el equilibrio osmótico entre los líquidos internos y el medio. El agua, además, presenta gradientes verticales y horizontales de luz, temperatura, nutrientes y gases que afectan también la distribución de los organismos. Su alta capacidad buffer evita cambios bruscos de pH que afecten la vida acuática.

Balance del agua en la naturaleza

El mantenimiento de los ecosistemas acuáticos depende de un adecuado balance entre el agua que entra a través de la precipitación, la escorrentía, los nacimientos subterráneos, los afloramientos superficiales, las infiltraciones en el terreno y los procesos de evapotranspiración. Cada uno de estos procesos de ganancia y pérdida del agua varían geográfica y estacionalmente y dependen del clima de la región.

La distribución del agua en los continentes depende del ciclo hidrológico, en el cual la excesiva evaporación de los océanos se equilibra con la precipitación sobre la tierra. Pero todas las regiones de la tierra no presentan los mismos niveles de precipitación; la configuración geográfica cerca al mar, el régimen de vientos y la altura sobre el nivel del mar, presentan diferencias muy marcadas. La costa pacífica colombiana, por ejemplo, presenta una de las precipitaciones más altas del mundo (8000 y 12 000 mm de lluvia en promedio anual), debido a que el aire húmedo y cálido proveniente del océano pacífico choca contra la cordillera occidental, descargando toda la humedad en forma de lluvia. En cambio, la costa atlántica va siendo cada vez más seca en dirección noreste debido a la ausencia de cadenas de montañas y a la acción de los vientos alisios; por ello, el extremo norte de la Guajira, es un verdadero desierto.

Lagos de regiones donde la precipitación iguala o excede la evapotranspiración, contienen por lo regular pocos sólidos disueltos, lo cual es una característica de los ecosistemas acuáticos localizados en la selva húmeda tropical. En cambio, lagos localizados en regiones semidesérticas, donde la evapotranspiración excede la precipitación son por lo regular hipersalinos, debido a la acumulación de nutrientes en un medio que cada vez pierde más volumen de agua. La salinidad de algunos

lagos también depende de la naturaleza del terreno y afloramientos de fuentes subterráneas con alto contenido de sólidos disueltos.

El ciclo hidrológico

El ciclo hidrológico consta de tres fases principales: precipitación, evaporación y escorrentía. La precipitación representada por el agua lluvia o nieve sobre el mar, realiza un ciclo corto; es decir, el agua que se precipita simplemente se evapora de nuevo. En cambio, la mayoría del agua que se precipita sobre la tierra, pasa primero por una serie de estados intermedios antes de retornar nuevamente a la atmósfera. Así, parte del agua es tomada por las plantas, las cuales la retienen para sus procesos metabólicos y luego la van liberando lentamente mediante la evapotranspiración. Los animales también toman parte del agua, liberándola luego a través de la orina, la transpiración y la respiración. Otra parte del agua lluvia queda retenida en los lagos y la tierra, de donde retoma gradualmente a la atmósfera mediante la evaporación. También, parte del agua va a los ríos y finalmente al mar, pero en su recorrido, una porción retoma al aire a través de la evaporación. Finalmente, parte del agua se infiltra en el terreno y allí puede permanecer por días, meses o años como agua subterránea (Figura. 2.6).

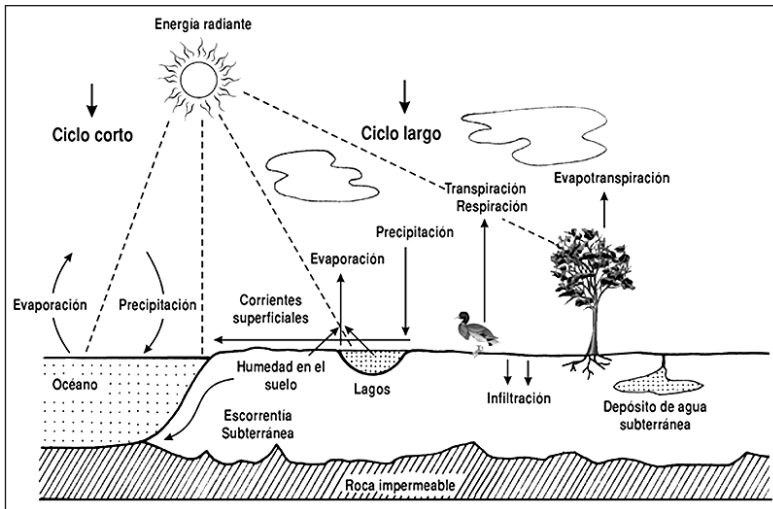


Figura 2.6. Principales rutas seguidas en el ciclo hidrológico

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

El total de agua sobre la tierra se calcula en $1,36 \times 10^{18} \text{ m}^3$, de los cuales aproximadamente el 98% corresponde a los océanos (Wilson, 1983 y Lencastre y Franco, 1984; tomado de Esteves, 1988). El resto del agua está representado

por hielo, ríos, lagos y depósitos subterráneos. Es una paradoja que el agua disponible para el hombre de una manera inmediata (lagos y ríos principalmente, y parcialmente el agua subterránea) represente solo cerca del 0,014% del total del agua del planeta.

Los problemas de contaminación causados por el hombre a sus fuentes inmediatas de agua, no solo afectan la vida en estos ecosistemas, sino que ponen en peligro su salud y agravan los problemas económicos de la sociedad, al tener que transportar agua de lugares cada vez más lejanos e invertir en costosos tratamientos de la misma. Finalmente, el proceso de escorrentía o agua que corre sobre la superficie del terreno es algo que merece especial atención, pues al mismo tiempo que es una valiosa reserva de agua en zonas protegidas por vegetación, se constituye también en una amenaza en áreas deforestadas, especialmente de aquellas muy pendientes.

Cuando el agua de precipitación es absorbida por el suelo, ésta puede almacenarse o moverse por gravedad a regiones más bajas siguiendo varias rutas. Si el terreno es profundo y permeable, el agua puede moverse verticalmente hasta la zona de saturación y luego dirigirse hasta el canal más próximo. La tasa de flujo es por lo general lenta y sigue caminos muy largos; por lo tanto, el agua subterránea constituye la base para el mantenimiento de las corrientes durante los períodos de pocas lluvias.

Si el suelo es poco permeable, el recorrido del agua será menor y muy superficial, lo que tiene gran incidencia en regiones de mucha pendiente y valles de suelos poco profundos y pobres. Cada uno de estos procesos de escorrentía responde a diferentes variaciones en topografía, tipo de suelo, cantidad de precipitación, clima, vegetación y uso de la tierra. Por lo tanto, el proceso de flujo del agua de escorrentía controla el volumen, la periodicidad y las características químicas de los lagos y ríos que las reciben.

Balance del agua a nivel mundial

El balance global del agua refleja que en el nivel del mar es más el agua que se evapora que la que se precipita; en cambio, a nivel continental ocurre lo contrario. La evaporación de los océanos es, por lo tanto, la fuente fundamental del agua en los continentes. Suramérica es la región del mundo que dispone de la mayor cantidad de agua, cerca del doble por área con relación a los demás continentes. Sin embargo, las modificaciones que el hombre está haciendo en el ambiente, especialmente con la destrucción de la selva amazónica, pueden traer alteraciones en el balance del agua y en el clima de magnitudes aún no suficientemente evaluadas.

Zonación en un lago

Interfase aire-agua

Es una zona habitada por comunidades neustónicas y pleustónicas. Esta zona es la puerta de entrada de la luz y los gases al medio acuático (Figura. 2.7).

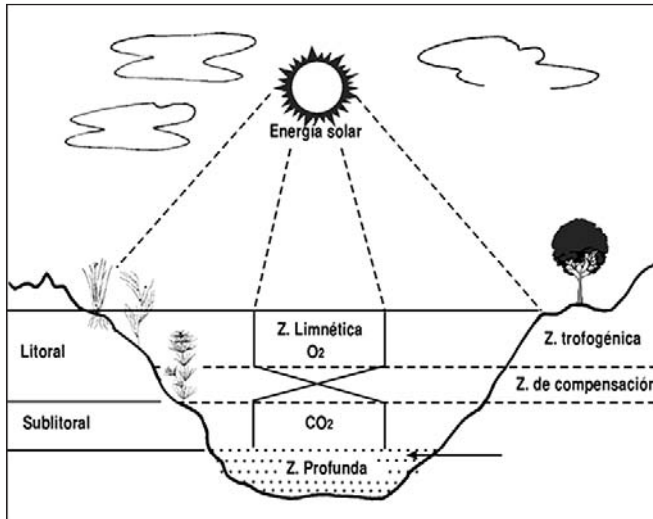


Figura 2.7. Zonas principales en las cuales se divide un lago.

Fuente: modificado de Cole, 1983:

La región “costera” o riparia

Es un humedal típico que cubre no solo la zona eulitoral sino también una parte considerable del área litoral. Ha sido analizada en su mayoría en lo referente a macrófitas y organismos asociados a ellas. Es una zona productora de detritos de origen tanto alóctono como autóctono.

Los detritos alóctonos se originan en la litera que cae transportada por el aire. Es la porción que mayor atención ha recibido. Son muy importantes en ríos, pero menos en lagos, especialmente en los eutróficos; puede ser significativa en los oligotróficos y en los eutróficos pequeños con una zona riparia extensa. La zona riparia puede ser una importante fuente de elementos para la zona litoral, donde éstos se acumulan.

El detrito autóctono, originado en las macrófitas emergentes y sumergidas, se acumula en las orillas e incrementa la reserva de detritos que proviene de la acción del oleaje. La mayoría de estas macrófitas son emergentes y se encuentran

en la zona costera. El oleaje fracciona inicialmente la biomasa muerta tanto de las macrófitas emergentes como de las sumergidas.

La entrada de detritos en zonas templadas varía estacionalmente: los detritos alóctonos de origen terrestre se acumulan principalmente en el otoño, los detritos provenientes de material vegetal duro llegan al inicio de la primavera, y el detrito originado en las macrófitas sumergidas en el verano y otoño.

La región litoral

Es una región ecotónica; por ello, es un compartimiento autónomo con todos los niveles tróficos, gran cantidad de nichos ecológicos y de cadenas alimenticias de herbivoría y de detritos, y por ende, mayor diversidad. La fuente de energía de la cadena alimenticia de detritos es la biomasa muerta, originada en macrófitas y en hojas provenientes de la zona costera. Constituye la principal fuente de energía en esta región del ecosistema acuático y es realizada fundamentalmente por los macroinvertebrados acuáticos. Es además la principal fuente de detritos disueltos (Carbono Orgánico Disuelto = COD). Esta fuente de COD puede ser igual o mayor a la producida por el fitoplancton. Por el contrario, en la cadena de la herbivoría, la fuente de energía es biomasa viva.

La característica principal de esta zona es la alta colonización por microalgas (planctónicas, epipélicas, episámicas, bentónicas, herpetobentónicas, epifíticas, perifíticas, metafiticas), macroalgas, briófitos, pteridófitos y macrófitas acuáticas; estas últimas son el elemento biótico principal en esta zona. Su tamaño es altamente variable en relación al del lago. Depende de la geomorfología de la cubeta y de las tasas de sedimentación y acumulación; por ello, en algunos casos, esta zona está poco desarrollada y a veces ausente; por ejemplo, en lagos de origen volcánico y en algunas represas y lagos pequeños (Figura 2.8).

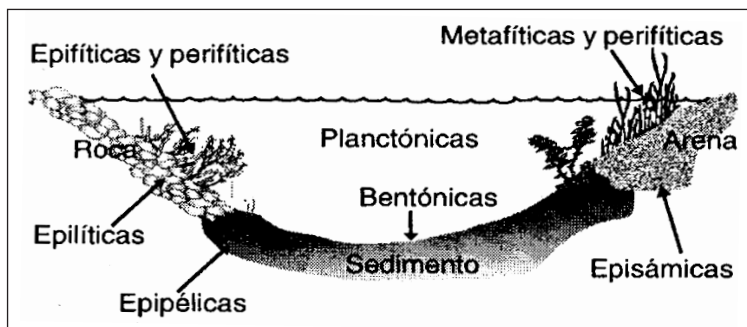


Figura 2.8. Principales comunidades algales asociadas a distintos hábitats de aguas dulces. Fuente: Wetzel (1983).

Como la mayoría de lagos del mundo son pequeños y rasos, la zona litoral ocupa una porción considerable de los mismos y juega un importante papel en su funcionamiento. Puede variar de año en año y durante el ciclo anual por las fluctuaciones del nivel del agua.

Fuentes de detritos en la zona litoral

Los herbívoros y los carnívoros contribuyen con detritos en forma de materia fecal. Los organismos muertos, cuyos datos son más fácilmente obtenibles para vegetación emergente que para la sumergida y que para las algas y animales, son también una fuente importante de detritos en esta zona.

La descomposición es una fuente importante de detritos disueltos; estudios en sacos sumergidos por 10 días mostraron que su velocidad varía desde 100%, en tejidos de moluscos, a menos del 1% en vegetación de tejidos duros (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Peso seco de la litera caída y cargas de nitrógeno y el fósforo que entran a tres lagos (entrada anual) (Fuente: Piezynska et al. 1984).

Lago	Kg/ha de superficie del lago			Kg/ha de superficie litoral		
	Peso seco	N	P	Peso seco	N	P
Mikojaskie	15.22	0.18	0.01	101.45	1.22	0.07
Majcz W.	10.34	0.12	0.01	24.32	0.29	0.02
Glebokie	37.84	0.45	0.03	194.57	2.34	0.14

Las menores tasas de descomposición corresponden a la litera de la zona litoral. Se conoce poco sobre la tasa de descomposición del material orgánico particulado y el material disuelto del mismo tipo en diferentes ambientes. La tasa de descomposición afecta el tamaño, la estructura, la composición química y el número y tipo de microorganismos asociados a los detritos. Como ya se mencionó, los detritos juegan un papel importante en la formación de las zonas litoral y costera debido a su acumulación y a la presencia de biomasa en pie muerta (Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Tasas de descomposición de varios organismos.

Porcentaje de pérdidas del peso seco después de 10 días de exposición *in situ*.

Material	% de pérdida de peso	
	Media	Rango
<i>Phragmites australis</i> (tallos)	< 1	
<i>Alnus</i> sp.	16	10-21
<i>Phragmites australis</i> (hojas)	18	9-23

Material	% de pérdida de peso	
<i>Salix</i> sp.	20	12-29
<i>Chara rudis</i>	25	10-32
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	30	16-43
<i>Potamogeton lucens</i>	33	15-40
<i>Asellus aquaticus</i>	80	77-86
<i>Lymnaea</i> sp.	82	78-87
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	86	82-90
<i>Cladophora glomerata</i>	87	80-100
<i>Gloetrichia echinulata</i>	90	88-100
<i>Dreissena polymorpha</i>	94	90-100

Igualmente son importantes en la formación del sedimento, sobre todo los detritos finos. La biomasa en pie muerta juega un papel similar al de las plantas vivas como sustrato del perifiton, como protección contra las olas y como barrera para otro tipo de materiales. La mayor parte del fondo está cubierto por detritos vegetales alóctonos en distintos estados de descomposición (Pérez-Rojas *et al.*, 1999). (<http://scholar.google.com.co/scholar?q=sedimentos+perez+rojas+et+al>) (Fig. 2.9).



Figura 2.9. Distribución de sedimentos en función de su origen, fuente de procedencia y grado de descomposición.

Fuente: Pérez-Rojas *et al.* (1999).

En la zona ecotónica se presenta variabilidad estacional en la entrada de detritos, así como en su tasa de descomposición; ocurren además cambios en la acción del oleaje y el nivel del agua. Todos estos sucesos conducen a que en diferentes periodos el fondo esté o no cubierto por una gruesa capa de detritos.

Las características físicas y químicas de las zonas costera y litoral están determinadas por factores tales como la naturaleza de las áreas circundantes del lago, la química del agua, la exposición a las olas, la precipitación atmosférica, los vientos, etc. Dado que la eutrofización produce un incremento en la biomasa fitoplanctónica, pero una disminución en la biomasa y cobertura de macrófitas de la zona litoral, existe la hipótesis de que cuando el lago recibe una carga incrementada de nutrientes se aumenta el crecimiento de todos los productores hasta un punto en que la luz llega a ser limitante. La baja penetración de la luz está asociada con la intensa producción de fitoplancton; por lo tanto, la limitación lumínica produce una disminución de las macrófitas sumergidas y el perifiton asociado. Como la luz no es un factor limitante para las plantas emergentes, entonces éstas y las algas asociadas crecen profusamente (Figura 2.10).

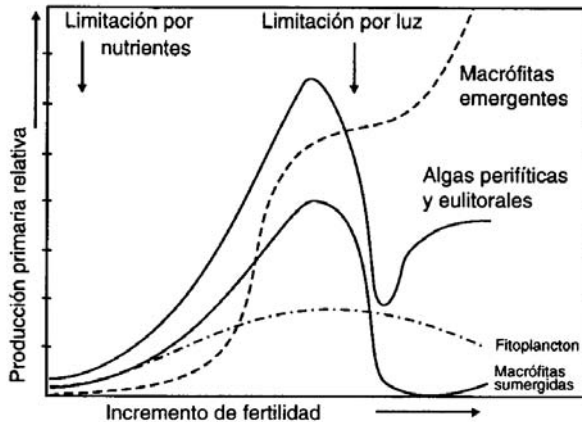


Figura. 2.10. Esquema generalizado de las relaciones entre la producción primaria de las macrófitas emergentes y sumergidas, las algas perifíticas y eulitorales y el fitoplancton en un lago hipotético con fertilidad aumentada.

Fuente: Wetzel y Hough (1973).

Región limnética o pelágica

Está presente en casi todos los ecosistemas acuáticos. Sus comunidades características son el plancton (bacterias, algas, hongos e invertebrados) y el necton (peces principalmente). Está conformada por:

1) la zona trofогénica, dividida a su vez en fótica o eufótica, donde se lleva a cabo la producción primaria; 2) la zona de compensación, donde la producción es igual al consumo y 3) la zona trofолítica o afótica en la que ocurre consumo y mineralización de la materia orgánica. Con base en un fraccionamiento simple, Carmouze (1994) divide esta zona en los compartimientos siguientes:

1. El del C, N y P orgánicos disueltos simbolizados por COD, NOD y POD. Incluyen bacterioplancton, moléculas complejas (sustancias húmicas) que representan material coloidal, así como moléculas simples (carbohidratos, aminoácidos) verdaderamente disueltas.
2. El compartimiento del C, N, y P inorgánicos disueltos, simbolizados por CID, NID, PID. El CID está constituido por CO_2 libre, HCO_3^- y CO_3^{2-} ; el NID por NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- y N_2 disuelto. Aunque el N_2 es la forma más importante cuantitativamente, no se tiene en cuenta porque no participa en los procesos biológicos. El PID está conformado por H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-} .
3. El del C, N y P orgánicos particulados (COP, NOP, POP). Corresponde a la biomasa de los organismos y los detritos en suspensión. En estos compartimientos, el material recogido depende de la técnica de muestreo. Para ello, las botellas muestreadoras son impropias ya que no recogen organismos que poseen mayor capacidad de fuga de algunos organismos como el zooplancton. Por tanto, se debe resaltar que una gran parte de organismos pelágicos no está incluida en la muestra. Esta división hecha con base en un fraccionamiento simple consiste en separar dos fracciones: una mayor de $0.45 \mu\text{m}$, que es el material convencionalmente llamado particulado. Una menor de $0.45 \mu\text{m}$, que es el material conocido como disuelto. Ambos pueden determinarse usando filtros Whatman GF/C o equivalentes con poros de $0.45 \mu\text{m}$.

El fraccionamiento simple justifica una discontinuidad que no existe en la separación de material particulado y disuelto. Por el contrario, existe una progresión entre la transición del material particulado en suspensión y el material verdaderamente disuelto. Por lo tanto, la separación arbitraria de $0.45 \mu\text{m}$ es impropia, pues una gran parte del material coloidal pasa en la fracción que se denomina disuelta. Esta figura se observa una superposición de material vivo y no vivo, organismos autótrofos y heterótrofos y compuestos químicos de propiedades funcionales distintas, lo cual se debe a la dificultad de agrupar organismos o material no vivo, orgánico o inorgánico en compartimientos distintos que aseguren un papel funcional bien definido dentro del ecosistema. Sin embargo, a pesar de esa limitación, obviamente se obtiene una distribución más detallada de los elementos C, N y P dentro del ecosistema a través de la multiplicación de los

compartimientos, lo que permite, sobre todo, relacionar de manera más estrecha las estructuras biogeoquímica y biológica del sistema. (Fig. 2.11).

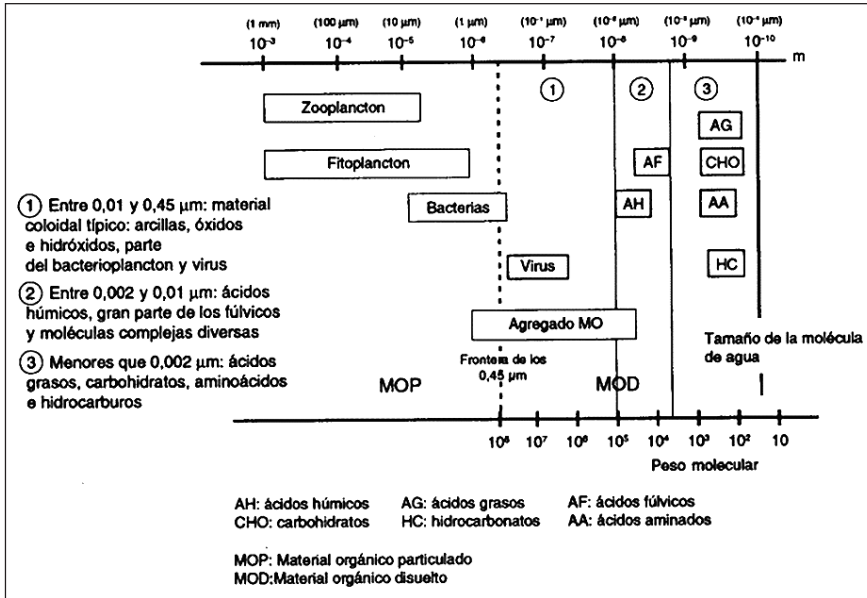


Figura 2.11. Distribución por tamaños de material orgánico menor de 1 mm en un ecosistema acuático.

Fuente: Carmouze (1994).

En lo que respecta al material particulado, muestreos realizados con el uso de redes o por succión mediante bombas, ofrecen la posibilidad de considerar los compartimientos que faltan para abarcar el estudio de la mayor parte de la comunidad pelágica planctónica. Para ello, se escogen los intervalos de separación, de modo que se agrupen de la mejor manera posible organismos que presenten papeles funcionales similares. Dicha escogencia se basa en observaciones al microscopio o al estereoscopio; por ejemplo, un fraccionamiento hecho con redes de 200, 75 y 25 μm permitiría aislar tres fracciones: $> 250 \mu\text{m}$, $75\text{-}200 \mu\text{m}$ y $25\text{-}75 \mu\text{m}$. La primera comprende principalmente larvas mayores de crustáceos y copépodos; la segunda nauplios, rotíferos, diatomeas, dinoflagelados, protozoarios; y la tercera, algunos rotíferos, protozoarios, diatomeas, y fitoflagelados. Todas las fracciones incluyen además material detrítico.

El plancton de la red de 25 μm puede fraccionarse aún en dos fracciones, pasándolo por filtros de 0.5 y 3.0 μm . La fracción entre 3 y 25 μm representará el nanoplancton; la fracción entre 0.5 y 3 μm el picoplancton; y aquella mayor de 0.5 μm estará conformada por bacterias y algunas cianoprocaritas.

Región profunda o bental

Es una región que se caracteriza por la ausencia de organismos fototróficos, por lo que es una zona totalmente dependiente de la producción de materia orgánica en las regiones litoral y limnética. Sus comunidades principales son los macroinvertebrados acuáticos cuya diversidad y densidad dependen de la concentración de alimento disponible y de la concentración de oxígeno. Predominan entonces los consumidores (producción secundaria) y descomponedores (producción terciaria).

Los consumidores transforman la materia orgánica utilizando la energía de los enlaces químicos de las macromoléculas. Los descomponedores, principalmente bacterias, reciclan nutrientes transformándolos en una forma aprovechable para los productores. La concentración de bacterias, dependerá de la concentración de alimentos.

División del sedimento superficial: Según Carmouze (1994) en la capa de sedimento superficial se diferencian comúnmente:

1. Los compartimientos del C, N y P orgánicos e inorgánicos disueltos en las aguas intersticiales, similares a los de la columna de agua libre.
2. Los compartimientos del C, N y P orgánicos particulados, representados por la biomasa de organismos bentónicos y el material detrítico sedimentado. El contenido de este compartimiento, así como el del compartimiento correspondiente en la columna de agua, dependen del método de muestreo. En general, el muestreo es hecho de tal manera que la biomasa se limita a la de las algas y los microorganismos, excluyendo los organismos bentónicos de tamaños inferiores. Cuando el sedimento es colonizado por macrófitas y/o macroalgas, se deben prever compartimientos adicionales de C, N y P relacionados con esta biomasa.

La definición de compartimientos representando las formas inorgánicas de N y P asociadas al material arcillo-orgánico (en el orden de NH_4^+ y PO_4^{-3}), presenta un interés evidente en la medida en que estos compartimientos actúan como una reserva tapón de nutrientes para la columna de agua. De un lado amortiguan los incrementos de nutrientes en el medio, oriundos de los aportes directos y/o la descomposición de la materia orgánica, secuestrando una parte de ellos; y de otro lado compensan los déficits de nutrientes en periodos de alta demanda biológica, liberando parte de estas formas secuestradas. Todos los compartimientos analíticos anteriores, según Carmouze (1994), son una representación desde un punto de vista biogeoquímico (Fig. 2.12).

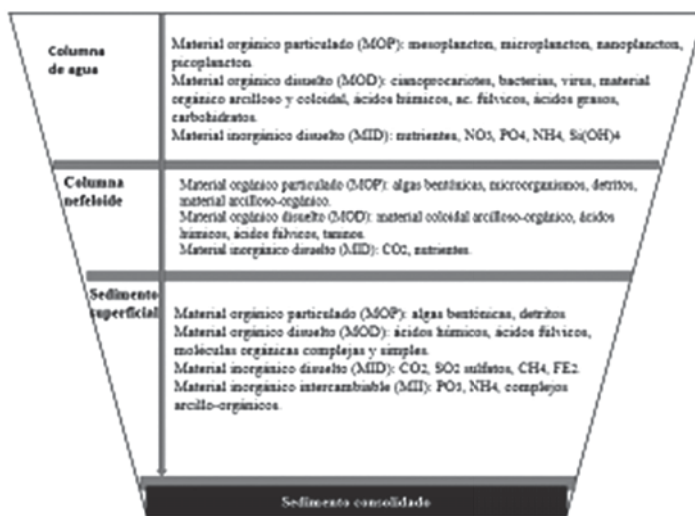


Figura 2.12. Compartimentos para las regiones limnéticas nefeloide y del sedimento superficial en un lago.

Fuente: modificado de Carmouze, 1994).

El material inorgánico intercambiable (MIT) está constituido por formas iónicas como el amonio y el fósforo soluble reactivo que pueden sustituir a otros iones en el material órgano-arcilloso.

La camada nefeloide está en contacto con el sedimento y con el propio sedimento superficial. Los dos últimos compartimentos pueden tener una gran participación en los ciclos biogeoquímicos, principalmente en los sistemas rasos.

Evolución estructural del ecosistema y circulación de la materia

Hay dos tipos de dinámica: una que se refiere a la evolución estructural del ecosistema, que es una dinámica externa y otra, una dinámica interna, que se refiere a la circulación de la materia a través de los diversos compartimentos, especificada por las tasas de reposición en cada uno de ellos (Carmouze 1994).

Dinámica externa. El tamaño de un compartimento cambia continuamente, controlado por el balance de los flujos de entrada y salida de los propios elementos constitutivos en sus fronteras. Conforme los flujos de entrada superan o no a los flujos de salida, el tamaño (o el contenido) del compartimento aumenta o disminuye. Cuando los flujos de salida contrabalancean los flujos de entrada, el tamaño del compartimento se mantiene constante en el tiempo, a pesar de estar su contenido en continua renovación. En este caso, se dice que el compartimento del

sistema se encuentra en estado de equilibrio dinámico o estado estacionario. Fuera de este equilibrio, el contenido aumenta o disminuye en función del balance neto de los diversos flujos actuantes.

El propio ecosistema, definido por el conjunto de compartimientos, es caracterizado por un régimen de circulación permanente de materia, o por un estado estacionario cuando todos los compartimientos se encuentran simultáneamente en equilibrio dinámico.

Lo anteriormente expresado constituye una situación teórica, pues el ecosistema difícilmente se mantiene en este estado de equilibrio dinámico por mucho tiempo; por el contrario, evoluciona continuamente debido a un permanente desequilibrio entre los flujos de entrada y salida (Carmouze 1994).

Dinámica interna. La circulación de materia, se superpone a otra que ocurre dentro de cada compartimiento y que corresponde a su dinámica interna. Se define por la razón entre el contenido del compartimiento y la suma de sus flujos de entrada (o de salida). La cuantificación de esta razón, que representa la tasa de reposición de materia del compartimiento, es complicada en la mayoría de los casos, pues el aislamiento de un compartimiento es difícilmente realizable. Se deben utilizar técnicas experimentales y escoger un tiempo de experimentación suficientemente corto para evitar alteraciones en las características del compartimiento. En la práctica, los dispositivos experimentales aíslan porciones del ecosistema que contienen varios compartimientos indisociables.

Es más fácil determinar la contribución de un mismo proceso (una actividad biológica bien definida) en la circulación de los elementos biogénicos a través de varios compartimientos que a través de uno solo. Tres tipos de métodos, químico, isotópico y bioquímico (o enzimático), son usados comúnmente para evaluar los flujos derivados de las actividades biológicas (Carmouze 1994).

Factores abióticos

Penetración de la luz solar

Bajo este término se designan todos aquellos factores ambientales que influyen en la estabilidad y productividad de los ecosistemas acuáticos. La luz que llega a la superficie del agua penetra en ella diferencialmente, de acuerdo con la longitud de onda absorbida. La luz visible se encuentra entre longitudes de onda de 380 nm y 700 nm, aproximadamente. Las longitudes de onda de mayor penetración en el agua son la azul y la verde; por eso, a medida que se desciende en el agua el color

cambia de blanco a azul verdoso. El efecto abiótico más importante de la absorción de la luz en el agua es el calentamiento y el efecto biótico más importante es la fotosíntesis. (Fig. 2.13).

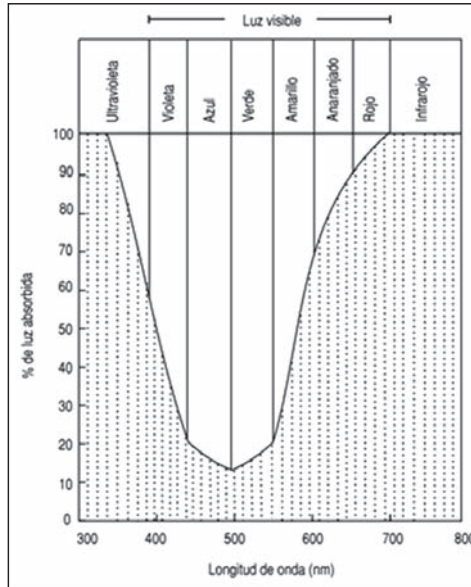


Figura 2.13. Absorción de la luz en una columna de 10 m de agua pura y la penetración deferencial de las distintas longitudes de onda.

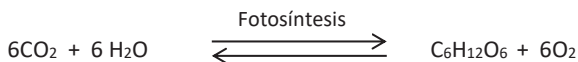
Fuente: Weil1970: modificado de Chapman, 1973.

Existe una profundidad a la cual la luz que llega al ecosistema permite que la tasa de producción sea igual a la de la respiración; éste se llama nivel de compensación. Por encima de este nivel se encuentran los productores y por debajo los consumidores.

Gases disueltos en el agua

El oxígeno y el dióxido de carbono son los gases más importantes en el agua: el primero es producto de la fotosíntesis y el segundo, de la respiración. Ambos son esenciales para que haya un adecuado balance en el metabolismo global del ecosistema.

La reacción de la fotosíntesis es el inverso de la respiración:



Esta reacción resume la síntesis y el mantenimiento de la materia viva sobre la tierra. Un exceso de fotosíntesis sobre satura de oxígeno el sistema acuático provocando un agotamiento del dióxido de carbono y un aumento del pH en el agua. Cuando esto ocurre durante el día, se presenta normalmente un agotamiento del oxígeno durante la noche, con un consecuente incremento de dióxido de carbono y una baja de pH debido al exceso de respiración. Una actividad biológica de esta naturaleza cambia drásticamente la química del agua y es propia de un ecosistema que ha perdido su equilibrio, debido a la eutrofización o enriquecimiento con materia orgánica (Fig. 2.14).

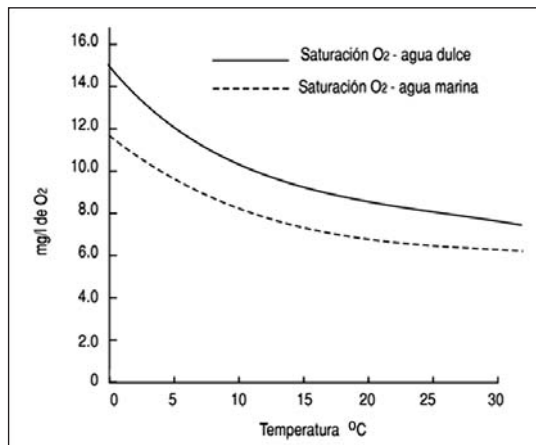


Figura 2.14. Curvas de saturación de oxígeno a diferentes temperaturas en agua dulce y marina.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

Las variaciones drásticas de O₂ y CO₂ en el ciclo día-noche, traen como consecuencia una fuerte reducción de especies y un incremento de su productividad. Esto es conveniente para un lago dedicado a la acuicultura, pero inadecuado para el mantenimiento de la estabilidad y la diversidad en un lago natural, o para el adecuado manejo de embalses destinados a la generación hidroeléctrica.

El oxígeno: constituye el 21% de la atmósfera y se encuentra disuelto en el agua entre 7,0 y 9,0 mg.l⁻¹. Su punto de saturación se encuentra próximo a los 10 mg.l⁻¹. La concentración en el agua varía con la temperatura y la salinidad. El agua dulce alcanza saturaciones hasta de 14,0 mg.l⁻¹ cuando la temperatura es de 0°C. En el agua de mar los puntos de saturación son menores (Fig. 2.15).

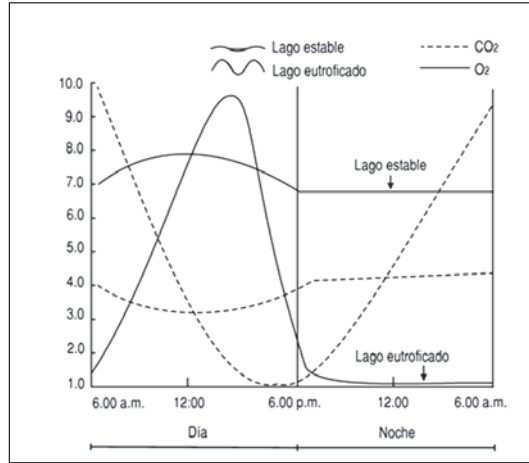
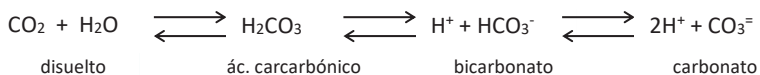


Figura 2.15. Variación de concentraciones de O₂ y CO₂ en el ciclo día noche en un lago oligotrófico y otro eutrófico.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

El oxígeno se difunde muy lentamente en el agua y si no fuera por los procesos de mezcla de las capas de agua superficiales y profundas, debido al viento y a los cambios de densidad en el agua, el oxígeno por debajo de la zona eufótica (fotosintética) sería cercano a cero.

El dióxido de carbono: la presencia del dióxido de carbono en el agua proviene de la respiración y la oxidación de la materia orgánica. Debido a que el CO₂ en el agua desencadena una serie de reacciones químicas, la variación en su concentración produce cambios en el pH, los cuales, en un medio estable, mantienen la capacidad buffer en el agua; pero cuando el medio está alterado, los cambios de pH pueden ser limitantes para muchas especies. Las reacciones básicas que ocurren en el agua con el CO₂ son las siguientes



Como puede observarse, la reacción es reversible, lo que implica la acción buffer en el agua. Otros gases presentes en el agua son el nitrógeno, el metano y el ácido sulfhídrico. Sobre ellos se hablará en capítulos posteriores.

Sólidos disueltos en el agua

Bajo este nombre se agrupan todos los iones que se encuentran presentes en el agua como son cloruros, sulfatos, bicarbonatos, nitratos, fosfatos y sílice, dentro

de los más representativos. Las concentraciones son muy variables bien sea por la influencia ejercida por la naturaleza del sustrato o por efectos de la contaminación doméstica e industrial producida por el hombre. En las áreas industriales, el aire se contamina con óxidos de azufre y de nitrógeno, con fluoruros y otras sustancias, las cuales sirven de núcleo para la formación de gotas de agua que al caer en forma de lluvia alteran la constitución química del agua. La lluvia ácida en ciertas regiones altamente industrializadas es un ejemplo de ello.

Las lluvias también erosionan el terreno y arrastran consigo variedad de iones que incrementan su concentración en el agua. Las aguas subterráneas son igualmente una fuente importante de iones para los ecosistemas acuáticos, dentro de los cuales están los carbonatos, sales disueltas de las rocas y el sílice (SiO_2).

Los nutrientes (nitratos y fosfatos, principalmente) son responsables de la productividad primaria. Su fuente natural es la descomposición de la materia orgánica, la cual al mineralizarse pone de nuevo estos iones a disposición de las plantas y las algas. La contaminación con desechos domésticos y agrícolas son la fuente principal de nutrientes en muchas áreas y son la causa más importante de eutrofización en ríos, lagos y embalses, con el consecuente problema de manejo de los mismos. La eutrofización causa graves problemas de desoxigenación en el fondo y acelera el proceso de extinción de los lagos.

Un incremento de sólidos disueltos en el agua, especialmente los cloruros, aumenta la salinidad, causando graves problemas de osmorregulación para la mayoría de los organismos acuáticos. Una elevada concentración de sales en el agua está siempre asociada a una baja diversidad de organismos. La determinación de la conductividad eléctrica en el agua es una medida de la cantidad de sólidos disueltos, por lo que su medición es de suma utilidad cuando se está evaluando la calidad de un ambiente acuático. Los valores normales de conductividad están entre los 30 y 60 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (o $\mu\text{mhos}\cdot\text{cm}^{-1}$). Resultados por debajo de estos valores indican oligotrofia o baja producción, y valores por encima indican eutrofia o alta producción.

El azufre es un elemento abundante en el agua, pero cuando escasea puede ser un factor limitante para la síntesis de ciertas proteínas que lo incorporan en sus moléculas.

El calcio es indispensable para la formación de conchas y huesos, pero por lo regular no es un factor limitante en el agua. El magnesio, por su parte, es importante para la formación de la molécula de clorofila. El calcio y el magnesio determinan la dureza del agua y valores por debajo de los 10 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ indican baja productividad; entre 10 y 25 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ media y mayor de 25 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$, alta (Ohle,

1934). El sílice (SiO_2) hace parte de las frústulas de las diatomeas, por lo que bajas concentraciones de este compuesto pueden incidir fuertemente en una baja de la productividad primaria en los ecosistemas acuáticos.

El hierro es un elemento indispensable para la formación de hemoglobina en los animales superiores. Sin embargo, su presencia en el agua causa graves problemas de corrosión en tuberías y maquinaria de las centrales hidroeléctricas cuando el agua se torna anóxica.

Factores bióticos

La parte biótica o viva del ecosistema está constituida por todos los organismos que en él viven. Estos se dividen en tres grandes grupos: a) los productores o fotosintetizadores constituidos por las algas, ciertas bacterias y las plantas acuáticas; b) los consumidores, a los cuales pertenecen todos los animales acuáticos desde los protozoos hasta los vertebrados superiores (principalmente peces) y c) los descomponedores o mineralizadores de la materia orgánica, a los cuales pertenecen los hongos y bacterias acuáticas. La acción conjunta de estos tres grupos de organismos determina la productividad y el balance ecológico del ecosistema acuático (Fig. 2.16).

La distribución de la vida en los ecosistemas acuáticos no es uniforme. Existen varias formas o estilos de vida, cada uno relacionado con el lugar (hábitat) en el cual se vive y la función (nicho) que en él se desempeña.

Existe una terminología propia para cada lugar que ocupan los organismos en el ecosistema acuático, ya sea que los organismos floten en el agua, se desplacen dentro o encima de ella o vivan sobre el fondo o enterrados en él.

Plancton: son organismos microscópicos, animales y vegetales, que por su tamaño simplemente flotan en el agua y se mueven a merced de la corriente. El término plancton viene del griego y significa “errante”. El plancton de origen vegetal o fitoplancton es el responsable de la mayor parte de la productividad primaria en los lagos. Es pues, la puerta de entrada de la energía lumínica al ecosistema, donde gracias a la fotosíntesis se convierte en energía química, representada por la síntesis de carbohidratos, proteínas y grasas. El zooplancton por su parte, está constituido por animales microscópicos, como protozoos, rotíferos y microcrustáceos, los cuales por lo regular se alimentan de algas, iniciándose así la formación de cadenas alimenticias, base de la productividad secundaria en los ecosistemas acuáticos. Existe además el bacterioplancton conformado principalmente por bacterias.

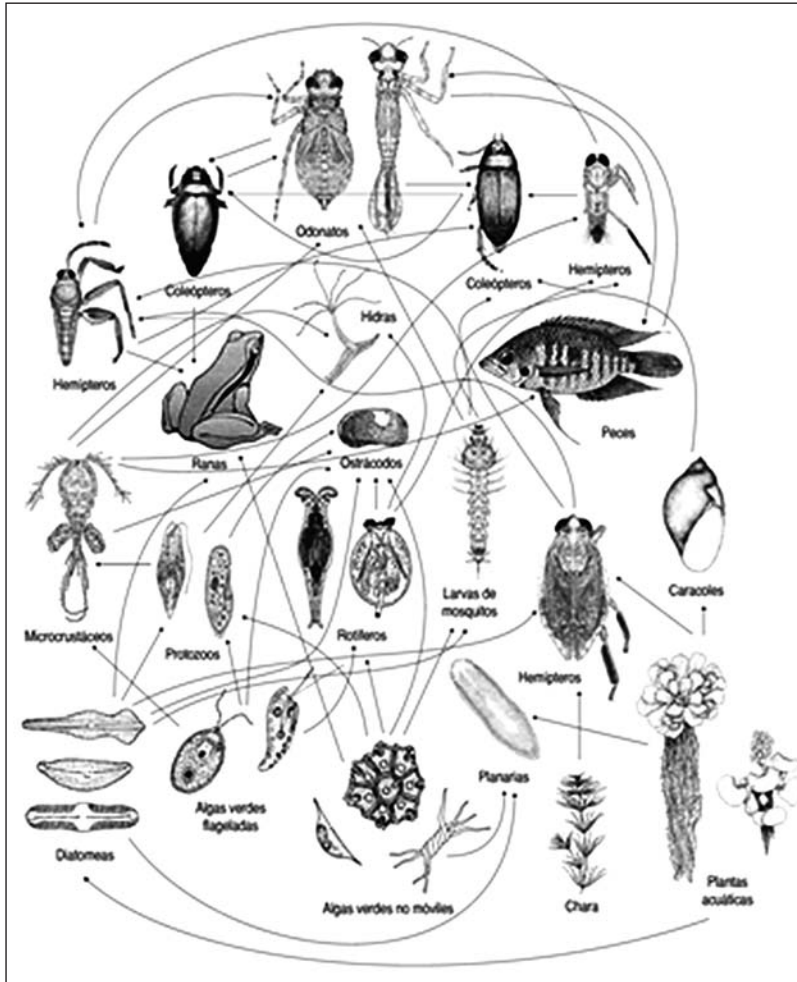


Figura 2.16. Trama alimenticia medianamente compleja en un lago. Las flechas indican la dirección del flujo.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

Necton: pertenecen a este grupo los organismos suficientemente grandes que pueden nadar libremente en el agua, aun en contra de la corriente. Dentro de éstos se encuentran los peces y ciertos insectos nadadores.

Neuston: son organismos como bacterias, algas, protozoos, hongos e invertebrados que viven en la interfase aire-agua. Los más representativos son los insectos “patinadores” (hemípteros), los cuales permanecen siempre en la superficie del agua, por lo que reciben el nombre de epineuston. Otros insectos como los escarabajos “buceadores” y los nadadores de “espaldas” (hemípteros),

pueden también nadar por un tiempo dentro del agua, por lo que reciben el nombre de hiponeuston. Estos organismos son abundantes en lagos y remansos de los ríos pero no en aguas rápidas.

Pleuston: comunidad conformada por macroorganismos que caminan y nadan en la superficie, entre los cuales se encuentran larvas de dípteros, coleópteros y hemípteros; y plantas flotantes móviles como *Lemna*, *Salvinia* y *Eichhornia*.

Bentos: el bentos incluye todos aquellos organismos que viven en el fondo de los ecosistemas acuáticos. El fondo ofrece una gran variedad de hábitats lo que se refleja en la gran diversidad de organismos que allí viven. La zona del litoral es la que mayor diversidad de hábitats ofrece. A medida que se va llegando a las zonas más profundas donde escasean el alimento y el oxígeno, la fauna béntica se va reduciendo en diversidad. Además, los fondos de los lagos, por su naturaleza fangosa, no ofrecen un sustrato adecuado para el desarrollo de la fauna béntica.

Los principales representantes de la fauna béntica son los turbelarios, los anélidos, los insectos, crustáceos y moluscos. Todos estos organismos, junto con el necton, el neuston y el plancton constituyen complejas tramas alimenticias que son la base de la productividad acuática

Metabolismo del ecosistema acuático

Dado que los organismos y el propio ecosistema son estructuras lejos del equilibrio dinámico; por lo tanto, deben luchar contra la segunda ley de la termodinámica, que expresa que todo sistema tiene la tendencia universal a pasar de un estado de mayor organización (menor entropía) a otro de menor organización (mayor entropía). Para contrarrestar el desorden los organismos precisan de un aporte constante de energía: en el mundo biológico esta forma es la energía química.

Para Odum (1971) el metabolismo se refiere al estudio de la estructura y función del ecosistema o sea, el estudio de la comunidad y su función. Para Carmouze (1994) es el estudio de la evolución continua de la producción de materia orgánica mediante fotosíntesis y biosíntesis, y de la mineralización de la misma a través de los procesos de respiración y fermentación. Es en definitiva, el metabolismo emergente de la suma de los diversos metabolismos de las comunidades que constituyen la biota. Según este último autor, en el día los procesos de producción de materia orgánica predominan sobre los procesos de mineralización, en la noche, ocurre lo contrario. En un ciclo anual, se presenta una alternancia estacional de periodos de autotrofia y heterotrofia; sin embargo, el balance anual no siempre es equilibrado (Fig. 2.17).

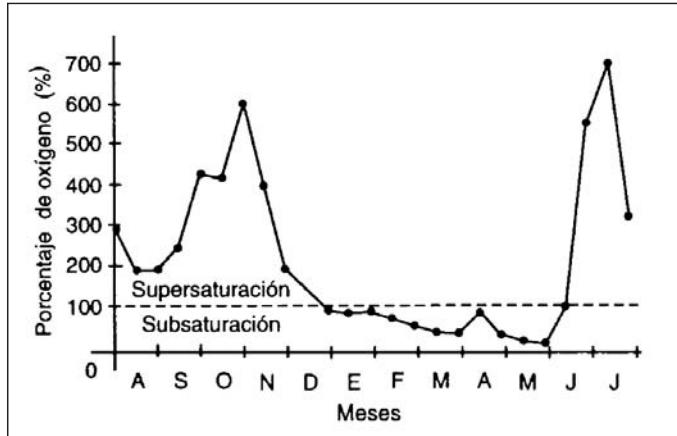


Figura 2.17. Evolución temporal de los períodos de autotrofia y heterotrofia en un lago hipotético.

Fuente: Carmouze (1994).

Un ecosistema autotrófico es aquel en el que la producción es mayor que la mineralización; por lo tanto, presenta una producción neta de materia orgánica. Además, no requiere de contribución externa de materia orgánica para mantenerse ni de una fuente alóctona de nutrientes. Se comporta entonces como un importador y secuestrador de nutrientes y un acumulador y exportador de materia orgánica. En él, hay consumo de CO_2 y liberación de O_2 (Carmouze 1994).

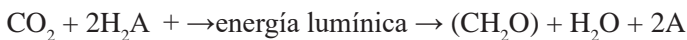
En el ecosistema heterotrófico predomina la mineralización sobre la producción; por ello, existe una mineralización neta. Este sistema, requiere contribuciones alóctonas de materia orgánica para subsistir, aunque no es obligatoria una fuente de nutrientes. El sistema se puede considerar un lugar de autodepuración de materia orgánica y un exportador de nutrientes. En él hay consumo de O_2 y liberación de CO_2 (Carmouze 1994).

Carmouze (1994) considera que el CO_2 es el mejor indicador del metabolismo del ecosistema por ser el precursor de la fotosíntesis y el producto final de la degradación de materia orgánica. Pero las producciones y eliminaciones de CO_2 (por fotosíntesis y respiración) no pueden ser evaluadas a través del CO_2 disuelto, sino a través del CO_2 total, es decir, la suma de todas las formas carbonatadas inorgánicas disueltas. La unidad básica de medición es el día y se expresa como variación diurna o nictemeral. Pueden evaluarse entonces las tasas de producción neta (autotrofia) por la disminución de la concentración de CO_2 o por el aumento de la concentración de O_2 ; y viceversa para la mineralización neta.

Etapas del metabolismo acuático

Producción. Realizada por todos los organismos que sintetizan materia orgánica: algas, macrófitas y bacterias. Una parte de lo producido es gastado para mantenimiento del propio metabolismo (producción primaria bruta). Otra parte es transformada en biomasa (producción primaria neta o líquida). Este último tipo es la fuente de energía alimentaria para todo el sistema. La materia orgánica son todos aquellos residuos provenientes de animales y vegetales (o cualquier otro ser viviente) que sufrieron descomposición a tal punto que el material original no se reconoce más.

Los productores primarios fotoautotróficos son los que usan energía solar para sintetizar materia orgánica; por ejemplo, sulfobacterias, algas y plantas acuáticas. Los productores primarios quimioautotróficos usan energía de las reacciones de oxidación para sintetizar materia orgánica; pertenecen a ellos las bacterias nitrificantes, algunas sulfobacterias (*Beggiatoa* y *Thiothrix*) y los halobacterias. Estos últimos organismos pueden ser aeróbicos o anaeróbicos. Entre los anaeróbicos se encuentran las bacterias verdes del tipo *Chlorobium*, las cuales durante su fotosíntesis jamás liberan oxígeno, pues es un veneno para aquellos organismos estrictamente anaeróbicos.



H_2A representa agua o alguna sustancia de la cual se puedan retirar electrones, como sulfuro de hidrógeno, hidrógeno libre y otros compuestos que usan las bacterias fotosintéticas.

Consumo. Durante este proceso, los organismos obtienen energía directa o indirectamente a partir de materia orgánica sintetizada por productores primarios foto o quimioautotróficos. Se distinguen: 1) herbívoros, también consumidores primarios; entre ellos están el zooplankton, los peces y los insectos acuáticos; 2) consumidores secundarios o carnívoros que son microcrustáceos planctónicos y peces; 3) detritívoros que son aquellos que consumen restos de animales y plantas.

El detrito se refiere a las pérdidas de carbono orgánico desde cualquier nivel trófico ocasionadas por factores diferentes a la depredación. Incluye materia orgánica disuelta y particulada (Wetzel 1981, 2001).

Descomposición. Es llevada a cabo por hongos y bacterias que llevan la materia orgánica hasta sales minerales y agua. La producción, el consumo y la descomposición son procesos integrados, no aislados y presentan un alto grado de dependencia. Mientras en los lagos eutróficos predomina la producción, en los

oligotróficos existe teóricamente un equilibrio entre producción y consumo de materia orgánica, lo cual indica un alto grado de madurez del ecosistema. En lagos de regiones tropicales predominan el consumo y la descomposición (Fig. 2.18).

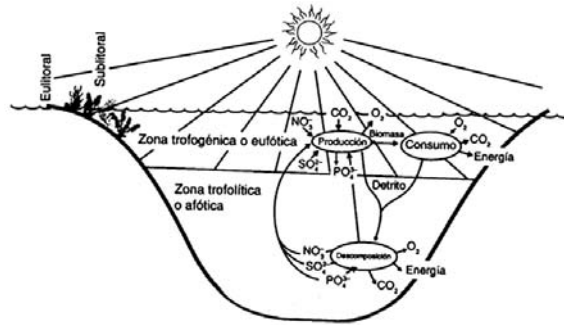


Figura 2.18. Principales etapas del metabolismo en un ecosistema acuático.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008).

Dinámica de las poblaciones y comunidades acuáticas

La población se define como un conjunto de organismos de la misma especie. El número de individuos por área o por volumen es un indicador de la abundancia de la población en un tiempo dado. El crecimiento de la población y su competencia por los recursos disponibles es un aspecto fundamental en la producción de los ecosistemas acuáticos.

El crecimiento de las poblaciones de organismos muy pequeños como, por ejemplo, bacterias, algas y protozoos puede ser muy rápido y llevarse a cabo en minutos o pocas horas. El tiempo (t) que requiere una población para doblar su número bajo condiciones ideales se expresa como el tiempo de generación (t_g). Para una población con crecimiento exponencial, la fórmula usada para obtener t_g es:

$$t_g = \log_e 2/r = 0.69/r$$

Sin embargo, las restricciones ambientales y competitivas limitan rápidamente el crecimiento de las poblaciones, bien sea por aumento de la mortalidad o disminución de la natalidad.

La constante de la ecuación anterior para la tasa de cambio poblacional es difícil de usar en el análisis del crecimiento competitivo entre poblaciones, debido a las diferencias en el tamaño de las mismas. Este problema se evita matemáticamente expresando el crecimiento de población por una constante exponencial, r . El cálculo de r de los datos de crecimiento de la población se hace obteniendo la diferencia

entre el logaritmo de los tamaños de las poblaciones al comienzo y al final del período de crecimiento considerado dividido por el período de tiempo durante el cual se realizaron las observaciones. La expresión matemática es:

$$r = (\log_e N_t - \log_e N_o) / (t - t_o)$$

La cual proviene de la ecuación integrada $N_t = N_o e^{rt}$

El factor r es una medida instantánea y relativa de la tasa del crecimiento de la población, en la cual la tasa de crecimiento se determina en cada intervalo de tiempo.

La variación temporal de la tasa de crecimiento de una población se puede representar en la ecuación logística, en la cual se incorpora un término para la capacidad intrínseca de una población para crecer y un término correspondiente a las limitaciones dependientes de la densidad y de la competencia por los recursos disponibles. Este tipo de crecimiento se expresa mediante la siguiente ecuación:

$$dN/dt = rN[K - (N/K)] = rN[1 - (N/K)]$$

El nivel superior, a partir del cual no puede darse más crecimiento se denomina asíntota superior de la curva, lo cual se conoce como capacidad de porte (K).

Los problemas relacionados con la dinámica del crecimiento de poblaciones son más complejos de lo que acaba de esbozarse y son muchas las variables que entran en juego. La competencia intra e interespecífica, la depredación, el parasitismo y la competencia por espacio y alimento, son entre otros, los factores que hacen complejo su entendimiento y manejo.

Para el limnólogo que se ocupa del manejo y productividad de los ecosistemas acuáticos, aprender a manejar estas variables es básico, pues de ello depende la obtención de un máximo rendimiento en programas de aprovechamiento de recursos hídricos naturales o programas de acuicultura intensivos. Mayor información sobre este tema puede consultarse en Hutchinson (1978), Odum (1983), Lampert y Sommer (1997), Gotteli (1998), Hastings (1997).

CAPÍTULO 3

Los humedales

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

Hasta finales de 1970 la caracterización, conservación y uso sostenible de los humedales había sido enfrentada de manera poco coherente y holística. La disponibilidad y calidad del recurso agua, usualmente se evaluaba solo en relación con la cobertura vegetal de las zonas de captación de dichas fuentes. Esta apreciación, dejaba por fuera al conjunto de ecosistemas conocidos como humedales. Con el fin de enfrentar esta problemática, se realizó en 1971 en Ramsar (Irán) la convención del mismo nombre (ratificada en Colombia por la Ley 357 de 1997), suscrita inicialmente por países de Europa y Asia. Al iniciarse la década pasada, la Corporación Internacional para el Estudio de los Humedales y las aves acuáticas (IWPB) hoy fusionada dentro de la organización Wetlands International (WI), emprendió acciones para ampliar la cobertura de la convención, fortalecida por la creación de la Organización No Gubernamental (ONG) Humedales para las Américas y del Programa de Humedales de la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN). Para 1990 cuatro países sudamericanos ya eran signatarios Ramsar y todos los restantes se adhirieron en los últimos siete años (Naranjo et al., 1998).

Existen varias definiciones sobre humedales, unas más precisas que otras, pero todas ellas muy similares y complementarias entre sí. La Convención de Ramsar los define como:

Extensión de marismas, pantanos y turberas o superficies cubiertas de agua, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda los seis metros.

Además, según esta Convención, forman parte de un humedal sus zonas ribereñas o costeras adyacentes, así como las islas o extensiones de agua marina de una profundidad superior a los seis metros cuando se encuentren dentro del humedal.

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groidan@une.net.co

2 Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

Considera también que los humedales son ecotonos o tierras de transición entre los sistemas acuáticos y terrestres donde el nivel del agua está en o cerca de la superficie.

Cowardin et al. (1979) consideran que:

“Los humedales comprenden áreas de marismas, pantanos, turberas, aguas naturales o artificiales, estancadas o en movimiento, ya sean dulces, salobres o saladas. Se incluyen dentro de los humedales los ambientes acuáticos cuya profundidad no exceda los seis metros”.

Según Bravo y Windevoxhel (1997), en una definición adoptada para Costa Rica:

“Los humedales son ecosistemas con dependencia de regímenes acuáticos, naturales o artificiales, permanentes o temporales, lénticos o lóuticos, dulces, salobres o salados, incluyendo las extensiones marinas hasta el límite posterior de fanerógamas marinas o arrecifes de coral o, en su ausencia, hasta seis metros de profundidad de marea baja”.

La Universidad de los Andes (1997) publica un documento sobre los humedales de Venezuela; se hace una descripción de los hábitats y de los organismos a ellos asociados. Rodríguez (1999) hace una síntesis de los humedales de Venezuela.

Los humedales naturales son sistemas de flujo que maximizan la sostenibilidad a largo plazo a expensas de la eficiencia. A su vez, los humedales construidos con control preciso de hidrología que prevenga los eventos raros de flujo estacional, son más predecibles y más eficientes.

Construir un humedal no es cuestión de abrir un hueco, llenarlo con agua y unas pocas plantas y dejarlo para otro proyecto. El diseño, construcción y restauración de un humedal necesita ser hecho en un sentido ecológico y de forma predictiva.

Las características ecológicas que un área debe cumplir para ser considerada como humedal son las siguientes (Bravo y Windevoxhel, 1997):

1) *Vegetación hidrófila* (vegetación asociada a medios acuáticos o semiacuáticos), 2) *suelos hídricos* (los que se desarrollan en condiciones de alta humedad, que puede llegar incluso al grado de saturación; presentan condiciones anaeróbicas en sus secciones superiores), y 3) *condición hídrica* (determinada por la influencia climática; ligada a ellas hay otras variables como los procesos geomorfológicos, topográficos y el material constituyente del suelo). Todos los humedales usualmente presentan abundancia estacional de agua que puede originarse por precipitación, inundación inusual, por agua de escorrentía superficial originada en la precipitación, descargas de agua del suelo o por mareas.

En algunos casos, dependiendo del sitio y el régimen climático que lo rijan, es posible no encontrar una o más de las tres características citadas; por ejemplo, suelos sin vegetación acuática, pues ésta se pierde durante los periodos de sequía. A veces, por la combinación de suelos y vegetación hidrófila, el agua en el humedal puede llegar a no percibirse a simple vista.

Los humedales cubren aproximadamente entre el 4 y el 6% del área de la tierra. Se hallan en todos los continentes, excepto en la Antártica, y en todos los climas desde los trópicos hasta las tundras. Por ello, están localizados en diversidad de áreas: en las áreas húmedas y frías como pantanos y tundras; a lo largo de ríos y corrientes como vegetación riparia estacionalmente inundada; en los deltas de los grandes ríos del mundo; a lo largo de las líneas costeras de las regiones tropical, subtropical y templada en marjales salados, planos pantanosos y marismas de mangle; en las regiones áridas como planicies saladas interiores, playas estacionales y lagunas temporales de invierno.

Según Bravo y Windevoxhel (1997) los límites o la zona de transición entre el área de humedal y otra que no lo es, se describen como: 1) El límite entre terrenos con predominio de cobertura vegetal hidrófila y terrenos con cobertura de vegetación no propia de ambientes acuáticos o semiacuáticos, 2) El límite entre suelos predominantemente hídricos y suelos no hídricos y 3) Cuando los terrenos presentan alguna condición hidrológica, pero se encuentran desprovistos de vegetación o suelo, los límites se determinan entre los terrenos que estén inundados o saturados durante algún periodo del año y aquellos que no presenten esta condición.

El geógrafo ruso Bazilevich et al. (1971) estimó que cerca del 6% del área total del mundo son humedales, es decir, más o menos 8.6 millones de km². Casi el 5% de esta área total se estima que se encuentra en las regiones tropical y subtropical. Mathew y Fung (1987) estimaron que era de 5.26 millones de km², con un mayor porcentaje en la zona boreal y un menor porcentaje en trópicos y subtropicos. Estos dos autores dividen los humedales en cinco tipos y estiman que cerca de la mitad de los mismos están en la zona boreal (50-70°N); 90% de los humedales en esta región fueron definidos como pantanos; al trópico le correspondería entonces cerca del 30%. Esta clasificación obedece más al papel de los humedales en los ciclos biogeoquímicos globales, especialmente en los llamados gases de invernadero.

Aselmann y Crutzen (1989) estiman que el área cubierta por humedales es de 5.6 millones de km², la mayoría de los cuales se encuentran en las regiones templadas. Estos autores dividen estos sistemas en cinco categorías en la que los

pantanos y marjales responden por el 60% de los humedales del mundo (3.35 millones de km²).

Algunos experimentos han mostrado que de entradas de 220-2100 g.m⁻².año⁻¹ de sedimentos, se retienen anualmente en un humedal entre el 88-98%. En contraste, en un humedal de ciprés alrededor de un río se estimó que a partir de una entrada de 15000 g.m⁻².año⁻¹ se depositaron cerca de 500 g.m⁻².año⁻¹ de sedimentos, equivalentes al 3% de retención.

La vegetación riparia retiene cerca del 4.5% del P que pasa sobre ella durante un evento de flujo (3.6 gP.m⁻².año⁻¹). El rango de retención de humedales construidos o naturales está entre 1-4 g.m⁻².año⁻¹. No existen diferencias significativas entre la retención de sedimentos y P entre humedales construidos y naturales (Figuras. 3.1 y 3.2).

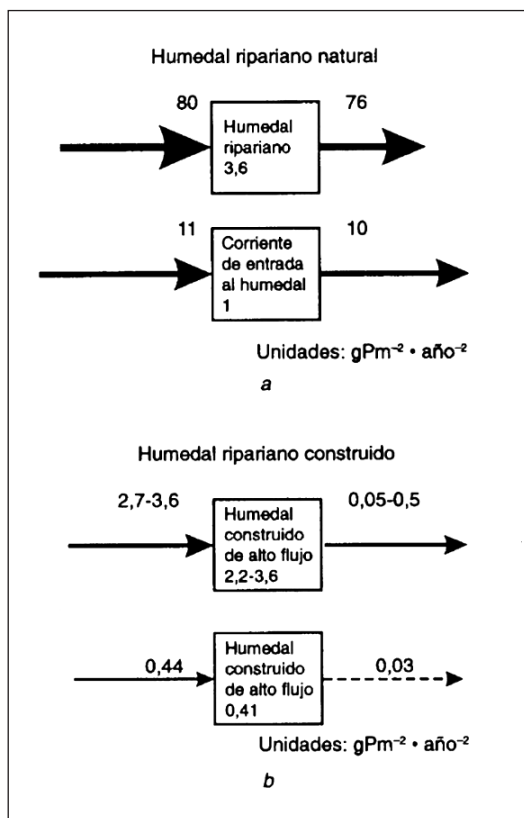


Figura 3.1. Comparación de entradas, salidas y retención neta de fósforo ($gPm^{-2}año^{-1}$). a. Humedal ripariano natural; b. humedal artificial.

Fuente: Mithsch (1994)

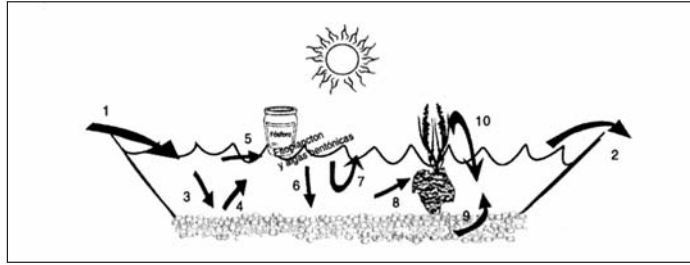


Figura 3.2. 1. Entrada aguas superficiales, subterráneas y precipitación, 2. Salida aguas superficiales, 3. Sedimentación materiales entrantes, 4. Resuspensión y liberación de fósforo desde los sedimentos, 5. Incorporación de fósforo por algas planctónicas y bentónicas, 6. Sedimentación por lo incorporado por algas planctónicas y bentónicas, 7. Reciclaje del fósforo para la columna de agua por algas planctónicas y bentónicas, 8. Incorporación del perifiton y posible uso por las macrofitas, 9. Incorporación por macrofitas, 10. Producción de detritos por macrofitas y perifiton.

Fuente: Mitsch (1994).

Humedales en Colombia

En Colombia existe una gran variedad de humedales distribuidos a lo largo de zonas costeras y de los ríos y en las altas montañas. En Colombia hay tantos nombres para los humedales como áreas de este ecosistema en el territorio, dentro de los cuales se encuentran morichal, playón, acequia, sabana, estero, manglar, turbera, madreveja, palmar, charco, laguna, ciénaga, guandal, igapó, caño. El 34% de los humedales en Colombia se encuentran en la Orinoquía. Se estima que cerca del 87% de la población colombiana habita zonas de humedales (Figura 3.3).



Figura 3.3. Visión general de los humedales en Colombia y en el mundo y su estado actual. (www.source=univytbm=ischyq=humedales+en+colombia)

Herrera (2016) analiza la presencia de seis humedales en Colombia de importancia mundial: estos son: 1) Ciénaga Grande de Santa Marta, sistema delta estuarino del río Magdalena, 2) Sistema lacustre de Chingaza, 3) Complejo de humedales de la laguna del Otún, 4) Delta del río Baudó, 5) Complejo de humedales de la estrella fluvial del Inírida y 6) Laguna de la Cocha. Por considerarlos sitios que merecen atención mundial, la Convención Ramsar tomó en cuenta las funciones ecológicas fundamentales de los humedales colombianos para regular los regímenes del ciclo del agua y ser hábitat de animales y plantas características, especialmente de aves acuáticas. Vio además que son fuente de agua dulce, contribuyen a la recarga de acuíferos, entre muchos otros servicios. Incluso mitigan el cambio climático. La Convención reconoció que los humedales “constituyen un gran valor económico, cultural, científico y recreativo, cuya pérdida sería irreparable”. Colombia tiene un registro de 31.702 **humedales**, que incluye cuerpos de agua inferiores a 25 hectáreas. El 92% de estos registros ya han sido identificados en el mapa de humedales (www.humedales+colombia+inventario) (Figura 3.4).



Readalyc. org

Figura 3.4. Mapa de Colombia donde se muestra las principales zonas de humedales. (www.mapas+humedales+colombia+imagenes)

La Ciénaga Grande de Santa Marta, al ser la laguna costera más grande de Colombia, sirve de refugio a más de 200 especies de aves, entre endémicas y migratorias. Además, alberga dos áreas marinas protegidas: el Santuario de Flora y Fauna Ciénaga Grande de Santa Marta y el Vía Parque Isla de Salamanca. Desafortunadamente en las últimas décadas la ciénaga ha sufrido una serie de impactos por taponamiento de algunas conexiones con el mar y por el ingreso de sedimentos provenientes de la Sierra Nevada de Santa Marta del río Magdalena. La Ciénaga también ha sufrido una gran devastación de los manglares (*Rhizophora mangle*) que rodean dicho ecosistema. La figura 3.5 muestra un pescador de ostras sacadas del fondo de la Ciénaga (Figura 3.5).



Figura 3.5. Ciénaga Grande de Santa Marta, fuente de pesca y de la ostra (*Crassostrea rhizophorae*) asociada a *Rhizophora mangle*. Foto: G.Roldán

Pese a su valor, los humedales enfrentan una serie de amenazas a su existencia: su sobreexplotación, la pérdida de agua, quemas, talas, contaminación tóxica, minería a gran escala, cultivos y ganadería a gran escala, carreteras que interrumpen el ciclo natural del agua el cambio climático, entre otros. ([https://aida-americas.org/es/blog/seis-humedales-colombianos-de-importancia-mundial-Héctor Herrera Santoyo](https://aida-americas.org/es/blog/seis-humedales-colombianos-de-importancia-mundial-Héctor_Herrera_Santoyo), julio 19 de 2016)

Humedales de la Amazonía

Se estima que alrededor del 30% de los siete millones de kilómetros cuadrados que componen la cuenca del río Amazonas, cumple con los criterios internacionales para la definición de humedales. La mayoría de los países que comparten la cuenca del Amazonas firmó la convención de Ramsar sobre los humedales de importancia, pero aún carecen de inventarios completos, sistemas de clasificación y planes de manejo (Junk *et.al*, (2011)

Los humedales varían considerablemente con respecto a la hidrología, el agua y fertilidad del suelo, cobertura vegetal, diversidad de plantas y especies animales y productividad primaria y secundaria. También juegan un papel importante en la hidrología y ciclos biogeoquímicos de la cuenca. Junk *et.al*, (2011) proponen un sistema de clasificación para grandes tipos de humedales amazónicos basado en factores climáticos, hidrológicos, hidroquímicos y botánicos. El esquema de clasificación divide los humedales naturales en un grupo con niveles de agua bastante estables y otro con niveles fluctuantes.

La clasificación presentada aquí debe considerarse como el primer paso de un sistema de clasificación más detallado. Para grandes complejos de humedales, la clasificación jerárquica individual requiere sistemas que consideren el complejo de humedales como una unidad de paisaje cuyos hábitats y organismos están interrelacionados (Junk *et.al*, 2011).

Junk (1980) discute las dificultades para el uso de terminologías adecuadas para definir un sistema tan complejo como el Amazonas, en el cual las fluctuaciones periódicas en el nivel del agua son tan grandes, que provocan condiciones que no corresponden ni a lagos, ni ríos ni pantanos. Wolfgang Junk trabajó inicialmente en el Instituto Max Planck de Limnología en Plön (Alemania) y desde 1980 ha estado trabajando en numerosos proyectos en la Amazonía brasilera con base en Manaus.

Función de los humedales

Los humedales intervienen en funciones físicas de regulación del ciclo hídrico superficial y de acuíferos, retención de sedimentos, control de erosión y estabilización microclimática. Intervienen también en funciones químicas como las de regulación de ciclos de nutrientes (retención, filtración y liberación), y descomposición de biomasa terrestre, así como en la retención de CO₂. Finalmente, se llevan a cabo en ellos funciones sociales, pues son sistemas productores de recursos hidrobiológicos y de soporte para la acuicultura que conforman la base de las economías extractivas, la pesca artesanal, la caza, la recolección, el pastoreo y la agricultura en épocas de estiaje. Algunos humedales sustentan además procesos comerciales, tales como la industria del palmito, y la explotación forestal de cativales y guandales. También prestan servicios en actividades recreativas, de investigación científica y de educación (Biosíntesis, 1998; Bravo y Windevoxhel, 1997). (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Criterios de valoración de los humedales

Categoría	Valor del humedal
Funciones	Recarga de acuíferos Descarga de acuíferos Control de flujo Retención de sedimentos tóxicos Retención de nutrientes Estabilización de la línea costera Protección contra tormentas Transporte acuático Soporte de cadenas tróficas Hábitats para vida silvestre Recreación activa
Productos	Recursos de vida silvestre Pesquerías Recursos forrajeros Recursos agrícolas Fuentes de agua Recursos forestales
Atributos	Diversidad biológica Importancia cultural e histórica

Fuente: Biosíntesis, 1998.

Los humedales juegan un papel importante como zonas riparias de ríos para controlar el nitrógeno originado en los terrenos agrícolas. El proceso fundamental es la desnitrificación que controla la contaminación no puntual de nitrógeno. Se considera que la zona hiporréica de los ríos cumple un importante papel en este proceso. Algunos autores proponen la creación de humedales longitudinales riparios o franjas de amortiguación, más que solo humedales construidos al final de una cuenca de drenaje.

Se ha escrito mucho acerca del papel de los humedales en el denominado efecto invernadero, pues son sumideros de carbono. Sin embargo, este papel es contradictorio pues son importantes fuentes de metano en todo el mundo; este gas es considerado 20 veces más efectivo que el CO₂ como gas invernadero y los humedales tropicales pueden ser una de las mayores fuentes globales del

mismo. Devol et al. (1994) estimaron que los planos de inundación del Amazonas devuelven a la atmósfera entre el 5 y el 10% del total de las emisiones globales de metano.

El papel de los humedales en la calidad del agua ha sido reconocido desde siempre y es una de las más importantes funciones de este tipo de ecosistemas. Este papel ha sido demostrado por muchos años con aplicaciones de aguas de desecho a humedales, primero a humedales naturales y luego a humedales construidos.

La construcción de humedales para controlar fuentes no puntuales de contaminación, provenientes de tierras agrícolas y asentamientos urbanos, es una de las propuestas para usarlos en el mejoramiento de la calidad del agua. La construcción para estos fines contribuye a: 1) limpieza de caminos de agua y 2) adición de reservas de humedales a las ya existentes. El control de estas fuentes, especialmente nutrientes y sedimentos, ha sido propuesto como razón válida para la conservación de los remanentes de humedales ribereños en Norteamérica, Asia, Europa y otras regiones del mundo. Varios estudios han resaltado su papel en la dinámica de nutrientes, pero también han ilustrado que los humedales son, por lo menos, sumideros estacionales de nutrientes tales como el nitrógeno y el fósforo, especialmente cuando las cargas de estos nutrientes no son excesivas.

La productividad de los humedales es superior a la de otros ecosistemas y se estima en $1125 \text{ g.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$; esta estimación se basa en el estudio de distintos ecosistemas variando desde suelos rocosos, campos de arroz a océanos y selvas tropicales (Whittaker y Likens, 1973). En ellos la reserva de biomasa animal y la productividad secundaria también son relativamente altas. Además muestran diferencias entre la parte terrestre y la acuática; la terrestre tiende a tener un menor porcentaje de consumo de la producción primaria por consumidores secundarios y una menor eficiencia de conversión (Figs. 3.6 y 3.7).

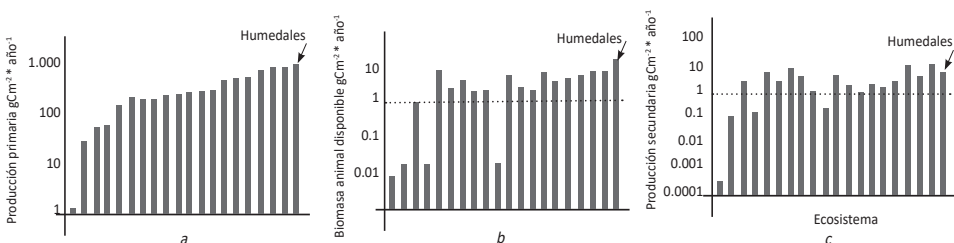


Figura 3.6. Comparación de valores medios de 20 ecosistemas y un humedal. a. y b. Producción primaria y biomasa de consumidores secundarios, c. Producción secundaria.

Fuente: Whittaker y Links (1973).

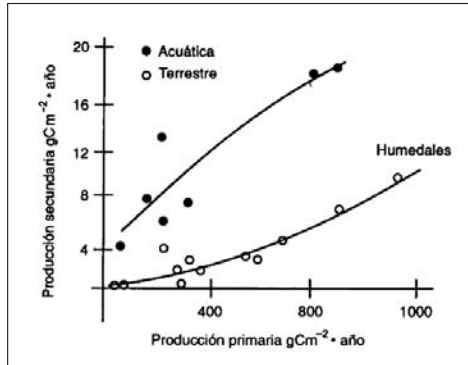


Figura 3.7. Comparación entre producción primaria y secundarios en varios ecosistemas.
Fuente: Whittaker (1973)

Tipos de humedales

Muchos humedales reciben y descargan agua del río y están sometidos al pulso de inundación del mismo. Algunos están conectados con su río, constituyendo un humedal inundado estacionalmente o un humedal que recibe todo el flujo del río. Otro tipo es un humedal de vegetación riparia donde el flujo natural es sustituido por uno de bomba, cuya función principal es proveer control hidrológico del humedal para fines experimentales (especialmente para retener cargas de sedimentos del río desde donde se extrae el agua) (Mitsch, 1994) (Fig. 3.8).

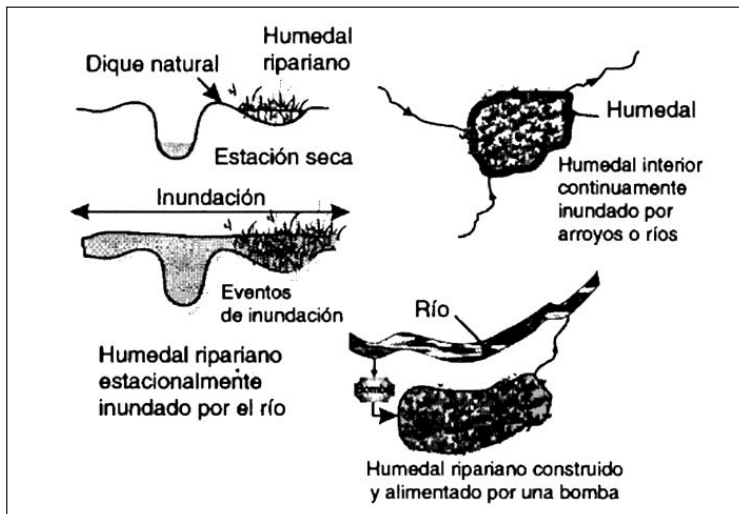


Figura 3.8. Origen de algunos tipos de humedales.
Fuente: Mitsch (1994).

La Convención Ramsar generó además una clasificación de humedales basada en un sistema de niveles jerárquicos:

Ámbito: es la naturaleza ecosistémica más amplia en su origen y funcionamiento.

Sistema: los humedales naturales se subdividen según la influencia de factores hidrológicos, geomorfológicos, químicos o biológicos. Los artificiales se separan con base en el proceso que los origina o mantiene.

Subsistema: cada sistema de humedales naturales se subdivide dependiendo del patrón de circulación del agua.

Clase: se define con base en descriptores de la fisionomía del humedal, como formas de desarrollo dominante o características del sustrato, tales como textura o granulometría en caso de no estar cubierto por plantas.

Subclase: depende principalmente de aspectos particulares de algunos sistemas o de la estructura y composición de las comunidades bióticas presentes. En la Tabla 3.2 se presenta la clasificación.

Cowardin et al. (1979) desarrollaron un sistema de clasificación jerárquico, basado en sistemas, subsistemas, clases y, además, subclases y tipos dominantes. Su clasificación considera cinco sistemas ecológicos que se especifican a continuación:

- 1) Marino y Estuarino, con dos subsistemas: mareal e intermareal.
- 2) Ribereño, dividido en cuatro subsistemas: mareal, perenne inferior, perenne superior e intermitente.
- 3) Lacustre, dividido en dos subsistemas: litoral y limnético.
- 4) Palustre, que no tiene ningún subsistema.

En esta clasificación la subdivisión en clases y subclases se basa en el material que forma el sustrato, la condición hídrica o el tipo de forma vegetativa.

Existe además, un tipo de clasificación denominada paisajística que clasifica los ecosistemas de humedal de acuerdo con unidades de paisaje y sus relaciones funcionales. Bravo y Windevoxhel (1997), basados en este tipo de clasificación, consideran para zonas tropicales los siguientes paisajes: costas, arrecifes de coral, pastos de fanerógamas marinas, estuarios, costas abiertas, esteros, deltas, llanuras litorales, llanuras o planicies de inundación, pantanos, lagos y lagunas, turberas, bosques inundados por agua dulce o por influencia de mareas (manglares). Este tipo de clasificación podría ser adoptada, dado que todas las unidades paisajísticas descritas se encuentran en Colombia (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Clasificación de humedales naturales según la convención Ramsar

Ámbito	Sistema	Subsistema	Clase	Subclase	
Marino y Costero	Marino	Submareal		Aguas marinas someras	
			Lecho acuático	Lecho marino	
			Arrecife	Arrecifes de coral	
		Intermareal	Roca	Playas rocosas	
			No consolidado	Playas de arena y grava	
	Estuarino	Submareal			
		Intermareal	No consolidado	Planos lodosos intermareales	
			Emergente	Pantanos salados	
		Boscoso	Manglares		
	Lacustre/palustre	Permanente/Estacional		Lagunas salinas y salobres	
			Lagunas costeras dulces		
Interior	Fluvial	Perenne		Ríos o arroyos permanentes	
			Emergente	Deltas interiores, ríos o arroyos intermitentes	
		Intermitente	Emergente	Planicies inundables	
	Lacustre	Permanente		Lagos dulces permanentes	
		Estacional		Lagos dulces estacionales	
		Permanente/estacional		Lagos y pantanos salinos permanentes estacionales	
	Palustre	Permanente	Emergente		Pantanos y ciénagas dulces permanentes
					Turberas abiertas
					Humedales alpinos y de tundra
			Arbustivo	Pantanos arbustivos	
		Boscoso		Bosque pantanoso dulce	
				Turbera boscosa	
	Estacional	Emergente		Ojos de agua, oasis	
			Ciénaga estacional dulce		
Geotérmico			Humedales geotérmicos		

Fuente: Naranjo et al., 1998.

A escala nacional (1: 1.500.000) pueden reconocerse 27 complejos de humedales; dado lo amplio de la escala, no se incluyen humedales artificiales, excepto las grandes represas. Es notoria la importancia de la región Caribe, que contiene el 30% de los complejos reconocidos, incluyendo el del Alto Cauca que biogeográficamente e hidrológicamente son inseparables. Esta región incluye además el 71% de los grandes humedales del país, destacándose los complejos depresión Momposina, Magdalena Medio y río Atrato (Naranjo et al., 1998; Biosíntesis, 1998) Ricaurte et al., (2019) proponen una clasificación del Sistema Colombiano de Humedales como un paso esencial hacia una política ambiental (Fig. 3.9).

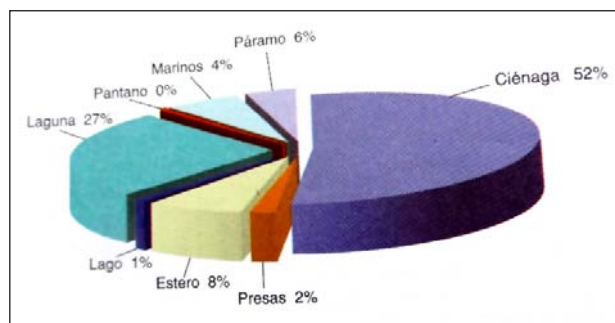


Figura 3.9. Distribución porcentual de los humedales colombianos identificados toponímicamente (Diccionario Geográfico de Colombia)

Fuente: Naranjo et al. (1998).

Legislación ambiental

El Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible mediante el Decreto 2245 de diciembre 29 de 2017, por el cual se dicta el Decreto Único Reglamentario del Sector Ambiente y Desarrollo Sostenible en los relacionado con el acotamiento de rondas hídricas. Que en el 2002 se publicó la *Política Nacional para Humedales Interiores de Colombia*, con el objeto de propender por la conservación y el uso sostenible, con el fin de mantener y obtener beneficios ecológicos, económicos y socioculturales, como parte integral del desarrollo del País.

En este mismo Decreto se prioriza el acotamiento de rondas hídricas. Las autoridades ambientales competentes deberán definir el orden de prioridades para el inicio del acotamiento de las rondas hídricas en su jurisdicción, teniendo en cuenta para el efecto lo dispuesto en la “Guía Técnica de Criterios para el Acotamiento de las Rondas Hídricas en Colombia”.

Rodríguez (2020) hace un análisis Retos jurídicos y científicos de la delimitación y gestión integral de los humedales continentales en Colombia. Desde

el Código Civil de 1887 las aguas han sido concebidas como bienes públicos, y en el desarrollo de dicho mandato a través de los años la legislación y la jurisprudencia han reconocido los ecosistemas asociados han adquirido la naturaleza como bienes de uso público que son inalienables, imprescriptibles e inembargables. Dentro de estos ecosistemas se encuentran los humedales, los cuales en virtud de la definición legal de los mismos, adoptada en la Convención de Ramsar e integrada a la legislación colombiana por la ley 357 de 1997, cubren una gran parte del territorio nacional.

Como se puede observar, no solo en Colombia y seguro que en los demás países latinoamericanos, existen numerosas legislaciones sobre el manejo de los recursos hídricos, pero estas no se cumplen por falta de acción de las autoridades encargadas de hacer cumplir con las normatividades existentes.

CAPÍTULO 4

Los lagos

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

Los lagos pertenecen a la categoría de aguas quietas o *lénticas*. A pesar de ser el objeto de estudio de la Limnología, su definición no es tarea simple, pues existen términos locales que dificultan precisar la frontera entre conceptos tales como lago y laguna, por ejemplo. Una aproximación sumamente simplista, aunque aparentemente práctica, un *lago* como una extensión de agua rodeada de tierra por todas partes, y a una *laguna* como algo similar, pero más pequeña. Ambas definiciones coinciden en considerar un lago como una unidad discreta del paisaje, como ya lo hizo Forbes en 1887, al definir el lago como un microcosmos. Sin embargo, nada más alejado de la realidad, pues un lago, una laguna, una ciénaga, etc., son sistemas abiertos y en interacción constante con su entorno, pues son parte de una unidad mayor que incluye su cuenca de drenaje y el intercambio con la atmósfera. Consecuentemente, un lago no está más aislado que un bosque, una sabana; sus habitantes no son primitivos, sus interacciones no son simples y su escala no es más pequeña. Esta nueva concepción significó un cambio de paradigma en Limnología, pues no solo había que estudiar el lago en sí, sino también sus “entradas” y “salidas”. Sin embargo, su definición clara y precisa dista aún de haberse logrado. En general, los lagos se caracterizan por ser normalmente de agua dulce, presentar un vaso bien definido con zonas litoral y bentónica profunda y bien diferenciadas, sedimento propio poblado por especies características, compartimentalización vertical con gradientes de luz, densidad y temperatura sujetos a variación estacional, que repercuten en los procesos biológicos y en la calidad del agua. En la medida en que estas propiedades se van desdibujando, la imagen del lago da paso a la de la laguna (Margalef, 1983; Timms, 1992; Rigler y Peters, 1995). En Español, estos dos términos se utilizan a menudo de manera intercambiable y establecer un límite preciso para diferenciarlos, es un problema de semántica. Para Raasveldt y Tomic (1958) un lago es un cuerpo de agua de

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groidan@une.net.co

2 Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

profundidades considerables como los lagos de altas montañas; en cambio, laguna es un término para designar cuerpos de agua poco profundos.

Los lagos se han formado por lo regular en las altas montañas por procesos de deshielo o movimientos tectónicos; en cambio, las lagunas se han formado en las partes bajas de los ríos por procesos de inundación de llanuras o por acción conjunta entre el mar y los ríos. Existe en Colombia y en algunos países tropicales existe una palabra más: *ciénaga*, a la cual nos referiremos posteriormente. Los lagos y lagunas no son elementos permanentes del paisaje y están destinados a desaparecer debido a la acumulación de sedimentos y materia orgánica, bien sea de origen autóctono (del propio metabolismo) o de origen alóctono (materiales arrastrados de afuera por acción de las lluvias y corrientes); este proceso se conoce como sucesión.

Las aguas continentales cubren aproximadamente el 2% de la superficie de la tierra; o sea, un área de $2,5 \times 10^6 \text{ km}^2$, con un volumen de agua de $9 \times 10^6 \text{ km}^3$. La gran mayoría de los lagos están localizados en el hemisferio norte, y se originaron como resultado de los procesos de glaciación durante el pleistoceno. Uno de estos lagos es el Baikal en Rusia, el cual contiene cerca del 20% del agua de todos los lagos, siendo al mismo tiempo el más profundo (1 620 m).

En cuanto al área, la mayoría de los lagos son de poca extensión. Los de mayor área son: el Mar Caspio $436\,400 \text{ km}^2$, lago Victoria $68\,800 \text{ km}^2$, lago Tanganica $35\,000 \text{ km}^2$ y lago Baikal $33\,000 \text{ km}^2$. El lago Titicaca compartido por Bolivia y Perú el más grande en América Tropical, solo tiene un área de 8100 km^2 . El lago Maracaibo, Venezuela con $13\,400 \text{ km}^2$ El lago Cocibolca en Nicaragua con 8264 km^2 El lago la Tota en Colombia con 52 km^2 La figura 4.1 muestra comparativamente el tamaño de los lagos más importantes del mundo. En el neotrópico los lagos son escasos, especialmente por la poca influencia que tuvieron las glaciaciones en esta área. (Figura 4.1)



Figura 4.1. Algunos de los lagos mayores del mundo: tamaños comparativos.

(www.hu1gvmvva:1613697468788ysource=univytbm=ischyq=lagos+del+mundo+mapa+imágenes)

Origen de los lagos

El origen de la mayoría de los lagos en las zonas templadas se debió a procesos catastróficos, como deshielo de glaciares, actividad volcánica o procesos tectónicos. Numerosos lagos en las partes más altas de los Andes han tenido origen glaciar. En el trópico la mayor parte de las lagunas o ciénagas ha tenido un origen fluvial o por influencia del mar sobre la costa.

Los textos tradicionales de Limnología (Hutchinson, 1957, 1967, 1975; Ruttner, 1975; Reid, 1966; Cole, 1983 y Wetzel, 1983, 2001) tratan extensamente el origen de los lagos, refiriéndose casi exclusivamente a los lagos de zonas templadas y a algunos del viejo mundo. Debido a la extensa información existente en los textos citados y especialmente en Hutchinson (1957), este tema solo se tratará superficialmente. En cambio, se hará énfasis en el origen de los lagos en altas montañas tropicales y en las lagunas o ciénagas de bajas alturas (Tabla 4.1).

Tabla 4.1 Clasificación de los lagos según su origen (Modificada de Hutchinson, 1957)

Origen	No. Tipos	Ejemplos
1. Tectónico	9	Mar Caspio; lago Okeechobee (USA); Titicaca (Bolivia); Baikal (Rusia) y Tanganica (África).
2. Volcánico	10	Cráter Buffe (California); Chanmico (San Salvador); Volcán de Agua y Atitlán (Guatemala); lago Toba (Sumatra) y lago Kivu (Africa)
3. Deslizamiento del terreno	3	Dunmore (Irlanda); lago Mountain (USA).
4. Glaciar	20	Lagos en los Andes: Grandes Lagos (USA).
5. Solución del sustrato	5	Lago Deep (USA); Masfelder See (Alemania).
6. Acumulación orgánica	3	Lago Silver (USA).
7. Actividad animal	3	Lagos Beaver y Echo (USA).
8. Meteorítico	2	Lago Chubb (Canadá).
9. Viento	4	Lago Moses (USA); lagunas costeras (Costa NE colombiana)
10. Actividad en línea costera	5	Lago Victoria (África); lago Sould (USA); lagunas costeras (Costa colombiana).
11. Acción de los ríos	12	Lago Pepin (USA); Brienzersee. (Suiza); lagos de origen meándrico en el Amazonas
Total	76	

Lagos de origen tectónico

Son aquellos que se han formado por fallas, hundimientos, doblamientos, fracturas y movimientos de la corteza terrestre. La formación de depresiones o

hundimientos debido a fallas en la corteza terrestre han dado origen a lagos tan conocidos por su tamaño y profundidad como son el Baikal en Rusia y el Tanganica en África Oriental. El primero con un área de 33 000 km² y una profundidad de 1620 m, y el segundo, con un área de 35 000 km² y 1 435 m de profundidad. Dentro de esta categoría se encuentran el Mar Muerto y el Gran Lago Salado de Utah.

El movimiento telúrico ocurrido en Nicaragua en 1972 reveló el origen tectónico-volcánico del lago Nicaragua y otros lagos de Centroamérica. La epeirogénesis es un fenómeno de levantamiento de grandes masas de la costra terrestre en cuyas cuencas o depresiones se forman lagos. Ejemplos de éstos son el Mar Caspio y el lago Titicaca en la frontera entre Perú y Bolivia, localizado a 3 800 msnm. En el lago Titicaca también influyó el deshielo del último período de glaciación.

Los lagos La Tota y La Cocha en Colombia se consideran de origen tectónico y por acción glacial. El lago La Cocha, situado a 2 749 msnm, tiene un área de 60 km², una profundidad máxima de 70 m y un volumen de 300 x 10⁶ m³. El lago de Tota está localizado a 3 015 msnm, con un área de 56,2 km², una profundidad de 67 m y un volumen de 1 920 millones de m³ (Figura 4.2).



Figura 4.2. Lago La Tota (Boyacá, Colombia) de origen tectónico y glacial
(Foto: G. Roldán).

Lagos de origen volcánico

La actividad volcánica ha jugado un papel muy importante en la formación de lagos en varias regiones del mundo. El estudio de lagos de origen volcánico ha hecho contribuciones muy valiosas a la Limnología como, por ejemplo, los realizados en varios lagos del Japón, Java, Sumatra, Bali y Centroamérica (Juday, 1916). Por lo

regular, los volcanes están en áreas de actividad tectónica, por lo que algunos lagos pueden tener este doble origen.

El lago Caldera (Estados Unidos) con una profundidad de 589 m es de origen volcánico. Posiblemente varios lagos localizados a lo largo de la cordillera de los Andes tienen origen volcánico y en parte glaciar. Estos lagos se reconocen por su forma circular. También la lava producida por actividad volcánica puede formar barreras en depresiones del terreno dando origen a lagos.

Lagos formados por deslizamiento del terreno

Son lagos que tienen su origen en el represamiento de ríos o inundación de valles por desprendimiento de rocas o deslizamiento del terreno en las partes altas de las montañas adyacentes. La formación de pequeños lagos de esta naturaleza es relativamente frecuente en el trópico, donde las precipitaciones son altas y el terreno ha sido desestabilizado por la erosión o construcción de vías. Por lo regular, estos lagos son de vida corta, ya que los diques o presas formadas son poco estables y ceden a la presión del agua cuando ésta llega a su máximo nivel. Esta situación es especialmente catastrófica para poblaciones que viven aguas abajo, las cuales están en permanente peligro de ser arrasadas.

Martín (1960) estudió varios tipos de lagos de esta naturaleza en Costa Rica en las partes altas de las montañas. Muchos de ellos son duraderos debido a los bajos caudales que los nutren y a la resistencia de los diques formados.

Lagos de origen glaciar

Son aquellos que se formaron durante el período de deshielo hace aproximadamente 10 000 años, o sea a finales del Pleistoceno y comienzos del Holoceno. Este período se caracterizó por una gran precipitación pluvial, alta nubosidad y bajas temperaturas; fue la época del diluvio *universal*.

Las capas de hielo formadas comenzaron a derretirse lentamente, arrastrando consigo rocas y residuos vegetales, formando depresiones que posteriormente se llenaron de agua. Durante el último período de glaciación, cerca del 31% de la superficie de la tierra estaba cubierta por hielo; la mayor parte de ella se encontraba localizada en el hemisferio norte. Debido a ello, la mayoría de los grandes lagos de Norteamérica y Europa tienen este origen. Hoy día, permanece aún cubierta por hielo aproximadamente un 10% de la región más distante en el hemisferio norte.

Los lagos de origen glaciar están representados en su máxima expresión (sobre todo por su tamaño) en las regiones de zonas templadas en el hemisferio norte, pero también este proceso se dio en buena parte en las regiones más altas de la cordillera de los Andes. Numerosos lagos por encima de los 3 000 m de altura posiblemente tuvieron este origen. Son todos aquellos lagos localizados en los páramos andinos donde comienzan los bosques de frailejón (*Espeletia* sp.) y donde abundan extensas áreas cubiertas por musgos, líquenes, helechos y bromeliáceas. La vegetación de páramo cumple una labor fundamental en la regulación de los caudales de los ríos. Algunas especies de musgos pueden absorber hasta el 40% de su peso en agua. (Figura 4.3).

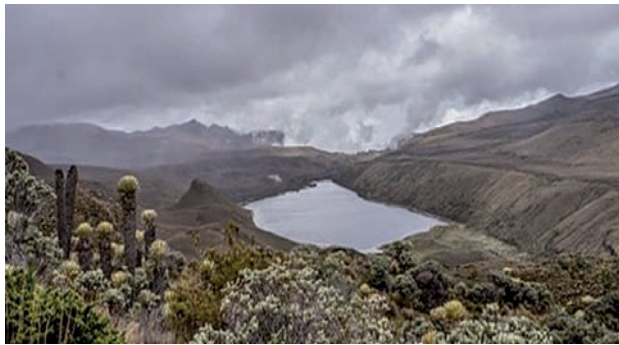


Figura 4.3. Páramo colombiano donde se desarrolla el bosque de frailejones (*Speletia* sp.).

(www.ysource=univytbm=ischyq=laguna+otun+colombia+imagenesysa=xyved=2ahukewjsloyvjf-buahwqqzabhukbkq7al6bagfed0ybiw=1920ybih=937#imgrc=bbq4dtclxw-vcem)

Fotografías aéreas tomadas a lo largo de los picos nevados de los Andes muestran como en las últimas décadas se ha presentado un retraimiento de las capas de hielo, dejando tras sí numerosos lagos donde antes todo estaba cubierto de hielo. Están localizados entre los 4 000 y 5 000 m de altura, donde abundan cientos de pequeños lagos y lagunas sin nombre y donde ningún ser humano aún ha puesto sus pies.

Un importante documento de carácter divulgativo y cultural que publicó el Banco de Occidente de Bogotá (1987) titulado “*Frontera Superior de Colombia*”, muestra en cientos de fotografías a color, la presencia de lagos de todas las formas, colores y tamaños, localizados en las partes más altas de las montañas andinas al pie de la línea donde termina la tierra desnuda y empieza la inmensa capa de nieves perpetuas que se pierden en el horizonte. La mayoría de estos lagos tuvieron origen glaciar, unos por simple llenado de depresiones naturales y otros, por acción morrenaica, lo que implicó arrastre de sedimentos depositados en estrechos valles, favoreciéndose así la formación de numerosos lagos (Figura. 4.4).



Figura 4.4. Laguna del Cumbal de origen morrenaico (Nariño, Colombia). Foto: G.Roldán

El libro *Frontera Superior de Colombia* deja al descubierto un inmenso campo limnológico por estudiar, pues no existe la más mínima información acerca del área, el volumen, la composición química y los períodos de circulación de estos cientos de lagos, alimentados por eternos glaciares, y que dan origen a los grandes ríos tropicales colombianos. La figura 4.5 muestra la laguna San Rafael en el parque Puracé a 3 360 msnm. (Figura 4.5)



Figura 4.5. Laguna San Rafael en el parque páramo de Puracé Cauca, Colombia). Foto: G. Roldán

Estudios fragmentarios han permitido conocer que sus aguas tienen un pH predominantemente ácido con una rica flora de desmidiáceas, conductividad baja y transparencia alta. De acuerdo con la clasificación térmica de los lagos, éstos se clasifican como polimícticos fríos (Wetzel, 1983, 2001).

Varios de estos lagos localizados cerca a regiones de actividad volcánica, presentan altas concentraciones de azufre, cuyos depósitos amarillentos se pueden observar a simple vista y aun oler. A menudo estos pequeños cuerpos de agua también están influenciadas por fuentes termales que pueden alcanzar hasta los

50°C. La figura 4.6 muestra una pequeña laguna termal (35°C) en el Parque Puracé (Cauca) a 3 180 msnm con aguas azufradas. (Figura 4.6)



Figura 4.6. Laguna termal, parque Puracé (Cauca, Colombia) (Foto: G.Roldán)

Las montañas tropicales, algunas de ellas con alturas hasta de 5 775 msnm, como los picos Colón y Bolívar en la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, constituyen una fuente inagotable de sorpresas para los limnólogos. Allí los esperan los laboratorios donde la naturaleza fabrica a diario el agua para los lagos y corrientes que van a irrigar los ricos valles y selvas tropicales.

Lagos formados por disolución del sustrato

Estos lagos son propios de regiones donde el terreno tiene una composición calcárea, principalmente carbonatos de calcio. Por lo regular, estas regiones poseen cárcavas a distintas profundidades, las cuales se van formando por disolución del sustrato. Dicha disolución se favorece por la presencia de aguas cargadas con ácido carbónico (H_2CO_3) formado por la hidratación del CO_2 . De esta manera, el terreno se va falseando por la circulación del agua subterránea, creándose depresiones con formas diferentes (cenotes). La formación de este tipo de lago se favorece mayormente en regiones de alta precipitación (Figura 4.7).



Figura 4.7. El Cenote IK KIL es uno de los más reconocidos mundialmente. (<https://es.wikipedia.org/wiki/Cenote>)

Los terrenos calcáreos en el centro de la Florida, Estados Unidos, son famosos por la presencia de este tipo de lagos, algunos de los cuales pueden alcanzar hasta 30 m de profundidad. También en la península de Yucatán en México, se han formado este tipo de lagos llamados ceriotes, algunos hasta con 54 m de profundidad. En Brasil, cerca a Uberlandia, está el lago Poço Verde con 229 m de largo, 142 m de ancho y 18 m de profundidad. El lago de Guatavita en Colombia se cree que tuvo un origen de esta naturaleza (Cole, 1983). Muchos de estos lagos dependen del nivel freático del agua, por lo que pueden ocurrir en ellos fluctuaciones fuertes de nivel.

Lagos formados por acumulación de materia orgánica

Son un grupo pequeño de lagos que se han formado por la acumulación de restos de organismos resistentes a la descomposición que eventualmente forman presas o diques, dando en esta forma origen a pequeños lagos.

El lago Okeechobee en Florida se debe en gran parte a masas de vegetación que bloquean el paso del agua, manteniendo un lago extenso y de poca profundidad. Posiblemente en regiones húmedas tropicales se presente este fenómeno en numerosos lugares, donde las avalanchas arrastran vegetación que bloquea el paso del agua, favoreciendo al mismo tiempo la acumulación de materia orgánica (Figura 4.8).



Figura 4.8. Lago Okeechobee (Florida) ejemplo de lagos formados por la acumulación restos de organismos resistentes a la descomposición que eventualmente forman presas o diques. (<https://sp.depositphotos.com/vector-images/okeechobee.html>)

Lagos formados por actividad animal

El papel de los castores en la construcción de lagos es conocida desde hace cientos de años en las regiones neárticas templadas. El castor americano (*Castor canadensis*) es el típico constructor de diques a base de pequeños troncos y ramas que él mismo va cortando con sus dientes. Numerosos lagos de esta naturaleza

se encuentran en el norte de los Estados Unidos y Canadá. Para la construcción, estos animales transportan el lodo y las piedras con sus extremidades delanteras y la madera entre sus dientes. Casi siempre trabajan durante la noche. Durante la primavera y el verano se encargan de reunir las reservas de madera que les servirán para alimentarse durante su reposo invernal. Continúan recolectando alimentos hasta el final del otoño (Figura 4.9).



Figura 4.9. El castor construye presas para elevar el nivel de agua y crear refugio y fuente de alimento.

(www.https://es.wikipedia.org/wiki/Castor#/media/Archivo:Moll__Inset_Beaver_Map.png).

Las represas: lagos creados por el hombre

En las últimas décadas, el hombre ha construido miles de lagos artificiales para propósitos hidroeléctricos, suministro de agua potable, control de inundaciones y recreación. El Embalse Peñol-Guatapé, también llamada Represa de Guatapé es un embalse colombiano localizado en el oriente de Antioquia de las Empresas Públicas de Medellín. Para su construcción fue necesaria la demolición del casco urbano de El Peñol y parte de Guatapé así como diversas viviendas rurales (Figura 4.10).



Figura 4.10. Embalse Peñol-Guatapé: es el cuerpo lacustre más extenso de Antioquia y uno de los más grandes de Colombia.

(https://es.wikipedia.org/wiki/Embalse_Pe%C3%B1ol-Guatap%C3%A9)

La construcción de estos lagos ha modificado el paisaje, creado sismicidad en algunas regiones, bloqueado la migración de peces, modificado el régimen climático y ha generado graves problemas sociales y económicos en regiones donde se han inundado las mejores tierras para la agricultura y se han tenido que relocalizar poblaciones enteras. Ackerman et al. (1973) presenta una documentada información sobre los problemas creados por la construcción de represas.

Lagos de origen meteorítico

Es indudablemente una de las formas más raras de formarse un lago. Al chocar un meteorito con la tierra, el impacto producido genera una onda de alto calor la cual hace expandir en forma de vapor el agua de las rocas y los demás gases presentes, generando una explosión. Como resultado de dicha explosión, el cráter se vuelve aún más grande, conservando una forma circular, muy parecida a los cráteres lunares. El ejemplo clásico de este tipo de cráter es el lago Chubb en Canadá, llamado también Pingualuit Crater.

En Argentina, existe el reporte Campo del Cielo (Piguen Nonraltá), Sin dudas, es el caso más emblemático. De hecho, es uno de los más grandes y famosos campos de dispersión de meteoritos de todo el mundo. (<https://www.researchgate.net/publication/281244689> Crateres de impacto comprobados y posibles en La Argentina). (Figura 4.11).



Figura 4.11. Lago Chubb (Pingualuit) en Quebec, Canadá. (https://en.wikipedia.org/wiki/Pingualuit_cráter).

Lagos formados por acción del viento

El movimiento de arena fina y arcilla realizado por el viento en regiones áridas puede dar origen a cuencas que posteriormente se llenan de agua, formándose de esta manera lagos y lagunas. El movimiento de tierra puede ser de tal naturaleza

que bloquea una pequeña corriente, dando lugar a un lago. El lago Moses, en Washington, tiene este origen. Raasveldt y Tomic (1958) discuten la formación eólica de una cadena de lagunas a lo largo de la costa del Caribe colombiano. Los fuertes vientos que azotan la costa nordeste de Colombia en diciembre y durante los primeros meses del año, han formado una serie de dunas longitudinales cuyos ejes son paralelos a la dirección de los vientos. Es muy probable que el transporte de estos materiales no se haya efectuado en los últimos años sino durante el último período glacial (Pleistoceno), cuando se formaron también grandes acumulaciones eólicas en Europa y China. La serie de lagunas que se encuentran entre Riohacha y Manaure son claramente de origen eólico (Figura. 4.12).



Figura 4.12. Laguna playera, costa atlántica (Magdalena, Colombia). Foto: G.Roldán.

El viento que amontona localmente la arena forma dunas, causando al mismo tiempo depresiones en otros lugares que luego se llenan de agua durante el invierno, formándose de esta manera las lagunas citadas. Estas lagunas reciben aportes del mar a través de bocas o bocainas y de afluentes de agua dulce representados por pequeños arroyos. Los mismos autores antes citados consideran de origen eólico la formación de la barra de arena de 65 km de longitud que separa la Ciénaga Grande de Santa Marta del mar y que se extiende desde Barranquilla hasta la ciudad de Ciénaga.

Lagos formados por actividad en la línea costera

El movimiento de masas de agua que transporta sedimentos, puede dar origen a lagos. A lo largo de las costas marinas, el movimiento paralelo de las corrientes puede formar dunas de arena que encierran pequeñas bahías o forman depresiones en el terreno, las cuales se llenan de agua formándose así una laguna. Raasveldt y Tomic (1958) consideran que los factores que intervienen en la formación de este tipo de lagunas son los siguientes:

Ondas y olas: las olas se originan de vientos y fuertes tempestades. La acción del viento crea repetidos movimientos del agua, como cuando se arroja una piedra en un lago tranquilo. Como consecuencia del movimiento del agua se forman las ondas, cuya altura no supera en promedio más de 15 o 20 m y cuya longitud máxima podría ser de 150 m. Esto quiere decir que su acción se limitaría a profundidades menores de 75 m, lo que corresponde a una franja de la costa relativamente estrecha. La longitud de onda en la costa norte colombiana, donde se han tomado los ejemplos de lagunas aquí discutidas, es de 100 m en general y su influencia se extiende en promedio a 50 m de profundidad (Figura. 4.13).

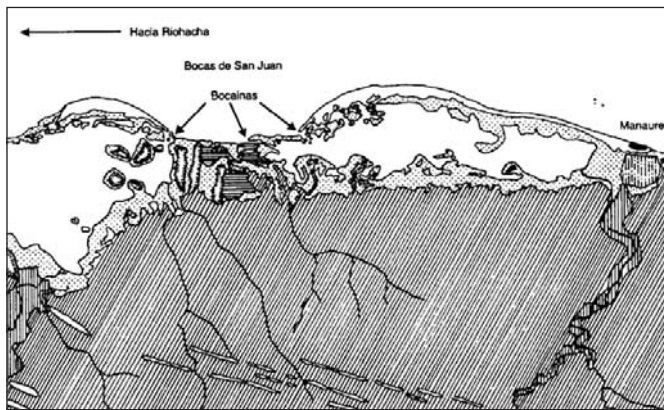


Figura 4.13. Serie de lagunas costeras entre Manaure y Riohacha cuyas dunas son de origen eólico.

Fuente: Raasveldt y Tomic (1958).

Las ondas al llegar a la orilla se van frenando, por lo tanto, la cresta de la onda puede curvarse o cambiar de dirección. Esta es la razón para que las ondas cuya cresta hace un ángulo con la costa, giren un poco y lleguen casi paralelamente al litoral. Cuando el ángulo entre el frente y la costa es muy grande, la onda llega oblicuamente y las olas causan un desplazamiento lateral de la arena a lo largo de la orilla. Ejemplos de formación de este tipo de lagunas se encuentran a lo largo de la costa de Arroyo Grande al nordeste de Cartagena.

La resaca: como las ondas se trasladan más rápidamente en aguas profundas, la parte superior avanza más hacia la parte baja. Esto provoca una asimetría en la onda, transformándola en ola, la cual al llegar a la playa se desploma formando la resaca. Como resultado del aflujo y reflujo se forman varias barras de arena tal como se muestra en la figura 4.14. Las dos primeras barras siempre están sumergidas; la tercera solo cuando la marea es baja; la cuarta se forma más arriba de las mareas extremadamente altas.

Mareas alta y baja: cuando la marea baja, queda una zona libre comprendida entre el mar y la vegetación costera. Esta zona está compuesta de material fino que se seca al sol, el cual es llevado por el viento tierra adentro, aumentando la altura y el ancho de la restinga o banco de arena existente. Este es el caso de la barra de arena localizada a lo largo de la Isla de Salamanca, entre Barranquilla y la ciudad de Ciénaga (Figuras 4.14 y 4.15).

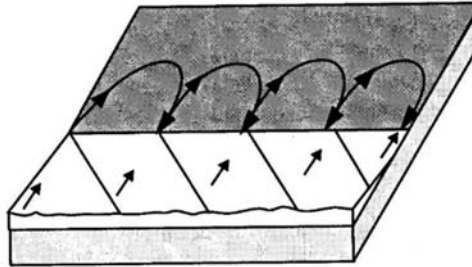


Figura 4.14. Desplazamiento de arenas a lo largo de la playa cuando las olas baten oblicuamente. Fuente: Raasveldt y Tomic (1958)

La marea hace que se formen bocas o bocainas en la barra de arena, estableciéndose una comunicación entre el mar y la laguna, formándose de esta manera un ecosistema estuarino.

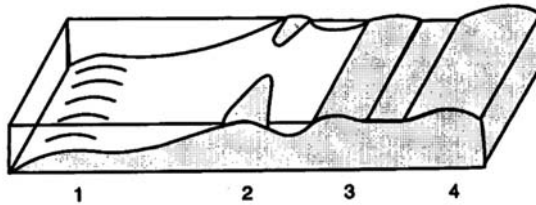


Figura 4.15. Barras playeras formadas por la resaca; las bandas están numeradas 1 a 4. Las dos primeras están siempre sumergidas.

Fuente: Raasveldt y Tomic (1958)

Corrientes marinas: las corrientes marinas de por sí no son tan fuertes como para ejercer una acción erosiva o acumulativa de alguna importancia. Su mayor efecto está en la combinación con las ondas, las que periódicamente levantan las partículas de arena. Por lo dicho anteriormente, este desplazamiento está limitado a una faja costera con una profundidad de 50 a 75 m aproximadamente.

Levantamientos y hundimientos locales y regionales de la costa: los movimientos que influyen en la formación de estas lagunas no sobrepasan los cinco metros verticales. Las lagunas se forman solo en costas donde el mar está transgre-

diendo las barreras naturales. Si el mar se retira, se vacían las lagunas. También, varias de estas lagunas se pueden formar por el hundimiento repentino del terreno, constituyéndose, de esta manera, las lagunas playeras.

La forma local de la costa: la presencia de golfos, bahías y ensenadas son una condición muy importante para la formación de lagunas costeras. La formación de promontorios donde afloran rocas y sedimentos sirven como puntos para la formación de barras o restinga. Esto se observa en las lagunas de Camarones, de Galerazamba y de Cartagena o de Tesca en la costa norte de Colombia.

Todos los factores de formación de lagunas costeras descritos anteriormente los resumen Raasveldt y Tomic (1958) de la siguiente manera: en partes favorables de la costa donde hay bahías y ensenadas, las corrientes marinas en combinación con el oleaje pueden formar a partir de un punto fijo una barra, primero submarina, luego una sobresaliente del agua (restinga) que separa la laguna del mar. La región debe disponer de suficientes aportes de material detrítico y de un río grande que lo favorezca. Una vez formada la restinga, los vientos pueden ayudar a aumentar la altura y favorecerla. La marea mantendrá una boca o bocaina abierta si la laguna no es demasiado pequeña.

Lagos originados por acción de los ríos

La acción de las corrientes de los ríos puede formar cuencas mediante la deposición de sedimentos y por la erosión. Son varias las formas como los ríos pueden formar lagunas.

Desembocadura de los ríos al mar: los sedimentos aportados por los ríos van creando barreras a lo largo de la costa, configurándose así numerosas lagunas. Así, por ejemplo, los sedimentos aportados por el río Magdalena se extienden desde Ciénaga hasta Puerto Colombia, Galerazamba, Arroyo Grande y Cartagena. Más adelante, hacia el suroeste, se van juntando con los del río Sinú hasta llegar al cerro del Aguila, en cercanías al Golfo de Urabá. Las configuraciones lagunares se han originado de los lodos del Magdalena cuando el río ya tenía su desembocadura actual.

Ciénagas de origen fluvial: Ducharme (1975) y Arias (1985) describen aspectos relacionados con la formación de ciénagas en Colombia, sus características fisicoquímicas y su papel biológico y ecológico. Las ciénagas son cuerpos de agua localizados en depresiones poco profundas y conectadas al río mediante estrechos canales meandriiformes. Estas se pueden formar por la acción inundante del río sobre las tierras bajas adyacentes y por la continua acción erosiva del río, la que da origen a formación de brazos que eventualmente se convierten en ciénagas

permaneciendo unidas al río por uno o más caños. Muchas de estas ciénagas tienen una gran importancia pesquera para la región. (Figura 4.16).



Figura 4.16. San Silvestre, de origen fluvial de importancia para los peces que migran para la reproducción.

(<https://www.vanguardia.com/santander/barrancabermeja/la-cienaga-san-silvestre>)

Según el HIMAT (1984), en Colombia existen cerca de 2 000 ciénagas que cubren un área aproximada de 4 700 km². Se encuentran localizadas principalmente en las cuencas de los ríos Magdalena, bajo San Jorge, bajo Cauca, Atrato y Sinú. Son cuerpos de agua cuya extensión varía entre 0,01 km² y 120 km².

Arias (1985) clasifica las ciénagas en cuatro tipos: 1) una ciénaga simple y primaria conectada directamente al río; 2) 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; 3) una ciénaga primaria conectada indirectamente con el río y 4) una ciénaga aislada sin conexión con el río.

Las ciénagas muestran tres zonas ecológicas bien definidas: 1) zona de aguas abiertas y de profundidad variable; puede contener vegetación sumergida o flotante en sitios aislados; 2) zona de bahías, por lo regular menos profunda que la de aguas abiertas y 3) zona marginal de vegetación. Corresponde a la parte de la orilla ocupada generalmente por vegetación acuática. Estos cuerpos de agua tropicales poseen temperaturas que varían entre los 24 °C y 32 °C y según la clasificación térmica de los lagos se clasifican como lagos *polimícticos calientes*, generalmente continuos. Su poca profundidad no permite en la mayoría de los casos una estratificación térmica duradera. Las aguas se calientan durante el día, pero la débil estratificación formada se rompe durante la noche por la acción de los vientos, corrientes de convección o por las lluvias (Ducharme, 1975). La importancia ecológica de las ciénagas es resaltada por Arias (1985):

- Son zonas de amortiguación de niveles de agua durante los procesos de inundación.
- La acción inundante-bajante de las aguas en las ciénagas hacen de éstas un pulmón de purificación, especialmente reoxigenación.
- Son refugios ecológicos transitorios o permanentes de aves migratorias.
- Son áreas de alta productividad biológica.
- Son zonas de reproducción, alimentación y crecimiento de poblaciones de peces y demás fauna acuática.
- La vegetación acuática asociada juega un papel importante en la absorción de sustancias químicas y tóxicos, purificándola.
- Los planos inundables y áreas anexas son zonas de alta productividad debido a la deposición de nutrientes durante las épocas de altos niveles de agua.
- Participan en el balance hídrico del ecosistema y en su ciclo hidrológico.

Lagos de origen meándrico: al erosionarse las orillas meándricas de los ríos, llega, un momento en que se unen en línea recta sus dos extremos más cercanos formando un lago (Fig. 4.19). Este tipo de lagos es muy frecuente en las regiones tropicales bajas y según Esteves (1988, 1998) es el tipo de lagos más frecuente en el Brasil, donde se conocen con el nombre de “cocha”. El nuevo lago o ciénaga formada se seguirá alimentando del río en épocas de altas lluvias (Figura 4.17).

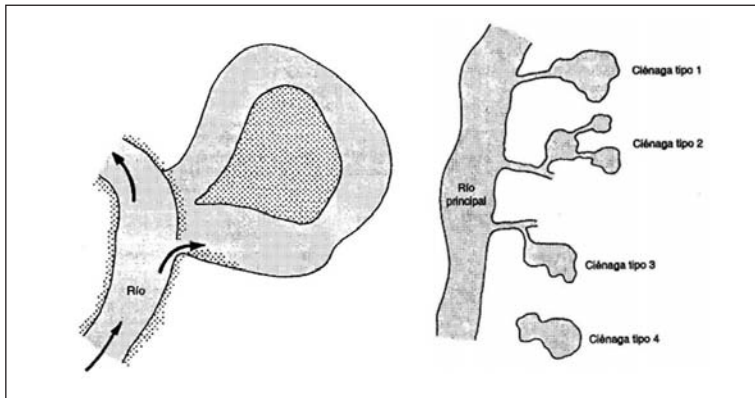


Figura 4.17. a) Ciénaga de origen meándrico; b) Tipos de ciénagas de origen fluvial.
Fuente: modificado de Arias (1985).

Lagos de inundación: son un tipo de lagunas que se encuentran en el Pantanal de Mato Grosso, en la planicie amazónica de aguas blancas, donde reciben el nombre de bahías y lagos de *várzeas*. Una de las características de este tipo de lagunas es la gran variación del nivel del agua dependiendo de la precipitación. También existen

planicies inundadas de aguas negras llamadas “igapó”. Sioli (1964) representa gráficamente la formación de várzeas en el río Amazonas (Figura 4.18).

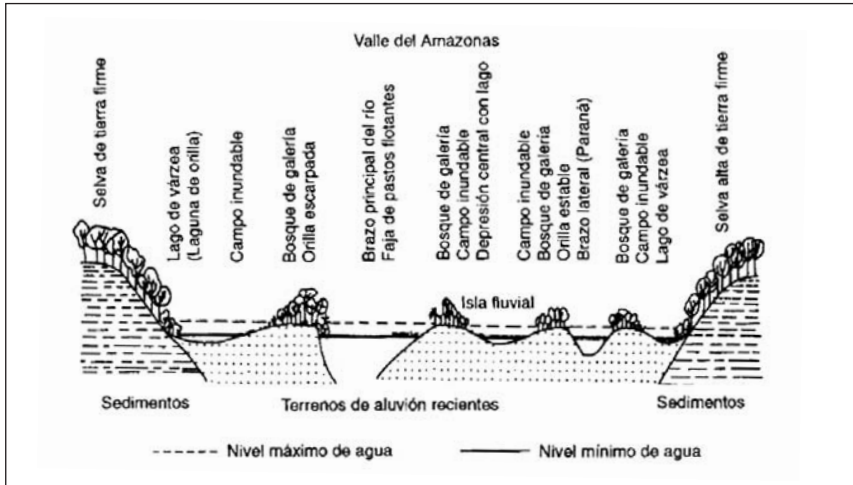


Figura 4.18. Sección transversal esquemática de un lago de inundación (várzeas) del Bajo Amazonas.

Fuente: tomado de Sioli (1964).

Los lagos de “várzeas” se encuentran en las depresiones de la planicie amazónica. La región amazónica en el período de lluvias recibe un exceso de agua, lo que da como resultado una interconexión de varios ríos y lagos, formándose un único sistema. En la época de sequía, los niveles del agua bajan y los diferentes sistemas acuáticos se incomunican o lo hacen solo a través de canales.

Charcas

Aunque no se conocen propiamente como lagos, en estos cuerpos de agua la influencia del sistema terrestre sobre el sistema acuático es máxima, los límites de la cubeta (fase espacial del sistema) no son definidos y están sometidos a variaciones drásticas. Su tamaño y profundidad son mucho menores que los de una laguna, no poseen un sedimento bien diferenciado y por ello, las comunidades terrestres vecinas pueden colonizar las áreas abandonadas por las aguas si éstas retroceden. Si la presencia de las aguas es temporal, toda la superficie es colonizada por comunidades de reemplazo de naturaleza terrestre, que participan en el ciclo de materia y energía. La profundidad oscila entre 0.70 y 1.00 metros. Se forman en áreas inundadas y a veces dan lugar a sistemas de gran extensión denominados zonas húmedas o palustres.

Las charcas aisladas ocupan cualquier depresión y son muy características de zonas áridas. Por ser aguas temporales que presentan periodos secos y húmedos de duración variable, los posibles colonizadores tienen una serie de requisitos básicos referidos principalmente a la supervivencia durante el periodo seco, a la capacidad para soportar grandes fluctuaciones ambientales y poseer adaptaciones de sus ciclos vitales a periodos húmedos de duración imprevisible. Para sobrevivir al periodo seco los organismos presentan tres mecanismos (Bevercombe et al. 1973, Thiery 1978): 1) abandonar el medio cuando las condiciones empiezan a ser adversas, como ocurre por ejemplo con odonatos, coleópteros y heterópteros (principalmente los corixidos e hidrofílidos); 2) producir formas de latencia que pueden conservarse enterradas en el sedimento, siempre y cuando éste conserve algún grado de humedad, los anfibios, isópodos, ciclópodos acuden a este mecanismo; y 3) Producir huevos durables, el cual constituye el mecanismo de adaptación más extendido de muchos grupos taxonómicos. Estos huevos pueden resistir largos periodos de sequía y sirven para dispersar las especies. Estas dos últimas adaptaciones constituyen en éste y otros tipos de sistemas formas de información olvidadas, pero no perdidas, pues se incorporan al sistema cuando las condiciones sean favorables.

La formación de huevos durables en las charcas está sincronizada a determinadas condiciones ambientales de aviso de los periodos de sequía; p.e. los aumentos en la densidad poblacional, el aumento en la concentración de sales en el agua, la reproducción sexual en cladóceros (los machos solo aparecen en condiciones cambiantes y al final de la temporada húmeda generalmente), etc. (Tollinger 1911). En los dáfnidos, por ejemplo, los huevos están protegidos por un estuche llamado eáfipio o por un engrosamiento de las valvas en los quidóridos. Anostráceos, conostráceos y notostráceos son el ejemplo más típico de producción de huevos durables con producción de una cubierta protectora de quitina y hematina (da color rojo a los huevos) adornada de diferentes formas, que recubre el embrión y puede servirle además para flotar y ayudar al transporte.

Los huevos durables eclosionan luego de largos periodos de desecación inclusive de varios años. Para ello, no basta la simple hidratación del huevo seco, pues requiere la ocurrencia de factores ambientales determinados; por ejemplo, en aguas mineralizadas, los cambios de salinidad (ocurridos en los primeros estadios del llenado) producen la eclosión de los huevos. No todos los huevos eclosionan simultáneamente en las charcas: unos quedan sin hacerlo y constituyen una reserva que asegura nuevas eclosiones si las condiciones permanecen apropiadas.

Formas y tamaños de los Lagos

La forma, tamaño y profundidad de los lagos juegan un papel importante en el comportamiento físico, químico y biológico de los mismos. Los fenómenos de estratificación térmica, circulación de nutrientes, productividad y eutroficación, están ligados directa o indirectamente a la profundidad del lago, al tamaño y al periodo de retención del agua. También en el origen de los lagos es importante considerar su tamaño y su profundidad. Lagos de altas montañas cuyo origen es glaciar, volcánico o tectónico son más profundos que los lagos o ciénagas de origen fluvial, más extensos y su nivel varía con los períodos de lluvia y sequía.

El origen de los lagos afecta además su forma. Así, lagos formados por disolución del sustrato, de origen volcánico o meteorítico tienen cuencas circulares o semicirculares; los de origen tectónico las tienen subrectangulares; cuencas de lagunas costeras formadas por barras de arena tienden a ser triangulares (ciénaga Grande de Santa Marta); lagunas y ciénagas de origen fluvial suelen tener formas muy ramificadas o dentríticas; y por último, lagos de origen glacial poseen formas muy irregulares, dependiendo de la topografía del terreno.

Parámetros morfológicos y morfométricos importantes

La morfología es la ciencia que estudia la forma de determinado elemento, organismo o sistema. En el caso de ecosistemas lénticos comprende el estudio del origen y de la influencia de la forma sobre las características físicas, químicas y biológicas del ecosistema. La morfometría trata de la cuantificación de los diversos elementos de forma o parámetros morfométricos. Comprende además el conjunto de métodos para medir las dimensiones físicas de un sistema. Los parámetros morfométricos son dimensiones utilizadas para representar las medidas del sistema (Håkanson, 1981; Sperling, 1999).

Las medidas brindadas por la morfometría son medidas patrón que sirven para comparar y cuantificar las diferentes formas y volúmenes de los lagos. Todo parte de la construcción de un mapa batimétrico o sea un trazado del perímetro del lago con los contornos sumergidos trazados a escala. La figura 4.19 muestra el mapa batimétrico de la laguna La Tota (Colombia). Varios autores discuten ampliamente la metodología para la construcción de mapas batimétricos: Welch (1948), Hutchinson (1957), y Wetzel y Likens (1979, 1991, 2000), siendo Håkanson (1981) la obra que prima sobre este tópico. (Figura 14.19).

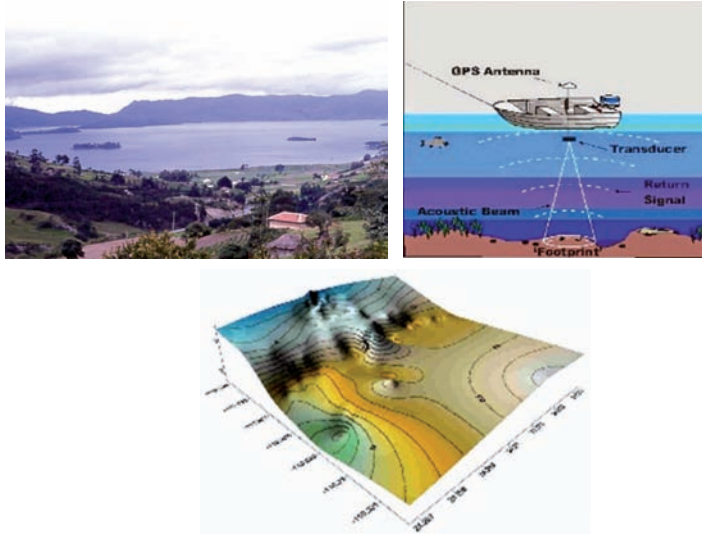


Figura 4.19. Batimetría del lago La Tota, Boyacá, Colombia

(<http://ctb.fundacionmontecito.org/2015/04/batimetria-pronto.html>)

Los parámetros morfométricos se dividen según Sperling (1999) en primarios y secundarios. Cole (1983) llama a los primeros dimensiones superficiales y a los segundos dimensiones subsuperficiales. Los signos que utilizaremos en este libro para cada una de estas dimensiones serán aquellos designados por Håkanson (1981).

Dimensiones superficiales

Son las obtenidos directamente a través de mediciones hechas en el campo o en el escritorio, usando fotografías aéreas de escala apropiada (Sperling, 1999). Algunos de estos parámetros son: longitud máxima, longitud máxima efectiva, ancho máximo, ancho máximo efectivo, ancho medio, área total, área superficial, perímetro, y *fetch* efectivo. Se define a continuación cada una de ellos. Las definiciones citadas fueron tomadas de Håkanson (1981), Cole (1983).

Longitud máxima ($L_{m\acute{a}x}$, en km): distancia entre los dos puntos más separados del continuo del mapa. No debe cruzar ninguna porción de terreno (a menos que sea una isla que impida la acción del viento). En la mayoría de los casos es una recta; sin embargo, en los ambientes en forma de U o S es una curva. En cubetas dendríticas, como por ejemplo el embalse El Peñol, no es posible establecer un solo eje máximo. En todos los casos debe especificarse la posición de $L_{m\acute{a}x}$ y expresarlo según la rosa de los vientos.

Longitud máxima efectiva (L_e , en km): es la longitud de la línea recta que conecta los puntos más remotos del cuerpo de agua y a lo largo de la cual la acción del viento y del oleaje no sufre interferencia de terrenos de ningún tipo.

Ancho máximo y ancho efectivo (B y B_e , en km): ambos son medidos en un ángulo aproximadamente recto a la longitud respectiva. Cuando la razón longitud/ancho es aproximadamente igual a 1 se trata de un cuerpo de agua de forma circular. *Ancho medio (B_m)* se define mediante la razón área superficial/ $L_{m\acute{a}x}$. (Figura. 4.20).

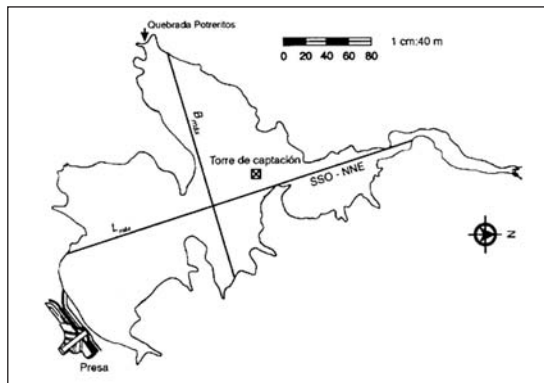


Figura 4.20. Mapa de la represa La Fe (Antioquia, Colombia) que representa la longitud (L_{max}) y ancho máximo (B_{max}).

Fuente: Tomada de Empresas Públicas de Medellín (1997).

Área superficial (a , en km^2): es el área total del lago (A , en km^2) menos el área de todas las islas y rocas dentro de los límites de la línea costera. Existen varias formas para calcular el área: con un planímetro polar que mide áreas superficiales planas, mediante el método de los pesos, el método del papel cuadriculado, el método de las ordenadas de Simpson.

Perímetro o longitud de la línea costera (l_o , en km): es la medida del contorno del lago. Puede hacerse también de varias formas, una de ellas con un rotómetro o correccaminos.

Índice de desarrollo de la línea costera o de desenvolvimiento de perímetro o de margen (F , adimensional): es la relación entre el perímetro del lago y la circunferencia de un círculo que presente la misma área del lago. Proporciona una medida de la irregularidad del perímetro del lago. Una cuenca perfectamente circular tiene un F de 1; las cuencas irregulares tienen valores > 1 . Valores de $F > 10$ son muy raros. Es importante conocer F porque la puerta de entrada de los nutrientes al lago es función del perímetro. Teóricamente de dos lagos similares en todos sus rasgos morfométricos, excepto en F , aquel con mayor F será más productivo. Su fórmula es:

$$F = (1/2(\pi A))^{0.5}$$

Fetch efectivo (L_f , en km): distancia máxima de actuación del viento sobre el espejo de agua. La forma de cálculo más detallado de este parámetro es la brindada por el *Beach Erosion Board* citada en Håkanson (1981), la cual considera diferentes direcciones del viento (Figura. 4.21).

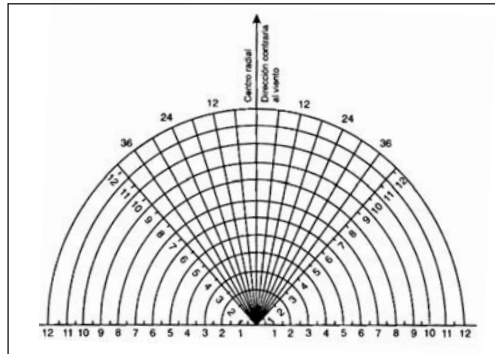


Figura 4.21. Herramienta diseñada por el Beach Erosion Board para obtener el el valor *fetch*
Fuente: tomado de Håkanson (1981).

Dimensiones subsuperficiales

Profundidad máxima (D_{max} , en m): por definición constituye la parte más profunda del lago. Es obtenida a través del levantamiento batimétrico. En los lagos naturales el punto más profundo se sitúa generalmente en el centro del cuerpo de agua, mientras que en los embalses la profundidad máxima se localiza generalmente junto a la presa. *Profundidad media* (D_m , en m): se obtiene mediante la relación entre el volumen y el área. $D_m = V/a$. (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Lagos más profundos del mundo

Lago	Profundidad máxima (m)
Baikal (Rusia)	1 741
Tanganica (Africa)	1 471
Caspio (Cáucaso)	1 025
Malawi (África)	706
Issyk-kul (Quirguistán, Asia Central)	702
Matana (Indonesia)	590
Crater (EUA)	589
Toba (Indonesia)	529
Hornindalsvannet (Noruega)	514

Fuente: Sperling (1999).

La profundidad media muestra una correlación inversa con respecto a la productividad en todos los niveles tróficos de los lagos grandes. Esta relación pierde valor en los lagos pequeños (Wetzel, 1981, 2001). Existe además una correlación inversa de la profundidad media con respecto a la densidad fitoplanctónica y el coeficiente de difusión vertical de la temperatura (LeCren y Lowe-McConnell, 1980; Cole, 1983) y directa entre la profundidad media y la capacidad del cuerpo de agua para absorber factores externos de estrés (Vollenweider, 1976).

Conociendo las dos dimensiones anteriores puede obtenerse la relación D_m / D_{max} , la cual es una de las maneras de describir la forma del lago. El valor de esta relación en un cono ideal de volumen igual a la unidad es de 0.333 y en los cuerpos de agua que se aproximan a una forma de parábola elíptica tiene un valor de 0.5 (Cole, 1983). Solamente dos lagos del mundo presentan profundidades medias superiores a los 500 m; son ellos, el lago Baikal (730 m) y el Tanganica (57 m) (Sperling, 1999).

Profundidad relativa (D_r , en %): se obtiene a través del cociente entre la profundidad máxima y el diámetro medio del lago:

$$[D_{max} \cdot 100] / [2(a/\pi)^{0.5}] = 88,6 \cdot D_{max} / (a)^{0.5}$$

En general, los cuerpos de agua pequeños tienen Z_r mayores cuando comparados con lagos grandes (Cole, 1983). Los lagos con una profundidad relativa baja están menos protegidos contra el viento, mostrando, por tanto, menor transparencia, lo que indica un incremento en la producción fotosintética (Sperling, 1994). La profundidad relativa puede ser utilizada además para describir la estabilidad de la estratificación en los lagos (Håkanson, 1981): lagos con D_r grande presentan una mayor estabilidad.

Los lagos profundos y de área pequeña tienen valores de $D_r > 4\%$, mientras que en los lagos con área grande y poca profundidad D_r es $< 2\%$; la mayoría de los lagos del mundo se ajustan a este tipo.

Volumen (V , en km^3): la determinación del volumen total de un lago implica conocer el volumen del lago a cada profundidad determinada. Håkanson (1981) presenta la siguiente ecuación para determinar el volumen de un lago, cuando éste tiene una curva hipsográfico relativa de tipo convexo:

$$V = \sum 0.33h[a_i + a_{i+1} + (a_i \cdot a_{i+1})^{0.5}]$$

Para lagos con curvas relativas de tipo concavo, la fórmula propuesta por este autor es:

$$V = \sum 0.50h[a_i + a_{i+1}]$$

Donde: h = intervalo entre una línea de contorno y otra, en m;

a_1 = área total (= área acumulativa) dentro de los límites de la línea de contorno, en km^2 .

En América del Sur los tres lagos con mayor volumen son: el lago Titicaca (830 km^3), el Maracaibo (280 km^3) y el Argentino (170 km^3) (Sperling, 1999) (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Lagos de mayor volumen en el mundo

Lago	Volumen (km^3)
Caspio	78 200
Baikal	23 000
Tananganika	18 300
Superior	12 230
Malawi	6 140
Michigan	4 920
Huron	3 540
Vitória	2 700

Fuente: Sperling (1999)

Índice de desarrollo del volumen (V_d , *adimensional*): es la razón entre el volumen del lago y el volumen de un cono hipotético con área igual a la del lago y altura equivalente a su profundidad máxima.

$$V_d = V_{\text{real}} / V_{\text{cono hipotético}} = 3V/a \cdot D_{\text{max}} = 3D_m / D_{\text{max}}$$

Cuando V_d es igual a 1, entonces se trata de un cono igual al teórico. Cuando V_d es < 1 , entonces el lago es del tipo convexo y tiene forma aproximada a la letra V; si V_d es > 1 es de tipo concavo y tiene forma de U (Fig. 4.22).

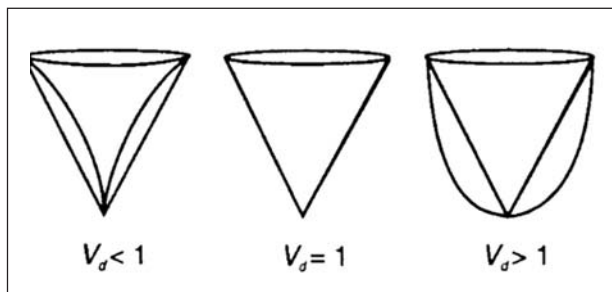


Figura 4.22. Cambios en los valores del índice de desarrollo del volumen (V_d) como consecuencia de las variaciones en la morfometría del lago.

Gorham (1958) encontró que los $V_d > 1$ son típicos, lo cual significa que la mayoría de los lagos tienen cubetas en forma de U. Los lagos poco profundos con grandes áreas tienen $V_d > 1$ o sea tienen forma de platillo volador o de lenteja. Este parámetro brinda información apropiada solo si se conocen otras medidas morfométricas (Cole, 1983).

Curva hipsográfica: es la representación gráfica de las relaciones entre profundidad, área y volumen. Se conocen también como área-profundidad y volumen-profundidad (Figs.4.27 A y B). Para las diversas profundidades son calculadas el área del estrato y el volumen de agua acumulado, de acuerdo con los procedimientos descritos. Los datos se grafican y se obtiene una curva que describe la forma de la cubeta lacustre (Håkanson, 1981; Cole, 1983) (Figura 4.23).

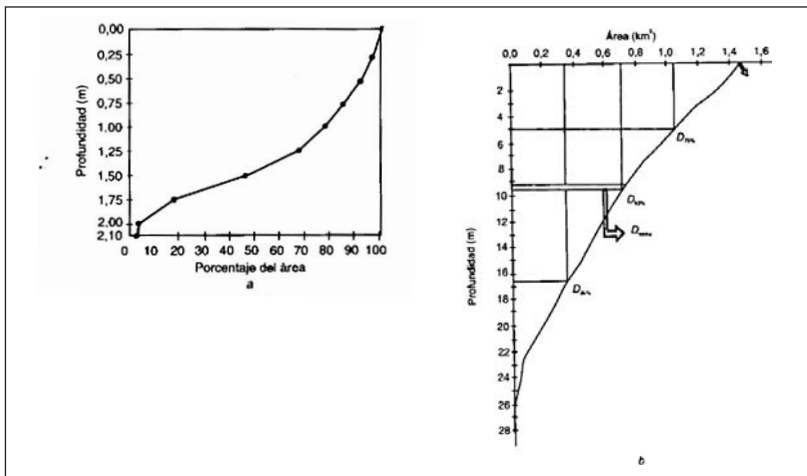


Figura 4.23. Curvas hipsográficas: a) Laguna del Parque Norte, b) Represa La Fe.
Fuente: Ramírez (2000) y Hernani y Ramírez (2000).

Tiempo de residencia del agua: el tiempo de residencia o retención hidráulica es un parámetro que afecta los procesos de descomposición en lagos y sobre todo en embalses. Embalses con bajos tiempos de retención tienden a la oligotrofia y con tiempos prolongados, a la eutrofia. El tiempo de residencia se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$T = \frac{11,57 \times V}{Q}$$

donde, T = tiempo de residencia (días)

Q = caudal medio mensual aportado (m^3/s)

V = volumen del embalse (Mm^3)

Altura sobre el nivel del mar: en el trópico, la altura a la cual están situados los lagos sobre el nivel del mar constituye un parámetro fundamental. La temperatura en los trópicos varía con la altura, pero ésta permanece más o menos constante a lo largo de todo el año. Los lagos de altas montañas tropicales suelen ser profundos, oligotróficos y polimícticos fríos; los lagos o ciénagas en las partes bajas son poco profundas (2,0 a 5,0 m en promedio), meso a eutróficos y polimícticos cálidos (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Lagos más altos del mundo

Lago	Altitud (m)
Pomo (Tibet/Nepal)	4 936
Tangra (Himalaya)	4 724
Kyaring (Nepal)	4 708
Terinam (Himalaya)	4 684
Nam (Tibet)	4 627
Ziling (Himalaya)	4 495
Yamdruk (Himalaya)	4 374
Ngoring (China)	4 270
Pangong (India)	4 248

Fuente: Sperling (1999).

Algunos lagos se forman en depresiones del terreno cuyo punto más profundo se sitúa abajo del nivel del mar (Tabla 4.5). Este fenómeno se presenta en la mayoría de los lagos más profundos del mundo. Estas cavidades se denominan criptodepresiones (Sperling, 1999).

Tabla 4.5. Criptodepresiones

Lago	Cota del fondo (m)	Cota de la superficie (m)
Baikal (Rusia)	- 1 285	456
Tanganika (África)	- 688	783
Mjösen (Noruega)	- 362	121
Fagnano (Argentina)	- 309	140
Matana (Indonesia)	- 208	382

Fuente: Sperling (1999).

Impactos de origen antropogénico en los lagos

Los lagos son efímeros en el paisaje, pero el hombre acelera este proceso mediante la extracción de agua para cultivos, aporte de sedimentos por la deforestación y

contaminación urbana y agrícola. La laguna de Suesca en Cundinamarca (Colombia) es un ejemplo dramático de esta situación (Figura 4.24).



Figura 4.24. Laguna de Suesca (Cundinamarca): A) hasta hace pocos años y B) ahora en 2021 prácticamente seca. Cambio climático? Intervención antrópica?

(<https://www.elespectador.com/noticias/bogota/a-punto-de-desaparecer-la-agonia-de-la-laguna-de-suesca/>)

CAPÍTULO 5

Los ríos

*¹María Isabel Ríos, ²Lina M. Mesa S.,
³Magnolia Longo, ⁴Gabriel Roldán*

Los ríos, riachuelos, arroyos, caños y quebradas son ecosistemas acuáticos de aguas corrientes o lóaticas, asociados comúnmente a lugares de erosión, transporte o depósito de materiales. Aunque las corrientes hacen parte de los ecosistemas terrestres en casi todos los lugares del mundo, éstas solo cubren cerca del 1% de su superficie y llevan anualmente al mar cerca de 37 000 km³ de agua, lo que representa el 0.001% del agua del planeta (Hynes, 1974). No obstante, dado que el agua dulce es menos del 2.8% del total global y la mayoría de esta está congelada (1,75-2.0%) o es subterránea (0.8%), este pequeño porcentaje es la principal fuente del agua dulce disponible en superficie.

El agua que transportan los ríos está íntimamente ligada al ciclo hidrológico. Del agua que cae como lluvia o nieve, solo una porción llega hasta los cauces de los ríos, parte se evapora directamente de las rocas, el suelo y la vegetación; parte es tomada por las plantas a través de las raíces y otra parte se infiltra como agua subterránea. La cantidad de lluvia varía enormemente de región a región. Así por ejemplo, en el norte de Chile, Perú y Colombia, donde hay regiones desérticas o semidesérticas, las precipitaciones pueden ser menores de los 100 mm al año; la región amazónica puede presentar precipitaciones entre los 3 000 y 4 000 mm al año; y la costa pacífica de Colombia (Chocó, principalmente) entre los 8 000 y 12 000 mm al año. (Tabla 5.1)

¹Universidad Católica de Oriente, mrios@uco.edu.co

²Investigadora independiente, lmesasalazar@gmail.com

³Magnolia Longo, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, magnoliac.longos@utadeo.edu.co

⁴Gabriel Roldán, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, grolدان@une.net.co

Tabla 5.1. Longitud y caudal promedio de algunos de los ríos más grandes del mundo

Nombre	Longitud (km)	Caudal promedio (m ³ /s)
Amazonas (Suramérica)	6770	212 400
Nilo (Africa)	6695	3 100
Mississippi (USA)	6020	17 300
Yangtze (China)	5980	21 810
Yenisei (URSS)	5540	17 390
Ob (URSS)	5410	12 490
Congo (África)	4700	39 650
Amur (URSS)	4440	10 900
Lena (URSS)	4400	15 490
Wang Ho (China)	4180	3 300
MeKong (Asia)	4000	11 040
Paraná (Sudamérica)	3940	14 900
Saint Lawrence (USA)	3700	14 160
Orinoco (Suramérica)	3460	16 990
Ganges (India)	2900	38 500
Irrawady	2090	13 560

La tabla anterior muestra cómo ríos de longitudes similares como el Nilo y el Amazonas (6770 y 6695 km, respectivamente), tienen caudales totalmente diferentes, lo cual está estrechamente relacionado con la geomorfología e hidrología de la cuenca. De manera que el efecto de las lluvias orográficas en la cordillera de los Andes (la más larga del mundo) y su extensa red de drenaje, contrasta con aquellas generadas en cordilleras relativamente cortas y de alturas moderadas, como las que originan el Nilo y las amplias planicies africanas en las cuales la evaporación prima sobre la precipitación. Contrastes semejantes encontraremos con el río Magdalena (Colombia), cuyo caudal (7200m³/seg) es más del doble que el del Nilo aunque tiene solo 1540m de longitud.

Así mismo, las condiciones climáticas predominantes explican los patrones de distribución de ríos intermitentes (que se secan estacionalmente) como ocurre con muchos ríos en los climas mediterráneos o monzónicos. Mientras que la composición de los suelos explicaría la prevalencia de corrientes superficiales o subterráneas. Si consideramos el efecto del hombre, encontraríamos factores

adicionales controlando los caudales de los ríos, que van desde la regulación para la generación de energía o irrigación hasta la deforestación. Esta última, por ejemplo, aunque ocurre en los bosques tiene importantes efectos en los ríos, especialmente en zonas de alta precipitación, pues la falta de vegetación trae consigo fuerte erosión del terreno, sedimentación de los lechos de los ríos e inundación en las áreas aledañas.

Cómo se puede observar, identificar la tipología de los ríos y su estructura, involucra numerosos aspectos a escala local y regional, e incluso global, que van desde las características químicas del agua, hasta las condiciones del lecho, la vegetación y el clima, esenciales a la hora de describir estos cuerpos de agua y los ecosistemas que tienen asociados.

Los estudios destacados sobre ríos comenzaron en los años 70 con el trabajo de Oglesby et al. (1972), que presentó una serie integrada de reportes acerca de la ecología de los ríos, en la cual se trata de aspectos tan variados como flora, fauna, fisicoquímica, morfología, sedimentación y aspectos sociales y económicos. En años recientes, con el desarrollo de disciplinas como la ecodinámica y el fomento de investigaciones en torno a la recuperación de ríos degradados, se destacan algunas publicaciones como *Conceptos y técnicas de ecología fluvial* (Elosegui y Sabater, 2009), *Tropical Stream Ecology* (Dudgeon, 2008) y *Stream Ecology* (Allan et al., 2021). A nivel suramericano la mayoría de las publicaciones hacen referencia a algunos de los ríos importantes de la región, en particular al río Amazonas. En este capítulo abordaremos algunas características básicas de los ríos y los principales modelos que describen su funcionamiento y ecología, haciendo referencia particular a los ríos tropicales suramericanos.

Origen de los ríos

Aspectos geológicos en la formación de los diferentes tipos de drenajes

Meteorización. El primer proceso que es requisito para que se forme el basamento que posteriormente recorrerá un drenaje, es la meteorización. Ésta es el proceso por el cual las rocas se corroen o desintegran, es decir cómo se descomponen. Por la gravedad, los materiales desagregados siempre tenderán a bajar, especialmente si existe la ayuda lubricante del agua. Existen dos tipos de meteorización, la primera son los cambios físicos o mecánicos, en donde los materiales son desintegrados a partir de los cambios bruscos de temperatura, la acción de las heladas y de los organismos (plantas y animales). El segundo tipo, son los cambios químicos, que producen la descomposición de los minerales por disolución y desmenuzamiento,

a partir de la acción del agua, el oxígeno, el anhídrido carbónico de la atmósfera y los organismos. El desmenuzamiento, requiere fuertes tensiones capaces de vencer la resistencia de los materiales, la cual ha sido reducida por la acción preliminar de la descomposición. La existencia de diaclasas (fracturas en las rocas) y planos de estratificación producidos por el desmenuzamiento inicial, favorecen la penetración posterior de agentes químicos, de agua, de aire y de raicillas (Holmes, 1952).

Algunos agentes activos en la meteorización incluyen:

- a) La desintegración a cargo de la temperatura puede producir canchales (depósitos de rocas en la base de laderas de las montañas), en áreas con casquetes de hielo, y exfoliación de rocas cristalinas, que terminan como montes-islas, en áreas secas.
- b) Los animales y las plantas juegan un papel activo, las raíces de las plantas son muy efectivas en la profundización y ensanchamiento de las grietas; los despojos de organismos muertos se descomponen a cargo de bacterias y hongos, liberándose anhídrido carbónico y ácido nítrico, aumentando el poder disolvente del agua. El principal producto orgánico es el humus.
- c) La descomposición química, sucede principalmente por el agua de lluvia que porta oxígeno y anhídrido carbónico disueltos, junto con diversos ácidos y productos orgánicos derivados del suelo. Los principales procesos químicos que suceden son, disolución, oxidación, hidratación y formación de carbonatos. Los minerales carbonatados pueden ser eliminados totalmente por disolución; los silicatados se precipitan en forma de residuos insolubles como diversos minerales arcillosos, con liberación de sustancias solubles que son arrancadas por disolución (Holmes, 1952).

La porosidad del material parental. La porosidad es la cantidad de huecos en el volumen del material versus la parte sólida. Dependiendo del tipo de material y de la presión a la que está expuesto, se puede hablar de porosidad o permeabilidad. Así, la arena o grava ordinaria tiene una porosidad del 35 %, la cual baja al 15% en las areniscas comunes, según el grado de compacidad (poca porosidad) y cantidad de cementación (cuando los poros se llenan con precipitados químicos, desapareciendo total o parcialmente). Las arcillas son impenetrables; sin embargo, pueden tener una porosidad de más del 45 %, la cual disminuye si hay compactación por presión y se escurre el agua, bajando hasta un 5 % en algunas pizarras arcillosas. En las calizas, la porosidad oscila entre el 30 % en las cretas friables (fácilmente desmenuzables), y el 5 % o menos en variedades endurecidas o recristalizadas; por lo cual, en general la caliza, es poco atacada por agua pura, pero se disuelve lentamente en presencia de anhídrido carbónico (ácido), que disuelve

el carbonato de calcio eliminándose como bicarbonato cálcico $(\text{CO}_3\text{H})_2\text{Ca}$. El agua aprovecha las fracturas en las rocas (diaclasas) y otros canales, para ir disolviendo la caliza, formándose así una red de corrientes de aguas subterráneas. Las rocas ígneas y metamórficas, tienen por lo general una porosidad del 1 % o menor, pero el agua puede circular en cantidades apreciables a través de vías en las diaclasas y grietas interconectadas (Holmes 1952).

Erosión. La descomposición de la roca depende del clima que determina la lluvia y de la estructura geológica, la cual determina la resistencia ofrecida a la erosión del material subyacente. En la medida que hay agua suficiente de desagüe para alimentar una corriente, el valle que se va formando aumenta el caudal y se va ensanchando por medio de la erosión ascendente. Esta erosión va arrancando las partes de menor resistencia de las rocas, en las áreas de fractura o con diaclasas y en las capas de arcillas o pizarras arcillosas. En las zonas en donde existen capas resistentes (areniscas, calizas, lavas o mantos interestratificados) las laderas son abruptas, mientras que al encontrar material más deleznable (arcillas y pizarras arcillosas), el valle se abre y ensancha. De la alternancia de los estratos penetrables e impenetrables, aunado al plegamiento y presencia de fallas y grietas, se pueden formar depósitos subterráneos y una gran miscelánea de acciones erosivas del agua (Holmes, 1952, Flórez, 2003).

Rocas asociadas a diferentes tipos de ríos. El tipo de red hídrica formada entre los tributarios y el río principal, depende de la naturaleza y la estructura de las rocas que excavan. Como ejemplos podemos mencionar, la región del Peñón Santander, Colombia, en el alto río Carare, en donde son evidentes las rocas calizas de la formación Rosablanca (Mendoza-Parada et al. 2009), las cuales han sido diluidas lentamente por el anhídrido carbónico presente en la lluvia y la infiltración a través de grietas y diaclasas, produciendo la formación kárstica característica de la región (Figura 1a,b). La red de drenaje busca hacia el nororiente, con una intrincada red de ríos subterráneos, algunos de los cuales confluyen en el escarpado valle del Cañón de Panamá (al occidente), irrumpiendo desde los acantilados en forma de cascadas de cientos de metros (Figura 2a,b). La red de drenaje de este cañón, drena en la Quebrada El Aventadero, afluente del río Blanco que viene del sur, ambos con agua cristalina, confluyen con el río Horta, que, a diferencia de estos, se caracteriza por recorrer vetas de pizarras arcillosas desde el noroccidente, lo que le da su color cenizo, sólidos suspendidos y fondo fangoso (Figuras 3a,b,c,d,e).

Otros ríos recorren intrusiones ígneas, como la quebrada Honda y otras, afluentes del alto río Lebrija en la zona fallada al noroccidente de Bucaramanga (Colombia) (Figura 4a,b,c). O rocas de basamento cristalino antiguas, erosionadas,

como las presentes en el Escudo Guayanés en la Gran Sabana en Venezuela (Figura 5) o en areniscas antiguas basculadas y falladas, como las presentes en la Sierra de la Macarena (oriente de Colombia) (Morales-Betancourt et al. 2017) (Figura 6). Todos estos ríos son de aguas pobres en sólidos disueltos, unas claras y otras oscuras por los taninos que desprende la vegetación que se descompone en sus cabeceras.

Por otro lado, ríos que llevan en suspensión o recorren sedimentos recientes, se encuentran principalmente en las partes bajas, como el Magdalena, el cual se ubica entre los cinco ríos con mayor aporte sedimentario del mundo (Restrepo 2015). O el río Coello en Tolima-Colombia, el cual atraviesa erosionando los lahares de cenizas provenientes de los volcanes de la cordillera central (Flórez, 2003) (Figura 7a,b).

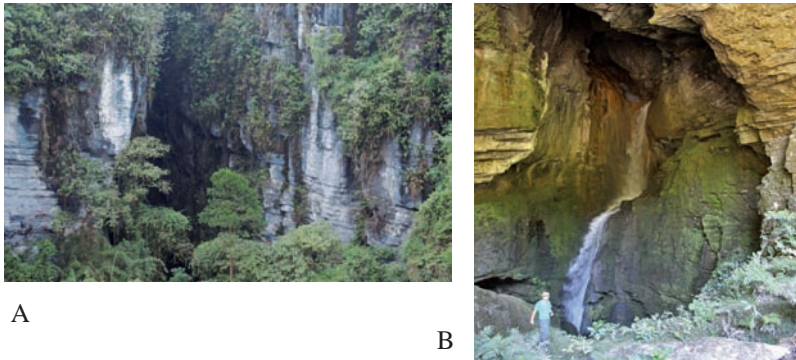


Figura 5.1. Formaciones kársticas y ríos subterráneos en el Peñón, Santander.
Fotos: Lina M. Mesa S.



Figura 5.2. Vista del Cañón de Panamá, en el cual irrumpen como cascadas los ríos subterráneos de la formación Rosablanca. Fotos: Lina M. Mesa S.

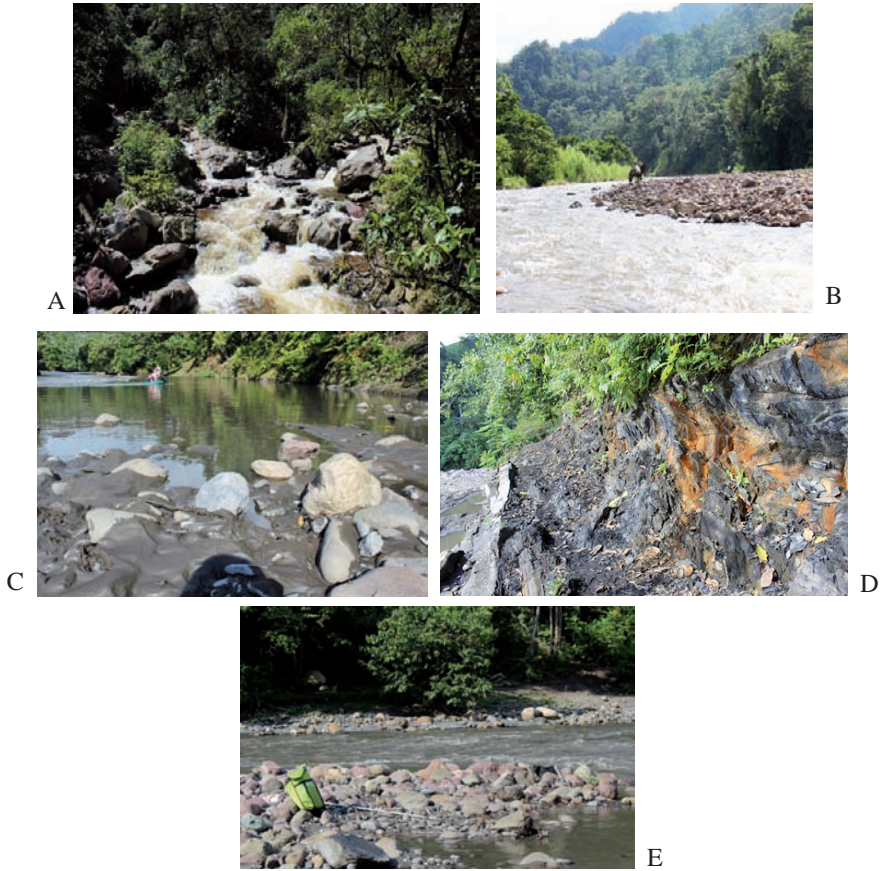


Figura 5.3. a) Quebrada el Aventadero en el tramo superior. b) Río Blanco. c-e) Río Horta, donde es evidente el fondo arcilloso, el color cenizo del agua y las formaciones de pizarras arcillosas en las laderas. Fotos: Lina M. Mesa S.

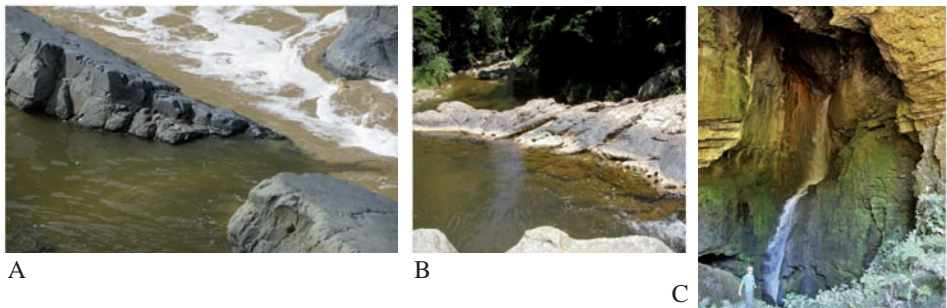


Figura 5.4. a) Quebrada Honda y b-c) otras, afluentes del río Lebrija en el municipio de Rionegro, Santander. Fotos: Lina M. Mesa S.



Figura 5. Rocas de basamento cristalino del Escudo Guayanés en Quebrada Pacheco, Gran Sabana, Venezuela. Foto: Lina M. Mesa S.



Figura 5.6. Areniscas en el área de Caño Cristales, La Macarena. Foto: Lina M. Mesa S.



A



B

Figura 5.7. a) Río Magdalena en el departamento del Tolima. b) Río Coello.

Fotos: Lina M. Mesa S.

A partir de los estudios en ríos de la región amazónica, Sioli (1984) estableció una clasificación general para los ríos del trópico suramericano, basada en la transparencia, pH y conductividad, la cual posteriormente fue actualizada por Ríos-Villamizar et al., (2020), incluyendo la cantidad y la relación entre los metales alcalinos y alcalinotérreos y los carbonatos, los cuales a su vez, dependen de la

geología de la cuenca, la mineralización y la vegetación. Según esta clasificación, los ríos pueden agruparse como ríos de aguas blancas, que son ríos de origen andino, cuyas aguas son turbias, cargadas de sedimentos y nutrientes, y tienden a la neutralidad. Ríos de aguas negras, que son pobres en sedimentos y nutrientes debido a que recorren suelos antiguos y presentan pH ácido por la acumulación de taninos y ácidos húmicos de la vegetación, que le dan el característico color de té. Por último, los ríos de aguas claras son pobres en sedimentos porque discurren por terrenos rocosos y por tanto presentan altas transparencias, pero su concentración de ácidos es moderada, de manera que el pH es neutro o ligeramente ácido.

Aunque esta clasificación es representativa de muchos ríos de la región Andino-amazónica, la variedad físico-química de las cuencas es muy grande y se incrementa a medida que se disminuye el orden del río, debido a diferencias geológicas locales, que son menos evidentes en las grandes cuencas de ríos de tierras bajas con densas redes de drenaje. En este escenario, la confluencia de afluentes con diferentes características, en las regiones de media y alta montaña, puede dar lugar a ríos de *aguas mixtas* (Ríos-Villamizar., et al 2020). La variedad de coloraciones de los ríos es explicada por dichas variaciones locales en la geología y será explorada en detalle en la sección física y química del agua.

A manera de síntesis, se puede decir que, al igual que los lagos, los ríos presentan orígenes muy variados. En regiones volcánicas, la deposición de lava puede formar canales a lo largo de los cuales se encauza el agua proveniente de la lluvia o deshielo. La mayoría de los ríos se forman por la excavación provocada por la fuerza de la corriente sobre el terreno. El agua lluvia busca las depresiones naturales y comienza a labrar las áreas más vulnerables hasta llegar a las partes más bajas y a los valles. Cañones muy pronunciados y profundos son el resultado de la lenta erosión provocada por las corrientes a lo largo de miles de años. A lo largo de la cordillera de los Andes nacen cientos de riachuelos a partir de lagos que se han formado por el proceso de deshielo de los picos nevados. Igualmente, los páramos de los Andes localizados por encima de los 3200 msnm constituyen una inmensa reserva de agua, pues se comportan como una esponja que va soltando lentamente su contenido de agua, alimentando de esta manera miles de riachuelos que finalmente harán parte de la red de drenaje. También se presenta el caso de algunos riachuelos que nacen en zonas altas de los Andes a partir de aguas termales cargadas de sales minerales y azufre, constituyéndose de esta manera corrientes de características químicas poco usuales como, por ejemplo, el río Vinagre, que nace en las estribaciones del volcán Puracé y que presenta un pH promedio de 2.0 .

Mientras mayor sea el volumen del agua y la pendiente, mayor será la erosión y la formación de tributarios de varios órdenes. La erosión mecánica implica

abrasión del sustrato y desgaste del mismo, formándose así los canales o lechos de los ríos. Pero los lechos también pueden formarse por disolución química del sustrato, como por ejemplo, rocas carbonatadas al paso de aguas cargadas de ácido carbónico. La velocidad de la formación depende del tipo de roca, de la pendiente, del clima y de la composición química del agua. Mientras mayor sea la pendiente, mayor será la capacidad de arrastrar materiales abrasivos y el impacto que estos causen sobre el sustrato.

Aspectos biogeográficos

Las cuencas del Amazonas, Orinoco y las regiones adyacentes de los Escudos Guayanés y Brasileño son el núcleo de la ictiofauna neotropical en cuanto a su diversificación; ello se debe precisamente a su historia biogeográfica. Los principales eventos geológicos y climáticos sucedidos en la placa suramericana desde el Cretáceo tardío (100-66 ma) hasta el Paleógeno (Paleoceno - Mioceno; 66-22 ma), pueden sintetizarse en: 1) la separación final de Gondwana en el Cretáceo tardío; 2) la formación geológica de los Andes y las cuencas marginales (paralelas) que se crearon a partir de este evento orográfico; 3) la formación Neogénica (Mioceno - Plioceno) de los ejes de drenajes actuales; 4) la acreción (adición) de terrenos nuevos en el noroccidente de Suramérica. Estos eventos explican la actual biodiversidad y topografía de Suramérica, en donde han sucedido múltiples transgresiones marinas (Mioceno - Plioceno), que obligaron a las faunas dulceacuícolas a replegarse en los ríos. Intercambios históricos entre cuencas, a través de conexiones y desconexiones hidrológicas, permitieron el aislamiento o la mezcla, entre faunas de diferentes cuencas y pulsos orogénicos, que se intercalaron con relativa inactividad geológica (Albert y Reis, 2011), favorecieron que la actual distribución biogeografía de los peces suramericanos. Así, la habilidad de las especies estrictamente dulceacuícolas, de moverse entre dos o más cuencas es una respuesta a los procesos geológicos e hidrológicos que involucraron la captura o la confluencia de ríos, sucedida por eventos climáticos (Días et al. 2014) de sequía e inundación, lo cual delimita la conectividad entre los drenajes particulares.

Todo ejercicio biogeográfico que vincula ecosistema acuáticos dulceacuícolas, debe partir del precepto de que la distribución actual de los peces, está determinada por el caudal, la estacionalidad, la química del agua y los hábitats acuáticos presentes. Así, que algunos ejercicios que intentan documentar la biogeografía de los peces en Suramérica, usan estos atributos de los ríos para complementar las explicaciones relativas a la distribución geográfica de las especies (Brow y Lomolino, 1998).

Entre los ejercicios que parten de la distribución de los peces de agua dulce como herramienta en la formulación de unidades biogeográficas, en cuanto a las afinidades o las diferencias en la composición de especies dentro de las diferentes cuencas, se debe comenzar con el trabajo de Abell et al., (2008), que aunque tiene una escala global, propone 51 ecorregiones para Suramérica. Estas ecorregiones o unidades biogeográficas en la medida que la escala se va reduciendo, se subdividen entre los diferentes ejercicios regionales. Así, para los drenajes costeros de las Guayanas, se cuenta con el trabajo de Lemopoulos y Covain (2018) que definen dos unidades biogeográficas principales para la región; para los drenajes del norte de Suramérica, incluyendo los de la costa pacífica colombiana, el trabajo de Douglas et al., (2011), encuentra cuatro unidades principales que agrupan 29 unidades hidrológicas; para el Amazonas, el trabajo de Dagosta y Pinna (2017), subdivide la cuenca del río Amazonas entre 29 unidades biogeográficas; y particularmente para las cuencas trasandinas y el piedemonte cisandino en Colombia, el trabajo de Mesa et al., (2016) propone 28 ecorregiones. Las ecorregiones que se proponen con estas investigaciones, vinculan una o más cuencas, a partir de la afinidad en la composición íctica, usando diferentes algoritmos para el desarrollo de las hipótesis biogeográficas, las cuales en conjunto pretenden explicar la interacción histórica ocurrida entre la gran diversidad geográfica y taxonómica.

Aspectos hidrológicos

En zonas de bosque lluvioso tropical, donde los regímenes de lluvias son mono o bimodales a lo largo del año, los ríos mantienen volúmenes de agua más o menos constantes. Por el contrario, en zonas de bosque seco y estacional, donde los períodos de sequía oscilan entre dos y cinco meses, aproximadamente, el déficit de agua genera una disminución paulatina del agua subsuperficial, hasta el punto que algunos cauces pueden quedar completamente secos. A estos períodos secos prosiguen períodos de lluvias torrenciales que inundan los cauces secos o forman nuevos canales irregulares, en ambos casos se presenta un arrastre de materiales que puede incluir rocas de varios cientos de kilos de peso, así como la destrucción a su paso de puentes y carreteras.

Globalmente, el Trópico y el Ecuador geográfico se caracterizan por presentar lluvias constantes a lo largo del año y suelos con alta saturación de agua; no obstante, a escala regional existen áreas donde la estacionalidad de las lluvias impone otros ritmos físicos, químicos y biológicos, asociados a las sequías. Aunque las sequías se consideran desastres naturales que afectan la salud y el bienestar humano, así como la producción agropecuaria y la economía en general; la sequía es ciertamente un evento natural en muchas regiones del mundo. En regiones tropicales, las sequías

ocurren tanto en zonas con déficit hídrico temporal (como el bosque seco y las zonas áridas) como en zonas con valores altos de precipitación (p.e. los páramos)

En ecología acuática no hay una definición exacta de sequía, McMahon y Finlayson (2003) sugieren analizar el concepto de acuerdo con la manifestación de flujos bajos o cero en el régimen hidrológico de los sistemas lóticos. La sequía se percibe como “períodos de flujo bajo”, los cuales pueden ser descritos en términos de los intervalos de recurrencia y duración, así como en las tendencias provocadas por mecanismos climáticos a gran escala, lo cual difiere entre tipos de sistemas; más aún si tomamos en consideración los impactos antrópicos sobre los caudales.

Los ecosistemas acuáticos son altamente presionados por las actividades antrópicas puntuales (e.g., vertimientos, canalización, represamiento y carreteras) y a gran escala (i.e., cambio global), las cuales afectan los estados ecosistémicos vía afectación en la biodiversidad acuática y en los procesos. Una tendencia de estas afectaciones es la disminución en el flujo por el incremento de sequías extremas o severas. Estas sequías afectan las rutas a través de las cuales llega el agua a los canales, que corresponden a: (a) precipitación directa, (b) flujo superficial, (c) flujo subsuperficial poco profundo, y (d) flujo subterráneo (Hornberger et al., 1998). Ante estos eventos, las respuestas basadas en los rasgos funcionales de los organismos y la sincronía entre los ciclos biológicos con las temporadas de lluvias, son claves para la supervivencia y la permanencia de las especies. De tal manera, aunque una temporada seca es un disturbio que afecta la biota y los procesos en los ecosistemas acuáticos temporales y efímeros, no necesariamente representa un evento catastrófico tal como lo plantean Brock *et.al.*, (2003).

De acuerdo con lo anterior, la naturaleza de los cauces en relación con el régimen hidrológico se divide en:

- *Perennes o permanentes*: se denominan cauces permanentes aquellos que sostienen flujo superficial durante todo el año, pudiendo tener déficit hídrico en años secos siempre que la capa freática esté localizada a escasa profundidad y con volumen suficiente para permitir el desarrollo de especies freatófilas. La vegetación de ribera en estos sistemas es exigente con respecto a la cantidad de agua disponible, así que soportan inundaciones y encharcamientos, un ejemplo de ellos es el río Lipa en el Departamento de Arauca.
- *Temporales o intermitentes*: los cauces temporales o intermitentes se caracterizan por la estacionalidad marcada en el flujo subsuperficial cada año; durante esta estacionalidad el flujo disminuye en más del 70%, con una ocupación del ancho del canal no superior al 20%. A medida que aumenta la sequía o en cuanto es más severa, cesa el flujo con la consecuente formación

de pozos conectados a través de suelos húmedos así como pozos totalmente desconectados, al menos superficialmente (Figura 8). Estas variaciones en la permanencia de agua subsuperficial a lo largo de la sequía, depende de variables como tipo de suelo, pendiente del canal y de la ribera, composición y cantidad de cobertura ribereña y profundidad del nivel freático. Estos cauces se localizan en zonas de bosque seco y climas mediterráneos, así como en páramo.

- *Efímeros o esporádicos*: Los cauces efímeros presentan períodos de 6 meses o más de flujo cero, aunque puede existir un flujo subterráneo (que facilita el desarrollo de vegetación ribereña así como florecimiento algal cuando hay flujo subsuperficial). Este grupo también abarca quebradas de zonas áridas que tienen períodos de flujo cero extendidos y variables (años).
- *Corrientes interrumpidas*: son las que alternativamente corren por cauces superficiales y subterráneos, dependiendo de la naturaleza del terreno. En terrenos calcáreos, el ácido carbónico presente en el agua puede disolver el sustrato y formar cavernas.



Figura 5.8. a) Quebrada intermitente El Tambor, Honda, Tolima. b). Quebrada efímera en el Parque Natural Nacional Macuira, La Guajira. Fotos: Magnolia Longo

Características de las cuencas de drenaje

Una cuenca de drenaje o área de captación es el conjunto de todos los tributarios que alimentan un canal principal o grupo de canales o cauces. La cuenca de drenaje presenta un patrón ramificado o dendrítico, que desarrolla una jerarquía de tributarios que se vuelve más compleja aguas abajo. La corriente más pequeña se denomina de primer orden, la unión de dos corrientes de orden n crea una corriente de orden $n + 1$ (Fig.5.9).

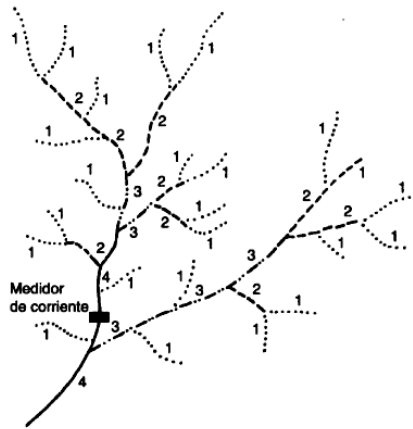


Figura 5.9. Red de drenaje que ilustra el orden clasificación de corrientes hasta un cuarto orden.

Fuente: Church (1982).

Las corrientes de orden 1 son aquellas terminales con menor caudal que no poseen tributarios. Las corrientes de orden 2 son las que se forman por la unión de al menos dos tributarios de primer orden o tipo uno; las corrientes tipo tres se forman por la unión de tributarios tipo uno y dos; las de tipo cuatro por dos y tres, y así sucesivamente. La selva amazónica, los llanos orientales y la cordillera andina presentan cientos de ejemplos de este tipo de clasificación. Esto constituye un sistema en el cual a medida que una corriente aumenta en orden, también lo hace en tamaño. Esta clasificación es usada también para desarrollar el concepto de “río continuo” (Vannote, 1980), sobre el cual profundizaremos más adelante. Adicionalmente, la estructura física de las corrientes puede ser analizada a diferentes escalas.

El sistema fluvial se entiende como un conjunto de subsistemas conectados de forma interdependiente unos con otros, que actúan como un todo complejo ya que cuentan con una estructura organizada jerárquicamente, empezando por la *cuenca* hasta los *microhábitats* (i.e., sustratos), pasando por el *segmento*, *el tramo* y las *unidades geomorfológicas* (rápidos y pozos). El sistema en general, y cada subsistema en particular, tienen una composición y estructura de elementos físicos, químicos y biológicos así como una dinámica particular. Los procesos geomorfológicos, ecosistémicos y ecológicos que suceden en cada subsistema ocurren en escalas espacio-temporales específicas y son propios de cada sistema (entiéndase sistema como la cuenca hidrográfica y su organización jerárquica). Aunque este modelo de organización jerárquica de los hábitats de los sistemas lóticos fue formulado por Frissell et al., (1986), sigue siendo vigente en análisis

desde el punto de vista de la ecología del paisaje para planes de manejo, conservación y monitoreo, así como en investigaciones sobre la relación entre variables abióticas de los microhábitats con la diversidad de la biota acuática.

Unidades geomorfológicas

Las unidades geomorfológicas de canal o del cauce son áreas localizadas de manera relativamente homogénea que difieren en morfología, profundidad, velocidad y tipos de sustratos. En quebradas, las principales unidades del canal son los rápidos y los pozos, las cuales se forman por interacciones entre el flujo con la rugosidad del lecho, la pendiente y por la disposición de material vegetal tipo troncos caídos (este último para el caso de pozos). Las unidades son sensibles a cambio debido a la estacionalidad y a la variación inter-anual de las descargas; no obstante, generalmente las unidades vuelven a ser distinguibles una vez pasa el evento de descarga. Las definiciones de unidades de canal usualmente aplican para condiciones de quebradas de orden uno, dos y tres. En ríos, estas unidades frecuentemente son indistinguibles unas de otras, y cuando existen, las características hidráulicas difieren de las presentadas en las unidades de canal de las quebradas.

Estas unidades geomorfológicas son hábitats a mesoescala que difieren en condiciones físicas y químicas. Esto genera hábitats variados para la colonización y el establecimiento de la flora y la fauna acuática. Así, los ensamblajes de macrófitas, algas, macroinvertebrados y peces generalmente presentan arreglos espaciales de tipo agregado en los tramos de las quebradas, diferenciándose también la biodiversidad y la biomasa entre las unidades. Estudios sobre la relación entre hidráulica y biodiversidad cada vez son más relevantes ya que permiten analizar los posibles impactos que se pueden generar en los componentes físicos, químicos y biológicos de los sistemas producto de actividades antrópicas (Bisson, et al., 2017). Además, estos estudios apoyan modelos para la toma de decisiones sobre actividades extractivas, modelos como los empleados para establecer caudales ambientales o ecológicos. Sin embargo, en los planes de monitoreo, se recomienda realizar la clasificación de las unidades de canal solo para estratificar descriptivamente las condiciones de las quebradas o tramos, más no emplear la clasificación como un medio para cuantificar y monitorear el hábitat acuático y la morfología de los canales. El monitoreo debería estar orientado hacia la obtención de resultados repetibles, económicos y rentables, que conlleven al mantenimiento a largo plazo o al restablecimiento de los procesos biofísicos que forman el canal, más no en la manipulación directa o en el reemplazo de las estructuras del hábitat, actividades que son a corto o mediano plazo (Poole, et al., 1997).

La forma del lecho y las variables del flujo son las principales características para clasificar las unidades geomorfológicas. Sin embargo, la pendiente es una herramienta muy útil cuando las otras características son ambiguas. A continuación se presentan algunas características para reconocer las unidades y los términos como se conocen en inglés, basado en las publicaciones de Frissell et al. (1986), Poole et al., (1997) y Bisson et al., (2017) (Figura 5.10).

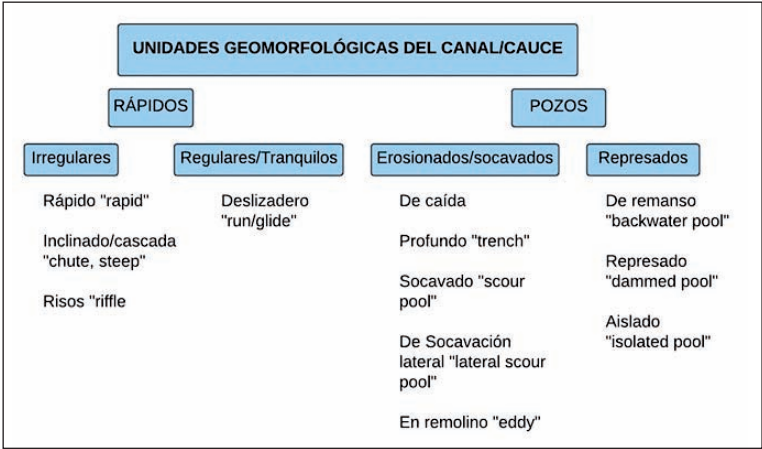


Figura 5.10. Unidades geomorfológicas del canal

1. Pozos o piscinas. Unidad cuya pendiente del lecho es usualmente cero (0). En este trabajo la palabra pozo se usa como un genérico. Se reconocen dos tipos, los pozos que se forman por erosión o socavación del terreno y los pozos represados por factores naturales de la dinámica del cauce, por la caída de troncos, por la acumulación de materia orgánica y por la actividad de la fauna.

Pozos erosionados/socavados

Pozo de caída: Unidad de pozo formada en el extremo inferior de una cascada o de un salto, generalmente son profundos.

Pozo profundo (trench pool). Es un pozo con una sección transversal en forma de U o V, usualmente flanqueado por paredes de roca, con sustrato rocoso y arenoso. A menudo largo y estrecho. El flujo es lento.

Pozo socavado (Scour pool). Pozo con un hoyo profundo o semi-profundo que ocupa una amplia sección transversal.

Pozo de socavación lateral (lateral scour pool). Pozo formado por el flujo que incurre contra un banco de arena o contra obstrucciones parciales producidas por

truncos, raíces o rocas. Es asimétrico en la sección transversal. Se encuentra sobre todo en ríos de tierras bajas con cursos meándricos. Gradiente <0.05 .

Pozos represados

Pozo de remanso (*backwater pool*). Pozo ubicado a lo largo de las márgenes del canal. Se forma por los remolinos que giran alrededor de obstrucciones tales como cantos rodados, raíces o troncos caídos. Forman parte del canal activo. El sustrato generalmente está compuesto de arena, grava y cantos. Gradiente <0.05 .

Pozo represado (*dammed pool*). Unidad de agua represada contracorriente por una obstrucción del flujo (atascos por troncos, derrumbes de tierra o rocas de diversos tamaños). Gradiente <0.05 .

Pozo aislado (*isolated pool*). Pozo ubicado fuera del canal principal activo pero, dentro del área húmeda. Se asocia generalmente con las barras de grava y puede secarse completamente o alimentarse de flujo en las épocas de lluvias altas. El sustrato es muy variable.

2. Rápidos. Son áreas de cauce generalmente poco profundas. Las aguas fluyen sobre obstrucciones parcial o totalmente sumergidas produciendo o no turbulencia. Usualmente, en los rápidos los sustratos son de mayor diámetro que en los pozos. Se localizan en tramos rectos. El gradiente es variable.

Rápidos regulares o de aguas tranquilas

Deslizadero (*run/glide*). Unidad de rápido poco profundo con velocidad entre baja y moderada, y poca o ninguna superficie de turbulencia. Los deslizaderos pueden tener algunas áreas socavadas, pero se distinguen de los pozos por su homogeneidad y carencia de estructura. El flujo es de tipo laminar (forma trapezoidal). Generalmente son más profundos que los riscos, tiene pocas obstrucciones importantes y baja complejidad del hábitat. Se localizan típicamente en la zona de transición entre risos/rápidos y pozos. Los sustratos son de tipo cantos, gravas y arenas. Gradiente <1.0 .

Rápidos irregulares

Rápido (*rapid*). No está asociado a pozos, es el tipo de rápido con mayor velocidad y turbulencia, con algunos saltos hidráulicos que remolinan alrededor de los cantos rodados. El sustrato es expuesto, compuesto por bloques, cantos y algunas barras parciales. En ríos de orden mayor, este rápido se conoce como raudales y estrechos, los cuales se forman cuando emerge el sustrato rocoso

por fracturación. El sustrato es de tipo megabloques y lajas; las lajas reducen la profundidad y generan estrechamiento del cauce incrementando la velocidad del flujo. El gradiente es moderado entre 2.0 y 4.0%, ocasionalmente entre 7.0 y 8.0%.

Rápido inclinado o en cascada (*chute, steep*). Las cascadas tienen pendiente muy pronunciadas, también presentan escalonamiento entre caídas y pozos muy poco profundos (tipo escalones). El lecho generalmente es rocoso, con cantos rodados, bloques o megabloques. El gradiente varía entre 2.0 y 3.0% o más.

Rizos (*riffle*). Flujo rápido, turbulento, poco profundo. El agua fluye sobre gravas, cantos y bloques sumergidos o parcialmente sumergidos. Los sustratos generalmente son de mayor tamaño en comparación con los encontrados en pozos y rápidos tipo deslizaderos. Transcurren en tramos rectos donde la sección transversal es uniforme. El gradiente oscila entre 0.08 y 1.50%. (Figura 5.11)

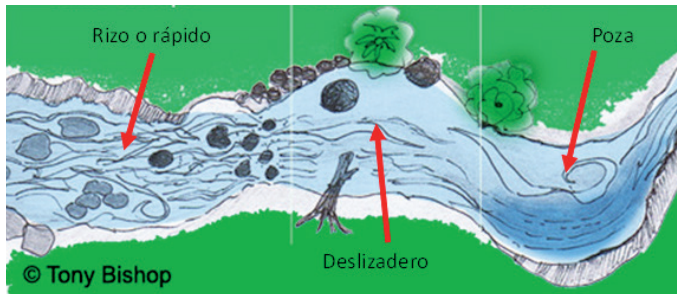


Figura 5.11. Representación de los mesohabitats más comunes en ríos.

Fuente: <https://www.google.com/search?q=partes+de+corrientes+en+ríos&ytb>

Tipología de los cauces

Varios factores gobiernan los procesos físicos y morfológicos en los ríos. Dentro de los factores que influyen en la morfología están el clima local, la naturaleza de la vegetación riparia, el uso de la tierra en su área de influencia y la intervención directa por el hombre por extracción de materiales y modificación del curso. Debido a que el tamaño y el volumen del sedimento juegan un papel importante en la morfología de los cauces, su patrón y forma de depósito se utilizan para su clasificación morfológica.

La figura 5.12 representa un patrón conceptual de los tipos morfológicos de grandes cauces. Aquí se observa de izquierda a derecha una disminución en la estabilidad del cauce y un aumento de aporte de sedimentos. De abajo hacia arriba se aprecia un aumento en el gradiente del cauce, una disminución en su estabilidad y un aumento en el tamaño de los sedimentos. Obsérvese igualmente los patrones de deposición de sedimentos. La figura 5.13 muestra la clasificación morfológica

de los grandes cauces. La figura 5.14 muestra la clasificación morfológica de los grandes cauces: deposición de sedimentos en barras. La figura 5.15 representa la actividad lateral de los grandes cauces. (Figuras 5.12 a 5.15)

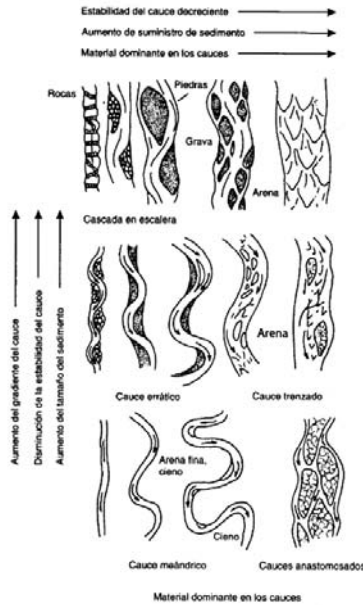


Figura 5.12. Patrón conceptual de tipos morfológicos de los grandes cauces.

Fuente: Church (1982)

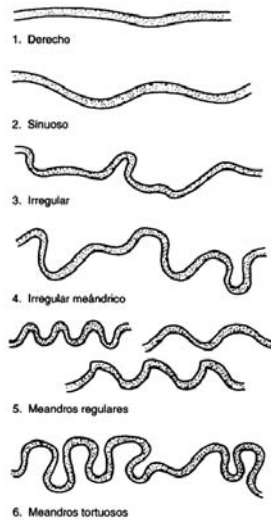


Figura 5.13. Clasificación morfológica de los grandes cauces.

Fuente: Church (1982)

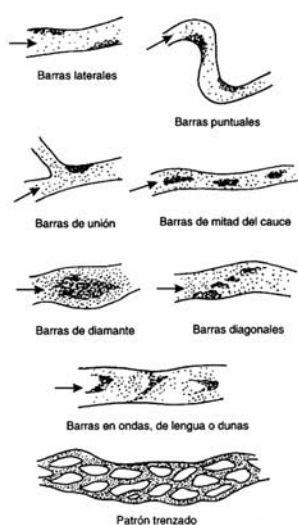


Figura 5.14. Clasificación morfológica de grandes cauces: deposición de sedimentos en barras.

Fuente: Church (1982)

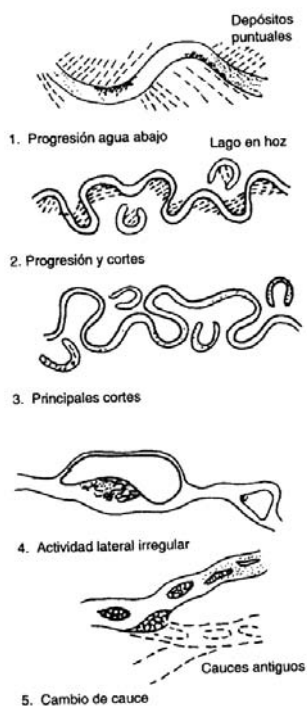


Figura 5.15. Actividad lateral de los grandes cauces

Fuente: Church (1982)

Cuencas de drenaje

El total del área que recibe las aguas de un sistema de corrientes (ríos, riachuelos y quebradas) recibe el nombre de cuenca de drenaje o cuenca hidrográfica. Como ya se vio, un sistema de corrientes se forma a partir de nacimientos de agua en las partes altas de las montañas, que aprovechando la topografía del terreno y por erosión, van formando los cauces o lechos hasta llegar a los valles y finalmente al mar.

El tamaño de una cuenca varía desde solo unos pocos kilómetros cuadrados (microcuenca) hasta miles o millones de kilómetros cuadrados como, por ejemplo, la cuenca del Amazonas con un área de 6,5 millones de kilómetros cuadrados (Rzóska, 1978). la del río Orinoco con 950 000 km² (Vásquez y Sánchez, 1984); la cuenca del río Magdalena con 435 000 km² (IGAC, 1977) y la del río Riogrande, Colombia, con 1294 km² (Arias y Londoño, 1984).

Los factores que más interesa considerar en una cuenca hidrográfica son: la naturaleza geológica del terreno y el estado de los suelos superficiales, ya que éstos son la fuente del tipo de materiales que arrastran las corrientes. Por lo tanto, la naturaleza fisicoquímica de las aguas de una cuenca de drenaje al igual que su productividad biológica, están en función de la naturaleza de sus suelos, su uso y su estado de conservación.

Las cuencas, a su vez, se clasifican de acuerdo con la forma como se distribuyen sus tributarios. Reid (1966) y Gordon et al (1994) consideran nueve patrones básicos de drenaje:

Tipo dendrítico: los tributarios están distribuidos en forma de neuronas.

Tipo radial: ocurre cuando las corrientes se originan de una altura simétrica como, por ejemplo, de un volcán.

Tipo centrípeto: los tributarios parten de un punto central hacia la periferia.

Tipo rectangular: los tributarios se distribuyen formando rectángulos.

Tipo pinado: las corrientes se ubican una frente a otra con respecto al afluente principal.

Tipo enrejado: se presenta en zonas montañosas donde las crestas de las montañas están orientadas de manera paralela. De esta manera los tributarios llegan al río principal formando un ángulo recto.

Tipo paralelo: los tributarios se ubican paralelamente con respecto al afluente principal.

Tipo distributivo: las corrientes parten de un eje central y se ramifican como las raíces de un árbol.

Tipo anular: varios cauces centrales se juntan formando una especie de anillo. (Figura 5.16).

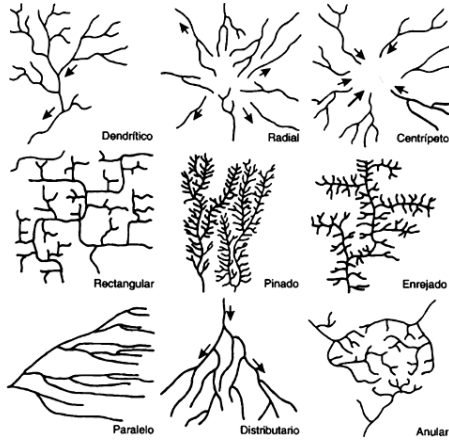


Figura 5.16. Patrones básicos de drenaje.

Fuente: Church (1982)

La figura 5.17 representa una comparación teórica de las eficiencias de los patrones de drenaje. Nótese que los puntos tienen la misma posición pero su punto de unión varía en cada uno de los casos. Las medidas están dadas en unidades arbitrarias (Figura 5.17)

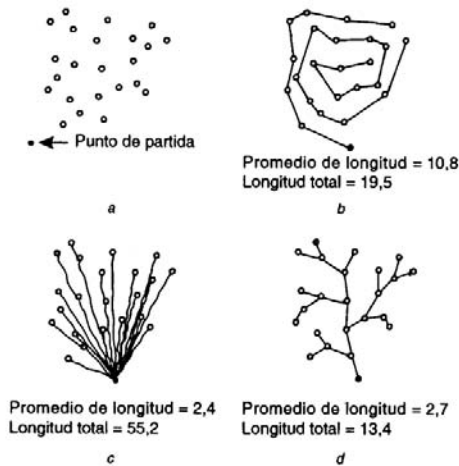


Figura 5.17. Comparación teórica de eficiencia de patrones de drenaje.

a. Drenaje a través de un punto de partida; b. Drenaje en espiral; c. configuración tipo explosión; d. Patrón ramificado. Medidas en unidades arbitrarias.

Fuente: (Church (1982)

Naturaleza del lecho de los ríos

El lecho de los ríos está conformado por distintos tipos de sustrato que va desde rocas o peñas hasta arena muy fina y arcilla. La determinación del tipo de sustrato de un lecho es muy importante, pues de él depende el establecimiento de una flora marginal y fauna béntica específica (Tabla 5.2).

Tabla 5.2. Denominación y tamaño de los materiales que conforman los tipos de sustrato más frecuentes en los ríos (tomado de: Hynes, 1972)

Nombre del material	Tamaño (mm)
Roca o peña	>256
Guijarro	64 - 256
Piedras	16 - 64
Cascajo	8 - 16
Arena muy gruesa	1 - 2
Aena gruesa	0,5 - 1,0
Arena mediana	0,25 - 0,5
Arena fina	0,125 - 0,25
Arena muy fina	0,0625 - 0,125
Aluvi3n	0,0039 - 0,0625
Arcilla	< 0,0039

A lechos rocosos y pedregosos está asociada una fauna con diversas adaptaciones morfol3gicas como ganchos, ventosas y cuerpos aplanados como mecanismo para no ser arrastrados por la corriente. Por lo regular, en estos sustratos la fauna es muy diversa, cuando a3n no han sido contaminados. Adem3s, es frecuente que en estos lugares se acumulen residuos vegetales como ramas, hojas y troncos sin descomponer, lo que sirve como refugio para numerosas especies, increment3ndose de esta manera la diversidad.

Sustratos pedregosos, con cascajo y guijarros, est3n localizados por lo regular en zonas de r3pidos, por lo que las especies que all3 viven son similares a las del sustrato rocoso, pero en general menos diversas. Lo anterior se debe a que este tipo de sustrato es m3s vulnerable a la fuerza de las crecientes en 3poca de fuertes lluvias.

Sustratos arenosos de aluvi3n y de arcilla est3n localizados en las partes bajas de los r3os, donde la corriente es baja. Estos tipos de sustrato son muy pobres en fauna b3ntica, ya que son un medio muy inestable para su establecimiento. La

fauna allí predominante está constituida por organismos adaptados a eventuales bajas de oxígeno como, por ejemplo, oligoquetos, moluscos y quironómidos. A medida que el río va llegando a los valles, la velocidad del agua disminuye.

Variables físicas de interés en la ecología fluvial

Aspectos tales como flujo de la corriente, velocidad, descarga, transporte de materiales, tipo de cauces, rugosidad y otros, pertenecen al campo de la hidráulica y la hidrología, pero su dinámica es un factor fundamental para el establecimiento de las comunidades biológicas en las corrientes. Adicionalmente, pese a que los ríos y quebradas están modificando constantemente sus cauces, es importante considerar en ellos algunas variables que son similares a los ya discutidos para los lagos, a saber: profundidad, longitud, anchura, área, volumen y extensión de la orilla. En conjunto estas variables definen la disponibilidad y estabilidad de los hábitats, y en consecuencia, la colonización de la biota.

Tipos de flujo

El flujo o la manera como el agua corre en su lecho depende en gran parte de su morfología. Existen dos tipos de flujo a saber: laminar y turbulento. El flujo laminar es característico de aguas viscosas y lentas, así que todo el líquido se mueve en cajas paralelas y a la misma velocidad; el agua da la impresión de estar quieta.

El flujo turbulento comienza cuando la corriente adquiere velocidad y su movimiento se vuelve irregular. El tipo de movimiento adquirido depende de la naturaleza del canal, el cual puede aumentar la turbulencia si presenta lechos tortuosos y con muchas irregularidades morfológicas.

La velocidad

Es la distancia que una masa de agua recorre en una unidad de tiempo y se mide por lo regular en metros por segundo (m/s). La velocidad se ve afectada por los materiales disueltos y suspendidos en el agua, por la naturaleza del sustrato y por la vegetación localizada a lo largo de su cauce. Aguas muy lentas pueden moverse solo a 0,2 m/s; en cambio, aguas rápidas pueden alcanzar velocidades promedio hasta de 1,8 o 2,0 m/s; velocidades mayores son escasas. Los cauces que ofrecen poca resistencia favorecen un movimiento más rápido del agua, que los que poseen fondos rocosos e irregulares.

Caudal o descarga

Es el total de agua de una corriente que pasa por un punto en un determinado período de tiempo. La forma más simple de medirla es multiplicar el área transversal de

la corriente por la velocidad de flujo de un objeto flotante como, por ejemplo, una naranja, por ser éste un objeto que se observa con mucha facilidad. Hynes (1972) presenta la siguiente fórmula para calcular la descarga:

$$D = \frac{wdal}{t}$$

donde, D = descarga

w = anchura del lecho

d = profundidad media del río

a = es un coeficiente que varía de 0,8 si el cauce es rugoso a 0,9 si es liso

l = distancia recorrida por el objeto flotante

t = tiempo recorrido por el objeto

La medición de la descarga o caudal de una corriente se denomina, por hidrólogos, aforo y se expresa en litros o metros cúbicos por segundo. En la fórmula anterior se observa que la medida de la descarga está determinada por la forma del cauce, por el área transversal, por la profundidad media, por la naturaleza del sustrato y la pendiente del lecho.

Profundidad: se refiere a la máxima profundidad del río en un segmento determinado. La profundidad media tiene en cuenta la pendiente transversal del fondo siendo una relación entre el área transversal (A) y la anchura (w):

$$d = \frac{A}{w}$$

Longitud se refiere a la longitud total del río o quebrada desde el nacimiento hasta la desembocadura; por ello es llamada también longitud “real”. La tabla 5.1 muestra la longitud de los principales ríos del mundo.

Anchura: la anchura de un río/quebrada puede definirse como la medida transversal real del cauce entre orillas bien establecidas. Esto es fácil de determinar en ríos localizados en valles profundos; pero es menos evidente en llanuras donde los procesos de erosión cambian constantemente la forma del cauce.

Área: el área superficial de un río es simplemente la medida de la superficie del agua expuesta. Obviamente este parámetro varía considerablemente con los períodos de lluvia y sequía. Otra forma de expresar el área es la denominada área transversal, que se obtiene multiplicando la profundidad promedio por la anchura promedio:

$$A = d \times w$$

Volumen: es la cantidad de agua contenida en el cauce o lecho de un río. Al igual que en los lagos, se calcula sumando la cantidad de agua contenida en cada contorno o profundidad determinada del cauce. Puesto que el agua está en movimiento, el volumen de un río se expresa mejor como descarga o sea, como litros o metros cúbicos por segundo ($1 \text{ o m}^3/\text{s}$).

Extensión de la orilla: la extensión de la orilla es simplemente la medida de su longitud con respecto a la longitud del río o de un segmento determinado. Condiciones tales como la formación de pozos y bahías incrementan la extensión de la orilla.

Rugosidad: esta es probablemente la variable ecohidráulica de mayor interés después del caudal. El contacto de la masa de agua con los márgenes y el lecho de los canales naturales causa una resistencia (fricción) que depende de la suavidad o rugosidad de todos los componentes del canal. En este sentido, la vegetación también influye en la rugosidad al igual que cualquier otra irregularidad que cause turbulencia.

El movimiento medio de la masa de agua se define como el flujo descendente en el canal de un río o quebrada debido a la gravedad (Smith, 1975); se caracteriza por dos números: el número de Reynolds y el número de Froude. El número de Reynolds determina si el flujo medio es laminar o turbulento, y con el número de Froude se establece si el flujo es subcrítico, crítico o supercrítico. Ambos son números adimensionales (siempre que se utilice un conjunto coherente de unidades). Generalmente, tramos de quebradas o ríos con un flujo bajo condiciones normales (i.e. no desbordado) presentan regímenes sub-críticos-turbulentos o súper-críticos-turbulentos.

El número de Reynolds Re, está dado por:

$$Re = (\bar{U} * P) / \nu$$

Donde:

\bar{U} : Velocidad media de la sección de la quebrada (registrada a 0.4 de profundidad)

P : Profundidad

ν : viscosidad cinemática

El número de Reynolds representa la relación entre las fuerzas de inercia y las fuerzas de viscosidad. $Re < 500$ indica que el flujo es laminar; $Re > 2000$ señala un flujo turbulento; y valores intermedios se relacionan con zonas de transición (Smith, 1975).

El número de Froude Fr , relaciona el efecto de las fuerzas de inercia con respecto a las fuerzas gravitacionales las cuales actúan sobre la masa de agua, indica el estado del flujo del agua. Se define por:

$$Fr = \bar{U} / \sqrt{gP}$$

Donde:

\bar{U} : Velocidad registrada a 0.4 de profundidad.

g : aceleración debido a la gravedad $9.8 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$

P : profundidad

Cuando $Fr < 1$ el flujo es lento, suave o subcrítico, las fuerzas viscosas son menores que la gravitacional; velocidades son bajas.

$Fr = 1$ el flujo es crítico, las fuerzas viscosas que actúan en el agua son iguales a la fuerza de gravedad.

y $Fr > 1$ el flujo rápido, torrencial o supercrítico, las fuerzas viscosas son mayores que las gravitacionales; velocidades elevadas.

En el lecho de ríos y quebradas, el tamaño de los sustratos y el espaciamiento entre ellos afecta la estructura de los flujos y la capa límite. Hay múltiples factores de rugosidad propios a cada cauce definidos por las formas y texturas del sustrato, por cambios de dirección, así como por obstrucciones generadas por troncos, vegetación acuática y rocas. Estos factores afectan el flujo tanto espacial como temporalmente según cambian las descargas. En general, los caudales de flujos laminar disipan menos energía por fricción interna, escurren con facilidad, tienen velocidades más rápidas y son más erosivos que un caudal comparable de flujo turbulento. En cauces con flujo laminar, dicho flujo usualmente es hidráulicamente suave, mientras que en aquellos con flujo turbulento, el flujo es hidráulicamente rugoso (Elliot, 2010).

La rugosidad hidráulica se determina mediante el número de rugosidad de Reynolds (Re^*), distinto del número de Reynolds para viscosidad que relaciona el tamaño de los granos con el espesor de la sub-capa laminar. Casi todos los cauces naturales son hidráulicamente rugosos y la rugosidad aumenta con el tamaño del grano del sustrato. Este Re^* junto con la velocidad de fricción U^* , son variables que describen el flujo en los microhábitats del lecho de las quebradas.

Las variables registradas a escalas de mesohábitat y microhábitat se considera determinantes en la biología y ecología de organismos acuáticos como las microalgas, los macroinvertebrados y los peces, tanto para la fisiología y los ciclos de vida como para el comportamiento, los desplazamientos y la reproducción. Las

velocidades cercanas al lecho de quebradas y ríos son menores a las registradas en la columna de agua debido a los efectos de fricción del agua con los sustratos rocosos. La resistencia del agua al pasar por las restricciones impuestas por los sustratos es alta por lo cual una variable de interés en ecología acuática es la velocidad de fricción U_* (Davis y Barmuta, 1989).

$$U_* = \sqrt{gPs}$$

Donde,

g = aceleración debido a la gravedad $9.8 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$

P = profundidad

s = pendiente de la superficie del agua. Puede ser derivada más precisamente de las mediciones de velocidad obtenidas en campo donde:

$$U_* = \frac{5.75}{\tan \alpha} \quad \text{and} \quad \tan \alpha = \frac{U_1 - U_2}{\log Z_1 - \log Z_2}$$

U_1 = velocidad a la profundidad Z_1 , U_2 = velocidad a la profundidad Z_2 .

Por su parte, el número de rugosidad de Reynolds brinda una mejor aproximación a la situación del flujo cerca al lecho en comparación con el número de Reynolds.

El número de rugosidad de Reynolds Re_* se define por:

$$Re_* = U_* k / \nu$$

Donde,

U_* = velocidad de fricción

k = altura de las proyecciones de rugosidad

ν = viscosidad cinemática ($\approx 1 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ para aguas con una temperatura de 20°C).

Cuando, $Re_* < 5$: flujo suave; $5 < Re_* < 70$: flujo transicional; $Re_* >$: flujo turbulento. En situaciones con altos valores de Re_* , los organismos habitando en el costado de rocas que recibe de frente el flujo, experimentan velocidades mucho mayores a aquellos localizados en el costado posterior.

Cambios sucesionales y conectividad del sistema

Principales modelos

Vannote et al. (1980) Introdujeron el concepto “río continuo”, el cual se refiere a los cambios que se llevan a cabo en las comunidades lólicas aguas abajo y de

manera gradual, desde el nacimiento hasta la desembocadura del río. Los cambios geomorfológicos sucesivos van siendo acompañados de cambios fisicoquímicos del agua, lo que trae como consecuencia el establecimiento de comunidades específicas, adaptadas a cada hábitat particular.

La calidad fisicoquímica del agua en la parte alta de las corrientes es normalmente buena. El oxígeno es alto; las aguas son claras y transparentes, pobres en nutrientes y de baja conductividad; la productividad primaria es muy baja, dependiendo los consumidores del material alóctono que cae de los árboles o que es arrastrado por las lluvias. A medida que se desciende, el agua va adquiriendo gradualmente más temperatura, el oxígeno permanece aún en concentraciones elevadas debido a las caídas del agua y a las irregularidades del cauce; el agua se torna un poco más turbia, especialmente en épocas de lluvia; se incrementan los nutrientes y la conductividad; la productividad primaria aún es baja, dependiendo las comunidades en gran parte del material alóctono. Cuando se llega a las partes bajas y a los valles, la temperatura del agua se puede incrementar entre 8 y 10 °C con respecto a la parte alta; se pueden presentar bajas de oxígeno, ya que el lecho se torna más profundo, el agua corre más lentamente y ha acumulado mucha materia orgánica a lo largo de su trayecto. La productividad primaria se puede incrementar a través del perifiton y por el aumento de nutrientes. La conductividad se puede incrementar en esta parte del río en cinco o más veces con respecto a la parte alta; la turbiedad alcanza valores superiores a los 300 UJT permaneciendo así la mayor parte del año.

En el trópico, donde las precipitaciones en ciertas zonas son altas, hasta de 12 000 mm de lluvia al año, el arrastre de sedimentos por la escorrentía superficial es muy elevado, lo que hace que las aguas permanezcan la mayor parte del tiempo con cargas altas de sólidos disueltos y en suspensión.

En cuanto a la biota acuática, varía según la comunidad. En el caso de los macroinvertebrados, suele ser muy diversa en las partes altas y va disminuyendo gradualmente en diversidad a medida que se desciende a las partes bajas, mientras que la ictiofauna y las comunidades perifíticas pueden ser más diversas en la zona media, donde la pendiente es menor y el canal más amplio. En cuanto a la biomasa, es menor en las partes altas, ya que tanto la fauna de macroinvertebrados como la de peces, está constituida por organismos en su mayoría pequeños. Pero a medida que se desciende, la biomasa aumenta debido a las grandes tallas que adquieren los peces en las partes bajas, donde se desarrollan abundantemente las especies de valor comercial.

Las variaciones anotadas a lo largo del río no pueden zonificarse, sino que se van produciendo, con un cambio gradual de las comunidades, hasta que se presenta

un reemplazo total de las mismas, siendo completamente diferentes las de las partes altas a las de las bajas. Illies y Botosaneau (1963) se refieren a esta zonación como: *eucrenon-hipocrenon-potamon*.

La fauna de macroinvertebrados está representada fundamentalmente en las partes altas por efemerópteros, tricópteros, plecópteros, megalópteros, algunos dípteros (Simuliidae), pocos odonatos y pocos hemípteros. A medida que se desciende disminuyen en diversidad los efemerópteros y los tricópteros, pero comienzan a aumentar los odonatos, los hemípteros y los turbelarios. En las partes bajas disminuyen aún más los efemerópteros y los tricópteros, continúan aumentando los odonatos y los hemípteros, abundan ciertos dípteros (Chironomidae) al igual que moluscos, hirudíneos y oligoquetos. En ciertas zonas muy contaminadas puede haber un dominio de uno a dos grupos, por lo regular Chironomidae y Tubificidae, con números hasta de cuarenta o cincuenta mil individuos por metro cuadrado. En términos funcionales, podría decirse que en las zonas altas predominan los organismos masticadores o partidores de hojas y a medida que aumenta el orden del río se incrementan los raspadores, filtradores y recolectores, mientras que la presencia de depredadores dependerá de la abundancia de los otros grupos.

En cuanto a los peces en la zona Andina, éstos también cambian en cada una de las regiones descritas. En las partes altas y de aguas frías de los andes colombianos se encuentran principalmente las familias Astrolepidae y Trichomycteridae, así como algunos charácidos pequeños. También se encuentran especies exóticas de aguas frías como la trucha (*Oncorhynchus mykiss*, *Salmo Trutta*, etc). En la zona media hay numerosas especies de Charácidos de diversos tamaños (sardinas, bocachicos, sabaletas...), siluriformes (bagres) de las familias loricaridae, pimelodidae, heptapteridae, entre otras muchas especies. En las aguas bajas o cálidas, la diversidad de peces aumenta al igual que su talla. Además de siluriformes de la familia pimelodidae, como el capaz (*Pimelodus grosskoptii*), el nicuro (*Pimelodus clarías*) o los grandes bagres rallados o blanquillo del río Magdalena. También son abundantes grandes characiformes migradores como el bocachico (*Prochilodus*) y la dorada (*Brycon moorei*). Además, se incrementa la diversidad y abundancia de Perciformes como las mojarras, tanto especies nativas como especies introducidas del género *Tilapia*. Si bien la composición taxonómica puede variar entre las diferentes cuencas, el patrón de diversidad y tamaño en los ríos continuos se mantiene. La productividad en las partes bajas se incrementa por la conexión de los ríos con las ciénagas, donde se produce más alimento en forma de perifiton, macroinvertebrados y detritus vegetales.

La anterior zonificación de los ríos constituye apenas un somero bosquejo de lo que ocurre en la zona andina. La complejidad de esta distribución de especies será aún mayor si se tiene en cuenta toda la diversidad de hábitats que ofrecen la cordillera y la vasta región del Amazonas. (Figura 5.18)

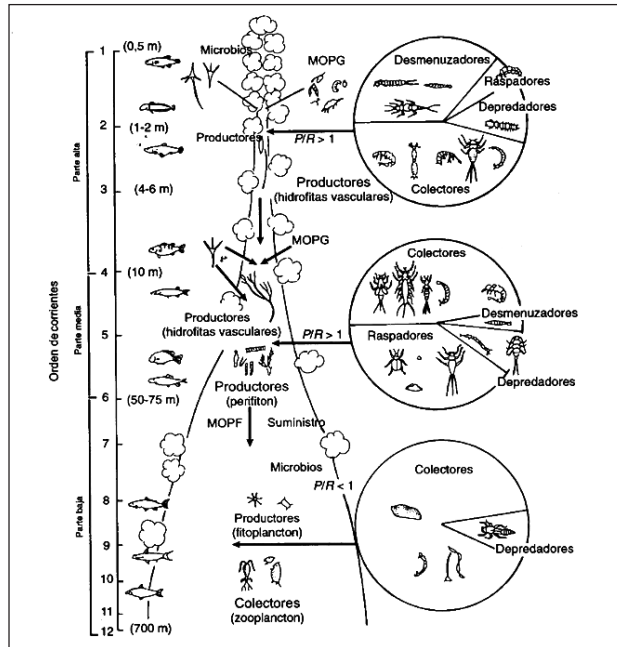


Figura 5.18. Concepto del río continuo. Modelo general de los cambios en la abundancia relativa de los grupos de macroinvertebrados a lo largo de un sistematributario (Vannote et al., 1980)

Fuente: modificado de Cummins (1975)

La figura 5.18 muestra en detalle el concepto de el *río continuo* de Vannote et al., (1980). El sistema del río se muestra como una corriente que aumenta en orden y amplitud. Las cabeceras de los ríos (órdenes 1 - 3) están dominadas por vegetación riparia que le da sombra y suministro de residuos vegetales que da como resultado un sistema heterotrófico en el cual la relación producción (P) / respiración (R) es menor que 1: $P/R < 1$. Los invertebrados están dominados por *desmenuzadores* que utilizan los restos vegetales como fuente de alimento y por los *colectores* que se alimentan de materia orgánica particulada (MOP). La zonas medias del río (órdenes 4 - 6) dependen menos de los restos vegetales y se van convirtiendo en sistemas autotróficos con una relación productividad/respiración mayor que 1 ($P/R > 1$). Los *desmenuzadores* se reducen y los *raspadores* comienzan a aumentar a medida que el perifiton se vuelve más abundante. Las partes bajas de los ríos

(órdenes superiores a 6) están dominados por materia orgánica particulada (MOP), por *colectores* y por un aumento de sedimentos, lo que trae como consecuencia una reducción en la penetración de la luz. De esta manera, el sistema se caracteriza de nuevo por una relación $P/R > 1$.

Mathews (1998) complementa el concepto y sugiere que las asociaciones de especies cambian de manera abrupta o progresiva en función de la gradualidad de los cambios fisicoquímicos en el hábitat. En escenarios que contemplan perturbaciones antrópicas, como fragmentación, regulación de caudales, polución, erosión, entre otros, el concepto de Series Discontinuas (SDC por su sigla en inglés) predice que los impactos que interrumpen el continuum del río dan lugar a cambios longitudinales en parámetros y procesos (bióticos y abióticos), de modo que el canal se puede dividir en regiones discretas, con una estructura y dinámica de las comunidades que responden de manera diferencial a varios regímenes de perturbación (Gerson-Araujo et al., 2009). Así, un río fragmentado por barreras naturales o artificiales y dividido en tramos con características ambientales contrastantes, presentaría varias comunidades, o bien una metacomunidad con estructura diferencial en cada localidad. Ello se cumple igualmente es sistemas que son discontinuos en superficie como las corrientes interrumpidas por el ingreso a sistemas kársticos subterráneos.

Conectividad multidimensional

La conectividad entre los compartimentos del sistema fluvial hace referencia a los flujos e intercambios de agua, sustancias y organismos que condicionan tanto la estructura como el funcionamiento del río, su llanura de inundación y el ecosistema terrestre de la riberia. De manera que la conectividad es multidimensional y se presenta tanto lateral como vertical y longitudinalmente, desde la cabecera del río hasta su desembocadura.

Lateralmente, la conexión con la vegetación riparia implica interacciones de doble vía, en las cuales el río recibe aportes de materia orgánica y sedimentos del bosque y éste regula tanto la temperatura como la evaporación. Pero el río a su vez garantiza humedad y repone nutrientes al suelo durante la inundación. La continuidad y naturalidad de la vegetación de ribera suponen un efecto retenedor de nutrientes y sedimentos, ya que las raíces estabilizan los suelos, consumen nutrientes y disminuyen los efectos de la escorrentía, incidiendo así en la calidad del agua (Elosegi y Sabater, 2009).

La cobertura vegetal y el régimen hidrológico afectan la calidad y cantidad de la materia orgánica disponible, los aportes varían en función de su tamaño. La materia

orgánica, principalmente MOPG de la hojarasca y materia orgánica disuelta MOD proveniente del lavado de los suelos, es probablemente el vínculo más importante entre el río y el bosque. En cauces estrechos y pendientes, donde la producción fotosintética es limitada por la escasez de nutrientes, los ríos son principalmente heterótrofos y dependen de estos aportes alóctonos (Naiman et al., 2005, Elosegui y Sabater, 2009). Los aportes orgánicos como troncos y ramas constituyen además de un aporte energético, principalmente un aporte a la estructura, que aumentan la complejidad del hábitat del río y favorece la retención de materiales (Gregory et al., 2003). Por otro lado, contribuyen a disminuir la velocidad del agua y aumentar la capacidad de retención de la misma durante los periodos de aguas altas.

Esto lleva a otra dimensión de la conectividad, la conexión longitudinal entre el río y su llanura de inundación, que es a su vez una conectividad lateral, estrechamente vinculada con el pulso de inundación de los ríos. En este sentido, el río es una red de redes, que conecta los ecosistemas de corriente de las altas montañas, con ecosistemas lénticos de la planicie en los tramos medios y bajos de la cuenca, como las ciénagas y extensos lagos de inundación, que en ocasiones cubren cientos de miles de kilómetros. Tal es el caso del pantanal, la llanura aluvial más grande del mundo, localizada en el centro de suramérica, entre Brasil, Bolivia y Paraguay (Pott y Pott, 2004). Ello se aplica igualmente a los lagos de inundación de la selva amazónica y los lagos estuarinos de las regiones costeras.

El pulso de inundación

El concepto de pulso de inundación (Junk et al., 1989; Poff et al., 1997; Junk y Wantzen, 2004), es un concepto clave en la ecología de ríos, que describe como el incremento de los caudales durante la época de lluvias genera una expansión del sistema, seguida por una contracción durante el estiaje y cómo este fenómeno modula los patrones y procesos ecológicos que ocurren en las planicies inundables de los grandes ríos tropicales (Montoya et al., 2011). El ingreso de abundante agua a las planicies inundables conectadas al río, implica también el ingreso de sedimentos y nutrientes, y regula el flujo de organismos y materia orgánica entre los ecosistemas. De manera que el pulso no solo modela el paisaje fluvial estacionalmente, sino que se encuentra estrechamente relacionado con los ciclos de vida de las especies tanto acuáticas como terrestres, cuya dinámica responde al ciclo de las inundaciones.

Desde el punto de vista físico y químico el transporte de materiales que realiza el río es un aspecto clave en la construcción y transformación de los hábitats en las ciénagas. Las corrientes transportan principalmente sólidos disueltos o sólidos suspendidos. Los primeros se refieren a la materia inorgánica en forma iónica y

los segundos, la materia orgánica como detritus y de origen aluvial como restos de roca, arcilla, arena y similares. Los sólidos suspendidos pueden verse a simple vista como pequeñas partículas y son los que dan turbiedad al agua. El agua también puede transportar material aluvial de tamaños más grandes o pesados, dependiendo de la velocidad, fuerza y descarga del agua.

En términos ecológicos, aguas con elevadas cantidades de sólidos disueltos indican alta conductividad que puede ser un factor limitante para la vida de muchas especies por estar sometidas a una presión osmótica. Por su parte, un alto contenido de sólidos en suspensión o alta turbidez, también es limitante para el ecosistema acuático ya que impide el paso de los rayos solares, limitando la fotosíntesis. Puede taponar o dañar las branquias, que son el sistema de intercambio gaseoso en los animales acuáticos, afectando especialmente a los organismos reófilos como peces migratorios. Pero también puede modificar significativamente el hábitat, debido a la deposición que reduce la profundidad y la conectividad. Este efecto es notable en los deltas y ciénagas, en donde la deposición favorece un proceso gradual de sucesión a ecosistemas terrestres.

Con los sólidos disueltos ingresa abundantes nutrientes y materia orgánica que fertilizan el sistema y ello se refleja en la alta productividad de las ciénagas y lagos de inundación de aguas blancas (ricas en nutrientes). Estos sistemas son responsables por la producción pesquera que sustenta comunidades humanas y gran diversidad de fauna y flora. Pero el efecto de fertilización se extiende a los ecosistemas terrestres, por ejemplo, en regiones amazónicas inundadas por ríos de aguas blancas (lagos de varzea) los bosques son mucho más diversos y producen árboles más grandes que aquellas inundadas por ríos de aguas negras pobres en nutrientes (Banco de Occidente, 2009). Esto es evidencia del enorme efecto de la calidad del agua a lo largo de una cuenca.

En general, los cambios en profundidad, temperatura, nutrientes y transparencia de los ríos tropicales andinos, a lo largo del ciclo hidrológico, desencadenan una serie de cambios en el ecosistema. Durante la inundación se favorece la dispersión de semillas y materiales alóctonos provenientes de la vegetación inundada y el transporte de nutrientes fomenta la producción primaria interna y el máximo desarrollo de la vegetación acuática. La abundancia de recursos potencia la productividad y contribuye a las altas abundancias y biomásas de peces. Mientras que durante el periodo seco germinan las semillas de la vegetación en las riberas emergidas y ocurre el reclutamiento de plántulas, y los peces se movilizan a los caños de conexión y canal principal, devolviendo nutrientes al río. De esta manera, los ritmos de crecimiento y reproducción de las especies se sincronizan con el pulso de inundación.

El reciclaje de nutrientes

El transporte de materiales está asociado a otra dimensión de la conectividad, la conexión vertical en la columna de agua y el lecho, incluyendo la zona hiporréica. Según Elosegui y Sabater (2009), “La zona hiporréica es un compartimento hidrológico subsuperficial; es decir, por debajo del cauce fluvial, que corresponde al agua que circula a través de los sedimentos con un intercambio con el cauce fluvial lento pero constante”. En esta interfase o ecotono, se desarrollan procesos que son clave para el ecosistema del río, tales como el intercambio de nutrientes entre los sedimentos y la columna de agua. Además, el hiporreos actúa como zona de amortiguamiento y de refugio para la fauna bentónica ante condiciones extremas prolongadas de creciente o sequía (Ladero, 2017). De manera que funciones esenciales como la retención de nutrientes dependen de la presencia y calidad de este compartimento.

La principal fuente de solutos en el agua es el sustrato rocoso, por ello las características químicas varían mucho entre cuencas. Pero siempre ocurre que, en su transporte longitudinal, el agua entra en contacto con los sedimentos o estructuras físicas que ralentizan el movimiento y activan reacciones de intercambio iónico y/o de oxidorreducción en presencia de materia orgánica (Elosegui y Sabater, 2009). El intercambio iónico entre la zona hiporréica y la columna de agua ha sido representado con un modelo conocido como espiral de nutrientes. Dado que la dinámica de los nutrientes es resultado de la combinación entre retención y transporte, la espiral representa la distancia media que viaja una molécula desde que es liberada en la columna de agua hasta que es nuevamente capturada en la zona hiporréica (bentónica) (Newbold et al., 1981). Es decir que la espiral incluye tanto el reciclaje como el asimilado por la biota o la materia orgánica, y en ese sentido, es un buen indicador de la capacidad de retención de nutrientes del sistema.

Variabes como el flujo de agua, la temperatura y el pH, o la estructura de las comunidades bentónicas tienen especial incidencia en la dinámica de los nutrientes y explican las diferencias entre los ríos. El ciclo hidrológico también tiene un efecto importante, ya que la reducción de caudales durante el estiaje, parece incrementar la retención de nutrientes. Mientras que el aumento del caudal durante las lluvias, debilita la interacción entre la zona hiporréica y la superficial y favorece la interacción entre el agua superficial y la zona riparia inundada (Vervier et al., 1993; Martí et al., 2000; Schade et al., 2002; Gómez, 2003). En la figura 5.19 se hace una representación general de las diferentes dimensiones de conectividad que garantizan la funcionalidad del sistema fluvial.



Figura 5.19. Patrones de conectividad en un río neotropical.

Fuente: Reynoso et al., (2020).

El río Amazonas: un caso excepcional en el neotrópico

Todo en el río Amazonas es grandioso y fascinante. Su cuenca, la más grande del planeta, se calcula en 6,5 millones de kilómetros cuadrados, de los cuales cerca de 375 000 pertenecen a Colombia, y ocupa cerca de una tercera parte de Suramérica. Su longitud total es de 6 770 km y por lo menos veinte de sus afluentes poseen más de mil kilómetros de longitud (Rzóska, 1978). El río Amazonas aporta un caudal de 175.000 m³S⁻¹ de agua al mar (Day y Davies, 1986) y tres millones de metros cúbicos de sedimentos cada día (Salamanca, 1973) (Figura 5.20).

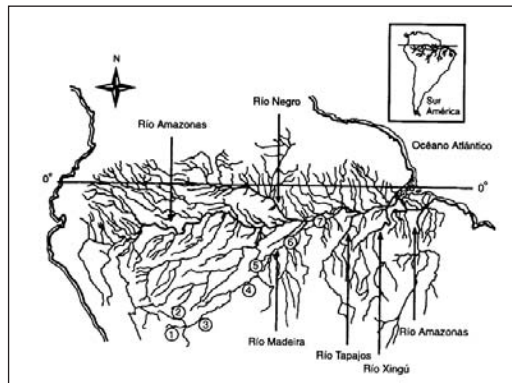


Figura 5.20. Sistema amazónico con sus principales fuentes: clasificación de corrientes tomando como ejemplo el río Madeira.

Fuente: Rzóska (1978).

Su mismo nombre obedece a una extraña leyenda. Salamanca (1973) relata cómo Francisco de Orellana (quien lo descubrió y le dio su nombre durante su expedición entre 1540-1541); huyendo de las flechas de los aborígenes por entre manglares, valles pantanosos y simas hostiles, fue a dar con sus tropas afebradas a la corriente de un río caudaloso, y aquel ambiente húmedo y caliente le debió evitar esa tendencia que tenemos todos hacia lo maravilloso. Las guerreras indígenas que peleaban con los senos fajados y oprimidos para facilitar el manejo del arco y de las flechas, le debieron traer a la memoria la leyenda griega de las guerreras de Capadocia que al mando de Penthesilea, como relata Homero en algún pasaje de la “Ilíada”, combatían amputándose los senos para ocultar el sexo de donde les vino el nombre de Amazonas, que significaba *sin senos* en la lengua de Ilión. Así nació el nombre del gran río neotropical por una ficción de sus descubridores.

Ha sido generalmente aceptado que el río Amazonas tiene su lugar de nacimiento en el lago de Lauricacha, cerca al cerro de Pasco, Perú, a 4200 msnm. Sin embargo, Schreider y Schreider (1970) afirman que el verdadero nacimiento del río se encuentra en un pequeño arroyo cerca al río Apurímac. Sus más importantes afluentes son a la derecha: Jurúa (1920 km), Purús (3200 km), Madeira (3300 km), Tapajoz (2000 km) y Xingú (2000 km); y a la izquierda, el Negro (1050 km), el Japurá o Caquetá (2280 km), el Putumayo (2800 km) y el Napo (800 km).

Limnología del Amazonas

El estudio del Amazonas ha sido una tarea continua durante las últimas décadas. En especial, el Instituto Nacional de Pesquisas de Amazonia en Manaus (Brasil) y el Instituto Max Planck para Limnología en Plön (Alemania), han generado una abundante literatura acerca de la Limnología de éste, el más grandioso río del mundo. Klinge y Ohle (1964) estudian las propiedades químicas del río Amazonas con relación al suelo aledaño y llegan a la conclusión, común a muchos otros autores: la combinación de una gran antigüedad geológica, las temperaturas cálidas y las fuertes lluvias explican la pobreza del suelo y la poca fertilidad de sus aguas. Sioli (1964) discute algunas características de la Limnología del Amazonas, resaltando el hecho de la pobreza iónica de sus aguas. Rai y Hill (1982) presentan los resultados de un estudio del lago Januari tipo várzea en el Amazonas Central; presentan datos fisicoquímicos del lago, con estratificación térmica y valores de clorofila. Hill y Rai (1982) analizan los lagos o ciénagas de origen fluvial en el Amazonas Central, al igual que su comportamiento térmico; también discuten la pobreza de iones en sus aguas. Fittkau et al. (1975) discuten la productividad en las aguas del Amazonas, la cual se incrementa cuando los ríos de aguas *blancas* y *negras* se mezclan. Fittkau (1977) discute la importancia del aporte alóctono

proveniente de la selva en la productividad de los ríos amazónicos. Egler y Schwassmann (1964) analizan el comportamiento del estuario del Amazonas el cual cubre un área aproximada de 140 000 km². Furch et al., (1982) de nuevo estudian la química del agua del Amazonas y llegan a la conclusión de que su contenido catiónico es 5% menor que el promedio mundial para el agua dulce. Junk (1983) discute las lagunas de inundación del Amazonas Medio, las cuales pasan de biotopos acuáticos a terrestres durante los períodos de sequía.

Day y Davies (1986) estudian la fisicoquímica y la biología del Amazonas. Junk (1986) estudia la vegetación acuática de dicho río y Lowe-McConnell (1986) hace una presentación general sobre su fauna íctica. Como se mencionó anteriormente, debido a los suelos, la selva y origen geológico de la Amazonia, se distinguen tres tipos de ríos: a) ríos de “aguas blancas”, turbios y cargados de sedimentos, con un pH alrededor de 7,0; b) ríos de “aguas negras” cargados de ácidos húmicos y pH ácido y c) ríos de “aguas claras”, con un pH neutro o ligeramente ácido.(Figura 5.21).



Figura 5.21. Majestuosidad del río Amazonas cerca a Leticia, Colombia.

Foto: G. Roldán en año 1990.

Una característica importante de la cuenca del Amazonas la constituye la várzea, planicie inundable de *aguas blancas* que recibe anualmente un depósito de suelo fértil proveniente de la región andina. La várzea obedece a un ciclo anual de aumento y disminución de nivel debido a los caudales del río más que a la precipitación local. Meggers (1971) discute ampliamente la formación de la várzea y la utilización que los nativos le han dado a través de los tiempos. Debido a los mecanismos de transporte de sedimentos hecho por los ríos, la várzea es un ecosistema propio del medio y bajo Amazonas, donde ocupa un área aproximada de 40 000 km². A medida que el río se amplía, también lo hace la várzea.

A pesar de que la várzea ocupa un área relativamente pequeña con relación al total de la cuenca amazónica, ésta constituye un medio heterogéneo y complejo, el cual es enriquecido con nutrientes al ritmo de las inundaciones, ofreciendo una extraordinaria variedad de condiciones para la vida acuática animal y vegetal. Se considera que bajo condiciones favorables, 2,5 acres de várzea, pueden recibir anualmente nueve toneladas de sedimentos ricos en nitrato de sodio, carbonato de calcio, sulfato de magnesio y cloruro de potasio.

En resumen, la várzea, comparada con la tierra firme, es un lugar más diversificado y variable. Desde el punto de vista de utilización humana, ofrece mejores posibilidades para la agricultura y obtención de alimento que la tierra firme circundante.

Fauna del Amazonas

Rzóska (1978) reporta números impresionantes acerca de la fauna acuática en el río Amazonas. Se han reportado hasta setecientos mil invertebrados por metro cuadrado en islas flotantes. Un litro de agua puede contener hasta 140 individuos de microcrustáceos. La fauna de quironómidos es especialmente rica con más de mil especies. Se conocen más de dos mil especies de peces, constituyendo la fauna ictiológica más rica del mundo; su abundancia es pobre en *ríos negros*, pero alta en *ríos blancos*. En la fauna superior también se reportan delfines, tortugas y caimanes, entre otros. Ejemplos típicos de su fauna son las pirañas, la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*), el delfín rosado (*Inia geoffrensis*), bagres, el manatí amazónico (*Trichechus inunguis*), y la anguila eléctrica (*Electrophorus electricus*). Para más información ver: (<https://www.google.com/search?q=fauna+acuatica+del+rio+amazonas>)

CAPÍTULO 6

Los estuarios

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

Los estuarios son sistemas de agua semicerrados donde se mezclan las aguas de un río con las del mar con amplias variaciones en la salinidad (Wedler, 1998). Pritchard (1967,1974) define un estuario como “un cuerpo de agua semicerrado que posee una conexión libre con el mar y el cual se diluye con el agua dulce del drenaje terrestre”. Reid (1966) define un estuario como “un ecosistema acuático en el cual el agua del río se mezcla con la del mar”; o también, como “una desembocadura de un río o un brazo de él en el mar, donde el agua de las mareas se mezcla con las aportadas por el río”. Caspers (1967) hace un análisis de varias definiciones que se han hecho sobre estuarios, llegando a la conclusión que ninguna es lo suficientemente completa, debido a la gran variedad y tipo de estuarios que pueden presentarse. Dicho autor termina su análisis dando, más bien, las características que tiene un estuario, a saber: “1. los estuarios están limitados a las desembocaduras de los ríos y la zona de mareas marinas; 2. los estuarios presentan a menudo áreas salinas, pero el tamaño de ellas depende de la cantidad de agua dulce aportada; 3. en estuarios extensos, las corrientes inducidas por la marea avanzan aguas arriba hasta la zona de agua dulce; en estos casos, el límite superior de influencia de la marea; 4. los estuarios, en contraste con las lagunas, se caracterizan por ser poiquilotérmicos y por la inestabilidad de los factores ambientales.

Snedaker y Geffer (1985) hacen una diferenciación entre “lagunas costeras” y “estuarios”. Definen las lagunas costeras como depresiones por debajo de la media de la marea alta separadas por barras de arena que mantienen conexiones con el mar, ya sea temporales o permanentes. En contraste, los estuarios son considerados como cuerpos de agua semicerrados, que están conectados con el mar abierto y cuyas aguas están diluidas en desagües de agua dulce. Sin embargo, Day y Yanez-Arancibia (1982) reconocen que ambos sistemas son similares ecológicamente.

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. grolan@une.net.co

2 Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

En resumen, puede decirse que una característica básica de un estuario es la mezcla de aguas marinas y dulces, cuya concentración salina es variable, dependiendo de la cantidad de agua que cada uno de estos ecosistemas aporte. Dicho aporte varía con las épocas de lluvia y sequía y con la fluctuación de las mareas. Un estuario se define por su salinidad y no por su geomorfología.

Origen de los estuarios

Estudios geológicos han demostrado que la corteza terrestre no es rígida; por el contrario, está sujeta a levantamientos, hundimientos y deposición de materiales. Raasveldt y Tomic (1958), Emery (1967), Russell (1967); Pritchard (1967, 1974) y Snedaker y Geffer (1985) discuten el origen de los estuarios como cuerpos de agua salina formados por procesos tectónicos y acumulación de sedimentos por acción combinada de las mareas, los ríos y el viento.

Russell (1967) afirma que los estuarios corresponden a ecosistemas de origen reciente y su historia se remonta hasta hace solo unos diez mil años. Los períodos de glaciación son indudablemente uno de los fenómenos que más influyeron en la formación de los estuarios. El nivel del mar bajó seguramente durante cada período glacial y volvió a subir durante el deshielo. Estudios geológicos demuestran que ha habido alrededor de cinco períodos de fluctuación de esta naturaleza, pero el mejor conocimiento que se tiene de ello es el correspondiente al último período de glaciación. Se calcula que cerca de 36 000.000 km² de superficie terrestre estuvieron cubiertas de hielo durante este período, con una profundidad promedio de 1 600 m. Se estima que el agua de deshielo de la última glaciación subió el nivel del mar en unos 200 m. Se considera que hasta hace unos seis mil años, el nivel del mar estaba unos 6,0 o 7,0 m más bajo que el actual. El deshielo fue gradual hasta hace unos tres mil años, cuando se llegó al nivel actual (Russell, 1967).

El efecto del hielo hizo que comenzaran a inundarse las planicies costeras y los valles de los ríos, dando origen finalmente a lo que conocemos como *estuarios*.

Clases de estuarios

Pritchard (1967) y Snedaker y Geffer (1985) presentan cuatro clases o tipos de estuarios, de acuerdo con su origen.

Estuarios producidos por valles inundados: se refieren a estuarios que fueron anteriormente valles de ríos durante el último período glacial (Fig.6.1). Se encuentran comúnmente a lo largo de la línea costera. Su característica, más que física o topográfica, reside en la concentración salina de sus aguas. Así, por ejemplo, la relación de cloruros y sólidos disueltos es de 1:1,8 en el mar, mientras

que en agua dulce es de 1:10 o 1:20. A medida que se asciende aguas arriba en el río, la salinidad (expresada como cloruros o conductividad) disminuye desde 30 o 35‰ en la desembocadura hasta 0,1‰ en la parte alta del río, donde se considera el límite de influencia del mar. El límite de la zona estuarina estará, por lo tanto, definido o delimitado por la acción de las mareas y el aporte de caudales del río, dependiendo de la época de lluvias o sequía. (Fig.6.1).



Figura 6.1. Ciénaga Grande de Santa Marta, puente de la Barra (Colombia)

Foto: G. Roldán

Los fiordos: son penetraciones del mar en la costa en forma de U o V con profundidades que varían entre los 200 y 300 m; su origen es glaciar. Son famosos los fiordos de Noruega, los de las costas de Columbia Británica en Canadá y los de Chile.

Barras de arena: su formación se debe a la deposición gradual de arena en las costas por la acción combinada de las mareas, la entrada de los ríos y el viento (Fig. 6.2).



Figura 6.2. Ciénaga Grande de Santa Marta; al fondo barra de arena.

Foto: G. Roldán

Frecuentemente la entrada de los ríos a un estuario forma barras de sedimentos de longitud variable. Los valles más bajos de dichos ríos se inundan frecuentemente formándose, por lo tanto, una barra estuarina, en la cual tanto el mar como los ríos han tenido su participación. Estos estuarios son por lo regular poco profundos y su mezcla es casi permanente debido a la acción del viento. Un ejemplo es la Ciénega Grande de Santa Marta, Colombia (Fig. 6.3).

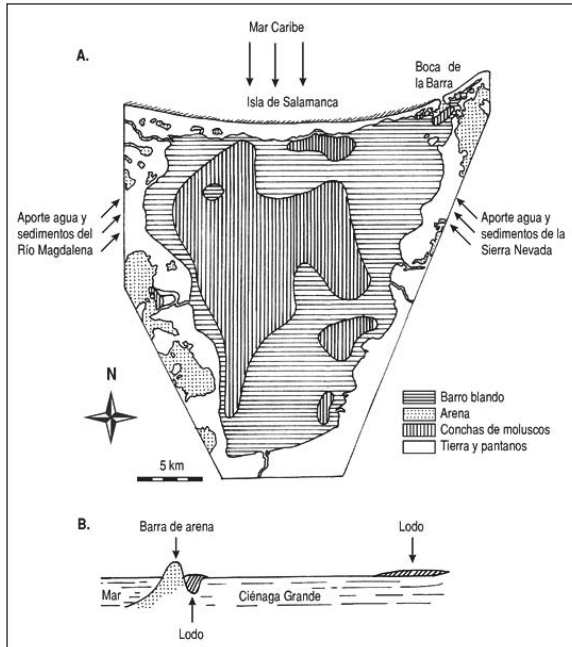


Figura 6.3. Ciénega Grande de Santa Marta. A. aporte de agua dulce y marina y de sedimentos; b. isla en corte de la ciénega.

Fuente: Widemman (1973).

Estuarios producidos por procesos tectónicos: dentro de esta categoría están los estuarios que se han formado por fallas tectónicas, donde hundimientos o fracturas terrestres se han llenado de agua del mar y de ríos que en ellos desembocan, predominando por lo regular las aguas dulces. La bahía San Francisco es un típico ejemplo de esta clase de estuario. La Ciénega Grande de Santa Marta se originó gradualmente debido a un ascenso relativo del nivel del mar a cerca de 2,0 m en los últimos 2 300 años (Wiedemann, 1973).

Modificaciones morfológicas en los estuarios

Los estuarios se consideran ecosistemas efímeros en el paisaje, debido a la serie de factores que los afectan, especialmente la acumulación de sedimentos.

Hablando en términos de tiempo geológico, su vida es de fracción de minutos. Extensas zonas en muchas partes del mundo antes cubiertas por aguas salobres, están ahora cubiertas por pastizales o pantanos densamente poblados por plantas acuáticas o semiacuáticas,

Por su parte, la formación de deltas en las desembocaduras de los ríos son los principales enemigos de los estuarios. Los deltas son el resultado de deposición de materiales arrastrados por los ríos a lo largo de cientos y miles de años. La sedimentación de estos materiales se acelera debido a que las corrientes en los estuarios son muy bajas lo que facilita la deposición de los sedimentos.

El Amazonas constituye el ejemplo más espectacular del mundo, con un delta que se extiende a lo largo de unos 2 400 km. Russell (1967) describe la formación del patrón deltáico del Amazonas y dice que el valle no es el típico de esa planicie de inundación. En lugar de ello, el canal se caracteriza por poseer islas lenticulares originadas en el estuario profundo que cruzaba el Brasil hace unos cuantos miles de años. La figura 6.4 muestra el río Tapajós, el cual retiene tal cantidad de sedimentos depositados por el río Amazonas, que prácticamente lo represa. En un comienzo, el delta del Amazonas era profundo, pero con la deposición de sedimentos aguas abajo, fue formando una planicie tal como se observa hoy día. El avance fue tan rápido, que sus afluentes se colmataron y sus cauces bajos se convirtieron en lagos largos y triangulares. La profundidad de estos lagos puede llegar a los 30 m en promedio (Figura 6.4)

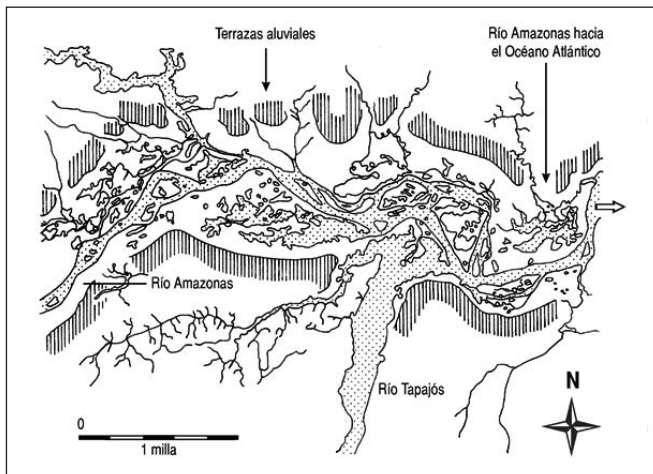


Figura 6.4. Desembocadura del río Tapajós al río Amazonas donde se forma un patrón deltáico. Fuente: Russel (1967).

A medida que el estuario del Amazonas avanza hacia el océano Atlántico, se observa una mayor deposición de sedimentos formando gigantescas islas como la Marajó con un área aproximada de 40 000 km². El río Amazonas descarga sus aguas al océano por la costa norte de esta isla y el río Tocantins lo hace por el lado sur. Egler y Schwassmann (1964), estudiando este estuario, encontraron que el nivel de las aguas no se debe tanto a las lluvias, sino a la fuerza de las mareas hacia el río. Las lluvias contribuyen más bien a producir cambios de salinidad y mezcla de aguas en el estuario. (Fig. 6.5).

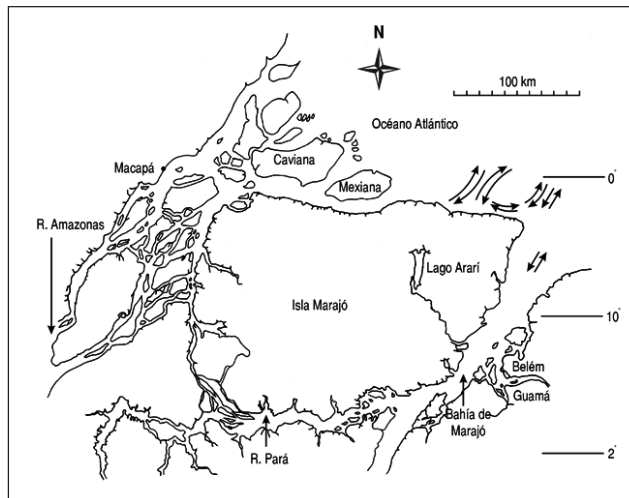


Figura 6.5. Estuario del río Amazonas en la confluencia con el río Tocantins.

Fuente: Egler y Schwassman (1964)

En resumen, según Russell (1967), la existencia de los estuarios no es muy promisoría por la cantidad de factores que atentan contra su vida. Si no es su colmatación, podría ser un nuevo período de glaciación que bajaría de nuevo los niveles de las aguas del mar y simplemente desaparecerían por sustracción de materia.

Estratificación salina y circulación en los estuarios

La mezcla entre el agua proveniente de los ríos con el agua marina ocasiona patrones de densidad que son característicos de los estuarios. La densidad del agua aumenta a medida que se incrementa la concentración salina; por lo tanto, en un estuario la densidad aumenta progresivamente del río hacia el mar. Pero no siempre ocurre así; de acuerdo con la fuerza de las corrientes y las mareas, las capas de agua salada y agua dulce se pueden estratificar, o mezclarse parcial o totalmente, formándose así cuatro tipos de estuarios diferentes (Pritchard, 1974; Odum, 1983). (Figura 6.6)

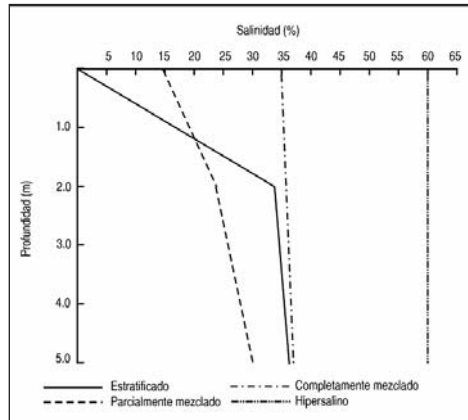


Figura 6.6. Tipos de estuarios de acuerdo con la clasificación salinay los patrones de circulación.

Estuario de cuña de sal o estratificado: es aquél que se forma en entradas o bahías costeras donde la fuerza de la marea es baja, en cambio, la del agua del río es alta. Como el agua del río es menos densa, ésta se desliza sobre la superficie del agua salada formándose una estratificación o “cuña de sal”. El resultado de ello es la formación de dos capas de agua, una dulce y otra salada, constituyendo un *halocline* o estratificación salina vertical.

Estuario parcialmente estratificado o mezclado: es aquél que se forma cuando la fuerza de las corrientes del agua dulce y de la salada es aproximadamente igual, causándose por lo tanto, una mezcla cuya salinidad varía poco entre la superficie y el fondo. Por ello, este tipo de estuario también se denomina parcialmente estratificado. De todas maneras, el estuario será un poco más salado en el fondo que en la superficie. La mayoría de los estuarios son de este tipo.

Estuario completamente mezclado: se forma cuando la acción de las mareas es más fuerte que la del agua dulce, produciéndose una mezcla total del agua con una salinidad similar a la del mar y verticalmente homogénea. Estos estuarios se forman en zonas costeras donde no existen grandes ríos.

Estuario hipersalino: es un caso especial de estuario, donde la acción de las corrientes de agua dulce es muy poca y la evaporación es muy alta, produciéndose, por lo tanto, salinidades que pueden llegar hasta alrededor de 60%. Las corrientes o patrones de circulación que se forman en los estuarios debido a la dinámica propia del sistema, a las crecientes de los ríos, a la acción de las mareas y a la intensidad y dirección de los vientos, constituyen un factor fundamental para la distribución de oxígeno y nutrientes en el sistema. La figura 6.7 muestra los patrones de corrientes

principales en la Ciénaga Grande de Santa Marta (Wedler et al., 1978). Las corrientes marinas entran a través de la “boca” y de allí se dirigen paralelamente a la isla de Salamanca tomando luego una dirección en contra de las manecillas del reloj. Las corrientes provenientes de la Sierra Nevada siguen paralelas por el costado oriental, en dirección hacia la boca. (Figura 6.7)

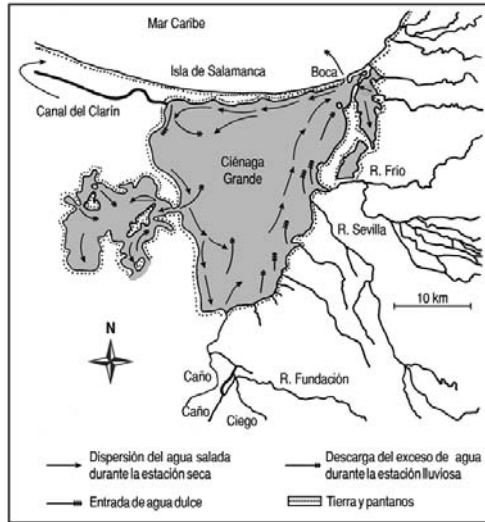


Figura 6.7. Corrientes principales en la Ciénaga Grande de Santa Marta.

Fuente: Wiedemann (1973)

El viento, por su parte, provoca también circulación y mezcla del agua en el estuario, el cual sopla fuertemente de norte a sur al mediodía y de sur a norte a la medianoche. El estudio realizado por Llano (1988) en la bahía Marirríó, una zona estuarina en el Golfo de Urabá, Colombia, reporta cómo los valores de salinidad se reducían en la época de sequía y aumentaban en la de lluvias. Escobar (1981) considera que este fenómeno se debe a la acción de los vientos del noreste que mueven las aguas del río Atrato durante el período seco y las corrientes procedentes del norte del Golfo de Urabá, que llevan agua marina hasta la bahía durante la época de lluvia. Esta situación es diferente a lo que se espera encontrar en otros estuarios, pero ello quizás se deba en parte al régimen de corrientes predominantes en el Golfo de Urabá, las cuales bajan por el costado occidental del golfo y ascienden luego por su costado oriental.

El estuario de Marirríó y el de la Ciénaga Grande de Santa Marta muestran diferencias marcadas en cuanto a su salinidad; mientras en Marirríó ésta no pasa de 30%, en la ciénaga Grande puede alcanzar valores temporales hasta de 40% (Palacio, 1983).

Productividad en los estuarios

Según Wedler (1998) dentro de los ecosistemas más productivos están los estuarios, los manglares y los pantanos y playones con valores de producción primaria neta de 2 000 g C/m²/año. Le siguen en su orden los arrecifes coralinos con valores de 1400 a 3 600 g C/m²/año y la selva tropical con valores de 1 000 a 1 500 g C/m²/año. Según Snedaker y Geffer (1985) los estuarios se consideran uno de los ecosistemas más productivos del mundo, alcanzando valores que fluctúan entre los 10 y 25 x 10³ kcal/m² al año. Los valores de productividad varían de acuerdo con el tipo de productores primarios presentes, con la latitud, con la época del año y con las características fisicoquímicas del agua. Es fundamental tener en cuenta, también, el suministro y remoción de nutrientes, la radiación solar recibida en este tipo de ecosistemas que por lo regular son poco profundos y el suministro de oxígeno, determinado en gran parte por el tipo de mezcla que en ellos se efectúa.

La productividad en un estuario depende en último término de la circulación del agua. Esta transporta nutrientes vertical y horizontalmente, mueve el plancton, mantiene y propaga las larvas de peces y crustáceos, retira los desechos animales y vegetales del sistema, controla la salinidad y remueve los sedimentos. Toda esta actividad permanente, junto con los cambios de volumen de escorrentía, velocidad de flujo, acción de las mareas y de los vientos, hace que los estuarios sean uno de los ecosistemas más productivos del mundo (Figura 6.8).

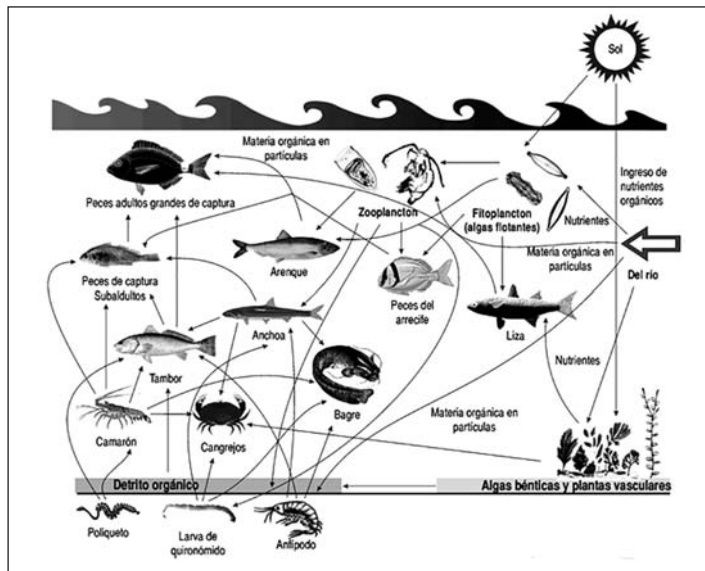


Figura 6.8. Ejemplo de una red trófica en un estuario.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

Los estuarios, además, constituyen un medio ecológico donde algunas especies, como el camarón de mar, necesitan realizar parte de su ciclo de vida. El camarón adulto desova frente a la costa marina; allí se desarrollan las etapas juveniles de nauplios, protozoa, misis y postmisis, las cuales migran a los estuarios donde encuentran alimento y alcanzan su desarrollo hasta adultos. Estos regresan de nuevo al mar, completando de esta manera su ciclo.

Biota estuarina

Las comunidades de estuario están compuestas típicamente por especies endémicas, esto es, por las que están confinadas al estuario y por las que vienen del mar y de los ríos, las que deben tener mecanismos osmorreguladores bien definidos para poder subsistir en este medio cambiante. La mayor parte de las poblaciones de peces y de camarones corresponden a especies endémicas marinas mezcladas; las ostras, por su parte, son típicamente estuarinas. (Tabla 6.1)

Tabla 6.1. Origen y tolerancia de la fauna que frecuenta un estuario

Fauna	Estuariolímpnica	Ejemplos de especies	Zona		
			Marina	Estuarina	Límpnica
Marina, eurihalina		Camarón de mar	*****	+++++	*****
Límpnica, eurihalina		Camarón de agua dulce		+++++	*****
Estuarina, genuina		Ostra del mangle	+++++	*****	+++++
Marna, estenohalina		Pargo rojo (<i>Latjanus</i> sp)	*****		
Límpnica, estenohalina		Bocachico (<i>Prochilodus</i> sp)			*****
Holoeurihalina		Pipones (<i>Poecillius</i> sp)	+++++	+++++	+++++

* distribución normal; + distribución esporádica

Según Friedrich (1965). Wedler (1998).

Wedler et al. (1978) en un estudio sobre ostricultura realizado en la Ciénaga Grande de Santa Marta reportaron asociadas a la ostra (*Crassostrea rhizophorae*, especie muy abundante y de valor económico en la región), veintiséis especies de invertebrados pertenecientes a los celenterados, anélidos, moluscos y crustáceos. Algunos de estos organismos viven asociados a las raíces del mangle (*Rhizophora mangle*) y entre ellos se encuentran: los “hidroides” *Garveia*, *cerula* de amplio rango de salinidad (entre 6 y 33%); *Laoemedea tottoni*, *L. bicuspidata* y *L. congdoni*, de estrecho rango de salinidad (superior a 20%); el “antozoo” *Aiptasia tagetes*, de amplio rango de salinidad; los poliquetos *Neanthes succinea*, *Hidroides*

sp., *Sabella microphthalma* y *Branchiomana nigromaculata*; los “bivalvos” *Brachidontes exustus*, *Congeria sallei* e *Isognomon alatus*; el cirripedio *Balanus amphitrite niveus*; y los crustáceos *Aratus pisionii*, *Uca sp.*, *Gecarcinus lateralis* y *Gesarma mectum*.

Llano (1988) encontró en la zona estuarina de Marirrío en el Golfo de Urabá, 36 especies de fauna asociada a las raíces del mangle (*R. mangle*) incluyendo vertebrados. La mayor diversidad de especies aquí encontrada comparada con la de la ciénaga Grande, se debe posiblemente al predominio de las condiciones mesohalinas en este estuario, cuya salinidad no supera las 30‰ lo que, además, excluye la presencia de especies estenohalinas. El hecho de que el estuario de Marirrío tenga una mayor proporción de especies eurihalinas, le da una mayor estabilidad a la biocenosis.

Además de los macroinvertebrados, también intervienen en la productividad de los estuarios gran diversidad de formas de zooplancton, fitoplancton y perifiton. Las algas bénticas que crecen sobre macrofitas, animales sésiles, rocas, arena y barro pueden llegar a constituir hasta un tercio de la producción primaria anual. En las aguas tropicales, las praderas de *Thalassia* desempeñan también un papel muy importante en la productividad primaria, ya que proporcionan, además, un hábitat apropiado para el desarrollo del perifiton de gran importancia para peces herbívoros.

El bosque de mangle asociado a ciénagas estuarinas es otro factor de gran importancia en el trópico y el subtropico para la productividad de los estuarios. Un ejemplo de esta formación lo constituye la Ciénaga Grande de Santa Marta, localizada en el “Parque Nacional Natural Isla de Salamanca”; tiene un área de 450 km² y está rodeada en toda su extensión lacustre por el mangle rojo *Rhizophora mangle* (Fig.6.9). El bosque de mangle se caracteriza por ser la vegetación de mayor productividad biológica neta. El manglar, compuesto además por otra variedad de plantas fuera del mangle que es el predominante, se desarrolla en los litorales tropicales y subtropicales de suelo plano y fangoso, inundado periódica y parcialmente por aguas de carácter estuarino. El mangle tiene además, la propiedad de fijar sedimentos lo que ayuda a consolidar el litoral.

La función principal de los mangles está relacionada con su asombrosa producción de biomasa utilizada como alimento por peces, reptiles y muchos más organismos adaptados a la vida estuarina. Al caer las hojas al agua, éstas se fragmentan, se oxidan y se humedecen hasta convertirse en detritos de unos 2,0 mm de diámetro. De esta manera, entran en suspensión en el agua como proteína pura que es utilizada como alimento por ostras, crustáceos, camarones, peces y

muchos otros organismos, incluyendo las aves. La proteína sobrante, se mineraliza y es utilizada de nuevo por los manglares en su proceso de síntesis de materia orgánica.

Factores que afectan la productividad y estabilidad en los estuarios

La importancia del mantenimiento de los estuarios radica en que éstos: a) son la fuente de suministro de nutrientes y materiales orgánicos, tanto para las áreas costeras como para las de agua dulce, cuya distribución se realiza por el efecto de las corrientes y las mareas; b) constituyen el hábitat para numerosas especies de valor comercial, como ostras y peces y c) son el lugar donde muchas especies de aves migratorias encuentran refugio y alimento y otras, como el camarón, el medio adecuado para su desarrollo de juvenil a adulto, para regresar al mar y cumplir así su ciclo biológico.

Todo el potencial productivo de los estuarios, que como ya se dijo es uno de los más grandes del mundo, está siendo puesto en peligro por la acción irresponsable del hombre, a través de la sobreexplotación del recurso pesquero, la contaminación, la destrucción del manglar y el taponamiento de sus comunicaciones con el mar.

La *sobreexplotación* del recurso pesquero es una práctica muy frecuente en América tropical. Esta se realiza utilizando artes de pesca donde se capturan miles de ejemplares, sin alcanzar la talla mínima, que luego son desechados. También es frecuente el uso de dinamita, con la cual no solamente se destruyen los hábitats propios de las especies, sino que también mueren miles de ejemplares que no son utilizados económicamente.

La *contaminación* de origen industrial, agrícola y doméstica es una de las más grave amenazas para muchos estuarios del mundo. Vertimientos de fábricas con sustancias tóxicas envenenan los peces y demás fauna acuática e impiden el desarrollo normal de numerosos organismos. Zonas agrícolas aledañas, donde se emplean masivamente pesticidas, constituyen una grave amenaza para el ecosistema y para la salud del hombre, ya que muchos contaminantes pueden llegar a él magnificados a través de la cadena alimenticia. La intensa actividad agrícola de la Sierra Nevada de Santa Marta constituye una grave amenaza para la Ciénaga Grande y la fumigación de maderas, para el estuario del río Atrato y el Golfo de Urabá. De la misma manera, la contaminación por desechos orgánicos provoca bajas de oxígeno en el agua y contamina peligrosamente con bacterias de origen fecal (*E. coli*) alimentos de tanta importancia como la ostra.

El uso creciente de los estuarios para el transporte de petróleo y productos químicos, bien sea por barcos, planchones, oleoductos o ferrocarriles, constituye

una permanente amenaza para estos frágiles ecosistemas. La lenta circulación del agua hace que su eliminación sea más difícil y la acción tóxica actúe en ellos por más tiempo.

La construcción de obras civiles que impliquen el taponamiento de canales que comunican el estuario con el mar o impiden la llegada del agua de los ríos al estuario, se constituyen en una de las más mortíferas acciones que atentan, no solo contra la vida en el estuario, sino también con las zonas aledañas que de él dependen, como son los bosques de manglar y la rica biota a ellos asociada.

Una práctica frecuente es la de represar los ríos antes de llegar a los estuarios, con el fin de utilizar sus aguas para regadío o para suministro de agua potable. Esta práctica hace que el ecosistema se vaya tomando hipersalino, por falta de agua dulce que favorezca la dilución del agua salada (Figura 6.9).



Figura 6.9. Bosque de manglar en zona hipersalinizada, Ciénaga Grande de Santa Marta. (Agencia de noticias UN – Universidad Nacional de Colombia). (<https://www.google.com/search?q=bosque+manglar+cienaga+grande+colombia+imagenesyrlz>)

También ocurre que por la construcción de una vía, se taponan canales de comunicación entre el estuario y el mar, produciéndose en este caso una hiposalinización del sistema por exceso de aguas dulces que no encuentran luego una salida hacia el mar. Si la construcción de la vía o carretera implica dividir en dos el sistema estuarino, vendrá una hipersalinización en el lado costero, con consecuencias igualmente desastrosas.

La construcción de la vía Barranquilla-Ciénaga Grande en la costa norte de Colombia, a lo largo de la Isla de Salamanca, se ha convertido en uno de los clásicos ejemplos de la destrucción de una zona estuarina con características dramáticas no comparables con otra zona similar en el mundo. La construcción de

dicha vía implicó el cierre mediante relleno sólido de numerosas bocas o zonas de flujo entre la Ciénaga al mar, conservándose solo una boca principal llamada Boca de la Ciénaga. Como consecuencia de ello, la zona de manglar a ambos lados de la carretera, comenzó a morir lentamente: la una, por baja de salinidad en el sistema, y la otra, por hipersalinización del mismo (Fig. 6.10).

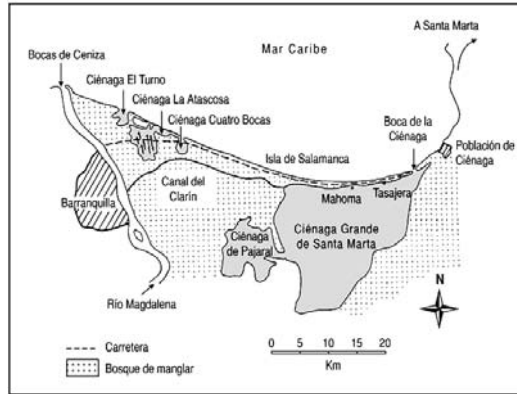


Figura 6.10. Carretera Barranquilla-Santa Marta, causante de la muerte del manglar por el cierre de numerosas bocas entre el mar y el estuario.

De los 60 km² de manglar existente en esta zona, se encuentra hoy cerca del 50% totalmente muerto, tal como se muestra en la figura 6.11. Según Wiedmann (1973), la recomendación más apropiada para mejorar la situación de la Ciénaga sería la de abrir una boca a la altura de Tasajera y aun otra en Mahoma (Figura 6.11).



Figura 6.11. Bosque de mangle muerto debido a cambios de salinidad, Isla de Salamanca (Colombia). Foto: G. Roldán

Rodríguez (2015) realiza un estudio sobre las trayectorias de rehabilitación del bosque de manglar de la Ciénaga Grande de Santa Marta, luego de su reconexión con el río Magdalena. “En general, los resultados de este estudio reflejan una

recuperación de los sistemas boscosos considerando el ambiente abiótico, la composición y estructura del ensamblaje y la funcionalidad”.

La tala del bosque de mangle por parte de los nativos para leña y por compañías para construcción y para la obtención industrial de diversos productos como taninos, drogas y papel, constituye otra grave amenaza para este recurso, cuya desaparición implica la pérdida simultánea de la rica fauna acuática y terrestre asociada a él y, por consiguiente, una pérdida irreparable en la productividad del estuario. La figura 6.12 presenta gráficamente algunos de los problemas causados al complejo manglar-ciénaga al querer, el hombre, convertir estos ecosistemas en áreas residenciales, comerciales, industriales y agrícolas (Figura 6.12).

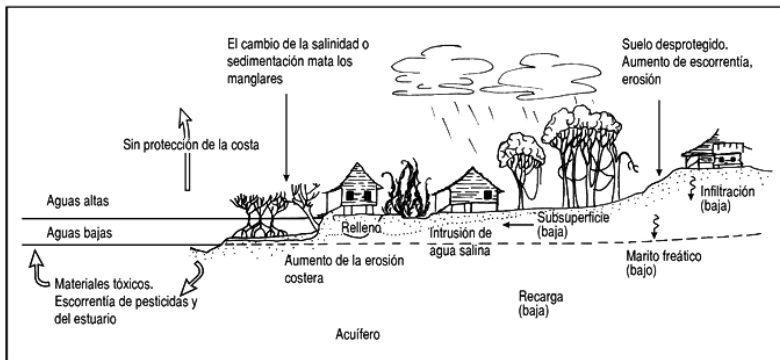


Figura 6.12. Impactos costeros asociados a la contaminación del bosque de manglar.
Fuente: Snedacker y Geffer (1985).

Snedaker y Geffer (1985) consideran que el mantenimiento del manglar debe ser integrado con el mantenimiento del estuario; por lo tanto, para la conservación integrada de estos dos ecosistemas se debe: a) mantener la topografía y el carácter del sustrato del bosque y de los canales; b) perpetuar los patrones naturales y los ciclos de actividad de las mareas y escorrentías de agua dulce; c) mantener los patrones naturales, temporales y espaciales de salinidad en las aguas superficiales y subterráneas; d) mantener el equilibrio natural entre acumulación, erosión y sedimentación; e) establecer una cosecha que iguale a la demanda de los productos solicitados; f) desarrollar planes de contingencia con el fin de poder atender emergencias en caso de derrames de petróleo o productos tóxicos y g) evitar toda actividad que frene la circulación del agua en el área de los manglares y del estuario.

Proyecto de recuperación ciénaga grande de Santa Marta

Desde comienzos del año 2000 el gobierno nacional ha venido haciendo esfuerzos por recuperar el sistema ambiental de la Ciénaga Grande de Santa Marta. Nuevos

recursos recibió el Gobierno nacional para apoyar la restauración y recuperación de la Ciénaga Grande de Santa Marta. La Unión Europea aportará seis millones de dólares provenientes del programa Herencia Colombia, para ayudar en el restablecimiento de este ecosistema, uno de los más importantes en materia de humedales en el país. La finalidad de la recuperación hidráulica es mantener el flujo de agua para el equilibrio ambiental del sistema, por lo que se han realizado acciones orientadas al mantenimiento de los cuerpos de agua que la alimentan, esto lo hemos hecho por medio de actividades de dragado, construcción de terraplenes, retiro de malezas acuáticas y residuos vegetales (Figura 6.13).



Figura 6.13. Obras que se están realizando la Ciénaga Grande de Santa Marta para su recuperación.

(<https://www.elinformador.com.co/index.php/el-magdalena/83-departamento/220274>).

El ministerio del Ambiente y Desarrollo Sostenible informó en 2016 que con estos dineros el objetivo es apoyar a las comunidades en el trabajo de sostenibilidad y en la implementación de proyectos productivos. Afirma que poco a poco se va cumpliendo el plan de acción y se espera que la Comisión para presentar los estudios que se hicieron por parte de la autoridad hidrológica y de costas y mares pueda avanzar en el ejercicio del plan de manejo de la Ciénaga. Recordó, además, que la prioridad es la conservación y restauración de la Ciénaga, ecosistema Ramsar y que se encuentra en la lista Montreux (Lista de Humedales de Importancia Internacional), por lo tanto, se deben cumplir las condiciones para reducir su vulnerabilidad. No son menores las problemáticas que enfrenta esta Ciénaga, pero según información de lo que ha venido haciendo el gobierno en procura de encontrar soluciones que permitan la recuperación de este ecosistema, se espera que se logre este propósito. (<https://1library.co/document/yd7m551y-programa-recuperacion-cienaga-grande-santa-marta.html>).<https://sostenibilidad.semana.com/medio-ambiente/articulo/recursos-por-us6-millones-para-apoyar-la-recuperacion-de-la-cienaga-grande-de-santa-marta/48409>.(MEDIO AMBIENTE | 2020/01/3).

Los embalses

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

Dentro de las modificaciones más significativas que el hombre ha realizado en el ambiente en las últimas décadas está la construcción de embalses (Jenkins, 1976). La creación de un embalse implica el cambio brusco de un ecosistema terrestre a uno acuático, y al mismo tiempo, el cambio de un ecosistema lótico a uno léntico. El primer paso, o sea la inundación de un área terrestre que antes tenía una función social y económica, implica un impacto sobre una población que debe relocalizarse y a menudo cambiar de hábitos de vida; a su vez, la zona que se va a inundar es un ecosistema natural cuyo valor ecológico debe ser cuidadosamente estudiado antes de ocasionar pérdidas irreparables (Figura 7.1).



Figura 7.1. Embalse Porce II para generación de energía hidroeléctrica (Río Porce, Antioquia).
Foto: G. Roldán

Un embalse es un centro colector de eventos (Tundisi, 1985), un híbrido entre un río y un lago (Margalef, 1988). Éstas constituyen definiciones concisas, pero poco claras y precisas. Tundisi (1989) considera a los embalses como concentradores y digestores de contaminantes químicos provenientes de la vertiente, así como también archivos de información de desarrollos económicos y cambios ecológicos ocurridos en el área de captación. Son entonces sistemas abiertos, integradores de

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. grolدان@une.net.co

2 Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

la cuenca total; por lo tanto, la cuenca influenciará el cuerpo de agua y éste a su vez influirá sobre la cuenca.

Una definición clara y precisa de represa o embalse, debe considerar entonces sus cuatro aspectos principales: su carácter de cuenca artificial, su condición de híbrido entre río y lago, de vaso reactor y de centro colector de eventos.

El origen de los problemas en un lago o embalse provienen generalmente de: 1) la descarga de desechos orgánicos biodegradables; 2) la descarga de nutrientes provenientes de aguas de desecho (1 y 2 son generalmente fuentes puntuales); 3) la contaminación no puntual de nutrientes originados principalmente de fuentes agrícolas; 4) la lluvia ácida (causada por contaminantes aéreos: SO_2 y NO_x); 5) la descarga de sustancias tóxicas de fuentes industriales o agrícolas; y 6) las descargas termales y de material particulado.

Diferencias entre lagos y embalses

De acuerdo con varios autores los lagos y embalses a pesar de ser ambos cuerpos lénticos, tienen una gran diferencia en cuanto a su dinámica hidráulica, su contorno, profundidad y tiempo de residencia del agua ((Odum, 1972; Margalef, 1983; Straškaba et al., 1993).

- Los lagos son creados en el tiempo geológico, son de origen natural; los embalses son de origen artificial.
- Los embalses tienen entre 10 y 100 años, mientras que los lagos más antiguos entre 10 000 a 10 000 000 años (Margalef, 1983).
- Mientras los lagos tienen forma regular, los embalses tienen generalmente formas muy variadas, con valores altos del índice de desarrollo de la línea costera. (Figura. 7.2)

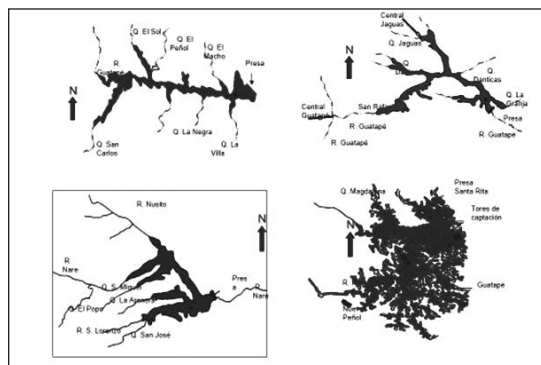


Figura 7.2. Diferentes formas del contorno de los embalses de los embalses

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

- La profundidad máxima en los lagos está localizada cerca al centro, en los embalses se sitúa cerca de la presa.
- La tasa de renovación del agua en los embalses es generalmente más rápida que en un lago.
- La organización vertical del lago y la horizontal del río quedan sustituidas por otra organización intermedia y característica, en la que es importante resaltar la asimetría entre la presa o dique y la cola del embalse. Por la asimetría del vaso y el sentido del flujo la organización del ecosistema del embalse adquiere una dirección.
- En los embalses se alteran los periodos de mezcla y estratificación propios de un lago, debido a los movimientos horizontales del agua y a su tasa de renovación, que suelen ir acompañadas de cambios importantes en el nivel y en los perímetros húmedos.
- Si la finalidad del embalse es regular las salidas, entonces los cambios de nivel son grandes, para absorber la variabilidad de las entradas. Esta variabilidad afecta en grado diferente a los diversos estratos.
- La producción primaria en los embalses depende más de la alimentación superficial y menos del retorno a la superficie de los elementos nutritivos acumulados en las capas profundas.
- Los embalses presentan mayor sedimentación que los lagos; por tanto, su agua es más turbia y de menor transparencia, lo cual puede llegar a contrarrestar el efecto del suministro de nutrientes a través de las entradas.
- Los sedimentos del fondo son de carácter autóctono en los lagos y de tipo alóctono en los embalses. En general, el material autóctono se sedimenta en la zona limnética del embalse, mientras que el material alóctono se acumula cerca a la cola del mismo.
- Las comunidades en los embalses son de composición más pobre que en los lagos y cambian con mayor rapidez.
- En los embalses la biomasa es menor y posee una tasa de renovación más elevada.
- El termoclino de los embalses presenta un gradiente más pequeño y a veces se sitúa a profundidades mayores.
- El viento, que en los embalses sopla generalmente en el sentido de su eje longitudinal, puede tener mayor influencia en la irregularidad de la estratificación térmica.

- Los embalses son ecosistemas forzados, con un alto suministro de material nutritivo en superficie (fuentes alóctonas), desnitrificación en el hipolimnion anóxico y alta precipitación de fósforo y materia orgánica. Por ello, muchos embalses son prácticamente meromícticos y no circulan por debajo de la toma de agua. Esta escasez de retorno es compensada con creces por la entrada de nuevos nutrientes.
- Por lo regular, la relación entre el área de la cuenca y el área del cuerpo de agua, es alta en los lagos y muy alta en los embalses, lo cual implica bajos tiempos de residencia en los embalses y mayor intercambio con la cuenca que en el lago. Por ello, no tiene sentido que el tiempo de residencia hidráulica no debe ser superior a un año, pues se produce un exceso de agua retenida en el hipolimnion, que influye negativamente en la productividad, produce anoxia y contribuye a dar al agua propiedades indeseables.
- Los embalses nacen en condición heterotrófica, por lo que deben descomponer la materia orgánica que se hallaba en el fondo del vaso inundado, siempre y cuando ésta no haya sido removida previamente.
- La profundidad de la salida es superficial en los lagos y generalmente profunda en los embalses. Consecuentemente, los lagos serán exportadores de calor, pero trampas de nutrientes; mientras que los embalses serán exportadores de aguas frías, ricas en elementos nutritivos, pero pobres en oxígeno.

Registro mundial de embalses

El rápido desarrollo industrial y tecnológico en las últimas décadas ha fomentado la construcción de embalses como una de las principales fuentes de generación hidroeléctrica y suministro de agua potable para las poblaciones. Mermel (1989) presenta un listado actualizado de los 452 embalses más grandes del mundo. Para ser incluido en este listado un embalse debe cumplir con cualquiera de las siguientes características: a) tener una presa de mínimo 150 metros de altura, b) tener la presa un volumen igual o superior a $15\,000 \times 10^3 \text{ m}^3$, c) tener el embalse una capacidad mínima de $25\,000 \times 10^6 \text{ m}^3$ y d) generar mínimo 1000 MW. El mismo autor presenta los 25 embalses más grandes del mundo, en cuanto a volumen se refiere, encontrándose entre éstos el embalse Guri de Venezuela con una capacidad de $138\,000 \times 10^6 \text{ m}^3$ y el Serra da Mesa de Brasil con $54\,000 \times 10^6 \text{ m}^3$ (Tabla 7.1).

Tabla 7.1 Veinticinco embalses del mundo que presentan el mayor volumen

Embalse	País	Río o cuenca	Volumen (m ³ x 106)
1. Owen Falls	Uganda	Lake Victoria/ Nilo	2 700 000
2. Kariba	Zimbawe/ Zambia	Zambezi	180 600
3. Bratsk	Unión Soviética	Angara	169 270
4. Aswan, Alto	Egipto	Nilo	168 900
5. Akosombo	Gana	Volta	148 000
6. Daniel Johnson	Canadá	Manicouagan	141 852
7. Guri (Raúl Leoni)	Venezuela	Caroni	138 000
8. Krasnoyarsk	Unión Soviética	Yenisei	73 300
9. Bennett, W.A.C.	Canadá	Peace	70 309
10. Zeya	Unión Soviética	Zeya	68 400
11. Caroba Bassa	Mozambique	Zambezi	63 000
12. La Grande 2	Canadá	La Grande	61 715
13. Chapetón	Argentina	Paraná	60 600
14. La Grande3	Canadá	La Grande	60 020
15. Ust-Llim	Unión Soviética	Angara	59 300
16. Boguchany	Unión Soviética	Angara	58 200
17. Volga-V.I. Lenin (Koibysheu)	Unión Soviética	Volga	58 000
18. Serra da Mesa (São Felix)	Brasil	Tocantins	54 000
19. Caniapiacau 3, 4 y 5	Canadá	Caniapiacau	53 800
20. Upper Wainganga	India	Wainganga	50 700
21. Bukhtarma	Unión Soviética	Irtysk	49 800
22. Ataturk	Turquía	Eufrates	48 700
22. Irtutsk	Unión Soviética	Angara	45 800
24. Tucuruí (Raúl G. Lhano)	Brasil	Tocantins	45 800
25. Turukhansk	Unión Soviética	Bajo Tunguska	45 000

Los datos presentados por Fels y Keller (1973) indican cómo 41 embalses con áreas superiores a los 1 000 km² cubren una superficie de cerca de 115 000 km². En total, se puede estimar que el área cubierta por los embalses en el mundo actualmente (sin contar numerosos embalses pequeños) puede ascender a los 350 000 km².

En América Latina la construcción de embalses para propósitos hidroeléctricos data de los años treinta del siglo XX. En un reporte de las Naciones Unidas (1980) sobre el agua y el ambiente en América Latina, se caracterizan cerca de 140 embalses con una capacidad superior a los cien millones de metros cúbicos. El Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente “Cepis” cuya sede se halla en Lima (Perú), recopila información sobre lagos y embalses tropicales (Fig. 7.3).



Figura 7.3. Ubicación de algunos de los principales embalses en América Latina. (<https://www.google.com/search?q=localizacion+embalses+america+latina+mapayrl>)

En el año 2019 en Colombia se encontraban en funcionamiento 28 plantas hidroeléctricas despachadas centralmente y 115 no despachadas centralmente. En las primeras, la capacidad neta asciende a 10.974 MW, mientras que el segundo grupo llega a 860,57 MW. Dicha producción de energía representa apenas cerca de un 10% del potencial hidroeléctrico de Colombia, por lo que se espera para un futuro inmediato una gran actividad en este campo, con los consiguientes impactos ecológicos, económicos y sociales que este tipo de proyecto conlleva. La tabla 7.2 presenta algunas de las características de los 26 proyectos hidroeléctricos más importantes de Colombia. Actualmente está en construcción el proyecto de Hidroituango en Antioquia el más grande del país. Está conformado por una presa de 225 m de altura y 20 millones de m³ de volumen, y una central subterránea de 2.400 MW de capacidad instalada y 13.930 GWh de energía media anual. Se espera inicie funcionamiento en el 2022 (Tabla 7.2)

Tabla 7.2. Características de los 29 principales embalses en Colombia

Embalse	Año	Río Principal	Z max (m)	Área/ha	Perímetro (km)	Cota Máx. (niv. máx.)	Cap. Inst. (MW)	Vol. útil total mm ³	Caudal m ³ /s	Residencia (días)	Propósito
Alto Anchicayá (Valle)	1974	Anchicayá	132	140	25	640	345	30	99	3.5	Energía
Bajo Anchicayá (Valle)	1959	Anchicayá	53	-	-	195	64	15	110	1.6	Energía
Betania (Huila)	1987	Magdalena	91	7400	-	561	510	1020(1980)	786	15.0	Energía
Calima I (Valle)	1967	Calima	98	1980	-	1400	120	438	76	66.6	Energía
Chuza (Cund)	1983	Chingaza	27	98	-	3850	-	225	13	200.2	Acueducto
Guatapé (Antioquia)	1973	Nare	60	6365	419	1887	560	1169(1236)	88	153.7	Energía
Guájaro (Bolívar)		Magdalena		11500	-	60	-	238	-	-	Riego
Guavio (Cundinamarca)	1993	Guavio	232	1160	15	1640	1000	950	72	152.7	Energía
La Esmeralda (Boyacá)	1976	Bata	226	1260	83	1277	1000	634	160	45.8	Energía
La Fe (Antioquia)	1972	Las Palmas	30	139	8	2155	-	12 (15)	8	17.3	Acueducto
Miel I (Caldas)	2002	La Miel	188	2050	-	445	400	(565)	-	-	Energía
Miraflores (Antioquia)	1965	Tenche	63	800	47	2062	-	140(150)	18	90.8	Energía
Muña (Cundinamarca)	1944	Bogotá	5	933	-	2580	36	10	1	115.7	Energía
Neusa (Cundinamarca)	1951	Neusa	11	950	-	2997	190	106	2	4.6	Acueducto
Playas (Antioquia)	1987	Guatapé	65	702	-	980	200	47	126	4.3	Energía
Prado (Tolima)	1973	Prado	90	3900	-	370	55	500	115	50.3	Energía
Porce II (Antioquia)	2001	Porce	118	890	-	922	392	82(211)	201	4.7	Energía
Punchiná (Antioquia)	1984	Guatapé	65	340	17	775	1240	50 (72)	142	4.1	Energía
Río Grande (Antioquia)	1989	Río Grande	59	1100	-	-	325	100	50	231	Ener-Actue.
Río Mayo (Nariño)	1969	Mayo	16	56		1500	21	450	11	473.3	Energía

Tabla 7.2. Características de los 29 principales embalses en Colombia (continuación)

Embalse	Año	Río Principal	Z max (m)	Área/ha	Perímetro (km)	Cota Máx. (niv. máx.)	Cap. Inst. (MW)	Vol. útil total mm ³	Caudal m ³ /s	Residencia (días)	Propósito
Salvajina (Cauca)	1985	Cauca	148	2031	102	1155	270	753	350	24.9	Energía
San Lorenzo (Antioquia)	1987	Nare	57	1070	42	1250	170	180	40	52.1	Energía
Sisga (Cundinamarca)	1951	Sisga	15	676	-	2780	-	101	3	389.5	Acueducto
Tominé (Cundinamarca)	1962	Tominé	19	3690	-	2605	-	690	4	1995.0	Acueducto
Troneras (Antioquia)	1962	Guadalupe	37	465	35	1775	36	36 (41)	26.00	16.0	Energía
Urrá I (Córdoba)	2000	Simú	73	7400	-	128	340	1200	700	19.8	Energía

Proyectos hidroeléctricos nuevos y en ejecución¹

Sogamoso	2013	Sogamoso	150	7.000	-	190	820	4.800 millones	474	-	Energía
Quimbo	2011	Magdalena	76	8.586	-	720	540	3.205 millones	4.200	-	Energía
Hidroituango ¹	2022	Cauca	190	3'800.000.000	-	225	2.400	2.720 millones	450	-	Energía

Partes de un embalse con central hidroeléctrica

Caudales. Representan la cantidad de agua que alimenta la central regulada por el embalse construido para tal propósito. Así por ejemplo, el embalse de Punchiná (Antioquia) tiene una capacidad de almacenamiento de 72 millones de metros cúbicos de los cuales 50 millones se utilizan para proporcionar un caudal de 143 m³/s. Para este propósito se requirió la construcción de 21 km de túneles.

Presa. Es el muro de contención constituido en lleno o concreto cuya estructura permite el represamiento de las aguas. La altura de la presa varía de acuerdo con el tipo de embalse. La presa más alta, hasta ahora construida, es la del embalse Rogum en la Unión Soviética con 335 m de altura, una longitud de 800 m y 6 millones de metros cúbicos de lleno de suelos residuales compactados. La presa tiene un rebosadero para la salida del agua cuando el embalse llegue a nivel máximo (Figura 7.4).

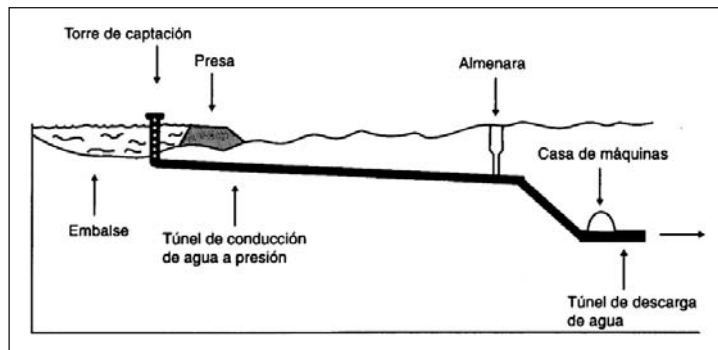


Figura 7.4. Componentes de un embalse con central hidroeléctrica

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

Torres de captación. Son estructuras controladas con compuertas cilíndricas diseñadas para captar los caudales requeridos para la generación de la central.

Túneles de conducción. Los túneles de conducción llevan el agua a presión para alimentar las unidades de generación en la casa de máquinas. En la parte inferior se construyen almenaras, cuyo oficio es aliviar presiones de agua cuando se cierran una o varias turbinas. En este caso la almenara se llena de agua y se vacía cuando se abren de nuevo las turbinas.

Casa de máquinas. Llamada también *central*, puede estar localizada a nivel de tierra o estar enterrada a varios cientos de metros de profundidad, dependiendo del tipo de embalse, de la clase de unidades de generación utilizadas y de la topografía del terreno. Existen básicamente dos tipos de unidades de generación: la Pelton que se mueve por presión de caída del caudal sobre sus aspas y la Francis, que no

requiere caída de agua sino volumen de la misma. El agua utilizada sale luego por túneles de descarga y es normalmente vaciada de nuevo a su antiguo lecho. En represas muy profundas y con un tiempo de retención hidráulica muy largo, el agua sale por lo regular en condiciones anóxicas y cargada de ácido sulfhídrico lo que es muy perjudicial para la vida en el río, especialmente en los primeros tramos (que pueden ser kilómetros) de recorrido.

Zonas en un embalse

Zona ribarina (cola del embalse). Esta zona se caracteriza por contener restos vegetales entremezcladas con capas de sedimentos clásticos. En ella la velocidad del flujo disminuye rápidamente, sedimentándose partículas de arena y limo gruesas, al igual que parte del material orgánico particulado. Aunque la respiración puede ser alta, la zona ribarina es generalmente poco profunda y bien mezclada y, consecuentemente, aeróbica. La velocidad y la turbulencia del río disminuidas en esta zona no mantienen por mucho tiempo las algas en suspensión y la alta turbidez minimiza la penetración lumínica, por lo que la fotosíntesis debe ser baja. Estas algas son generalmente diatomeas de pared gruesa, provenientes del perifiton del río, que resisten la alta abrasión durante el transporte por el río pero que se hunden rápidamente en un régimen de baja energía (Thornton, 1990).

Zona de transición (zona media del embalse). Esta es el área donde se sedimentan arcillas y limos de tamaño grueso a medio y materia orgánica particulada. Es una zona donde impera la anoxia debido al procesamiento biológico de la materia orgánica particulada fina que puede agotar rápidamente el oxígeno hipolimnético. Estas condiciones aceleran la desnitrificación (incremento del amonio) y la resolubilización del fósforo, el manganeso y el hierro adsorbidos al material particulado sedimentado, y la liberación del H_2S a la columna de agua. Una de las principales características de esta zona es su dinámica (Thornton, 1990).

Zona lacustre (zona de presa). Es la zona más profunda del embalse, con características similares a las de un lago. En ella predomina el plancton, disminuye la sedimentación del material inorgánico, la penetración de luz es suficiente para promover la producción primaria. Existe en esta zona limitación potencial de nutrientes y la producción de materia orgánica excede el procesamiento de la misma dentro de la zona de mezcla.

Los embalses en Colombia

La mayoría del área embalsada colombiana se encuentra en la Cuenca Magdalena, Provincia Andina (Donato, 1991) en la cual está asentado el 79% de la población

del país y es el eje de mayor desarrollo productivo. Por ello, están localizados sobre cuencas alteradas y de gran importancia socioeconómica. Como consecuencia, se encuentran profundamente modificados, bien sea por procesos acelerados de colmatación y eutrofización por la llegada de materiales alóctonos provenientes de la cuenca o por materiales autóctonos provenientes del metabolismo interno (Fig. 7.5).

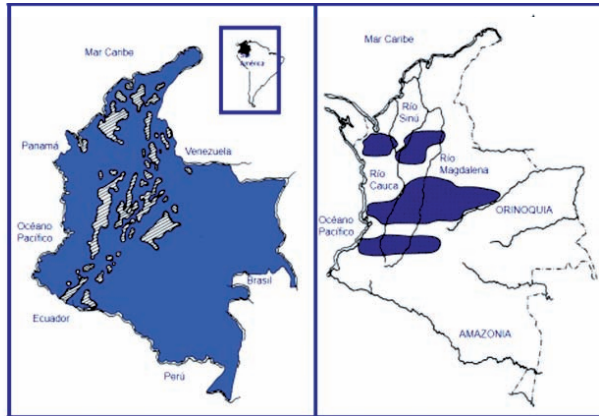


Figura 7.5. Áreas más pobladas de Colombia donde están ubicados todos los proyectos hidroeléctricos.

Fuente: G. Roldán (diseño personal)

El estudio limnológico de los embalses tropicales situados en países en desarrollo, sigue siendo poco conocido. Colombia no es una excepción, pues de cerca de 40 embalses medianos y pequeños, solo unos pocos han sido estudiados parcialmente. Solo en los últimos años se efectuaron estudios más o menos detallados acerca de los efectos ambientales de ciertos proyectos (Márquez y Guillot, 1987, 2001). Ríos-Pulgarín et al, 2020 evalúan el comportamiento histórico del sistema Punchiná-San Lorenzo-Calderas y los cambios que se han generado en términos de variación o afectación de las comunidades hidrobiológicas y las variables fisicoquímicas entre los años 2010 y 2018.

En Colombia casi todos los esquemas de instalación hidroeléctrica de acuerdo con el método de almacenamiento de agua son del tipo pasivo, es decir, que una corriente de agua es represada para crear un embalse. Los flujos y niveles de agua son controlados en la represa para proveer la energía para las turbinas y mantener el flujo de agua hacia los tributarios.

El segundo esquema para generación hidroeléctrica es el de almacenamiento por bombeo, en el cual el agua es impulsada desde una fuente baja (utilizando

energía hidroeléctrica) a un embalse alto. Un ejemplo de este tipo lo constituye el embalse La Fe en el municipio del Retiro en el departamento de Antioquia.

Aprovechamientos en cadena son pocos en Colombia, citándose en Antioquia, el caso de los ríos Nare, que alimenta los embalses El Peñol y San Lorenzo; y Guatapé que surte a los embalses Las Playas y Punchiná en Antioquia.

Los tiempos de residencia altos implican mayor tiempo para la sedimentación de sólidos, una zona fótica mayor, mayor tiempo para la descomposición de material orgánico y, por tanto, mayor demanda bioquímica de oxígeno. Se espera que estos problemas se presenten en los embalses de la esquina superior derecha (Figura 7.6).

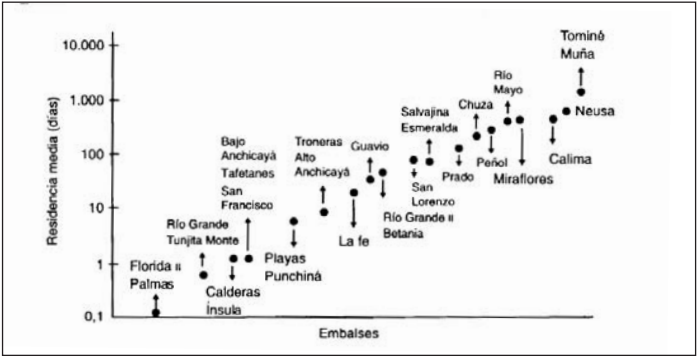


Figura 7.6. Tiempo de residencia en días de los principales embalses de generación hidroeléctrica en Colombia. Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

La mayoría de los embalses colombianos tienen profundidades máximas menores de 50 m (A mayor profundidad se espera que existan zonas de baja circulación, menor oxigenación y mezcla (Fig. 7.7).

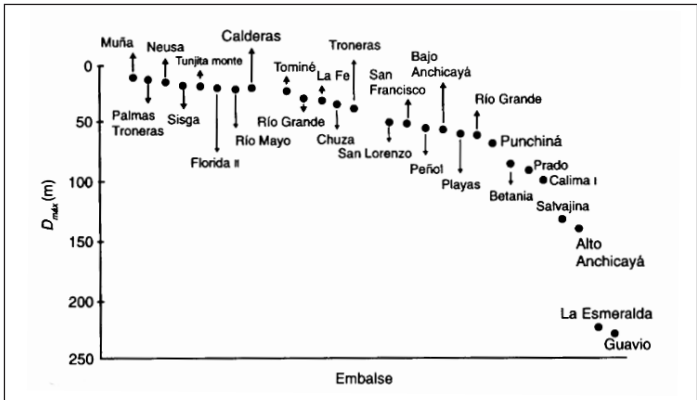


Figura 7.7. Profundidades máximas de los principales embalses de generación hidroeléctrica en Colombia.

En los trópicos la distribución altitudinal juega un papel muy importante pues la temperatura va disminuyendo desde cálido a nivel del mar hasta frío y muy frío a los 3 800 y 4 000 m de altura (Figura 7.8).

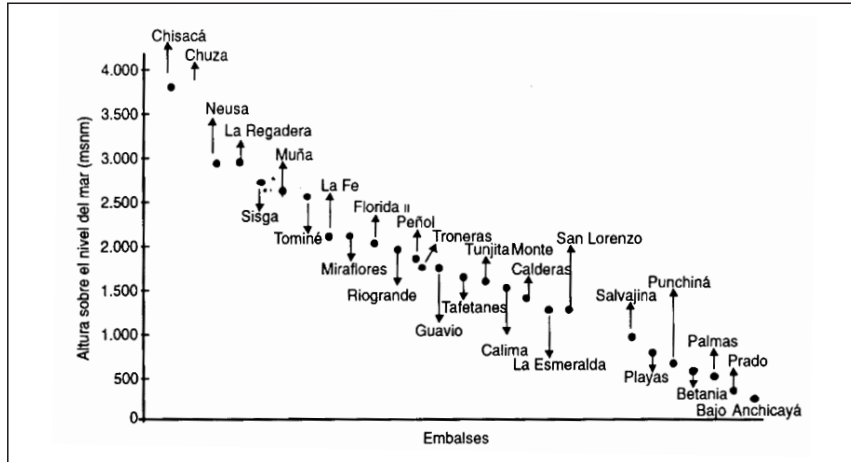


Figura 7.8. Distribución altitudinal de los principales embalses de generación hidroeléctrica en Colombia. Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

El área del espejo de agua es otro muy importante a considerar, pues no se comporta lo mismo ambientalmente un embalse con un área de 3 km² que otro de 60 Km² (Figura 7.9).

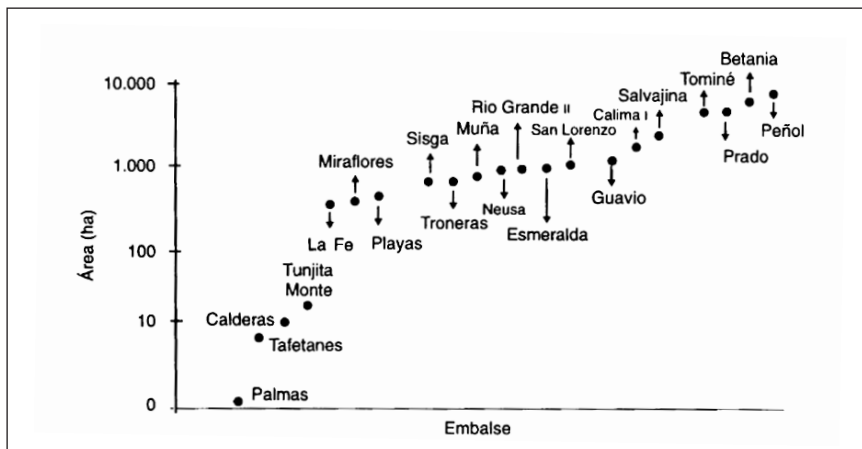


Figura 7.9 Área del espejo de agua de los principales embalses de generación hidroeléctrica en Colombia.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

Igualmente el volumen del embalse es otro factor que influye en el tiempo de retención del agua, retención de nutrientes y renovación de la columna de agua (Figura 7.10).

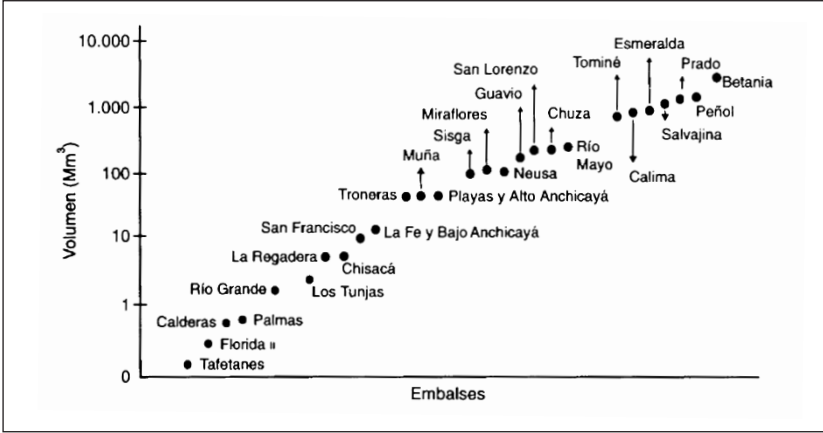


Figura 7.10. Volumen total de algunos embalses aprovechados para generación hidroeléctrica en Colombia.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

En los países tropicales los embalses sufren grandes variaciones con las épocas de lluvia y de sequía. Es una fluctuación que pone en serias dificultades de generación de energía cuando el nivel del agua llega al límite en las torres de captación (Figura 7.11).

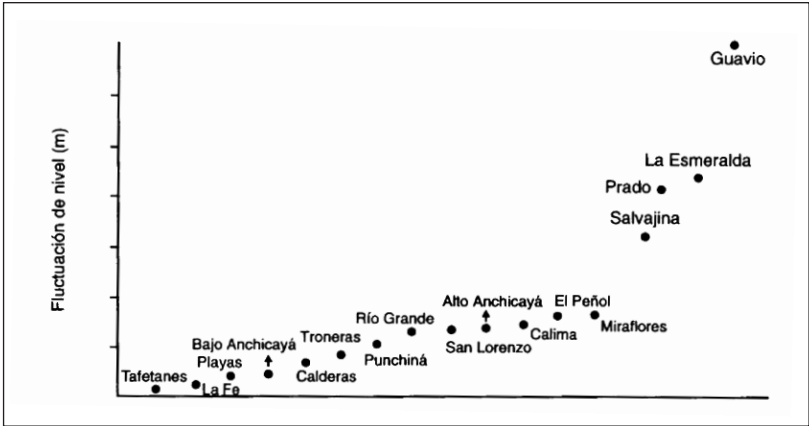


Figura 7.11. Fluctuaciones de nivel en algunos embalses de generación hidroeléctrica en Colombia.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008).

Consideraciones básicas sobre los embalses

La construcción de grandes embalses comenzó debido al surgimiento de los recursos técnicos necesarios y al incremento de las necesidades de energía. Los fines para los cuales se construyen los embalses son los siguientes: 1) regulación del suministro de agua a la agricultura en lugares de pluviosidad fluctuante o irregular o donde la lluvia cae fuera de la estación favorable; 2) irrigación de tierras alejadas de la red hidrogáfica principal o pertenecientes incluso a otras cuencas; 3) obtención de energía eléctrica; y 4) suministro de agua potable a ciudades y/o industrias. Al tercero y cuarto fines se ajustan la mayoría de los embalses en Colombia. Actualmente muchos de ellos son además utilizados para recreación y turismo, convirtiéndose así en lo que se denominan embalses multipropósito. En la tabla 7.3 se muestran algunos de los impactos producidos por los embalses.

Tabla 7.3. Efectos producidos por la construcción de embalses

<i>Efectos positivos</i>	<i>Efectos negativos</i>
Producción de electricidad	Reubicación de poblaciones
Retención de agua	Emigración de personas hacia el local de construcción
Creación de sistemas para purificación de agua	Problemas de salud pública
Recreación	Pérdida de especies nativas de peces
Turismo	Pérdida de áreas inundadas
Aumento de las reservas de agua	Pérdida de biodiversidad en los ríos
Navegación y transporte	Barreras para la migración de peces
Aumento del potencial de irrigación	Efectos en la composición química del agua
Reserva de agua para abastecimiento	Disminución del flujo de agua
Aumento de la producción de biomasa (pesca y acuicultura)	Aumento de SO ₂ y CO ₂ en el fondo de embalses estratificados
Regulación de crecientes	Pérdida de valores estéticos
	Pérdida de valores y de referencias culturales
	Pérdida de tierra para la agricultura
	Degradación de la calidad del agua
	Pérdida de monumentos y valores históricos

Fuente: Straškaba et al. (1993).

Si por un lado hay efectos negativos, por otro lado hay ganancias económicas con la implementación de los usos múltiples de los embalses, los cuales dependen de complejas interacciones y de un gerenciamiento adecuado que puede ser logrado si ocurre un acompañamiento de los patrones de complejidad del sistema y de sus permanentes alteraciones, resultado de acciones antrópicas en la cuenca hidrográfica (Tundisi, 1999).

Para Tundisi (1985) el proceso de sucesión temporal y espacial de las comunidades en represas depende de la rapidez del llenado (a mayor velocidad de llenado, menor concentración de inóculos), de la limpieza previa del vaso (previene anoxia hipolimnética), del establecimiento de una zona litoral extensa que amplía el sustrato (e incrementa la posibilidad de llegada de inóculos del perifiton y el ticoplancton a la zona limnética), y de los procesos de colonización a partir de la cuenca hidrográfica.

El tiempo de vida de un embalse puede ser calculado con bastante exactitud al igual que los procesos evolutivos que ocurren, lo cual está en relación íntima con su situación geográfica; su altitud sobre el nivel del mar; la o las cuencas hidrográficas que recorre; y su contexto diversificado de concentración industrial, económica y poblacional. La entrada y el acúmulo progresivo de diferentes informaciones, las cuales, dependiendo del volumen del embalse, del tiempo de residencia y de la intensidad de eventos, registran rápidamente las diversas fases bajo la forma de organización y estructura de comunidades, composición química del sedimento y del agua, acúmulo de material contaminante disuelto o movilizado en la cadena alimenticia (Tundisi, 1986).

Las organizaciones vertical y horizontal de los ecosistemas no son independientes y tienen características comunes. El intercambio asimétrico de partículas en suspensión y organismos vivos y/o muertos a través de cualquier frontera arbitraria, permite distinguir subsistemas o compartimientos con función complementaria. Tal complementariedad es característica de la organización vertical de los ecosistemas acuáticos, fundamentada en la entrada de energía electromagnética en la parte superior y, generalmente, en la acumulación de materiales en compartimientos inferiores, caracterizados por una menor tasa de renovación (Margalef, 1983). Según Tundisi (1985) esos compartimientos constituyen secciones a lo largo del eje longitudinal en que ocurren tiempos de residencia diferentes por unidad de longitud del embalse.

En represas, la salida de materiales de cada compartimiento no depende en mayor grado de las entradas, sino de las características y el contenido del propio compartimiento. Los gradientes verticales son más acentuados si en las diferentes

profundidades se distribuyen corrientes de advección como resultado de la estratificación producida por la entrada de agua más densa y fría a partir de los afluentes. La multiplicidad de compartimientos interactuando brinda al conjunto propiedades homeostáticas (Margalef, 1983; Imberger, 1985).

Asociado al problema de la compartimentalización, se debe considerar también que el sistema acuático expresa la tensión recibida por los ecosistemas terrestres de la cuenca de drenaje. El problema de esa tensión o “estrés” que unos ecosistemas pueden ejercer sobre otros, según Margalef (1983) es una noción compleja y se piensa en ella cuando se observa que un ecosistema no evoluciona y se regula totalmente por sus leyes internas, pero sufre presiones de agentes externos al sistema. El sistema “forzado” responde modificando su funcionamiento a través de la tendencia a minimizar las consecuencias de tal tensión. Esta respuesta puede ser dada tanto por la aceleración de ciertos procesos como por la separación de una fracción de materiales en los límites del ecosistema. Pueden ocurrir profundas alteraciones en el “metabolismo” del ecosistema a partir de los usos de la cuenca hidrográfica y de los procesos de alteración de las características ecológicas del embalse cuando éste es usado para generación de energía. La entrada, resultante de los usos y trabajo del suelo, debía ser evitada mejorando la cobertura vegetal de las márgenes y estimulando el crecimiento controlado de macrófitas en las entradas de los afluentes principales. La presencia de un banco de macrófitas en la cola de los embalses o en los afluentes principales funciona como un filtro adecuado a la entrada de nutrientes a partir de los tributarios (Calijuri y Tundisi, 1990).

Vollenweider (1979) enfatiza la importancia de conocer el área de la cuenca hidrográfica y la carga de fósforo y nitrógeno que entra al embalse. Los resultados de un aumento en el suplemento de nutrientes en los cuerpos de agua, a través de algún tipo de actividad humana, conocida como eutroficación artificial o cultural, pueden ser medidas en ecosistemas de agua dulce y particularmente en embalses como una respuesta dada por las variables físicas, químicas y biológicas.

Los embalses al igual que cualquier otro tipo ecosistema acuático presentan fronteras. Una frontera es una superficie que une todos aquellos puntos en que tienen su mayor pendiente los gradientes en general, o los gradientes de los descriptores escogidos. Los ecólogos siempre se han interesado por tales fronteras, ecotonos o ecotonías. Las fronteras bien marcadas resultan de distribuciones opuestas, cruzadas a modo de tijera, de factores ambientales diferentes o complementarios. Los mejores ejemplos en los lagos y embalses se refieren a fronteras aproximadamente horizontales: las termoclinas por ejemplo, resultan de la disminución de la energía turbulenta, a partir de la superficie al trabajar contra una estabilidad creciente

de la estratificación. El límite inferior en la distribución de los macrófitos en un embalse, se asocia con valores precisos en la intersección de un gradiente de luz decreciente con un gradiente de presión hidrostática. Los máximos profundos de clorofila resultan de la intersección entre un gradiente vertical decreciente de iluminación, contrastado contra un gradiente opuesto en las concentraciones de fósforo, nitrógeno y sílice.

Otros ejemplos de fronteras activas son las existentes entre el sedimento y el agua, donde pequeños animales juegan un papel mecánico notable que estimula el intercambio e introduce heterogeneidades en el plano horizontal. En la margen de las represas ocurren gradientes físicos y químicos acentuados, lo que le confiere al igual que a la interfase aire-agua y a la presa misma el carácter de fronteras. Todas las fronteras mencionadas son bien definidas y consideradas lugares bajo tensión donde se realiza trabajo mecánico en el ambiente y donde se manifiesta la tendencia a reducir la extensión de la superficie fronteriza (Margalef, 1991; Tundisi, 1999).

Factores limnológicos en los embalses

Se considera que los factores que influyen la Limnología de los embalses son el sitio donde se localiza la presa en relación al continuo del río y el tiempo de retención. Otras funciones de fuerza son las características climáticas de la región, el ciclo hidrológico, las características técnicas de construcción de la presa (altura de la presa, altura de la toma de agua por las turbinas, número y posición de los vertederos, y profundidad máxima en la presa) (Tundisi, 1999).

Localización en el continuo del río. De acuerdo al concepto del Río Continuo (Vannote et al., 1980) existe un gradiente continuo de condiciones físicas desde la cabecera a la boca de los sistemas lóticos no perturbados que evocan lo que denominaron 'un continuo de ajustes biológicos' a lo largo del sistema que comprende la adaptación de las comunidades a la dinámica física de las circunstancias. Esto comprende una sustitución continua de especies tanto en el tiempo como longitudinalmente durante la cual se establecen comunidades con diferentes patrones de manejo de la energía representada por las entradas de materia orgánica. En general las comunidades de abajo tienden a ser más eficientes en el uso de las entradas que aquellas localizadas río arriba. Este concepto es una herramienta conceptual válida para el estudio y comprensión del funcionamiento de los sistemas lóticos poco perturbados y de tamaño pequeño a mediano.

Cuando una presa se construye en algún punto a lo largo de un río, se rompe en mayor o menor grado la estructura del río como un sistema continuo. Los efectos

del embalsamiento están determinados por su posición a lo largo del río, es decir, por el orden de la corriente.

Un embalse localizado en la parte alta del río y sobre un afluente de bajo orden, será alimentado por un pequeño arroyo de montaña con flujo, temperatura, cargas de materia orgánica, contenido de sales y plancton con valores y concentraciones bajas, y un conjunto de peces característico de estas condiciones. Existirá una alta lluviosidad, humedad y rangos de insolación, no habrá contaminación antrópica, tendrá una pendiente alta y, por tanto tal represa será profunda, oligotrófica y estratificada. Un embalse situado en la mitad del continuo tendrá un flujo medio, un declive moderado, temperaturas medias, cargas de materia orgánica natural y sales incrementadas, alguna turbidez, un fitoplancton desarrollado y un conjunto de peces que pueden sobrevivir en agua “estancada”. La Limnología del embalse, en lo referente a estratificación, profundidad y tiempo de retención, dependerá de la morfología del valle (Straškaba *et al.*, 1993)

Los embalses construidos sobre ríos de tierra baja con poco declive, se caracterizarán por amplias áreas de inundación, extrema variabilidad horizontal, humedales bien desarrollados y áreas extensivas y poco profundas de vegetación riparia. Tal embalse será eutrófico, con altas cargas de materia orgánica natural que probablemente contribuirán a un hipolimnion anóxico. Si el vaso es poco profundo será mezclado y la estratificación se desarrollará únicamente en sitios donde la profundidad exceda aquella hasta donde llega el efecto del viento (Straškaba *et al.*, 1993).

El tiempo de retención. Se define teóricamente como $R = V/Q$ (en días), donde V es el volumen en m^3 y Q es el flujo medio anual en m^3d^{-1} . Es también conocido como tiempo de residencia del agua, tiempo de retención hidráulica, tasa de retención o tasa de flujo. Si el tiempo de retención es calculado para intervalos temporales más cortos que un año, es usual indicar el periodo; por ejemplo, R_{I-IV} es para el periodo enero-abril. Dada la misma geografía, R constituye una importante expresión comparativa entre embalses.

La diferencia entre embalses con diferente R se refleja en su química y biología así como también en los movimientos del agua, la estratificación, la zonación horizontal, la mezcla vertical y los flujos internos.

Cuando R menor de 10 días, el embalse total puede considerarse como una zona de río, con una alta homogeneidad en las tasas de flujo y en la distribución de la temperatura, tanto vertical como horizontalmente.

En un embalse con aproximadamente $10 < R < 100$ se desarrollará estratificación con separación vertical de las capas superficiales mezcladas por el viento, con una

mezcla intensiva de los estratos más profundos y presencia definida de las zonas riverina, de transición y lacustre. En algunos casos con el incremento de las tasas de entrada de agua se formarán corrientes de densidad que avanzarán en línea recta hasta la profundidad de igual densidad hacia la salida.

En un embalse con R mucho mayor que 100 días se desarrollará una estratificación típica, pero con parcelas de agua siendo transportadas desde las entradas hacia las zonas más profundas para sustituir los volúmenes de agua que salen a través de las salidas situadas a esta profundidad. (Straškaba *et al.*, 1993).

Efecto de R sobre las variables físicas y químicas. En general, a mayor tasa de flujo menor temperatura y menor contenido calórico en el cuerpo de agua, pues tenderá a ser polimíctico. La duración de la estratificación será menos pronunciada y estará más sujeta a variabilidad estocástica en los factores de fuerza, particularmente en lo referente al flujo. Además, los tiempos de retención bajos disminuyen las tasas de sedimentación y la profundidad de la zona fótica. Cuando R se incrementa la duración de los flujos superficiales y de fondo se reduce, predominan los flujos intermedios, y se atrapan tanto el fósforo total como el ortofosfato provenientes de la sedimentación de las algas. Cuando R es mayor que 30 días, se retiene entre el 70 y el 90% del fósforo en los embalses, mientras que cuando R es menor de 30 días, la retención del fósforo dentro del embalse cae a menos del 10% (Straškaba *et al.*, 1993).

Efecto del tiempo de retención (R) sobre la biología acuática. Se ha propuesto que el fitoplancton podía ser modelado como si fuera un cultivo continuo: en un cultivo continuo una entrada constante de nutrientes mantiene el crecimiento algal a una tasa que se incrementa con el tiempo de retención debido a la alta carga de nutrientes, a pesar de la pérdida de biomasa incrementada por el lavado hidráulico. Esto continúa hasta un cierto valor de R cuando la ganancia de biomasa por crecimiento ya no compensa más las pérdidas por lavado hidráulico. Para Dickman (1969) existe una fuerte correlación estadística entre el aumento del flujo y la reducción de la producción primaria. La variabilidad del tiempo de residencia puede ser aprovechada como forma de control del grado de trofía del embalse y, consecuentemente, de la densidad planctónica. Los trabajos prácticos de este investigador mostraron que en embalses con bajos tiempos de retención, el fitoplancton estaba conformado por estrategias C (capítulo 14) con tasas altas de regeneración para compensar las pérdidas por lavado hidromecánico. En los embalses con altos tiempos de residencia, los estrategias serán del tipo S, invirtiendo su energía en crecimiento más que en reproducción para compensar las pérdidas por sedimentación y herbivoría. En general, con

base en investigaciones realizadas en embalses checos y australianos, la biomasa fitoplanctónica disminuye cuando R es menor de 30 días, a pesar de que existan altas tasas de crecimiento. Esto ocurre por las pérdidas altas ocasionadas por el flujo. La baja producción primaria del fitoplancton en este caso es debida a las biomásas disminuídas que pueden no ser completamente compensadas por las altas tasas de crecimiento de las algas.

No existe evidencia clara sobre la influencia del tiempo de retención en la comunidad zooplanctónica. Se ha sometido a prueba la hipótesis de que la eficiencia en la transferencia de energía del fitoplancton hacia el zooplancton declina a medida que el tiempo de retención se incrementa, la cual no ha sido comprobada plenamente. Otras investigaciones han sugerido que la tasa de reproducción del zooplancton disminuye con el incremento de R (Straškaba *et al.*, 1993).

Para el bentos, el factor decisivo es la disponibilidad de alimentos proveniente de la deposición de partículas orgánicas, la cual está influenciado por la posición y tamaño de las zonas riverina y transicional que son los lugares de sedimentación del material traído por el río principal. La otra fuente de material sedimentado es la producción epilimnética de algas, también influenciada por R. Debe tenerse en cuenta que en los embalses y lagos tropicales no se espera una densidad alta del bentos debido a los denominados ‘efecto estufa’ y ‘metabolismo en corto circuito’ postulados por Ruttner (1974), mediante los cuales el sedimento orgánico proveniente de la superficie llega mineralizado al fondo, no constituyendo una fuente apropiada de energía para los organismos que allí moran. Según Prat y Rieradevall (1998), la mayor mineralización del agua favorece la presencia de tóxicos por la anoxia reinante, limitando la presencia de los organismos macrobénticos, en especial cuando abundan los sulfatos que se transforman en sulfídrico. De esta forma, el oxígeno y el sulfídrico se convierten según los autores en los factores claves para una tipología de embalses tropicales, más que la relación con las características tróficas del lago como la clorofila y el fósforo. Además, dado que en las zonas tropicales la termoclina puede llegar a ser permanente, la deficiencia de oxígeno originada ocasionará la ausencia de fauna profunda a pesar de que el lago sea oligotrófico (Straškaba *et al.*, 1993).

En general, la densidad total del bentos disminuye a medida que aumenta la profundidad debido a que ‘cuanta más profundidad menos fresco llega el material producido en el propio lago (fitoplancton) y por lo tanto la proporción de material procesado por la vía detrítica aumenta, con lo que se espera que los detritívoros y carnívoros lleguen a ser más importantes’ (Prat y Rieradevall, 1998).

Efecto de los pulsos en los embalses

Los pulsos son definidos como cambios súbitos de origen natural o inducido que afectan cualquier variable física, química o biológica en los embalses, pueden ser:

Pulsos de origen natural. Que provienen de cambios climáticos tales como el viento o la lluvia y pueden producir efectos directos o indirectos. Tales pulsos tienden a ser estacionales y pueden ser frecuentes o infrecuentes como ocurre con los episodios de viento fuerte o con las lluvias fuera de estación. También se incluyen en este tipo la entrada de tributarios. Calijuri (1988) demostró una relación clara entre los pulsos de precipitación y la descarga periódica de seston inorgánico, principalmente arcilla. Las altas concentraciones de partículas inorgánicas afectaron el régimen de luz subacuático de tal manera que la transparencia disminuyó de 2.0 m a 0.3 m en unas pocas horas. Las entradas de seston pueden llegar también a disminuir los efectos de la depredación visual de los peces. Las partículas inorgánicas suspendidas pueden también interferir con la química del agua ya que son sitios de adsorción y desprendimiento de varias sustancias químicas.

Pulsos de origen artificial. Causados por la manipulación humana de los niveles de agua durante la regulación de los flujos para generación de energía. Estos también pueden ser frecuentes o infrecuentes. Incluyen abertura de compuertas, fluctuaciones del nivel del agua, movimiento alto de embarcaciones en embalses pequeños.

Pulsos estacionalmente frecuentes. Inducidos por condiciones climáticas que pueden afectar la circulación y la química del agua al introducir corrientes advectivas de los tributarios y causar enriquecimientos a ciertas profundidades (Straškaba *et al.*, 1993).

Cambios repentinos e infrecuentes de temperatura pueden ocurrir corriente abajo e iniciar cambios en la estructura térmica del embalse cuando el agua es retirada de profundidades específicas para fines operacionales. Las liberaciones de corto plazo de aguas de baja calidad pueden ocasionar el deterioro de la calidad del agua situada abajo del punto de liberación en los embalses en cascada.

Estos pulsos infrecuentes pueden provenir del rompimiento de la estratificación vertical debida a la acción del viento que causa cambios en la distribución vertical del oxígeno, los nutrientes y el plancton. Las perturbaciones como productoras de pulsos en los embalses pueden producir: alteraciones permanentes en el sistema a nivel microscópico y macroscópico; alteraciones rápidas que facilitan el retorno del sistema un estado microscópico o macroscópico próximo al inicial; y ausencia de alteraciones desde el punto de vista macroscópico, pero pequeñas alteraciones en el estado microscópico, siendo estable y no incorporando la perturbación. La

perturbación puede ser incorporada tanto a nivel microscópico como macroscópico, produciendo modificaciones en el flujo de energía y en la estructura de las comunidades. Sin embargo, estos cambios no son de carácter lineal (Straškaba *et al.*, 1993; Tundisi, 1999).

Hidrología e hidráulica de los embalses

El régimen de flujo y la estratificación térmica y química son aspectos de suma importancia que deben tenerse en cuenta en la construcción de los embalses. Las fluctuaciones estacionales de la temperatura y el aporte de sedimentos y sólidos disueltos influyen en dicha estratificación. También influye en ella el tiempo de residencia del agua en el embalse, lo cual acelera o retarda los procesos de descomposición de la materia orgánica y el aporte de nutrientes. Un embalse con un período de retención hidráulica de 153 días como el de El Peñol (Antioquia) tiene más probabilidad de una estratificación que lo lleve a un estado de anoxia permanente en el fondo que uno como el de Punchiná (Antioquia), que solo tiene un período de retención de seis días (Ramírez *et. al.* 2001.).

La localización de la salida principal del embalse tiene una influencia fundamental en la calidad del agua. La figura 7.12 muestra tres distintos tipos de salida del agua de un embalse clasificadas como “alta”, “intermedia” y “baja” (Wunderlich y Elder, 1973). Una salida “alta” en un embalse implica el mantenimiento de una capa de agua fría por debajo del nivel de dicha salida, ya que siempre se estará evacuando el agua superficial más caliente; habrá mayor retención de nutrientes y de materia orgánica en descomposición y tendencia a una anoxia permanente en el fondo, cuya capa será más grande, mientras más profundo sea el embalse (Figura 7.12).

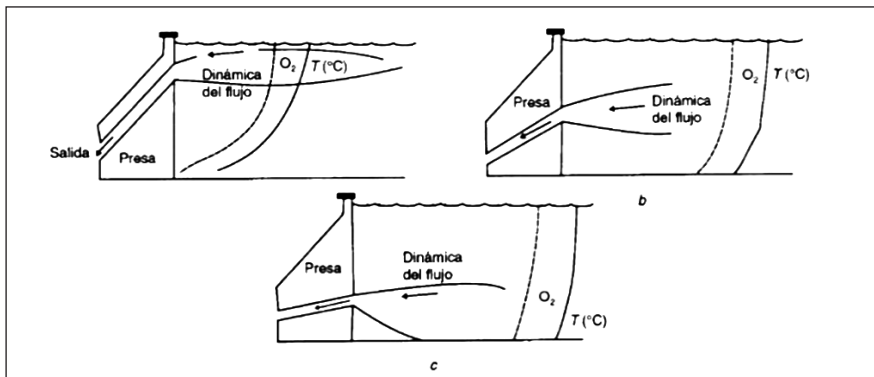


Figura. 7.12. Tipos de salida del agua en un embalse: perfiles posibles de oxígeno y temperatura en cada uno de ellos.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008).

Un embalse de salida “intermedia” puede ser ideal para efectos multipropósitos del mismo, ya que el agua evacuada está localizada en un punto en el cual tanto la fotosíntesis como la respiración son bajas; el agua será un poco más caliente ya que podrá presentarse más mezcla entre la superficie y el fondo y la capa anóxica se reducirá considerablemente.

El tercer tipo, la salida “baja”, crea condiciones más favorables para el embalse, ya que la retención de sedimentos y nutrientes es menor, pues gran parte de ellos está saliendo permanentemente, la capa anóxica se reduce y tiene la oportunidad de estarse renovando permanentemente. Sin embargo, en embalses de una retención hidráulica grande (varios meses o aun años) esto no los beneficia y las salidas “bajas” aunque garantizan un volumen constante para el movimiento de las turbinas, se estarán alimentando la mayor parte del tiempo con aguas anóxicas y cargadas de hierro disuelto y ácido sulfhídrico que causan graves problemas a nivel de casa de máquinas y en la salud de los operados, al igual que graves daños a la fauna aguas abajo. El tercer modelo de embalse tendrá igualmente temperaturas altas, ya que las capas profundas frías están siendo continuamente evacuadas y son reemplazadas por capas superficiales más cálidas.

Tres diseños de ingeniería crean, por lo tanto, en embalses similares modelos hidráulicos y ecológicos totalmente diferentes, para minimizar los problemas antes citados debe tenerse muy claro el propósito para el cual van a ser construidos.

Problemas de sedimentación

Todos los embalses tienden a acumular sedimentos, pero la velocidad de colmatación depende de la cantidad de materiales sedimentables que llevan los ríos que lo alimentan, del estado de conservación de la cuenca que lo rodea y de la intensidad de las lluvias en la región. Según Dendy et al. (1973), cada año se depositan en los embalses de los Estados Unidos $1\ 235 \times 10^9 \text{ m}^3$. Cálculos similares se han hecho igualmente para cientos de embalses en América Latina, donde la deforestación es la principal causa del aporte de sedimentos.

En el trópico americano poco se conoce al respecto. Pero debido al gran volumen de sedimentos que transportan los ríos colombianos, los diseños de los embalses tropicales normalmente incluyen hasta un 40% de “embalse muerto”, o sea, una capacidad extra para garantizar una vida útil del embalse. En el trópico americano el arrastre de sedimentos se incrementa por las altas precipitaciones que erosionan los terrenos de fuertes pendientes, normalmente desprovistos de vegetación. La construcción de vías en cercanías de los embalses son otra fuente apreciable de sedimentos para acelerar la colmatación de éstos.

Los sedimentos en los embalses tienden a depositarse de acuerdo con el peso y tamaño de las partículas. Las más grandes y pesadas se depositan en las colas del embalse, y las más finas lo van haciendo a lo largo del eje en dirección a la presa. Muchos factores afectan los procesos de sedimentación, entre ellos la temperatura, las sales disueltas, la composición química del sedimento, la forma del embalse, el tiempo de retención hidráulica y, desde luego, el estado de conservación de la cuenca.

El sedimento en los embalses también afecta la fisicoquímica del agua, y especialmente la penetración de la luz, disminuyendo la zona eufótica y, por lo tanto, la capacidad fotosintética del embalse. También, cierto tipo de sedimentos atrapa el fósforo soluble disminuyendo de esta manera la productividad del embalse. La continua deposición de sedimentos afecta igualmente los hábitats de los organismos bénticos, bloqueando de esta forma su normal desarrollo.

Los costos de construcción de un embalse son enormes, por lo que su planeación en cuanto a los estimativos de sedimentos potenciales que pueden llegarle son fundamentales. Especialmente en el neotrópico, donde se conjugan una rápida tasa de deforestación y una alta precipitación, los estudios de sedimentación son una condición esencial previa antes de continuar con la etapa de diseño y construcción.

Interacción entre el embalse y la atmósfera

La atmósfera y sus componentes hidrometeorológicos representan uno de los factores más importantes en la interrelación “aire-agua”. El efecto más importante es, sin duda, la evaporación, ya que a través de ella un embalse puede perder un alto porcentaje de su potencial generador si éste se construye en un área donde la evaporación es mayor a la precipitación. Por ello, es muy importante el establecimiento de una red de estaciones meteorológicas que registren diariamente los siguientes datos básicos: temperaturas máximas y mínimas del aire, humedad relativa, precipitación pluvial, nubosidad, horas de sol y velocidad y dirección del viento.

Preferiblemente, cuando se va a construir un embalse, se debe disponer de datos meteorológicos con, por lo menos, diez años de anterioridad a fin de predecir, de la manera más confiable posible, la cantidad de agua que por lluvia será aportada al embalse anualmente. En la construcción del embalse El Peñol (Antioquia) se pudieron hacer cálculos que permitieron predecir un aporte de lluvias al embalse que satisfacían sus requerimientos de agua hasta en un 70%. Efectivamente, la zona de la presa corresponde a un bosque pluvial montano bajo (bp-MB), que de acuerdo con la clasificación Holdridge (1978) presenta un promedio de precipitación de 7 000 a 8 000 mm de lluvia al año.

Debido a que las áreas industrializadas se incrementan y expanden cada vez más, se ha observado cómo partículas y gases del aire contaminado son arrastrados por las lluvias, modificando la química del agua hasta tal punto, que la acidificación de los lagos en Europa se ha convertido en un problema que merece la atención de expertos para su solución.

También es motivo de controversia el hecho de si los embalses modifican o no el clima a nivel local. Existen algunos reportes acerca de cómo la construcción de embalses ha favorecido leves incrementos de pluviosidad y bajas en el promedio de temperatura en la región. Es obvio que la exposición de una lámina de agua de varios cientos de kilómetros cuadrados aumente la humedad del aire por la evaporación y, por lo tanto, el potencial de precipitación. Estudios realizados en el embalse Kuybischeu en la Unión Soviética, con un área de 6 500 km², demostraron un mayor enfriamiento de la atmósfera durante la primavera. Sin embargo, estos datos corresponden a un embalse excepcionalmente grande en área y localizado en zona templada. Para el trópico no existen estudios al respecto, por lo que proyectos de esta naturaleza deberán planificarse teniendo en cuenta las áreas, mucho más pequeñas, en que se realizarán los embalses y la temperatura, que es más o menos constante a lo largo de todo el año. Se espera que con las tecnologías modernas a base de radares meteorológicos y satélites se puedan detectar con más confiabilidad los efectos que los embalses puedan traer para el clima de una región.

Estratificación en los embalses

Un lago o un embalse puede estratificarse térmica o químicamente. Una estratificación térmica se refiere a la formación de dos capas de agua claramente definidas, una caliente superficial y otra fría profunda, divididas por una zona de descenso brusco llamada *temoclino*, con una diferencia de temperaturas que pueden ser hasta de seis u ocho grados centígrados entre la superficie y el fondo. La zona superficial recibe el nombre de *epilimnion* y la profunda de *hipolimnion*. Este patrón de estratificación térmica está perfectamente definido en zonas templadas debido a la influencia de las estaciones donde el invierno y el verano marcan extremos de temperatura.

En el trópico, al igual que en otras latitudes, se han encontrado estratificaciones que se forman durante el día cuando la radiación solar llega a su máximo después del mediodía, pero luego, en la noche, con el enfriamiento de la atmósfera y la acción de los vientos, es decir, la pérdida de calor por convección, dichas estratificaciones se rompen de nuevo. En los embalses del sudeste del Brasil, localizados sobre la línea del trópico de Capricornio, o sea aproximadamente entre unos 23 y 25° de latitud sur, se han reportado estratificaciones térmicas más duraderas (Maier, 1985).

En esta posición geográfica, los cambios estacionales se presentan con variaciones más amplias de temperatura entre el invierno y el verano.

Perfiles de temperatura realizados en numerosos embalses en Colombia, localizados la mayoría entre los 1 000 y 2 000 msnm, muestran cambios de temperatura de la superficie al fondo (Fig. 7.20). Otros, como el embalse La Fe muestran una estratificación térmica duradera (Figura. 7.13).

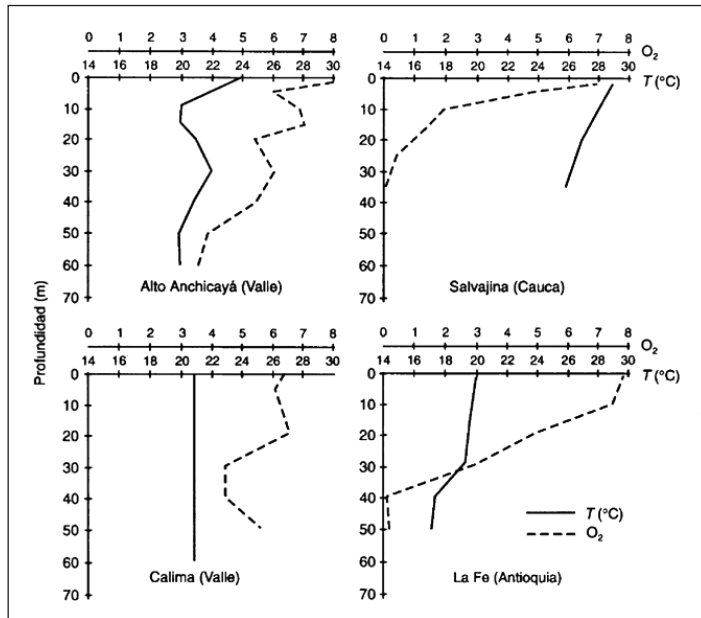


Figura 7.13. Perfiles de temperatura y oxígeno en cuatro embalses tropicales.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008).

Independientemente del comportamiento térmico, la estratificación química es frecuente en los embalses tropicales, la cual se hace más marcada cuando la profundidad es mayor y el tiempo de retención hidráulica es muy prolongado. Los embalses en el trópico están por lo regular localizados en zonas intervenidas por el hombre, por lo que están expuestos permanentemente al arrastre de sedimentos, de aguas negras y nutrientes de campos de cultivo, favorecido todo ello por las altas pluviosidades. Embalses con poca circulación acumulan estos materiales en el fondo, donde se descomponen, creando un ambiente anóxico, que puede perdurar por meses o años. Ramírez et al. (2001) encontraron en el embalse de Punchiná (Antioquia), con un período de retención hidráulica de 5,8 días, oxígeno disuelto hasta los 45 metros de profundidad a lo largo de ocho meses de estudio y en varios

períodos continuos de veinticuatro horas. En cambio en El Peñol (Antioquia), en un embalse con 153 días de retención, el oxígeno comienza a desaparecer hacia los doce o quince metros de profundidad y así permanece todo el año en las zonas más profundas.

Márquez y Guillot (1987, 2001) en un estudio hecho en los embalses Calima, Tominé, Neusa y Prado reportaron una circulación y mezcla en Calima y Tominé, regular en Neusa y completa estratificación en Prado. En este último, la estratificación es tanto térmica como química con anoxia observada durante el tiempo de estudio por debajo de los 8 m en la mayor parte del embalse.

El embalse de Calima (Valle) se caracteriza, en cambio, por ser un embalse permanentemente mezclado, debido a los fuertes vientos que allí se presentan con ciclos diurnos bien definidos. En este embalse se encuentran valores superiores a los $5,0 \text{ mg.l}^{-1}$ de O_2 a 50 m de profundidad (Corporación del Valle del Cauca —CVC—, 1989, datos sin publicar). Muestreos de rutina hechos por la CVC (1988) en el embalse Alto Anchicayá muestran valores de oxígeno disuelto hasta de $3,6 \text{ mg.l}^{-1}$ a 70 m de profundidad y una diferencia de solo $4,0^\circ\text{C}$ de temperatura de superficie a fondo, con un cambio brusco de $2,0^\circ\text{C}$ entre la superficie y los 5,0 m.

Leentvaar (1973), trabajando en el embalse Brokopondo (Surinam), encontró fuertes variaciones en la columna de oxígeno la cual se mostró muy inestable a lo largo de mediciones durante todo el día. Este tipo de estratificación es duradera en ciertos embalses profundos tropicales debido a la falta de circulación interna, pues la temperatura nunca baja de los 4°C cuando es más densa, fenómeno éste que provoca dos períodos de circulación anual en las zonas templadas. Además, en estos embalses por lo regular la acción de los vientos solo alcanza a mover las capas superficiales pero no las más profundas, por lo que la estratificación química tiende a perpetuarse. Sin embargo, en lagos poco profundos la circulación es permanente (lagos polimícticos) presentándose solo débiles estratificaciones diurnas que se rompen en la noche (Beadle, 1974).

Adicionalmente a este problema, si no se remueve la vegetación del área que va a ser inundada, ésta comienza a descomponerse lentamente agravando las condiciones de anoxia en el fondo. En el embalse El Peñol tuvo que recurrirse a un sistema de aireación mecánica para mejorar la calidad química del agua a nivel de las torres de captación. El agua anóxica cargada de hierro disuelto (Fe^{++}) y H_2S estaba causando graves problemas de corrosión a nivel de la casa de máquinas, lo que obligó a la entidad responsable a tomar este tipo de medidas. Medina (1983) hace un amplio análisis de este problema.

Por los ejemplos citados anteriormente, se puede observar que el comportamiento térmico y químico de todos los embalses en el trópico no es igual y que factores tales como la edad, el área, el volumen, la altura sobre el nivel del mar y el tiempo de retención hidráulica tienen gran influencia para cada caso particular (Ramírez et al., 2001).

Fisicoquímica de los embalses

Las propiedades fisicoquímicas de los embalses dependen en gran parte de las características de los ríos y quebradas que los alimentan. El mayor volumen del agua almacenada en un embalse depende fundamentalmente de las corrientes, las cuales llevan disueltas materia orgánica y minerales producto de la erosión del terreno por el cual pasa. Aguas que corren, por ejemplo, por el batolito antioqueño, son muy pobres en nutrientes donde es frecuente encontrar valores de conductividad de 8 o 10 $\mu\text{mhos cm}^{-1}$ y de ortofosfatos del orden de 0,001 mg.l^{-1} . Numerosos estudios del río Amazonas y sus tributarios han mostrado igualmente una gran pobreza de nutrientes en sus aguas (Klinge y Ohle, 1964; Fittkau, 1964; Sioli, 1964; Hill y Rai, 1982 y Furch et al., 1982), entre otros. Rai y Hill (1982) demostraron cómo las características químicas de las lagunas en el Amazonas Central dependían de las características de los ríos que las alimentaban. Lo anterior demuestra que los ríos tropicales, contrario a lo que se piensa, son por lo regular oligotróficos y que el sustento alimenticio para las numerosas especies que soportan es de origen alóctono. Las características fisicoquímicas de los embalses no escapan, por lo tanto, a esta norma. Los cambios que en ellos se pueden operar son de origen humano, fundamentalmente.

Los embalses, por lo regular, están contruidos en zonas ya intervenidas por el hombre y cuyas cuencas hidrográficas en buena parte han sido deforestadas, están habitadas y dedicadas a actividades agrícolas y ganaderas. En una cuenca como ésta, sumadas las altas precipitaciones pluviales tropicales, solo puede esperarse un alto arrastre de sedimentos y nutrientes que van a modificar sus características fisicoquímicas de los embalses.

En los embalses también interviene en la calidad de sus aguas la vegetación que quedó inundada durante el proceso de llenado, que será una fuente de descomposición de materia orgánica durante muchos años, alterando significativamente la calidad del agua, especialmente en zonas profundas.

Otro factor que juega un papel fundamental en la calidad del agua en los embalses es su forma, edad, profundidad y tiempo de retención. Un embalse con una forma dendrítica, donde se presentan numerosas colas o entradas, está sujeto a

que estas últimas, en especial, se eutrofican rápidamente por la falta de circulación del agua en ellas. Esto es lo que sucede en el embalse de El Peñol de naturaleza típicamente dendrítica.

Un embalse más antiguo tiende a la eutrofia por la acumulación paulatina de materia orgánica y mineral a través del tiempo, pero esto está muy relacionado con el tiempo de retención, el cual si es bajo, acumulará menos materia orgánica y nutrientes que uno de alta retención.

Un aspecto que debe tenerse en cuenta es que la composición fisicoquímica de un embalse varía por lo regular drásticamente de la superficie al fondo, lo cual puede llegar a provocar una verdadera estratificación química dependiendo fundamentalmente de la profundidad y tiempo de retención hidráulica. Análisis de la columna de agua de un embalse pueden mostrar regularmente, por ejemplo, alto contenido de oxígeno en su superficie y bajo o nulo en el fondo; pH en la superficie ligeramente neutro o básico y ácido en el fondo; fósforo bajo en la superficie y alto en el fondo; el nitrógeno en forma de nitrato, bajo en la superficie pero los nitritos y el amoniaco altos en el fondo; el hierro en forma férrica (Fe^{+++}) en la superficie y en forma ferrosa (Fe^{++}) o disuelta en el fondo; el ácido sulfhídrico ausente en la superficie y abundante en el fondo cuando éste llega a su estado de anoxia (Figura 7.14).

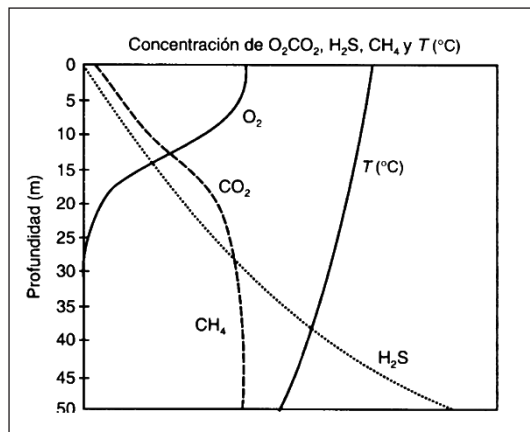


Figura 7.14. Comportamiento vertical de algunos parámetros químicos y la temperatura en un embalse con vegetación inundada.

Roldán y Ramírez (2008).

Estudios realizados en numerosos embalses en el neotrópico han mostrado, por lo regular valores de pH que fluctúan entre los 6,8 y 7,2, bajas alcalinidades, conductividades y durezas y pobreza de nutrientes. La tabla 7.4 muestra los valores

fisicoquímicos de algunos embalses colombianos, brasileiros y venezolanos. Estos son valores tomados en la superficie, pero lo curioso es su similitud a pesar de estar localizados en regiones geográficas distantes y diferentes. Se espera que estos valores varíen de superficie a fondo, dependiendo de cómo cambien atributos como área, edad, altura sobre el nivel del mar y tiempo de retención en cada uno de ellos (Tabla 7.4).

Tabla 7.4. Valores medios de algunas variables físicas y químicas tomadas en la superficie de embalses tropicales.

<i>Pais</i>	<i>Embalse</i>	<i>pH</i>	<i>Alcalinidad total (mgL⁻¹)</i>	<i>Dureza total (mgL⁻¹)</i>	<i>Conductividad (μs/cm)</i>	<i>NO₃⁻ (mgL⁻¹)</i>	<i>SO₄²⁻ (mgL⁻¹)</i>	<i>PO₄³⁻ (mgL⁻¹)</i>
Colombia	Calima (Valle)	6,9	14,0	9,0	72	0,24	13,0	-
	Neusa (Cundinamarca)	6,2	7,0	6,0	68	0,28	102,0	-
	Prado (Tolima)	6,1	8,0	11,0	58	0,21	49,0	-
	Tominé (Cundinamarca)	6,2	6,0	5,0	38	0,13	17,0	-
	San Lorenzo (Antioquia)	7,0	15,0	9,0	30	0,10	-	0,02
	Punchiná (Antioquia)	6,7	15,0	8,0	35	0,14	-	0,02
	Anchicayá (Valle)	6,8	-	-	30	-	-	-
	Salvajina (Cauca)	6,5	14,0	30,0	60	0,07	26,0	0,03
	La Fe (Antioquia)	6,9	10,0	5,0	30	1,2	4,0	0,2
	La Esmeralda (Boyacá)	7,1	20,0	50,0	90	0,4	10,0	0,3
	Miraflores (Antioquia)	7,4	13,0	10,0	14	0,3	-	0,11
	Playas (Antioquia)	6,8	15,0	9,0	35	0,11	-	0,02
	El Peñol (Antioquia)	6,9	15,0	9,0	30	0,02	2,0	0,02
	Muñía (Cundinamarca)	6,8	6,9	15,0	-	-	4,2	-
	Riogrande II	6,9	20,0	15,0	50	0,8	3,0	0,02
Porce II	8,0	80,0	50,0	250	0,9	90,0	0,5	
Venezuela	Gurí	6,5	10,0	14,0	27	-	-	-
Brasil	Riacho Grande	7,0	18,0	-	15	0,15	-	0,02
	Borba	6,5	17,0	12,0	35	0,2	-	0,02
	Ponte Nova	6,8	14,0	4,0	25	-	2,0	-
	Guarapiranga	6,9	18,0	6,0	45	-	5,0	-
	Itupararanga	7,3	25,0	5,0	35	-	3,5	-
	Juqueri	6,8	30,0	6,0	35	-	2,5	-
	Serraria	7,3	15,0	4,0	25	-	3,5	-

Como dice Tundisi (1986), los embalses se convierten en “recolectores de eventos” de una cuenca hidrográfica; por lo tanto, cada embalse será un caso particular de estudio.

Productividad en los embalses

La producción en los embalses está normalmente ligada a la cantidad de nutrientes en ellos presente. Por lo regular, no se espera una alta productividad primaria en los embalses ya que ésta depende básicamente del fitoplancton el cual tiene limitaciones de reproducción debido a la pobreza de nutrientes en la superficie y a la alta turbiedad generalizada en los embalses neotropicales la cual permite visibilidades con el disco Secchi de solo 2,0 o 3,0 m en promedio y en muchos casos de menos de 1,0 m de profundidad. Sánchez (1976), estudiando cuatro

embalses colombianos, encontró que la mayoría presentaban transparencias de menos de 1,0 m.

Asociada a la producción primaria se halla la clorofila la cual es un evaluador rápido de la biomasa de la comunidad fitoplanctónica. Valores menores de 10 mg.l⁻¹ se consideran bajos. La tabla. 7.5 muestra los valores promedio de clorofila en 18 embalses en el Brasil de los cuales quince están por debajo de los 10 mg.l⁻¹. Brasil es el país que más ha trabajado en Limnología de embalses tropicales, por lo tanto, los datos aquí presentados se consideran representativos, aunque éstos están localizados más hacia el trópico de Capricornio que al ecuatorial. En la misma tabla se agregan valores de esta variable para algunos embalses colombianos. (Tabla 7.5).

Tabla 7.5. Valores promedios de clorofila en algunos embalses del Brasil y Colombia

Embalse	Valor promedio de clorofila a (µg/l)
Pedreira	78,0
Río Piedras	57,0
Riacho Grande	54,0
Itapeva	8,8
Batista	8,8
Serrania	8,4
FuniI	8,3
Ponte Nova	8,3
São José	7,7
Aguas Claras	7,0
Parque Ecológico	6,2
Juqueri	6,0
Franca	7,5
Fumaca	6,0
Guarapiranga	5,0
Barra Bonita	8,0
Alecrim	3,2
Itupararanga	3,2
Amaní (Caldas)	0,011

Embalse	Valor promedio de clorofila a ($\mu\text{g/l}$)
La Fe (Antioquia)	0,03
Pidas Blancas (Antioquia)	0,02
(Río Grande (Antioquia)	0,05
Punchiná (Antioquia)	1,7-11,6
San Lorenzo (Antioquia)	0,5-12,2
Porce II (Antioquia)	11,0- 230

Eutrofización en los embalses

La eutrofización es un proceso que resulta de un aumento de nutrientes, principalmente nitratos y fosfatos, que proporcionan un desarrollo exagerado de fitoplancton y plantas acuáticas. La eutrofización natural ocurre normalmente en cualquier sistema acuático continental o de aguas costeras. Pero este proceso se ve acelerado por las actividades agrícolas y vertimientos industriales y domésticos en los ecosistemas acuáticos. Cuando un embalse o lago adquiere una coloración verde intensa en la superficie, ya significa que ha llegado a un estado entre eutrófico o hipereutrófico (Figura 7.15).



Figura 7.15. Embalse en estado de eutrofización

Foto: G. Roldán

Este proceso trae como consecuencia: a) aumento de productividad en términos de biomasa, b) disminución de diversidad de especies, c) fuertes fluctuaciones de oxígeno disuelto, dióxido de carbono y pH en el ciclo día-noche, d) alta demanda bioquímica de oxígeno (DBO) en el fondo y e) aparición de densas masas de algas

y vegetación acuática que impiden el paso de la luz, aumentan la materia orgánica en descomposición y llevan al lago o embalse a una “distrofia” o desaparición del mismo. (Tabla 7.6).

Tabla 7.6 Características de un lago o represa oligotrófico y eutrófico

<i>Factor</i>	<i>Sistema Oligotrófico</i>	<i>Sistema Eutrófico</i>
Nutrientes	bajas concentraciones; utilización lenta	altas concentraciones; utilización rápida
Oxígeno disuelto	alto normalmente de la superficie al fondo; poca fluctuación día-noche	alto en la superficie y bajo o nulo en el fondo; mucha fluctuación día- noche
Comunidades	baja biomasa, alta diversidad	alta biomasa, baja diversidad
Transparencia	alta; zona eufótica de varios metros de profundidad	baja; zona eufótica de pocos metros o solo unos pocos centímetros de profundidad
Morfometría	lagos o embalses profundos poco intervenidos por el hombre; normalmente en altas montañas	lagos poco profundos; zonas alledañas muy intervenidas por el hombre; normalmente situados en regiones cálidas o templadas
Apariencia	aguas claras y limpias, sin algas y vegetación acuática	aguas de color verdoso o amarillento debido a la presencia de algas y densa vegetación acuática flotante o sumergida

Tomado de: varias fuentes

La eutrofización puede servir cuando se trata de aumentar la productividad en el lago. Pero para los embalses ésta se constituye en el enemigo principal por los problemas que causa a nivel de la generación hidroeléctrica, el aumento de costos en el tratamiento de aguas para consumo humano y la disminución de la vida útil del embalse.

La norma más racional es la de “prevenir” la eutrofización en los embalses, pues corregirla es a menudo costoso y difícil, si no imposible.

SECCIÓN II

Física y química del agua

La energía radiante, la luz y el ecosistema acuático

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

Antes de iniciar este tema de crucial importancia para la vida sobre la tierra, y en particular, en el agua, es conveniente enfatizar sobre tres aspectos relacionados con el ecosistema; éstos son: a) la naturaleza del ambiente, b) las adaptaciones evolutivas de los organismos que en él viven y c) la trayectoria que sigue la energía en él. Como se verá más adelante, la temperatura, derivada directamente de la radiación solar, juega un papel fundamental en la regulación de numerosos procesos físicos, químicos y biológicos que se llevan a cabo en los ecosistemas acuáticos. Son las plantas verdes y las algas en el agua, la puerta de entrada a través de la cual la energía solar se convierte en energía química en los sistemas vivientes, y ésta a su vez se transmite a través de las cadenas alimenticias, para disiparse finalmente en forma de calor. *La radiación solar se convierte, por lo tanto, en la fuente primaria para la vida sobre la tierra.*

Se estima que la cantidad de energía solar que recibe la tierra a lo largo del año es de alrededor de $1,3 \times 10^{21}$ Kcal. Parte de esta energía es reflejada por la superficie de la tierra y parte es utilizada por las plantas verdes y las algas para fabricar las sustancias necesarias para la vida animal y vegetal. Por su parte, la longitud de onda infrarroja proporciona el calor que no solo estimula el metabolismo de los seres vivos, sino que también provoca fenómenos meteorológicos como los vientos y las lluvias, que ayudan a crear nuevos hábitat y a modificar los existentes.

La radiación solar

El concepto de *luz* es a menudo confuso, pues se interpreta bien sea en términos físicos absolutos, por las reacciones de los receptores visuales a la luz o por la respuesta de las plantas a la energía lumínica. Para la presente discusión, se tendrá en cuenta el sentido físico de la misma, es decir, como componente de la energía

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groidan@une.net.co

2 Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

radiante del espectro electromagnético. En este sentido, la luz debe considerarse un ente físico capaz de realizar un trabajo y de ser transformada de una forma a otra, pero no destruida. Por ejemplo, a través de la fotosíntesis la energía radiante se transforma en energía química y ésta, a su vez, es convertida por los organismos en energía calórica a través de los procesos metabólicos.

Para propósitos biológicos, se considera como luz al flujo de energía o al flujo de la densidad de *cuantos* que caen en un área definida. Generalmente, los biólogos consideran la luz que cae sobre un plato aplanado con un ángulo sólido máximo de 180°: a esto se le denomina *radiación*. En Limnología debe considerarse además, la irradiación hacia abajo y hacia arriba, la cual se debe a una corriente de luz que incide sobre las caras superior e inferior de una superficie horizontal. Es necesario considerar también el concepto de radiación escalar, definido como la integral de la distribución de radiación en un punto en todas las direcciones a su alrededor; por ello, considera un ángulo de 360°. Debido a esto, los cuantómetros que miden la atenuación de la luz en el agua, poseen una sonda esférica. A veces, como es el caso del plancton, se prefiere información de radiación escalar que de radiación simple. La tecnología para medir radiación escalar es prácticamente la misma que para medir radiación, excepto por el tipo de colector que es esférico.

Unidades. Las unidades fotométricas de iluminación más antiguas, tales como lux, lumen y bujías-pie, son totalmente inapropiadas para los estudios biológicos porque están basados en la sensibilidad espectral del ojo humano. Las unidades de la radiación se basan en su contenido de energía, el cual se reportó inicialmente en $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$ o langleys min^{-1} ($1\text{y} = 1 \text{ caloría cm}^{-2}$). En el Sistema Internacional (SI) de unidades se usan $\text{joules m}^{-2} \text{s}^{-1}$, citado como W m^{-2} o como mW cm^{-2} . Actualmente se acepta que los eventos fotoquímicos, entre ellos la fotosíntesis, dependen más de los cuantos individuales que se absorben que de la energía total. Por ello, muchos investigadores prefieren medir cuantos que energía, aunque existen considerables diferencias en la energía de los cuantos, aún dentro del espectro visible; por ejemplo, los cuantos del azul contienen más de dos veces la energía de los cuantos del rojo. Los valores son entonces reportados en $\text{Einstein m}^{-2} \text{s}^{-1}$, siendo un Einstein (E) igual a 6.02×10^{23} cuantos o, una mole de cuantos; algunos autores prefieren $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pero la unidad más comúnmente usada para medir el flujo de densidad de los cuantos es $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

El espectro electromagnético se expresa en unidades de frecuencia y longitudes de onda. Por un lado, están los *rayos cósmicos* de alta frecuencia y de longitud de onda corta (10^{-14} cm), y por el otro, están las *ondas de radio* y de transmisión de energía de baja frecuencia y de longitudes de onda larga (10^{10} cm). Desde el punto de vista práctico, la radiación solar constituye toda la energía que llega a

los sistemas terrestres y acuáticos. Mucha de esta radiación se distribuye fuera de la superficie terrestre. La energía que llega del sol es expresada como la constante solar, la cual es equivalente a $1.94 \text{ cal/cm}^2/\text{min} = 136 \text{ mW.m}^{-2}$. Cerca del 65% ($1.30 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1} = 88 \text{ mW.m}^{-2}$) de ésta llega a la superficie terrestre al mediodía de un día despejado con el sol más o menos sobre nuestras cabezas (= masa de aire 1) y de este porcentaje cerca del 45% ($2300 \mu\text{E m}^{-1} \text{ s}^{-1} = 0.59 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1} = 40 \text{ mW.m}^{-2}$) corresponde al espectro visible, que para efectos prácticos puede ser considerado similar a la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA o PAR por sus siglas en inglés). RFA se define como la energía entre 350 y 700 nm (Fig. 8.1). Las plantas usan solo el 1% de esa constante. Sin embargo, la radiación más intensa está entre los 300 y los 1300 nm. Por debajo de los 380 nm están las longitudes de onda correspondientes al *ultravioleta* (UV) y por encima de los 780 nm, las longitudes de onda correspondientes al *infrarrojo* (IR). La reducción considerable de las longitudes de onda en el ultravioleta por el ozono y de las longitudes de onda del infrarrojo por el vapor de agua y el dióxido de carbono ocurre aún en las condiciones más claras. La atmósfera también dispersa una proporción de la radiación, de tal manera que en la superficie terrestre únicamente un 85% de la radiación solar total es radiación directa desde el disco solar con un 15% como luz del firmamento en el atardecer en un día sin nubes. Esta radiación dispersada contiene principalmente longitudes de onda del azul. (Figura 8.1)

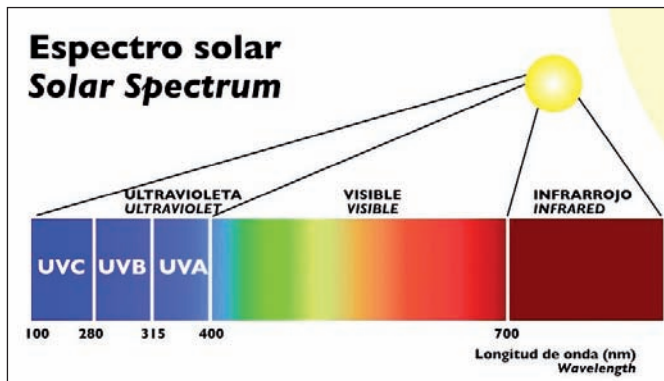


Figura 8.1. Longitudes de onda de los espectros de luz visible y la radiación fotosintéticamente activa.

Fuente: (<https://www.google.com/search?q=radiaci%C3%B3n+solar+longitudes+de+onda+imag>)

Desde el punto de vista fisiológico estos límites son un poco imprecisos, pues los espectros de acción para determinadas actividades orgánicas (por ejemplo: visión, fotosíntesis) no son exactamente iguales para todos los organismos, como no lo es el espectro de absorción de moléculas orgánicas distintas que pertenezcan

a un mismo grupo (Margalef, 1983). Las longitudes de onda de los colores del espectro visible están dentro de 350 y 700 nm. (Tabla 8.1)

Tabla 8.1. Rango de longitud de onda de los colores del espectro visible

<i>Color</i>	<i>Longitud de onda (nm)</i>
Violeta	400 - 424 nm
Azul	424 - 491 nm
Verde	491 - 550 nm
Amarillo	550 - 585 nm
Naranja	585 - 647 nm
Rojo	647 - 740 nm

La energía de ciertas longitudes de onda es fuertemente absorbida, pues la porción visible del espectro con un flujo máximo de energía en el azul y el verde (480 nm), constituye apenas una pequeña porción del total de la energía irradiada por el sol. La energía ultravioleta es absorbida por el ozono (O_3) y el oxígeno (O_2); en tanto que las ondas infrarrojas son absorbidas por el vapor de agua, el ozono y el dióxido de carbono. La radiación solar se propaga a través de paquetes de energía llamados *quanta* (cuanto de energía). Un cuanto de energía de una onda electromagnética se denota fotón. (Figura 8.2).

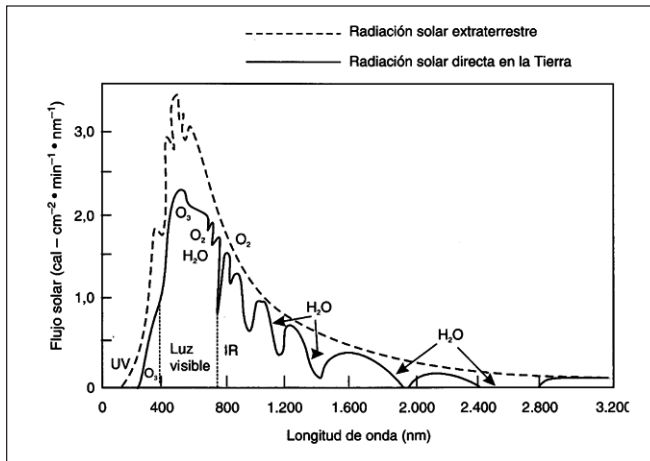


Figura 8.2. Radiación solar extraterrestre y la que cae directamente sobre la tierra: se muestran las principales bandas de absorción de oxígeno, ozono y vapor de agua.

Fuente: Wetzel (1983).

La energía de un cuanto de luz es directamente proporcional a la frecuencia e inversamente proporcional a la longitud de onda de acuerdo con la ley de Planck:

$$E = h\nu$$

donde: E = energía del fotón (ergios)

h = constante de Planck ($6,63 \times 10^{-27}$ ergios-segundo)

ν = frecuencia de la radiación en ciclos por segundo

La longitud de onda (λ) se define como la distancia linear entre las crestas adyacentes de las ondas y es igual en centímetros a la velocidad de la luz dividida por la frecuencia (ν) en ciclos por segundo (CPS):

$$= c/\nu$$

La frecuencia de una onda de luz es el cociente de la velocidad de la luz y de la longitud de onda. La longitud de onda es un parámetro para medir cualquier movimiento periódico de onda, no solo de la luz, sino también del agua.

En esencia, las longitudes de onda más cortas (UV) actúan con una gran energía y son capaces de ionizar átomos y perturbar las moléculas de la materia viva. En cambio, las radiaciones de longitud de onda más larga (IR) inducen a la agitación térmica calentando los estratos superiores de los lagos. Por su parte, las longitudes de onda dentro del rango visible poseen fotones que pueden ser absorbidos y la energía así captada constituye la base energética de la vida a escala molecular. La vida responde, por lo tanto, a la energía cuántica de los fotones a frecuencias específicas. La fotosíntesis se inicia cuando la energía de un fotón excita un solo electrón de una molécula de clorofila.

Distribución de la radiación solar

Se calcula un promedio aproximado de $1,5 \text{ cal/cm}^2/\text{min}$ de radiación incidente sobre la superficie de la tierra a nivel del mar. Este valor es comparable a la llamada *constante solar* de $1,94 \text{ cal/cm}^2/\text{min}$, estimada como la radiación recibida en la superficie exterior de la atmósfera de la tierra. Si esta cantidad de energía fuera utilizada por las plantas con un 100% de eficiencia, se producirían 325 toneladas de material vegetal por kilómetro cuadrado cada hora (Cole, 1983).

Por lo anterior, se considera que aproximadamente un 15% de la radiación solar es absorbida en la atmósfera y un 85% reflejada, debido principalmente a la humedad atmosférica. Quizás solo 1% es utilizada en procesos fotosintéticos. No toda la luz recibida por un cuerpo de agua entra en ella, pues una porción es reflejada dependiendo del ángulo de incidencia de la luz sobre el agua y es mayor mientras más se aleja de la perpendicular. Por ejemplo, con un ángulo de incidencia de 60° se refleja solo el 6% y con uno de 80° , el 34,8% (Ruttner, 1975). La reflexión de la luz es, por lo tanto, menor en los trópicos y mayor a medida que se va alejando hacia los polos.

Desde el punto de vista limnológico, solo es importante la luz que penetra en el agua, la cual está afectada por la latitud, la altitud, la época del año (estaciones en zonas templadas), la hora del día y las condiciones climáticas. La figura 8.3 muestra la variación de la cantidad de energía recibida por la superficie de la tierra a diferentes latitudes a lo largo del año. En el polo, a los 90° de latitud solo hay energía disponible durante unos dos o tres meses al año, a los 45° ésta puede ser de unos seis a ocho meses y a los 0° (Ecuador) hay energía disponible durante todo el año, pero su intensidad depende de la altura sobre el nivel del mar. (Figura 8.3)

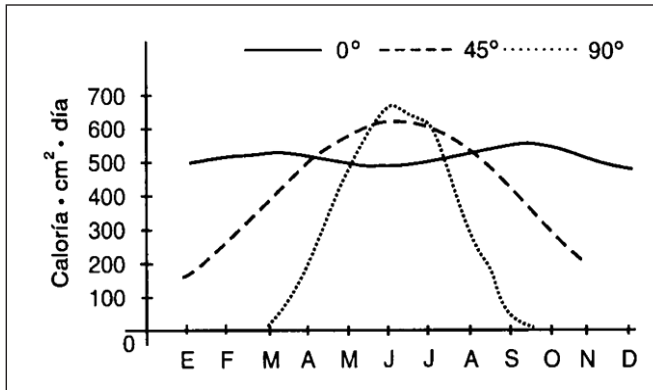


Figura 8.3. Total de energía recibida de la radiación solar directa en el quinto día de cada mes a nivel del mar en el Ecuador (0°) y en las latitudes de 45° y 90°.

Fuente: Reid (1966).

De la cantidad de luz que llega a la interfase aire-agua una parte es reflejada y la otra penetra en el agua. La cantidad de energía reflejada depende del ángulo de incidencia de la radiación sobre el agua, principalmente de la topografía y de las condiciones de la superficie del agua (plana u ondulada) que depende a su vez de las condiciones meteorológicas (Figura 8.4).

La porción que queda, pasa a través de la columna de agua y sufre otros dos procesos: absorción y dispersión. Sin embargo, la primera alteración que sufre la irradiación al penetrar al agua es el cambio de dirección debido principalmente a la refracción por su reducción de velocidad al penetrar a un medio más denso.

La absorción implica la conversión de energía lumínica en energía química (en la fotosíntesis) y en calor. Esta última depende de la absorción diferencial de las longitudes de onda del espectro lumínico. Es medida por el coeficiente de absorción vertical, el cual mide las absorciones del agua, más la producida por las sustancias disueltas, más la de los organismos con clorofila, más la producida por los detritos particulados diferentes a los fotosintéticos.

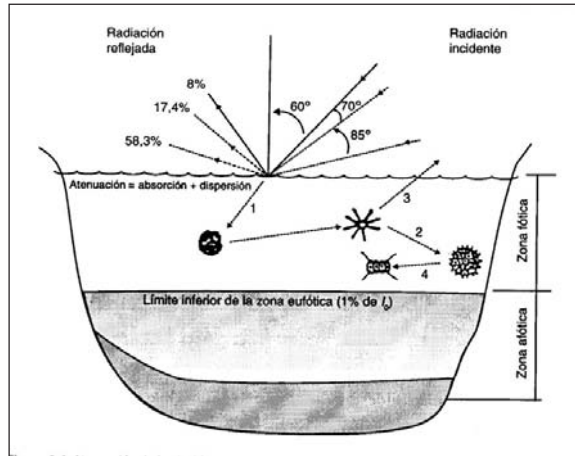


Figura 8.4. Atenuación de la luz incidente al penetrar en la columna de agua.

Fuente: Esteves (1998).

La absorción es un proceso exponencial selectivo. En agua destilada (donde el porcentaje de absorción depende exclusivamente del agua), el porcentaje de absorción es muy alto en la región del infrarrojo, el rojo y el naranja en los primeros metros del lago; por ello, se dice que es diferencial. De las longitudes de onda restantes, la absorción es mayor en el azul. Estas relaciones de absorción se expresan gráficamente en la figura 8.5. Por lo regular, cerca del 53% del total de la energía lumínica se transforma en calor en el primer metro (Wetzel, 1983, 2001 Figura 8.5)

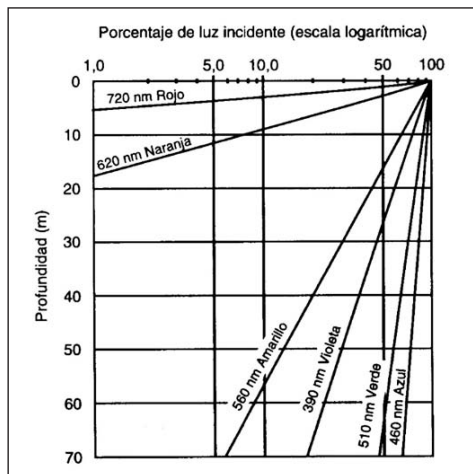


Figura 8.5. Absorción de la radiación de diferentes longitudes de onda en un lago hipotético de agua destilada.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

Se ha demostrado que en el agua pura a una profundidad de 70 m, la intensidad original de la luz azul se reduce en 70% y la amarilla muestra solo el 6% de transmisión más allá de los 70 m. Las longitudes de onda más largas (rojo y naranja) y las más cortas (violeta y ultravioleta) se reducen más rápidamente que las longitudes del rango medio (azul, verde y amarillo) (Reid, 1966).

La absorción por sustancias húmicas disueltas se lleva a cabo especialmente en la región al final del azul. Los organismos clorofilados lo hacen principalmente en el azul y el rojo. (Fig. 8.6).

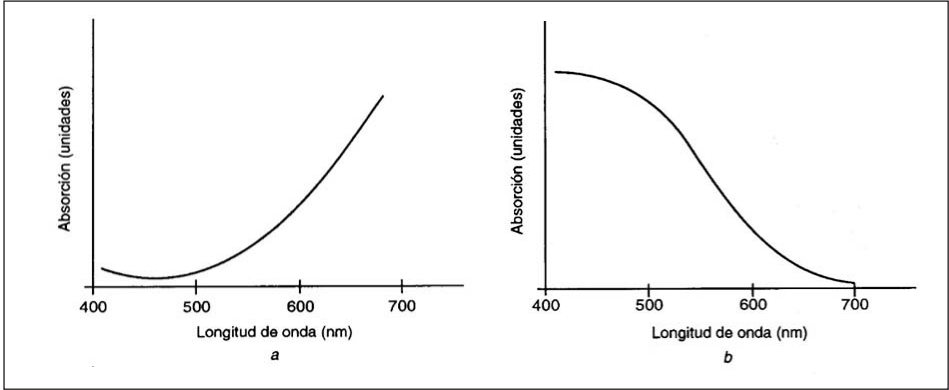


Figura 8.6. Espectros de absorción de la luz: a. Agua destilada, b. ácidos húmicos

Los demás detritos orgánicos e inorgánicos particulados y disueltos absorben en términos generales como las sustancias húmicas, es decir, baja absorción en el rojo y aumento de la absorción a medida que disminuye la longitud de onda (hacia el azul y el violeta) (Esteves, 1998). (Fig. 8.7).

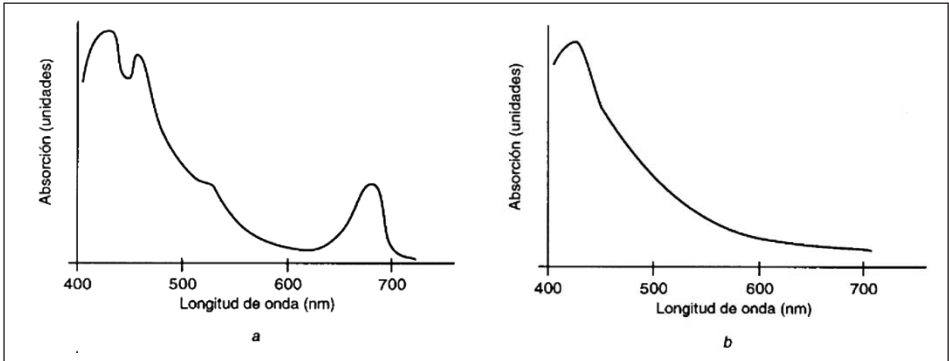


Figura 8.7. Espectros de absorción: a. Algas, b. Detritos en suspensión

La *dispersión*, por el contrario, es un cambio en la dirección de la luz sin pérdida de energía. Este proceso tiene dos componentes: la dispersión producida por el agua pura o destilada y la dispersión producida por las partículas suspendidas. La dispersión debida a los suspensoides es función de la cantidad y el tipo de los mismos. En general, las partículas más pequeñas que la longitud de onda de luz son más efectivas en dispersar luz azul que roja. Las partículas mayores dispersan más la luz roja.

La combinación de ambos procesos (absorción + dispersión) da origen a la denominada atenuación de la luz en el agua y se ajusta a la ley de Lambert-Beer, que aunque inicialmente fue propuesta para medios homogéneos, describe también la atenuación de la energía lumínica a medida que pasa a través de un medio natural, no homogéneo. Se expresa como una ecuación exponencial negativa:

$$I_z = I_0 e^{-kz}$$

donde: I_0 = intensidad original de la luz incidente

I_z = medida de la intensidad de la luz incidente a la profundidad z .

e = base del logaritmo natural (2,718)

k = coeficiente de atenuación vertical de luz. Incluye la atenuación de la luz en todas las longitudes de onda

En el caso de I_0 debe considerarse que ésta se refiere a la luz que efectivamente penetra; es decir, aquella que queda por debajo de la interfase aire agua, en los primeros milímetros, después de haber estado sometida a las pérdidas respectivas. Para distinguirla de I_0 , esta cantidad de luz se ha designado como I_0' . Por ello, la ecuación debe ser reescrita como

$$I_z = I_0' e^{-kz}$$

$$I_0' = I_0 - I_{\text{albedo}}$$

Estas ecuaciones muestran que la luz que penetra hasta la profundidad Z es un proceso exponencial negativo que depende de la cantidad de luz que incide en la superficie (I_0'), la atenuación de la misma (K) y la profundidad (Z). Para el caso de la distancia Secchi, representada como Z_{sd} , algunos autores estiman que se alcanza aproximadamente al 10% I_0' (= 0.1 I_0' , Carlson 1977); para otros, como Lorenzen (1978), es equivalente a 0.2 I_0' . (Fig. 8.8).

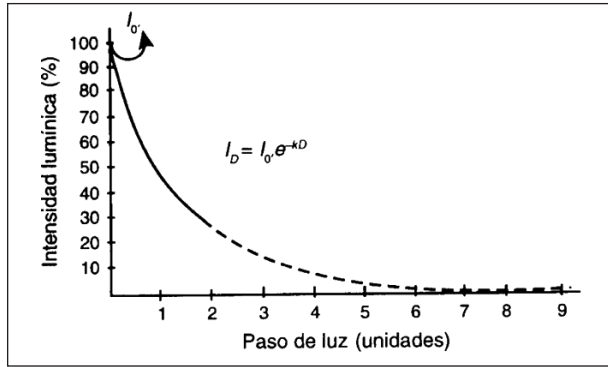


Figura 8.8. Atenuación exponencial de la radiación superficial (I_0') con la profundidad

Dado que el valor de K depende de cada cuerpo de agua, una forma más correcta de obtenerlo es a partir de un perfil de atenuación de luz en la columna de agua. Para ello se usan fotoceldas (cuantómetros, hidrofotómetros o radiómetros) que miden la penetración de la luz en el agua y su atenuación con la profundidad. La curva obtenida es también exponencial negativa. Transformando logarítmicamente a ambos lados la ecuación de Lambert-Beer, se obtiene una recta cuya pendiente es K (Fig. 8.9).

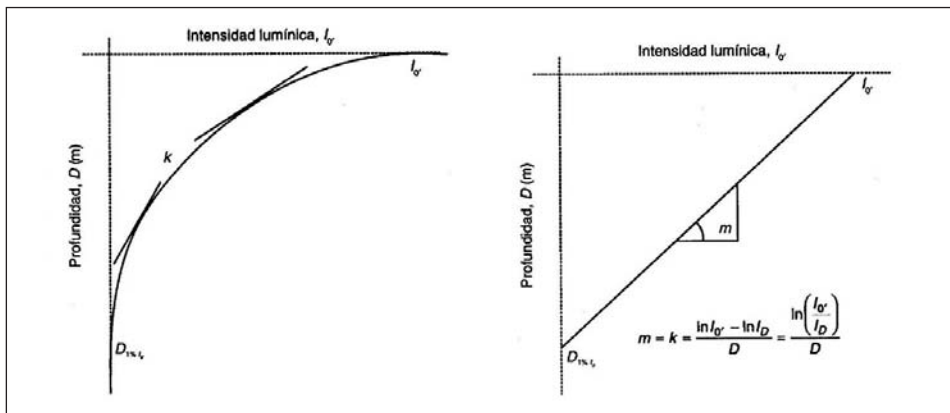


Figura 8.9. Atenuación exponencial de la luz y transformación logarítmica para hallar el valor del coeficiente de extinción k .

Las unidades de K son m^{-1} , mostrando que se trata de un proceso en cual se pierde una unidad de luz por cada metro de profundidad. La ecuación para despejar K es:

$$K = (\log_e I_0' - \log_e I_z) / Z$$

De la misma manera puede despejarse Z:

$$Z = (\log_e I_o' - \log_e I_z) / K$$

Cuando se tienen varias medidas de K para un cuerpo de agua, un valor único puede deducirse a partir de la regresión $Z_{sd}^{-1} = mK \pm b$, siendo m el coeficiente de atenuación y b el intercepto de la recta de regresión sobre el eje Y.

Para obtener un valor de K a partir de la distancia Secchi, Weinberg (1976) recomienda la ecuación siguiente:

$$K = 2.6/(Z_{sd} + 2.5) - 0.048$$

Puede obtenerse también utilizando la forma propuesta por Poole y Atkins (1927), la cual debido a la fuerza de la tradición es la más usada hasta hoy:

$$k = 1.7/z_{sd}$$

Vale entonces la pena mencionar que la ecuación de Poole y Atkins fue obtenida para canales ingleses, por lo que su validez no es universal. Prueba de ello es que el coeficiente 1.7 ha sido sustituido por otros valores, entre los que figuran 1,24; 1,39; 1,49 y 4,80.

En la expresión $I_z = I_o' e^{-KZ}$ la atenuación de la luz depende solo de Z, es decir, de la profundidad, pero existen otros materiales que también la atenúan. Por ello, un K total (K_t) es la sumatoria de los distintos K debidos a estos diferentes factores, cada uno de los cuales es un coeficiente parcial:

$$K_t = K_w + K_{cl.a} + K_p,$$

K_w representa el coeficiente de atenuación debido al agua y al material disuelto en ella. Este coeficiente es alto en lagos coloreados; sin embargo, para muchos autores es despreciable. Si el valor de K_w es considerable, el lago se presentará como si tuviera una eutrofia alta, aunque su biomasa algal sea baja. Los valores correspondientes a K_w y K_p no pueden evaluarse con el disco de Secchi. K_p es el coeficiente de atenuación para material particulado y $K_{cl.a}$ corresponde al coeficiente de atenuación debido al material algal. Consecuentemente:

$$I_z = I_o' e^{-K_w Z} + I_o' e^{-K_{cl.a} Z} + I_o' e^{-K_p Z}$$

Para Carlson (1977) $I_z = I_o' e^{-(\alpha + Cl \cdot aK_{cl}) Z}$ con α definido como coeficiente de extinción por otros factores diferentes a las algas.

Modificando un poco la ecuación $Z = [\log_e(I_o'/I_z)]/1.7/Z_{sd}$ (usando el ya mencionado coeficiente de Poole y Atkins, 1927) puede hallarse el factor por el cual hay que multiplicar la transparencia para encontrar la profundidad a la cual se atenúa una cantidad X de luz que penetra al agua.

$$Z = \{[\log_e(I_o'/I_z)]. Z_{sd}\}/1.7 = 0.58Z_{sd} [\log_e(I_o'/I_z)]$$

Ejercicio 8.1. Obtener el factor por el que hay que multiplicar la transparencia para encontrar la Z a la cual se atenúa el 99% de I_o'

$$Z = - [\log_e(I_o'/I_z)]. Z_{sd} /1.7$$

$I_o' = 100\% = 1$; $I_z = 1\% = 0.01$, entonces:

$$Z = - [\log_e(100/1)]. Z_{sd} /1.7 = - [\log_e(100)]. Z_{sd} /1.7 = - (4.6).Z_{sd} /1.7 = 2.70Z_{sd}$$

El factor es 2.70 para hallar la profundidad a la cual se extingue el 99% I_o' siempre y cuando se use el coeficiente de Poole y Atkins (1927) y queda el 1% I_o' . Otros valores se encuentran en la Tabla 8.2

Tabla 8.2. Factores por los que es necesario multiplicar la transparencia para hallar la profundidad de extinción de la luz que penetra al cuerpo de agua.

I_z/I_o	Factor x Z_{SD}
1% = 0.001	2,71 x Z_{SD}
10% = 0.10	1,35 x Z_{SD}
25% = 0.25	0,82 x Z_{SD}
50% = 0.50	0,41 x Z_{SD}
99% = 0.99	0,0059 x Z_{SD}

Si se cambia el coeficiente 1.7 por otro de los propuestos, los resultados cambian sustancialmente; por ejemplo, para 0.01 y usando el coeficiente 1.49, entonces $Z_{1\%I_o'} = 3.08Z_{sd}$; si se usa 4.80, el resultado sería $Z_{1\%I_o'} = 0.95Z_{sd}$.

Ejercicio 8.2. Hallar la profundidad a la que la intensidad luminosa (I_z) es el 80% de la incidente (I_o')

$$Z = - \text{Log}_e(I_o'/I_z)/K = - (\log_e 80 - \log_e 1)/K = - (0.22)/K = 0.22/K = 0.22.Z_{sd}/1.7$$

$$Z = 0.13Z_{sd} \text{ m.}$$

El valor de K es mayor en la región litoral que en la limnética, en donde la atenuación es ejercida básicamente por el fitoplancton y el bacterioplancton. El zooplancton, por su pigmentación reducida, afecta poco el valor de K, a menos que se trate de organismos pigmentados, como por ejemplo *Boeckella* (Esteves, 1998).

Howard-Williams y Vincent (1984, citado en Esteves, 1998) a partir de mediciones efectuadas en 34 lagos de condiciones diferentes registran los siguientes valores medios de K usando usando el coeficiente 1.7 de Poole y Atkins (1927): para lagos oligotróficos $0,19 \text{ m}^{-1}$, en los mesotróficos $0,53 \text{ m}^{-1}$, en los eutróficos

1,86 m⁻¹, en los lagos ricos en sustancias húmicas K es de 2,51 m⁻¹, y en los lagos turbios varía entre 6,70 y 10,00 m⁻¹.

La primera celda fotoeléctrica fue desarrollada por Birge y Juday, usada por primera vez en 1912, y se denominó *pirlimnómetro*. Este instrumento medía la radiación que caía sobre una pila térmica, cuyo valor se leía en un galvanómetro.

La *transparencia* es una medida de gran valor en Limnología, de tal magnitud, que sin importar el tipo de fotocelda que se posea, en toda excursión limnológica siempre el disco de Secchi es una de las herramientas que nunca falta. Este disco se denomina así en honor al oceanógrafo italiano P. A. Secchi quien lo usó por primera vez en 1865. Los discos usados en Limnología constan de un plato metálico con un tamaño estándar de 20 cm de diámetro, usualmente blanco o dividido en cuatro franjas, dos de color negro y dos de color blanco, alternadas para facilitar su visibilidad. El disco está sujeto al centro por una cuerda graduada en centímetros. Para su uso, simplemente se introduce en el agua y se deja caer hacia el fondo hasta que el observador lo pierda de vista y luego lo sube hasta que reaparezca. La distancia a la cual aparece de nuevo a la vista del observador se conoce como *transparencia o distancia Secchi*, expresada como en metros. Las mejores horas para hacer estas observaciones son entre las 10:00 am. y las 2:00 pm, desde el lado sombreado del bote. La exactitud de la medida depende de varios factores, entre ellos: la agudeza visual del observador, las sombras en el agua, el tipo de día y de las condiciones de reflexión de la pintura que posea el disco (Cole, 1983) (Figura. 8.10)



Mejor hora de medición: 10:00-2:00 pm

Figura 8.10. Manera de medir la transparencia del agua con el disco de Secchi.

Foto: G. Roldán

El disco de Secchi brinda en realidad la sumatoria de dos coeficientes de pérdida que no pueden ser separados sin el uso de otro instrumento óptico que mida

bien, sea la atenuación o la absorción únicamente. En algunos casos la dispersión es tan pequeña que la absorción es la causa primaria de la atenuación. Por ello, tanto para absorción como para dispersión, no solo debe ser medida la cantidad de luz perdida, sino que se debe conocer a qué longitud de onda corresponde. Ello se debe a que la absorción y la dispersión están tan relacionadas con la longitud de onda, que a menos que este parámetro se especifique, los datos obtenidos no tienen mucho sentido.

Los lagos oligotróficos poseen, por lo general, transparencias altas. Existen datos hasta de 40 m como es el caso de los lagos Crater y Tahoe en los Estados Unidos; el lago Cristal en Wisconsin, uno de los más claros conocidos ha presentado un promedio de transparencias de 15 m. En el trópico, lagos de alta montaña de origen volcánico o glacial, presentan transparencias similares a las del lago Cristal. Así, las lagunas de La Tota y La Cocha en Colombia, presentan transparencias de 11 y 13 m respectivamente. En cambio, los embalses y las ciénagas tropicales, sometidos por lo regular a altas precipitaciones y consiguiente arrastre de sedimentos y altas productividades presentan, por lo regular, transparencias que varían de pocos centímetros a dos o tres metros. En las épocas de lluvia, la transparencia se reduce y en la sequía aumenta, disminuyendo o doblando los valores antes citados.

El disco Secchi también se puede usar para estimar el contenido de clorofila de la comunidad fitoplanctónica. Para ello, se debe probar inicialmente que la disminución de la transparencia se debe efectivamente al fitoplancton y no a otro tipo de material particulado o disuelto en el agua. Debe recordarse además, que la transparencia es muy sensible a los cambios de biomasa (evaluados como concentración de clorofila *a*) a bajas concentraciones, pero es insensible a concentraciones de clorofila mayores de 30 mg m⁻³, perdiendo entonces resolución donde se requiere, es decir, donde hay mayor concentración de algas. La transparencia es además disminuida principalmente por partículas de menor tamaño que por las de un tamaño mayor (Carlson, 1977; Cole, 1983). Es también muy sensible al coeficiente de atenuación del agua; por ello, lagos con altos valores de este coeficiente, pueden ser tomados como eutróficos, cuando en verdad tienen bajas concentraciones de clorofila *a* (Figura 8.11)

Si se duplica el número de células algales, con la biomasa y la concentración de clorofila por célula permaneciendo constantes, entonces la transparencia disminuye ya que las pequeñas células en conjunto tienen mayor superficie para dispersar mayor cantidad de luz, lo que disminuirá la penetración de la misma y, con ello, la transparencia (Cole 1983). Talling et al. (1973) afirman además que los valores de clorofila *a* activa raramente exceden los 70 mg.m⁻³ debido a que la mayoría

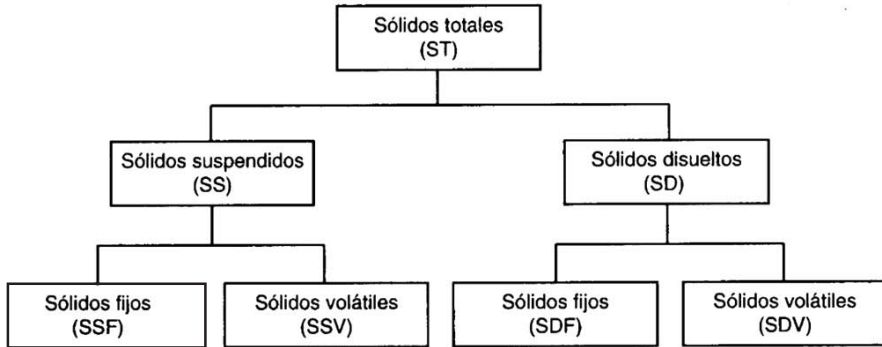


Figura 8.11. Distribución de los sólidos en el agua.

de la luz incidente es absorbida dentro del primer metro de agua, limitando así la capacidad fotosintética de la comunidad. Sin embargo, al tratar dicha limitación debe tenerse en cuenta el tamaño de las algas presentes ya que la sensibilidad del disco Secchi es al número de partículas que absorben y dispersan la luz. Dicha sensibilidad es mayor ante las algas pequeñas las cuales absorben y dispersan más luz. Como un ejemplo práctico de estas aseveraciones, en la laguna del Parque Norte el organismo dominante es el alga verde colonial *B. braunii* cuyo tamaño es bastante grande; por lo tanto, no puede pensarse que su efecto en la dispersión de la luz sea considerable, lo cual es corroborado por los valores medios relativamente altos de transparencia (0.89 m en una columna de agua de 1.60 m aproximadamente, CV = 7.3%, n = 24) (Ramírez y Alcaráz, 2002). La situación presentada en este sistema concuerda con la encontrada por Edmonson (1980) en el lago Washington. En este lago se registraron valores altos de transparencia y de clorofila, cuando el fitoplancton estaba dominado por colonias grandes de *Anabaena* y *Aphanizomenon* las cuales no limitaban la penetración de luz como se esperaba.

Igual sucedió en la represa La Fe, en donde la relativa constancia en el valor de la profundidad Secchi (CV = 18.4%), a pesar de que durante todo el tiempo de muestreo se presentó un bloom del alga verde *B. braunii*, corrobora que partículas grandes no inciden en la turbidez ni en la profundidad Secchi, como sería de esperar, y demuestra que en el presente caso la absorción de la luz y no la dispersión por las partículas algales, representaría la mayoría de la atenuación lumínica (Hernani y Ramírez, 2002).

A partir de la transparencia Secchi puede calcularse además un índice de estado trófico (IET) definido inicialmente por Carlson (1977) y modificado por Toledo et al. (1983) para cuerpos de agua tropicales brasileiros:

$$\text{IET}(z_{sd}) = 10[6 - (0.64 + \log_e z_{sd}) / \log_e 2]$$

El criterio de aplicación de este índice se muestra en la Tabla 8.3.

Tabla 8.3. Rangos del IET modificado para definir el estado trófico de un lago

Índice de estado trófico (IET)	Estado trófico
< 44	Oligotrófico
Entre 44 y 54	Mesotrófico
> 54	Eutrófico

Para aplicar el índice, la transparencia debe estar dada en metros y debe cumplir con los supuestos anteriormente mencionados, los cuales deben ser probados antes de usarlo. Toledo et al. (1983) presentan una tabla de clasificación del estado trófico en función de la transparencia (Tabla 8.4).

Tabla 8.4. Rangos considerados para definir el estado trófico de un cuerpo de agua léntico a partir de la transparencia.

Transparencia (zsd) en metros	Estado trófico
$\geq 1,60$	Oligotrófico
Entre 0,81 y 1,59	Mesotrófico
$\leq 0,80$	Eutrófico

Color y turbiedad en los lagos

Aunque estos dos conceptos difieren entre sí como se verá más adelante, se tratan conjuntamente, ya que ambos interfieren en la transmisión de la luz en las aguas naturales y, por consiguiente, regulan los procesos biológicos que en ella se realizan. A simple vista, el color y la turbiedad del agua dan una idea cualitativa de la productividad de un cuerpo de agua y a partir de ellos pueden deducirse algunas propiedades químicas de la misma.

El color: El color de un cuerpo está constituido por la luz no absorbida. Así, una columna de agua pura, absorbe todas las longitudes de onda de la luz visible y, por ello, da la apariencia de color negro. La laguna Negra situada cerca del volcán Galeras en Nariño (Colombia) recibe este nombre debido a la circunstancia de tener un agua muy clara y limpia, dando por lo tanto la apariencia de negra. Igual sucede con las ciénagas de Jotaudó (Asprilla et al., 1998), La Reina y Perancho localizadas en el departamento del Chocó, Colombia.

El color del agua fue estudiado por Aufsess (1903). Existe una gran variedad de colores, que van desde el azul hasta el rojo, dependiendo de las sustancias

químicas disueltas en el agua, de las suspendidas, o del tipo de plancton en ella existente. Dentro de las *sustancias disueltas* están las proteínas, grasas, carbohidratos y sustancias derivadas de la descomposición de éstos. En el agua, también existe la *materia particulada o seston*, compuesta por: a) material vivo o *plancton* (fitoplancton, bacterioplancton y zooplancton) y b) material no vivo o *tripton* (organismos muertos, detritos y sustancias coloidales de origen orgánico o inorgánico). La mayor parte del color en el agua está compuesto por seston, del cual el plancton es a menudo el responsable de gran variedad de colores. Así, las algas verde-azules dan un matiz verdoso al agua; las diatomeas dan un color amarillento o pardo amarillento; algunos organismos zooplanctónicos como ciertos copépodos del género *Boeckella*, muy frecuentes en lagos de alta montaña tropicales dan un tinte rojizo al agua. Por otro lado, lagos en regiones que contienen abundante roca cálcica presentan un color verdoso; lagos volcánicos presentan un color amarillento debido al azufre y lagos en regiones de rocas férricas dan un tinte rojizo al agua.

Por lo regular, lagos altamente productivos o *eutróficos* presentan colores amarillentos, azul-grisáceo o pardo; los menos productivos u *oligotróficos*, tienen colores, con tendencia a tonos azulados o verdosos.

Los compuestos húmicos originados principalmente por descomposición de material alóctono dan un color amarillento a los ríos y lagos, una vez que estos compuestos han sido arrastrados hasta ellos

Los embalses, los lagos y los ríos tropicales, especialmente los localizados a baja altura sobre el nivel del mar, se ven usualmente afectados por diferentes coloraciones, debido al arrastre de material alóctono producido por altas precipitaciones, y a las densas masas de fitoplancton ocasionadas a su vez por la concentración de nutrientes y las altas temperaturas (25 a 30°C) permanentes a lo largo del año.

Desde el punto de vista limnológico, el agua presenta un *color verdadero* (o *color específico*) producido por sustancias en solución o materiales en estado coloidal. El *color aparente* del agua se debe al resultado de la acción de la luz sobre los materiales particulados suspendidos, junto con otros factores tales como el tipo de fondo o reflexión del cielo. Con el fin de determinar el color verdadero del agua, ésta debe ser filtrada o centrifugada, para liberarla de las fuentes que le dan el color aparente.

Para medir el color del agua se han propuesto varios métodos. Uno de ellos es la *escala de platino-cobalto* propuesta por la Oficina de Reconocimiento Geológico de los Estados Unidos. Consiste en comparar varias aguas de lagos con una serie

de diluciones de solución de cloroplatino de potasio (K_2PtCl_4) y cloruro de cobalto cristalino ($CoCl_2 \cdot H_2O$); 1,0 mg de $Pt/1^{-1}$ equivale a una unidad de platino-cobalto y va de cero unidades en aguas muy claras hasta cerca de 300 unidades en aguas muy oscuras o pantanosas.

Otro método es el de *Forel y Ule*, que consiste en una mezcla de diferentes proporciones de tres soluciones que van desde el azul I, (solución pura de sulfato cuproamónico) hasta una solución de color pardo XXII. El color pardo XXII y otros colores pardos y amarillos se hacen artificialmente de mezclas de sulfato de amonio y cobalto, cromato de potasio y sulfato cuproamónico. Una serie de tonalidades verdes que sirven como estándares, se hacen de varias proporciones de cromato potásico amarillo y sulfato cuproamónico azul (Cole, 1983). Estos métodos son poco usados en la actualidad y han sido sustituidos por aparatos electrónicos de medición directa.

La turbiedad. Según Kirk (1985) es el grado en que el agua interfiere con la transmisión de la luz en línea recta; por ello, la luz es re-emitida y no transmitida a través de la suspensión. La turbiedad originada en el agua por aporte de materiales externos se denomina *alóctona* y la producida dentro del mismo cuerpo de agua se designa como *autóctona*. Normalmente, los ecosistemas acuáticos tropicales, especialmente ríos y embalses de bajas alturas sobre el nivel del mar, son muy turbios debido al arrastre de materiales, propiciado por la alta lixiviación que se da en estas regiones.

Los valores de turbiedad van desde cero en agua pura hasta varios miles en ríos muy turbios. Antiguamente la unidad de medida más utilizada fue la Unidad Jackson de Turbiedad (UJT), que equivale a una solución de 1,0 mg SiO_2/l . Esta es una unidad arbitraria que se usaba originalmente para calibrar el turbidímetro de llama de Jackson. Hoy en día existen métodos colorimétricos más precisos para medir la turbiedad que no dependen de la agudeza visual del observador y se usa la Unidad Nefelométrica de Turbiedad (NTU). El papel más importante que juega la turbidez en el agua se relaciona con la transmisión de la luz, por lo que incide directamente en la productividad y el flujo de energía dentro del ecosistema.

Las medidas de turbiedad han recibido más atención de los ingenieros que de los limnólogos. Esto se debe a que la Limnología clásica se inició en las regiones frías, húmedas y bien cubiertas de Norte América y Europa donde los ecosistemas acuáticos lénticos son comunmente claros, y aunque existen algunos lagos rasos y turbios, escogieron estudiar los bellos y limpios lagos glaciales de las tierras altas y no las aguas fangosas de las tierras bajas. Los limnólogos en Australia, Africa y

Sur América no tienen escogencia: estudian aguas turbias porque en la mayoría de los casos son las únicas disponibles (Melack, 1985).

Los sólidos. Todos los contaminantes del agua con excepción de los gases disueltos, contribuyen a la carga de sólidos. Pueden clasificarse de acuerdo con su tamaño y estado (sólidos en suspensión, coloidales y disueltos); por las características químicas (volátiles y fijos) y por la decantabilidad (sólidos en suspensión sedimentables y no sedimentables).

En el agua, las sustancias no disueltas se refieren generalmente como *seston* (Cole, 1983; Margalef, 1983), *material suspendido*, *sólidos suspendidos* (Sawyer y McCarty, 1978), *suspensoides* (Kirk, 1985; Bruton, 1985) o *particulados detritales* (Melack, 1985).

La división en cuanto al tamaño es un fraccionamiento convencional, basado en el paso a través de un filtro con poros de 0.45 μm , calcinados y pesados previamente calcinados y pesados previamente (Po). La fórmula utilizada para ello es:

$$\text{mg de sólidos totales suspendidos/l} = 1000 (P_1 - P_0) / v$$

P_1 es el peso del filtro más el de los suspendidos.

Los sólidos coloidales están en una franja de tamaño intermedio entre los suspendidos y los disueltos, pero no es posible separarlos por el método de filtrado; por ello, la mayor parte entra en los sólidos disueltos y la restante como sólidos en suspensión. Cuando los sólidos se someten a temperaturas elevadas (550 °C), se oxida (se volatiliza) la fracción orgánica (sólidos volátiles), permaneciendo la fracción inorgánica o mineral denominado sólidos fijos o inertes.

Los *sólidos sedimentables* son los que se decantan en condiciones de quietud en una hora y debido a la influencia de la gravedad. Se expresan en mL^{-1} y se cuantifican en un recipiente llamado *cono de Imhoff*. Únicamente se sedimentarán los sólidos suspendidos más gruesos y con gravedad específica mayor que la del agua.

Efecto del calor en el agua

Hasta ahora se ha considerado solamente la porción de la radiación solar correspondiente al espectro lumínico y la penetración de sus ondas en el agua, la cual desde el punto de vista fotosintético, es fundamental para la productividad primaria en los ecosistemas acuáticos.

La cantidad de energía lumínica absorbida aumenta exponencialmente con la distancia de la trayectoria de la luz a través de la solución. Para una longitud de

onda de 750 nm, el 90% de la luz es absorbida en un metro, con solamente un 1% transmitido a través de 2,0 m de agua pura. Puesto que mucha de la energía solar es de baja frecuencia, con longitudes de onda por encima de los 750 nm, la mayor parte de esta energía queda retenida en las capas superiores de la columna. Toda esta energía se manifiesta en forma de calor, el cual se propaga a capas inmediatas por conducción de molécula a molécula. Esta propagación depende del coeficiente de difusividad o coeficiente de difusión del calor (C), el cual expresa la proporcionalidad entre la cantidad de calor (Q) que pasa a través de un área $dx dy$, que usualmente es 1 cm^2 , en la dirección z (que es positiva hacia abajo), en el tiempo dt y el gradiente de temperatura dT/dz (Margalef, 1983).

$$dQ/dt = - C s \rho (dT/dz) dx dy$$

donde: s = calor específico del agua ($1 \text{ cal} = 4.18 \text{ J}$)

ρ = densidad del agua dulce (aproximadamente 1)

La difusión del calor es un proceso muy lento denominado *conducción*. La absorción de 1000 cal/cm^2 por agua de mar muy transparente y en reposo, haría aumentar cerca de 6.5°C la temperatura en el intervalo de 0 a 1 m de profundidad, pero menos de 0.1°C en el estrato entre 10 y 11 m de profundidad. Se miden experimentalmente coeficientes de difusión térmica entre 0.0011 y $0.002 \text{ cm}^2/\text{s}/^\circ\text{C}$. Por ello, en los cuerpos de agua debido a la fuerte absorción de la radiación en el primer metro de profundidad, debería ocurrir una disminución brusca de temperatura que podría representarse como una curva exponencial semejante a al de la radiación visible. Este fenómeno no ocurre debido a la influencia del viento que produce la redistribución del calor por toda la masa de agua y disminuye la estabilidad de la misma (Margalef, 1983).

El viento genera turbulencia al interactuar con el agua. Como producto de dicha interacción surgen ondas que se propagan hacia abajo mediante movimientos más o menos orbitales. La natación de los animales genera también turbulencia. La propagación de la turbulencia depende de la resistencia que encuentre, la cual se mide por el trabajo que tiene que realizar. La estratificación o estabilidad y la viscosidad son particularmente importantes como resistencias a la propagación de la turbulencia (Margalef, 1983).

El viento actuando sobre la superficie del agua en una cierta dirección provoca el desbaratamiento gradual de las capas superiores de la masa de agua, que van en la misma dirección del viento. La masa de agua superficial será sustituida originalmente por la masa de la capa inferior, que se moverá hasta la superficie. En la región terminal de actuación del viento habrá aumento del nivel de agua. Con

esto, la masa de agua en esta región tenderá a irse para el fondo debido a la inercia de la misma. Este proceso se llevará a cabo si la energía del viento es superior a la resistencia ofrecida por las diferentes capas de agua y que se denomina Resistencia Termal Relativa a la mezcla (RTR) (Esteves, 1998). (Figura 8.12).

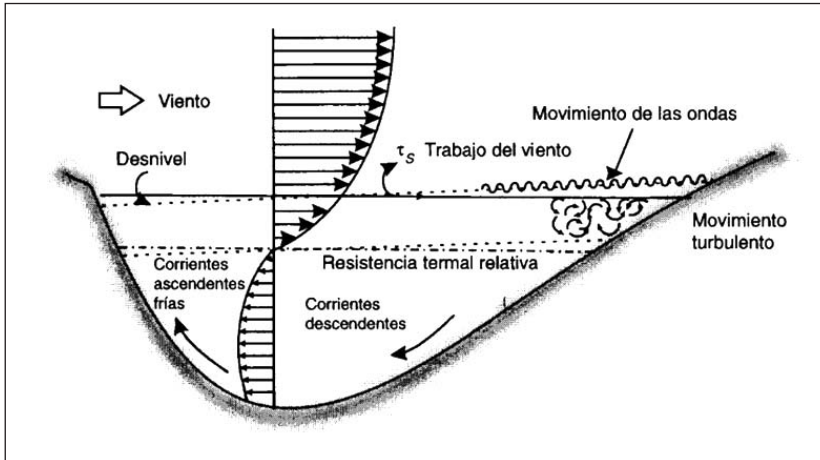


Figura 8.12. Esquema general del intercambio de energía mecánica en la interfase aire-agua como proceso básico en la hidrodinámica de lagos holomícticos.

Las diferencias de temperatura originan capas con distintas densidades que constituyen en sí mismas una barrera física a la mezcla. Si la energía del viento no es suficiente para mezclarlas, el calor no se redistribuye en la columna y se crean condiciones de estabilidad térmica con estratos diferenciados desde el punto de vista físico, químico y biológico (Cole, 1983).

En la mayoría de los casos la estratificación de la columna de agua es consecuencia del efecto de la temperatura sobre la densidad del agua. Sin embargo, también puede ocurrir estratificación por efecto de la altura de las compuertas en un embalse, lo que Tundisi (1985) llamó estratificación hidráulica, o por la distribución heterogénea de la salinidad. Cuando hay estratificación térmica, la expansión de la molécula de agua, o sea la alteración de la densidad varía en función de la temperatura, pero no de manera uniforme; por ejemplo, entre 4 y 5°C las diferencias de densidad son significativamente inferiores a los observados entre 24 y 25°C. De esta manera, al aumentar la temperatura del agua, las diferencias de densidad se tornan mayores, lo cual puede observarse en la tabla 8.4 (Cole, 1983). Tabla 8.5.

Tabla 8.5. Cambios en la resistencia termal relativa a la mezcla para diferentes ámbitos de temperatura.

Oligotrófico	Densidad (g/cm ³)	Aumento de la resistencia a la mezcla en relación a 4-5°C (*)
4 – 5	8 x 10 ⁻⁶	Una vez
9 – 10	81 x 10 ⁻⁶	10 veces
14 – 15	145 x 10 ⁻⁶	18 veces
24 - 25	252 x 10 ⁻⁶	31 veces
29 - 30	298 x 10 ⁻⁶	37 veces

$$(*) \text{ RTR} = (\rho_{T_{C2}} - \rho_{T_{C1}}) / (\rho_{4^{\circ}\text{C}} - \rho_{5^{\circ}\text{C}}) = (\rho_{T_{C2}} - \rho_{T_{C1}}) / 81 \times 10^{-7}$$

En términos de trabajo del viento, esto significa que para desestratificar (homogenizar) masas de agua con temperaturas entre 24 y 25°C, por ejemplo, es necesario para el viento realizar un trabajo 31 veces mayor que el efectuado entre 4 y 5°C. Este fenómeno tiene enormes consecuencias limnológicas, ya que en ecosistemas acuáticos con altas temperaturas (> 20°C), no hay necesidad de grandes diferencias de temperatura en las capas sucesivas para que ocurra una estratificación térmica de la columna de agua. Como consecuencia, en los lagos tropicales y subtropicales se generen estratificaciones térmicamente estables con diferencias reducidas de temperatura entre las capas de la columna de agua (Cole, 1983).

Como resultado de las diferencias de temperatura y densidad del agua, se presenta lo que se denomina una estratificación térmica directa, con aguas frías y más densas bajo aguas cálidas y más ligeras. Se origina entonces un lago dividido en tres regiones, las cuales son el resultado de dos fuerzas opuestas: el viento que agita el agua para que se mezcle y homogenice, y el sol que hace que el agua se caliente y se estatifique, es decir, forme capas de diferente densidad. Cuando el sol predomina y calienta el agua, se origina una estructura vertical; cuando es el viento quien domina, dicha estructura desaparece total o parcialmente.

La estructura vertical (de tipo directo en este caso) está conformada por: una región superficial vigorosamente mezclada por el viento y de temperatura más o menos uniforme se denomina *epilimnion*; una región más fría, de agua más pesada y poco afectada por el viento: el *hipolimnion*. Separando estas dos regiones del lago está una zona intermedia donde la temperatura cae rápidamente con la profundidad; Brönsted y Wessemberg-Lund (1911) la llamaron *metalimnion*, otros la llaman *mesolimnion*. Dentro de esta zona hay una región donde el gradiente de temperatura que se origina es más pronunciado y que Birge (1887) llamó *termoclino*. Hutchinson (1957) considera el termoclino como un plano imaginario

dentro del lago, localizado a un nivel intermedio entre las dos profundidades donde la disminución de la temperatura es mayor; a este plano lo denominó *termoclino planar* y yace dentro del metalimnion o el termoclino.

Para las altas latitudes, el termoclino ha sido definido con base en un gradiente térmico o $\Delta T^{\circ}\text{C}$ de 1°C . Para las zonas tropical y ecuatorial, debido a los pronunciados cambios de densidad ocasionados por las altas temperaturas, la termoclina ha sido definida por algunos autores como aquella zona dentro del metalimnion donde el gradiente térmico oscila entre 0.2°C y 0.5°C .

La altura del metalimnion depende de varios factores, entre los que figuran la transparencia y los diferentes factores ligados a ella, la morfología de la cubeta, la localización geográfica, la exposición al viento, el tiempo de retención del agua, las corrientes internas, los cambios de densidad en el agua, la profundidad del lago, la latitud y la altura sobre el nivel del mar. Los patrones resultantes de la estratificación térmica influyen de manera fundamental en los ciclos físicos y químicos de los lagos y, por lo tanto, en los procesos de producción y respiración que se llevan a cabo en dichos ecosistemas.

La termoclina constituye una barrera impermeable a los gases y los nutrientes, pero a través de la cual pasa el material particulado hacia el hipolimnion. Dependiendo de la duración del mismo, se habla de la presencia o no de estabilidad térmica. Este concepto, debido a Schmidt (1915, 1928), se define como la cantidad de trabajo requerida para mezclar un lago entero hasta densidad uniforme sin adicionar o sustraer calor en el proceso. Si la densidad es uniforme de la superficie al fondo, la estabilidad es cero, no es necesario efectuar ningún trabajo para promover la estabilidad, y se dice que la columna de agua es isotérmica.

Cuando hay estabilidad térmica, los nutrientes se agotan en el epilimnion y pasan de estar en la forma disuelta a la forma particulada; es además, una zona rica en oxígeno proveniente del intercambio gaseoso y de la fotosíntesis. En el hipolimnion, por el contrario, inicialmente se agota el oxígeno libre y se originan como consecuencia de los procesos de descomposición del material particulado que cae proveniente del epilimnion, compuestos como dióxido de carbono, nitritos, nitratos, fosfatos, sulfatos y hierro soluble, entre otros. Cuando el proceso de estabilidad es 'duradero', los organismos toman el oxígeno combinado presente en estos compuestos y los reducen hasta sustancias altamente tóxicas como metano, amonio y ácido sulfhídrico.

La conservación del calor en el agua presenta un comportamiento *relativamente diferente* en zonas templadas y en zonas *tropicales*; de ahí que éste será uno de los aspectos en los cuales se hará énfasis, ya que constituye una de las diferencias

esenciales entre la Limnología de altas latitudes o zonas templadas y la de bajas latitudes o tropical.

Estratificación térmica en lagos de zonas templadas

En el hemisferio norte, el invierno comienza el 21 de diciembre y se extiende hasta el 21 de marzo; la primavera va del 21 de marzo al 21 de junio; el verano del 21 de junio al 21 de septiembre y el otoño del 21 de septiembre al 21 de diciembre. Estos patrones se presentan de manera opuesta en el hemisferio sur; o sea que cuando el hemisferio norte está en invierno, el sur está en verano.

Durante el *invierno* la temperatura del agua se va haciendo cada vez más fría, hasta formarse una capa de hielo que cubre la superficie de los lagos. Debajo de la capa de hielo, las temperaturas pueden variar hasta los 8,0 y 10,0 °C, dependiendo de la profundidad del lago y de la actividad respiratoria y oxidativa que perdura en el agua durante el invierno. De esta manera, se forman dos capas de agua, de las cuales solo la inferior circula; este patrón de circulación es llamado *estratificación de invierno* y es considerado una estratificación inversa, por el hecho de que la parte más fría de la columna de agua está localizada en la superficie (Figura 8.13).

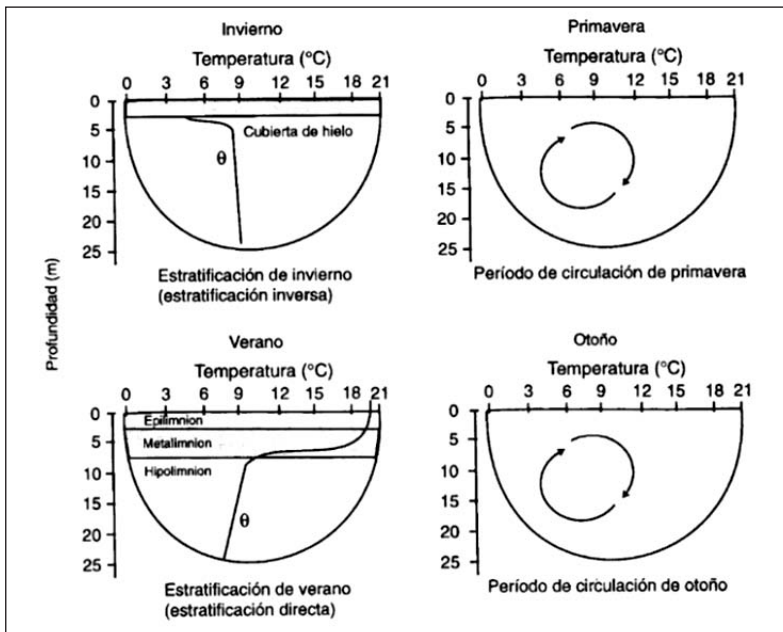


Figura 8.13. Alternancia de períodos de estratificación y mezcla de lagos dimícticos en zonas templadas.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

A medida que llega la *primavera*, la capa de hielo comienza a descongelarse. Cuando la temperatura del agua llega a los 4,0 °C, ésta adquiere la mayor densidad, por lo que se va al fondo provocando de esta manera un movimiento de circulación total, acarreado la homogenización térmica del lago. Esta circulación es llamada “circulación de primavera” y es más efectiva en lagos poco profundos.

Cuando va llegando el *verano*, el agua se calienta progresivamente hasta tal punto, que la capa superficial se torna más caliente que la inferior por lo tanto menos densa. Esto trae como consecuencia una estratificación térmica directa o *de verano*, por ser mayor la temperatura de la superficie que la del fondo. Las altas temperaturas ambientales y la falta de vientos fuertes, hace que esta situación perdure durante la mayor parte de los meses de verano.

Cuando llega el *otoño*, la parte superficial del lago comienza a enfriarse debido a que se reduce la intensidad de la radiación solar. Esta pérdida de energía en forma de calor se debe también a los fenómenos de evaporación y a la entrada de afluentes con aguas más frías. En este proceso de enfriamiento progresivo llega un momento en el cual la temperatura del epilimnio es igual a la del hipolimnio, desapareciendo con ello la estratificación térmica formada durante el verano. Con el incremento de temperaturas frías a mediados y finales del otoño, el agua de la superficie llega a su máxima densidad (4.0 °C), lo que provoca un segundo período de circulación, favorecido, además, por los fuertes vientos que por esa época soplan en las regiones templadas.

Los anteriores fenómenos de estratificación térmica y circulación del agua corresponden a un lago dímictico típico y *marcan períodos definidos de productividad* en las zonas templadas. Durante el invierno, los lagos están sellados por una capa o cubierta de hielo, lo que impide la fotosíntesis y aumenta al mismo tiempo los fenómenos de respiración y oxidación en el fondo del lago, causando un incremento de nutrientes y una disminución del oxígeno disuelto.

Con el aumento de la temperatura en la primavera, se presenta el primer período de circulación del agua, lo cual remueve los nutrientes acumulados y los distribuye por todo el cuerpo de agua. De esta manera, la mayor radiación solar y la disponibilidad de nutrientes, favorecen un crecimiento exagerado de algas, conocido como “floreamiento de fitoplancton” de primavera (Figura 8.14).

El incremento de temperatura en el verano hace que el lago se estratifique, consumiéndose rápidamente los nutrientes de la superficie, por lo que la productividad disminuye considerablemente durante esta época del año. En lagos poco profundos, la deoxigenación puede ser total, pues además de presentarse una fuerte demanda bioquímica de oxígeno (DBO) las aguas más calientes

pierden rápidamente el oxígeno. La situación anterior puede verse agravada por la contaminación con materia orgánica, lo que provoca desoxigenación total del ecosistema y producción de sustancias como el H₂S que ocasionan muertes masivas de peces.

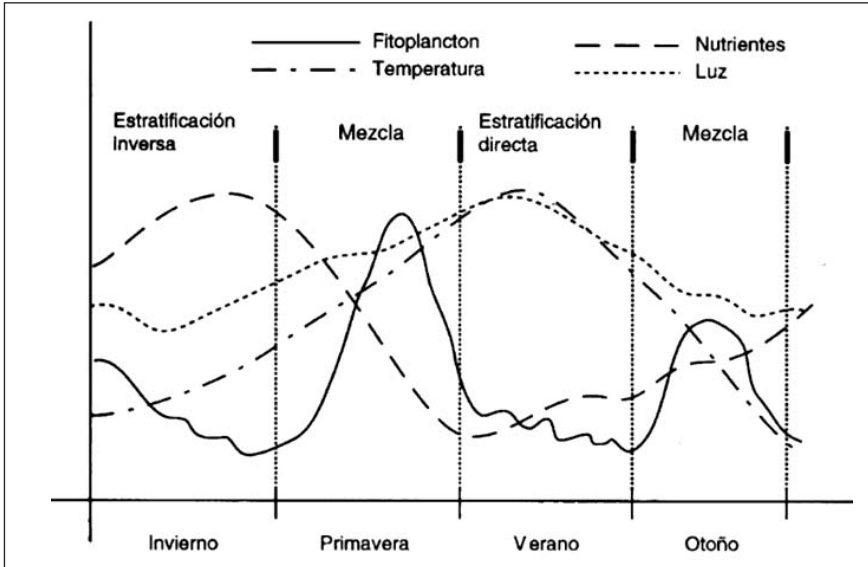


Figura 8.14. Incidencia de la temperatura y la radiación en la producción primaria en lagos dimícticos en zonas templadas.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

El conocimiento de este fenómeno ha servido para dirimir litigios, en los cuales se inculpa dicha mortalidad de peces a compañías fumigadoras o fábricas de sustancias químicas, cuando en realidad las mortalidades se debieron a fenómenos de deoxigenación provocados por una fuerte estratificación de verano y consiguiente deoxigenación del lago.

En el otoño, cuando el agua circula por segunda vez, los nutrientes acumulados durante el verano son de nuevo redistribuidos por todo el ecosistema, presentándose así un nuevo pico de productividad de algas, conocido como “floreCIMIENTO de fitoplancton de otoño”. El exceso de producción de materia orgánica se acumula en el fondo hasta que el próximo período de circulación de primavera remueva los nutrientes, los cuales serán usados por las algas, creándose como consecuencia un nuevo pico de fitoplancton. Este proceso cíclico puede considerarse como típicamente producido por los cambios de irradiación y temperatura en el ecosistema.

Estratificación térmica en lagos de regiones tropicales

Las regiones tropicales o ecuatoriales, debido al eje de inclinación con relación al sol, reciben una cantidad de radiación más o menos constante a lo largo de todo el año, variando ésta con la altura sobre el nivel del mar. De acuerdo con lo anterior, en la región tropical se originan pisos térmicos, que varían de acuerdo con la altura sobre el nivel del mar (asnm) y el promedio de temperatura en cada piso. Más exactamente, según Holdridge (1978), existen en los trópicos los siguientes pisos térmicos:

Piso cálido o tropical: se extiende desde los 0,0 hasta los 1000 msnm, con una temperatura ambiente superior a los 24,0°C durante todo el año.

Piso templado o premontano: va de los 1000 a los 2000 msnm con temperaturas que varían a lo largo del año entre los 17,5 °C y los 24,0 °C.

Piso frío montano bajo: Se extiende desde los 2000 hasta los 3000 msnm, con temperaturas que varían entre los 12,0 °C y 15,5°C.

Piso páramo o montano: con alturas entre los 3000 y 4000 msnm y un rango de temperaturas entre los 6,0 °C y 12,0 °C.

Piso alpino: con alturas entre los 4000 y 5000 msnm y temperaturas permanentes por debajo de los 6,0 °C.

Piso nival: con alturas superiores a los 5000 msnm y temperaturas por debajo de los 3,0 °C.

Lo anterior muestra cómo los lagos en los trópicos están sometidos a un régimen de temperaturas que varía muy poco en promedio a lo largo del año, pero sí con la altitud, por lo que se habla de lagos de aguas cálidas, de aguas templadas y de aguas frías.

Como se vio en el Capítulo 4 (los Lagos) estos no son abundantes en el neotrópico, estando representados en el piso cálido por las *ciénagas*. En los demás pisos térmicos, especialmente entre los 2000 y 4000 msnm, en los pisos térmicos frío y páramo, es donde se localizan la mayoría de los lagos naturales tropicales. Debido a que estos dos tipos de ecosistemas lénticos tienen orígenes, temperaturas y profundidades diferentes, se tratarán a continuación en forma separada.

Ciénagas en el piso térmico calido tropical

La gran mayoría de las ciénagas de regiones tropicales presentan profundidades muy reducidas, apenas de unos pocos metros. Además, las variaciones diarias de

temperatura del ambiente son mayores a las del agua, por lo que es común observar estratificaciones y desestratificaciones diarias en la columna de agua. Estas son estratificaciones que se desarrollan durante el día, pero luego, en la noche, ocurre desestratificación, debido a la pérdida convectiva de calor a la atmósfera. Este proceso de desestratificación térmica en estos cuerpos de agua se debe básicamente a sus características morfométricas que facilitan el trabajo del viento.

Esteves (1998) menciona el hecho de que en lagos tropicales poco profundos se observan frecuentemente extensas zonas invadidas por densas comunidades de macrofitas acuáticas. Bajo estas condiciones, se pueden observar grandes diferencias en la estructura térmica del lago por la reducción de la acción del viento y por la conservación de calor en el agua dados por la masa de vegetación. Ducharme (1975) encontró en la ciénaga del Man, en el río Cauca (Colombia), (de 2,7 m de profundidad) una temperatura que variaba en zona de aguas abiertas de 29,5 °C en la superficie a 27,4 °C en el fondo; mientras que la misma Ciénaga, en una zona con vegetación de fondo, la variación de temperatura fue de 30,0 °C en la superficie a 28,0 °C en el fondo (Figura. 8.15).

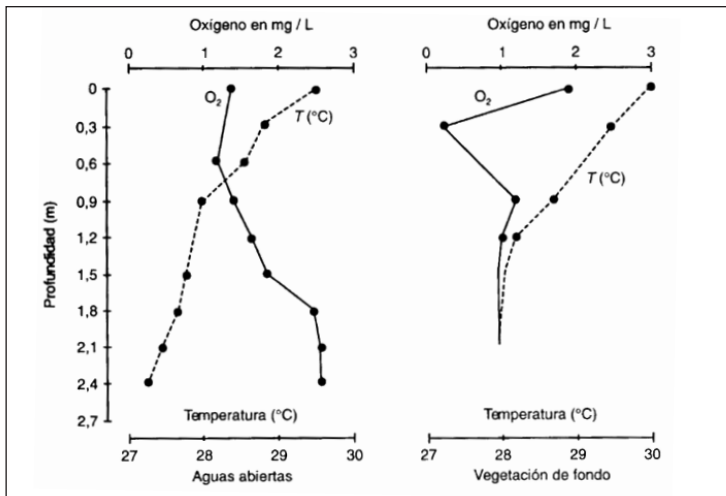


Figura 8.15. Series verticales de temperatura y oxígeno disuelto tomadas el 28 de octubre de 1974 a las 12:00m con un nivel alto de agua en la ciénaga del Man, Río Cauca, Colombia.

Fuente: Ducharmé (1975).

Un patrón de variación similar al encontrado por Ducharmé en estas ciénagas fue hallado por Ramírez y Díaz (1995) en una laguna urbana rasa, la laguna del Parque Norte en Medellín, Colombia. En este cuerpo de agua con una profundidad media de 1.60 m se realizó un seguimiento a la variación diaria del perfil térmico en cuatro periodos del año (dos en verano, uno en invierno y otro en una época de

transición) a cada 0.25 m. Los cambios de temperatura, se acompañaron de los de la RTR, con la finalidad de observar de manera más contrastante dichas variaciones durante el día (Figura 8.16).

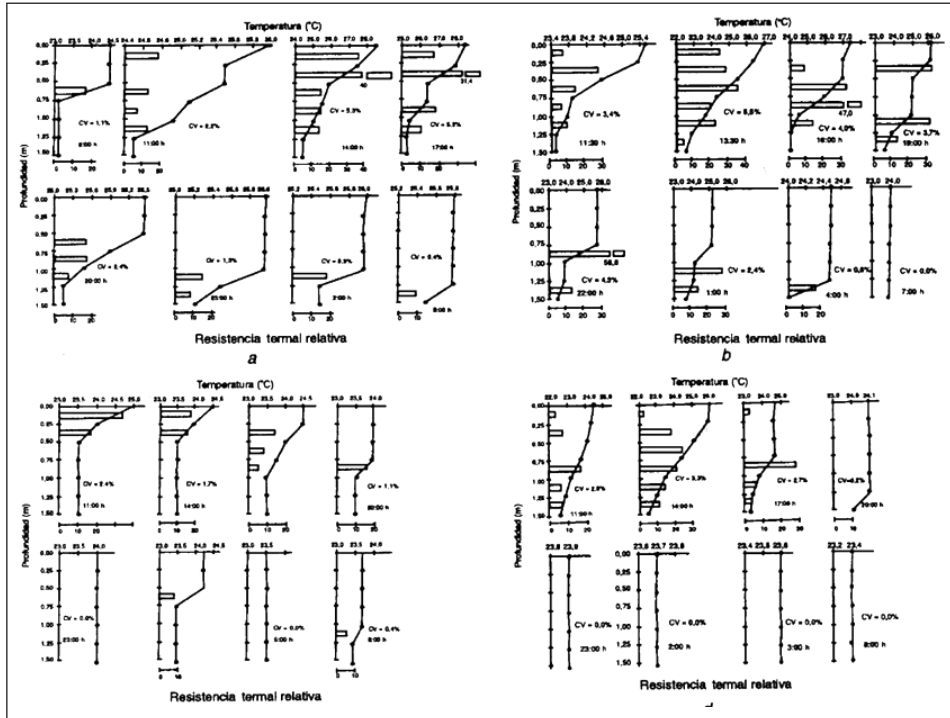


Figura 8.16. Variación nictimera de los perfiles de temperatura y la resistencia termal relativa (RTR) en la mezcla en cuatro períodos del año en la laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. a. 30 de abril de 1991, b. 19 de julio de 1991, c. 18 de octubre de 1991 y d. 13 de diciembre de 1991.

Fuente: Ramírez y Días (1995).

Según el HIMAT (1984), solo en Colombia existen 1938 ciénagas que ocupan 478 419 ha, por lo que se infiere que aún falta mucho por conocer acerca del funcionamiento de estos ecosistemas en el neotrópico. Pero lo más probable, es que los *picos de productividad* en estos ecosistemas no están gobernados por los cambios en la estratificación térmica del agua, sino por las épocas de lluvia y sequía, cuando el aporte alternado de sedimentos y dilución de nutrientes, unidos a la transparencia del agua, permiten una mayor o menor productividad, de acuerdo con la época del año.

En lagos tropicales profundos situados también en el piso cálido puede desarrollarse una estructura vertical similar a la de los lagos de zonas templadas.

Estudios realizados por Lewis (1983) en el lago Valencia (Venezuela), situado a 420 msnm y con una profundidad media de 19 m, demostraron que se trata de un lago monomíctico caliente, con un período anual de circulación bien definido. El período de estratificación es, por lo tanto, muy largo, lo que implica una fuerte reducción de nutrientes en la zona eufótica debido al extenso período de estabilidad térmica. La figura 8.18 muestra los perfiles de temperatura mensuales tomados en el lago Valencia durante los años 1977 y 1978 (Lewis, 1983).

Lagos y lagunas en los pisos frío y de páramo

A diferencia de las ciénagas, los lagos de altas montañas en los pisos frío y de páramo son menos abundantes, siendo la mayoría de origen glaciar, volcánico o tectónico. Muchos de estos lagos son más profundos (67 m, lago de la Tota y 70 m La Cocha, Colombia), con temperaturas del agua que varían entre los 12 y 15 °C.

Estos lagos están clasificados como polimícticos fríos, por lo que nunca se estratifican. Mediciones hechas por Ducharme (1975) en el lago La Tota, Colombia, localizado a 3015 msnm durante dos años consecutivos, muestran una casi total homotermia en una columna de 50 m de profundidad (Debido a su origen, a su situación geográfica y a la poca o nula influencia del hombre, estos lagos son muy oligotróficos, por lo que su productividad es generalmente muy baja. (Figura. 8.17).

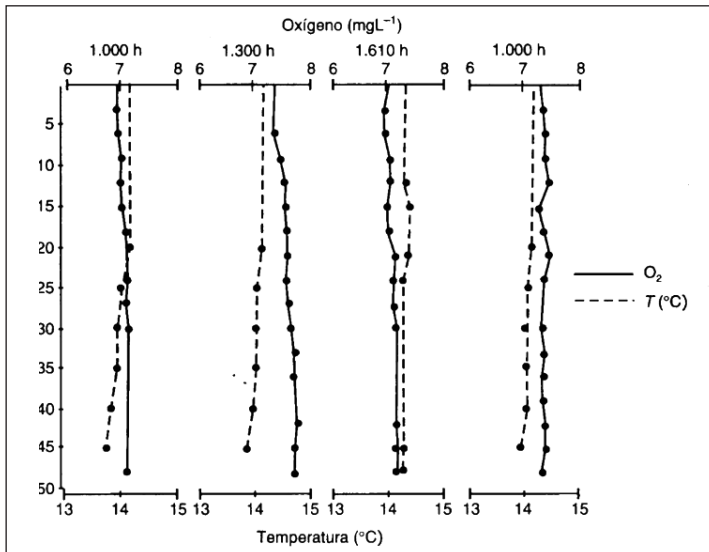


Figura 8.17. Distribución vertical diaria del oxígeno disuelto en el lago La Tota, Boyacá, Colombia.

Fuente: Ducharmé (1975).

Ruttner (1975) afirma que a medida que nos acercamos a los trópicos, es menor la variación anual de temperatura, tanto del aire como del agua; y por lo tanto, más pequeña la diferencia de temperatura entre la superficie y el fondo de los lagos tropicales. Numerosas mediciones hechas en ciénagas y embalses tropicales han demostrado la existencia de variaciones de solo pocos grados a lo largo del año (Ducharme, 1975). Igualmente, la variación de temperatura de la superficie al fondo en columnas de agua de hasta 50 m de profundidad en los lagos de altas montañas tropicales, muestra gráficas prácticamente ortógradas (Ducharme, 1975). El lago Titicaca en Bolivia, situado a 3 800 msnm presenta temperaturas superficiales que varían entre los 10,1 °C y 12,5 °C, y en el fondo, entre 9,4 °C y 11,4 °C.

Podría concluirse entonces, que una *característica de los lagos tropicales es la de presentar temperaturas mas o menos uniformes a lo largo de todo el año y muy poca variación de la misma de la superficie al fondo*. Sin embargo, esto no implica la ausencia de estratificación térmica ni de periodos de estabilidad, pero sí la de redefinir el concepto de termocline, como aquel plano dentro del metalimnion en el cual se sitúa un gradiente térmico entre 0.2 y 0.5°C, según se mencionó anteriormente. Por ello, es necesario reiterar que en ecosistemas acuáticos con altas temperaturas y protección física o natural contra la acción del viento, no hay necesidad de grandes diferencias de temperatura en las capas sucesivas para que ocurra una estratificación térmica duradera de la columna de agua.

Crisman y Streeves (1995) son reiterativos en afirmar que no existen datos que sugieran que cualquier variable limnológica se comporta de manera opuesta en lagos templados y tropicales. Estos autores citan además cuatro categorías generales en una de las cuales se ubica el patrón de cambio observado para variables individuales a través de un gradiente desde las latitudes templadas hasta las tropicales. Estas son: 1) aquella en la cual las variables muestran relaciones idénticas en sistemas templados y tropicales; 2) la categoría en la que las variables presentan relaciones similares, pero valores absolutos significativamente diferentes entre ambos sistemas; 3) la que muestra variables que exhiben gradientes suaves de cambio de una zona a otra; y 4) aquella en que las variables presentan cambios repentinos a lo largo del gradiente latitudinal.

Mientras el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos lénticos en las zonas templadas se ha asociado principalmente con los cambios estacionales en la temperatura y en la irradiación en los trópicos dicho funcionamiento parece estar más asociado a los denominados factores directrices proximales, correspondientes al viento y a la pluviosidad (Chutter, 1985; Lewis, 1987). En 1996, este último autor postuló que en los trópicos el periodo de mezcla coincide con el solsticio

de invierno hemisférico, lo cual implica un fuerte gradiente latitudinal en la irradiación mínima como la mayor causa de periodicidad en esta zona. A pesar de que este autor insiste en que los lagos tropicales y templados se distinguen más por sus diferencias en la irradiación anual mínima que en las de irradiación anual máxima, no desconoce la importancia de otros factores, pues se refiere a que algunos lagos tanto naturales como artificiales muestran patrones estacionales que no se originan en los cambios de irradiación sino en factores hidráulicos (los embalses y los lagos situados en planicies de inundación) y en el efecto del viento (algunos lagos ecuatoriales africanos).

Clases de lagos según su estratificación térmica

Los tipos de estratificación varían de acuerdo con el clima, morfología, profundidad y composición química de los lagos, así como también con su posición geográfica. Existen dos tipos generales de lagos: los *holomícticos* que son aquellos que por lo menos una vez sufren de mezcla total de su columna de agua; y los *meromícticos* que no se mezclan nunca hasta el fondo.

Lagos holomícticos. Estos fueron clasificados por el suizo Forel (1901) en tres tipos: a) *lagos templados*, que presentan períodos regulares y alternados de estratificación y circulación; b) *lagos tropicales*, que presentan una estratificación directa y continua cuyas temperaturas nunca bajan de los 4,0 °C; y c) *lagos polares*, que presentan una estratificación inversa y tienen temperaturas por debajo de los 4,0 °C. Esta clasificación no es totalmente válida porque, por ejemplo, algunos lagos de Escocia y otras partes templadas del mundo tienen este tipo de régimen tropical. Actualmente, los lagos tropicales se denominan lagos cálidos tropicales basándose en una definición de temperatura en grados centígrados mínima de 10 °C durante condiciones normales y un promedio anual máximo de 15 °C (Salas y Martino, 1988).

Numerosas investigaciones realizadas en las últimas décadas han demostrado la existencia de una mayor diversificación de tipos de lagos a la propuesta por Forel (1901a). Hutchinson y Löffler (1956) y Hutchinson (1957) propusieron una clasificación, basada en patrones de circulación de amplia aceptación hoy día. Es de anotar que este último autor cambió los nombres de los tres tipos propuestos por Forel por los de monomícticos fríos, dimícticos y monomícticos cálidos.

Lagos amícticos: son los que permanecen la mayor parte del año cubiertos por una capa de hielo. Están localizados en el cinturón Antártico y algunas pocas excepciones se encuentran en las altas montañas (incluyendo los Andes) y en el Ártico. El término *amíxis* se refiere a lagos cuyas aguas nunca circulan y se

mezclan. Se han registrado lagos amícticos con profundidades hasta de 280 m, sellados por capas de hielo hasta de 4,0 m de espesor (Cole, 1983). La estratificación desarrollada es del tipo inversa.

Lagos monomícticos fríos: lagos con temperatura nunca superior a los 4,0 °C. Circulan solo una vez al año, durante el verano. Este tipo de lagos se encuentra en el Artico y en las altas montañas. El periodo sin cubierta de hielo es muy corto, generalmente de 4 a 6 semanas, incluso, en algunos años, no hay deshielo.

Lagos monomícticos calientes: son lagos de latitudes más cálidas en los cuales la temperatura nunca baja de los 4,0 °C. Presentan estratificación en verano y circulación en el invierno. Es el tipo más común de patrón de estratificación.

Este tipo de lagos se encuentra en regiones templadas cálidas y en algunas regiones montañosas ecuatoriales. Son considerados los lagos grandes de las zonas templadas, los cuales no forman hielo en la superficie por la gran cantidad de calor que acumulan debido a su extensión. En esta clasificación se localizan también los lagos tropicales grandes de altura, como el Titicaca a 4000 msnm y algunos de baja altitud como el Valencia en Venezuela.

Lagos dimícticos: lagos típicos de zonas templadas, con dos períodos de circulación, uno en primavera y otro en otoño y estratificación directa en el verano. Son los lagos mejor conocidos y estudiados en Norteamérica y Europa. Las implicaciones que estos dos períodos de circulación traen para la productividad, ya fueron ampliamente discutidos en este capítulo.

Lagos oligomícticos: lagos térmicamente muy estables debido a amplias diferencias de densidad en el agua, por lo que raramente se presenta en ellos una circulación completa. Se localizan en las bajas alturas ecuatoriales. Poseen pocos períodos de circulación a intervalos irregulares causados por los fuertes enfriamientos ocasionales en la superficie. Entre ellos figuran los lagos Tanganika y Edward. Existen en la realidad pocos lagos oligomícticos, ajustándose a este tipo aquellos muy cercanos a la zona ecuatorial, con áreas pequeñas y muy encerrados entre montañas, lo que los protege de la acción del viento.

Lagos polimícticos: presentan frecuentes o continuos períodos de circulación. Se dividen en polimícticos fríos y cálidos. Los lagos *polimícticos fríos* circulan permanentemente a temperaturas cercanas a los 4,0 °C. Se encuentran en las altas montañas ecuatoriales y la circulación continua se debe a que durante el día ganan mucho calor, pero lo pierden rápidamente durante la noche. Numerosos lagos localizados en las partes altas de los Andes están dentro de esta categoría. (Figura 8.18)

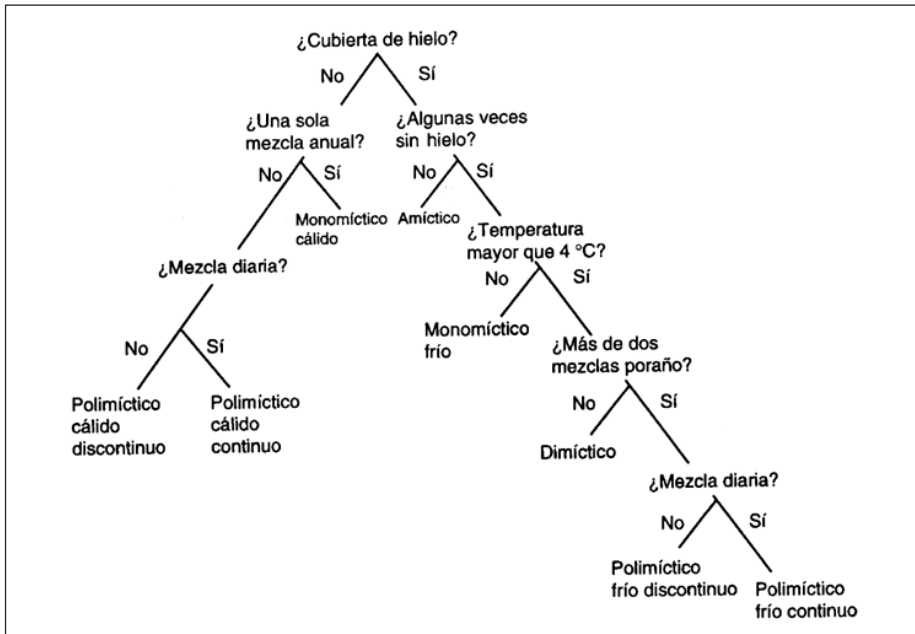


Figura 8.18. Clave dicotómica para clasificar los lagos según su patrón de mezcla.

Fuente: Lewis (1983).

Los lagos *polimícticos cálidos* circulan frecuentemente a temperaturas muy superiores a los 4,0 °C. Las variaciones de temperatura anual son muy pequeñas, y el calentamiento diurno seguido del rápido enfriamiento nocturno, conjugado a veces con el viento rompen fácilmente la débil estratificación que se forma por períodos cortos. A esta categoría pertenecen las ciénagas y lagunas tropicales. El lago George en Uganda es el lago clásico de este tipo. Un ejemplo en Colombia es la laguna de Chingaza, la cual se mezcla en la época de lluvias por enfriamiento de la atmósfera y de la temperatura de los afluentes. El viento no juega un papel importante en su mezcla. (Gaviria, 1993b). La figura 8.19 muestra un arreglo esquemático latitudinal y altitudinal de los tipos de lagos discutidos anteriormente. Lo anterior es solo una generalización y obviamente habrá muchas excepciones que se presentan en regiones geográficas, aún poco estudiadas, como son las tropicales. (Figura 8.19)

Lagos meromícticos. En ellos la circulación es incompleta, es decir, solo circula la masa de agua superior, pero no la inferior. Hutchinson (1937) llamó a la capa superior mixolimnion y Findenegg (1935) llamó a la inferior, no circulante y anaeróbica, monimolimnion (del griego monimos = perdurar, continuar). Estas dos capas de agua están separadas por un gradiente de salinidad llamado quimiocliño,

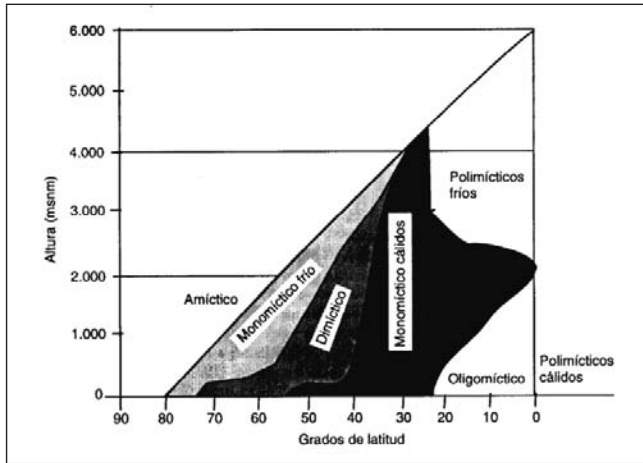


Figura 8.19. Representación esquemática de acuerdo con la clasificación térmica de los lagos organizados según la latitud y la altitud.

Fuente: Wetzel (1983).

ya que dicha estratificación se debe a sustancias químicas. A diferencia del termocline, el quimicline favorece una estratificación casi permanente del lago. El lago Lagsee (Austria) es un lago meromítico en el cual se considera que no ha habido mezcla entre la capa superior e inferior en por lo menos dos mil años atrás. Los lagos meromíticos se dividen en tres tipos de acuerdo a su origen:

Meromixis biogénica: se refiere a lagos meromíticos en los cuales hay en el monimolimnio una acumulación de sustancias derivadas de descomposición bacteriana y precipitación de carbonatos por actividad fotosintética. A menudo pueden encontrarse igualmente elevadas concentraciones de H_2S , como producto de la descomposición anaeróbica de la materia orgánica. El lago Tanganica en Africa con una profundidad máxima de 1430 m, permanece estratificado desde los 200 m hasta el fondo, con solo períodos de circulación ocasional cada diez años o más en las capas intermedias, pero nunca en las profundas.

Meromixis ectogénica: se presenta cuando un lago de agua dulce recibe una corriente salina o un lago salino recibe una corriente de agua dulce. El resultado es la formación de una capa superficial menos densa y menos salina y una profunda (monimolimnio) más densa y más salina. Este caso es muy frecuente en lagunas costeras, donde ocasionalmente pueden llegar aguas marinas por la acción de fuertes oleajes. En los estuarios este fenómeno es rutinario.

Meromixis crenogénica: este tipo se presenta cuando penetra en un lago una fuente de agua salada subterránea; el agua salada desplaza el mixolimnio y

la localización del quimiolimnio depende de la tasa de entrada del agua salada, diferencia de densidades en el agua y acción del viento sobre el mixolimnio.

En 1983 William Lewis Jr presentó una clasificación revisando la de Hutchinson y Loeffler (1956). Los motivos por los cuales el autor justifica esta nueva propuesta son: 1) Exclusión de los lagos poco profundos, pues la clasificación de Hutchinson y Loeffler está propuesta para los lagos con profundidad suficiente para estratificarse; 2) relación poco satisfactoria entre la meromixis y los seis tipos básicos de lagos propuestos inicialmente (amícticos, monomícticos fríos, dimícticos, monomícticos calidos, oligomícticos y polimícticos); 3) tratamiento especulativo de los lagos tropicales, ya que Hutchinson y Loeffler predijeron que en los trópicos la polimixis dominaría en las partes altas, la oligomixis en las bajas y la monomixis cálida entre éstas; 4) dificultades en la clasificación de los lagos fríos debido a la frontera de los 4°C para los lagos monomícticos fríos; 5) el término ‘mezcla’ es usado por Hutchinson y Loeffler en el sentido de la homogenización completa de la columna de agua, despreciando el efecto de la turbulencia profunda o del engrosamiento de la capa de mezcla, tan importantes en los lagos tropicales; y 6) subestimación de la importancia de la estacionalidad para los lagos tropicales, la cual a pesar de ser comparativamente baja en los trópicos, existe en función de ciclos anuales definidos que afectan la insolación, la temperatura del aire, la fuerza del viento, la humedad y la pluviosidad. En los lagos, estos ciclos meteorológicos regulares inducen patrones anuales que en los últimos años han sido ampliamente demostrados.

Clasificación de los lagos según Lewis

La revisión presentada por Lewis no introduce cambios en la terminología ni en los conceptos de la clasificación original, pero remedia en buena parte las deficiencias presentadas por la misma y poco a poco sustituye a las anteriores. La clasificación propuesta es como sigue:

Amícticos: lagos siempre cubiertos de hielo.

Monomícticos fríos: lagos cubiertos de hielo la mayoría del año, libres de hielo durante la estación cálida. Nunca la temperatura sube por encima de los 4°C.

Polimícticos fríos continuos: lagos cubiertos de hielo la mayor parte del año, libres de hielo durante la estación cálida por encima de los 4°C y estratificados casi diariamente durante la estación cálida.

Polimícticos fríos discontinuos: lagos cubiertos de hielo solo durante parte del año, libres de hielo cuando alcanzan temperaturas por encima de los 4°C;

estratificados durante la estación cálida por periodos de varios días a semanas, pero con intervalos de interrupción por la mezcla.

Dimícticos: lagos cubiertos de hielo parte del año; estratificación estable solo parte del año, pero con mezclas en las transiciones entre estos dos estados.

Monomícticos cálidos: lagos nunca cubiertos de hielo; estratificación estable parte del año; mezclados una vez por año.

Polimícticos cálidos discontinuos: lagos que nunca presentan una cubierta de hielo; estratificados por días o semanas, pero mezclándose más de una vez por año.

Polimícticos cálidos continuos: lagos sin cubierta de hielo; estratificados durante pocas horas.

En el lago Valencia, Venezuela, la discontinuidad térmica superficial alcanzó 5 m y la mezcla diaria en ellos es ocasionada por el enfriamiento nocturno en condiciones relativamente calmas. Incrementos considerables de viento o enfriamiento podrían requerirse para uniformar el epilimnion hasta la profundidad de la termoclina parental o primaria a 28 m. Es únicamente bajo esta profundidad que se presentan condiciones anaeróbicas (Lewis y Weibezhan, 1976.) (Figura 8.20)

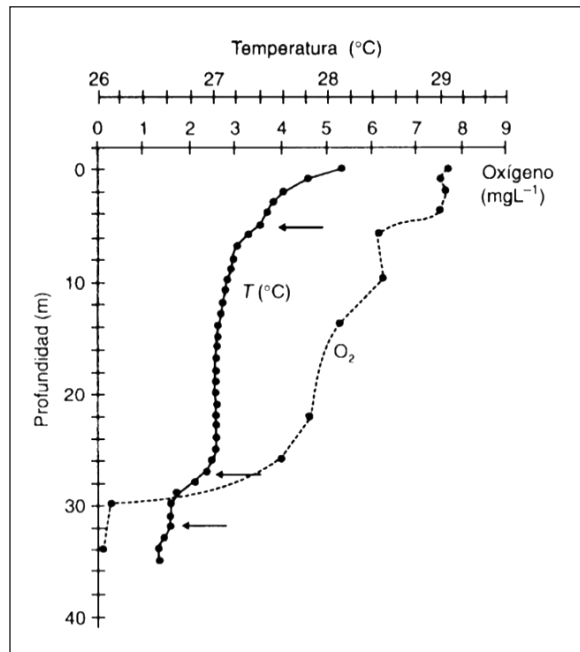


Figura 8.20. Termoclinas múltiples (indicadas por flechas) en el lago Valencia, Venezuela. Fuente: Lewis y Weibezhan (1976).

Gases disueltos en el agua

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

Los gases provienen del aire o de las actividades metabólicas de los organismos. Los gases disueltos más importantes en el agua son: el oxígeno, el nitrógeno, el dióxido de carbono, el ácido sulfhídrico y el metano. En la tabla 9.1 se observa que la concentración de CO₂ en el agua es 28 veces menor que la del argón. Sin embargo, la concentración de CO₂ disuelto en el agua es mayor que la del argón, debido a su mayor solubilidad (aproximadamente 15 veces superior). El nitrógeno y el oxígeno son los gases más abundantes en la atmósfera (Tabla 9.1).

Tabla 9.1. Composición gaseosa de la atmósfera en % por volumen

Gas	Porcentaje
Nitrógeno	78.08
Oxígeno	20.95
Argón	0.93
CO ₂	0.033

La solubilidad de los gases en el agua se rige por la ley de Henry. Es función de las características individuales del gas modificadas por la presión atmosférica a una altura determinada, la temperatura y la salinidad. La Ley de Henry se refiere a que a una temperatura constante, la cantidad de gas absorbida por un volumen dado de líquido es proporcional a la presión (en atmósferas) que el gas ejerce.

$$C = k \times p$$

C = concentración del gas (en mg/kg, micromoles.l⁻¹, milimoles.l⁻¹, mg.l⁻¹ o ml.l⁻¹) que se disuelve bajo condiciones determinadas.

k = factor o coeficiente de solubilidad, diferente de gas a gas.

p = presión parcial que ejerce el gas; por ejemplo, para el oxígeno bajo condiciones estándares es 0.21 y para el N₂ es 0.78.

¹ Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groidan@une.net.co

² Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

El agua que contiene la máxima concentración de gas que puede adquirir mediante solubilidad, se dice que está saturada o en equilibrio con el gas. Sin embargo, las condiciones de equilibrio son difíciles de alcanzar, puesto que si las tasas de consumo y producción exceden a las de intercambio atmosférico puede producirse déficit o sobresaturación del gas.

Oxígeno disuelto: El consumo de El oxígeno y la temperatura son los dos factores más importantes que deben ser medidos en el agua y poder así establecer el porcentaje de saturación de oxígeno. Las fuentes de oxígeno son la precipitación pluvial, la difusión del aire para el agua, la fotosíntesis, los afluentes, y la agitación moderada.

oxígeno ocurre por respiración de plantas y animales, las demandas bioquímica y química de oxígeno, los afluentes, la agitación excesiva (induce pérdida de oxígeno y otros gases; por ejemplo, en las cascadas frías, la concentración de oxígeno es menor de la esperada), la extensión del periodo de estratificación térmica y el sedimento (Figura 9.1)

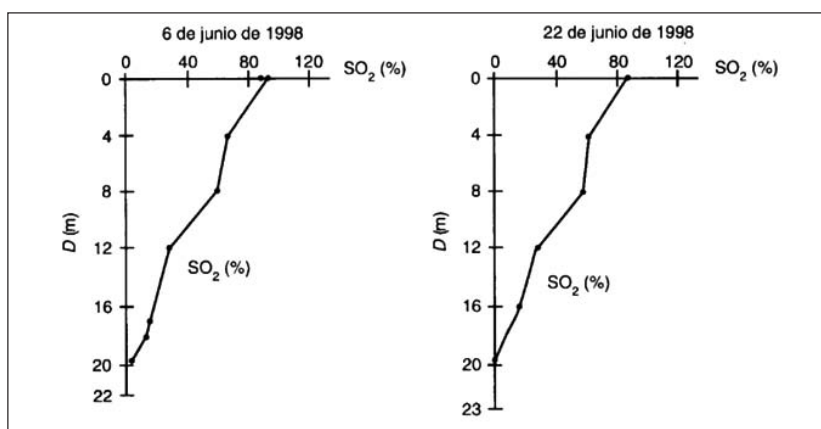


Figura 9.1. Variación del porcentaje de saturación de oxígeno al disminuir la temperatura con profundidad en la presa del embalse La Fe (Antioquia, Colombia).

Fuente: Roldán y Ramírez (2008).

En los lagos de baja productividad, la mayoría de la materia orgánica se descompone antes de llegar al fondo, por lo tanto, no hay gasto de oxígeno del hipolimnion. En lagos con alta concentración de compuestos húmicos, hay subsaturación aún en el epilimnion. También hay consumo de oxígeno por oxidación química de materia orgánica u oxidación fotoquímica por luz ultravioleta. La solubilidad del oxígeno en el agua depende principalmente de la temperatura, la presión atmosférica, la salinidad, la contaminación, la altitud, las condiciones meteorológicas y la presión hidrostática.

La temperatura: a mayor temperatura, y dejando constante p en la fórmula de la ley de Henry, ocurre menor solubilidad de oxígeno. Esta disminución no es lineal, pues aumenta al disminuir la temperatura del agua; por ejemplo, a 760 mm Hg, 100% de humedad relativa y 0°C se disuelven 14.6 mg de $O_2 \cdot l^{-1}$ de agua, equivalentes al 100% de saturación; a la misma presión y la misma humedad relativa, a 5°C se disuelven 10.0 mg de $O_2 \cdot l^{-1}$ equivalentes al 78% de oxígeno y a 35°C 7.59 mg de $O_2 \cdot l^{-1}$ de agua.

En conclusión, en los lagos tropicales, que presentan mayor temperatura que los de las zonas templada y polar, habrá menor concentración de oxígeno disponible. Además, a altas temperaturas la solubilidad del oxígeno es muy baja y su demanda es mayor por el aumento de la tasa de oxidación biológica.

La presión atmosférica: a menor presión, menor solubilidad por disminución de la presión parcial del gas. El oxígeno es un gas pobremente soluble y su solubilidad varía directamente con la presión a cualquier temperatura dada y, consecuentemente, con la altitud. Sin embargo, para hallar la concentración de un gas a una profundidad determinada debe considerarse la suma de las presiones atmosférica e hidrostática, es decir, la presión real (P_z), la cual se expresa a través de la siguiente ecuación:

$$P_z = P_o + 0.0697z$$

Donde z es la profundidad en metros, P_o la presión en la superficie y P_z es la presión real a la profundidad z . Lo anterior, muestra la presión requerida para evitar la formación de burbujas que se elevan y escapan a la superficie. Muchos gases forman burbujas, pero los más activos son el oxígeno producido por la fotosíntesis, el metano y el ácido sulfhídrico provenientes de la descomposición anaeróbica.

La sobresaturación de oxígeno para la formación de burbujas debe ser muy alta y aumenta con la profundidad y debe vencer la resistencia de la P_z para poder subir hasta la superficie. Generalmente, el efecto de la presión hidrostática es ignorado y la saturación relativa se calcula únicamente teniendo en cuenta la presión en la superficie del agua. Por ejemplo, en el Lago Black Forest en Alemania fue disminuida su profundidad en 30 m; en consecuencia se redujo la P_z por la disminución en la profundidad, lo que ocasionó un aumento de burbujas en todo el lago debido a la disminución de P_z en casi la mitad. En la superficie los peces murieron por la absorción de estas burbujas en su sistema sanguíneo.

La salinidad: a mayor salinidad ocurre una disminución exponencial de la concentración de oxígeno. La solubilidad del oxígeno a una temperatura dada, decrece al pasar desde el agua dulce al agua estuarina o a la oceánica. En

conclusión, como se observa en la Tabla 2, al aumentar la concentración de minerales, disminuye la capacidad de absorber y retener O₂; por ejemplo, en comparación con el agua destilada, el agua de mar disminuye su capacidad de disolver oxígeno en un 18% por los 35 g de sales diluidas por kilo presentes en ella (Tabla 9.2).

En Limnología se descuida la salinidad porque se considera que su concentración en las aguas interiores es de 0%; no obstante, es muy importante en los lagos áridos (por ejemplo el Mar Muerto).

La contaminación: a mayor contaminación, menor solubilidad. Esto se debe a que la contaminación agrega sustancias que llenarían el espacio que podría ser ocupado por las moléculas de oxígeno. Además estas sustancias disminuyen en diferentes proporciones la concentración de oxígeno presente en el cuerpo de agua.

La altitud: por cada 100 m, la presión decrece entre 8 y 9 mm de Hg. En consecuencia, la concentración de gases disueltos disminuye aproximadamente en 1.4% por cada 100 m de altura, pero no de manera uniforme, así: de 0 a 600 m disminuye 4% por cada 300 m de altura, de 600 a 1500 m, decrece aproximadamente 3% por cada 300 m, y entre 1500 y 3050 m, disminuye 2.5% por cada 300 m (Tabla 9.3).

Tabla 9.1. Solubilidad de oxígeno en el agua en equilibrio con el aire a 760 mm Hg de presión y 100% de humedad relativa: unidades mgL⁻¹.

Temperatura (°C)	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
0	14,60	14,56	14,52	14,48	14,44	14,40	14,36	14,33	14,29	14,25
1	14,21	14,17	14,13	14,09	14,05	14,02	13,98	13,94	13,90	13,87
2	13,83	13,79	13,75	13,72	13,68	13,64	13,61	13,57	13,54	13,50
3	13,46	13,43	13,39	13,36	13,32	13,29	13,25	13,22	13,18	13,15
4	13,11	13,08	13,04	13,01	12,98	12,94	12,91	12,88	12,84	12,81
5	12,78	12,74	12,71	12,68	12,64	12,61	12,58	12,55	12,52	12,48
6	12,45	12,42	12,39	12,36	12,33	12,29	12,26	12,23	12,20	12,17
7	12,14	12,11	12,08	12,05	12,02	11,99	11,96	11,93	11,90	11,87
8	11,84	11,81	11,78	11,76	11,73	11,70	1,67	11,64	11,61	11,58
9	11,56	11,53	11,50	11,47	11,44	11,42	11,39	11,36	11,34	11,31
10	11,28	11,25	11,23	11,20	11,17	11,15	11,12	11,10	11,07	11,04
11	11,02	10,99	10,97	10,94	10,91	10,89	10,86	10,84	10,81	10,79
12	10,76	10,74	10,72	10,69	10,67	10,64	10,62	10,59	10,57	10,55
13	10,52	10,50	10,47	10,45	10,43	10,40	10,38	10,36	10,34	10,31
14	10,29	10,27	10,24	10,22	10,20	10,18	10,15	10,13	10,11	10,09
15	10,07	10,04	10,02	10,00	9,98	9,96	9,94	9,92	9,89	9,87
16	9,85	9,83	9,81	9,79	9,77	9,75	9,73	9,71	9,69	9,67

Temperatura (°C)	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9
17	9,65	9,63	9,61	9,59	9,57	9,55	9,53	9,51	9,49	9,47
18	9,45	9,43	9,41	9,39	9,37	9,36	9,34	9,32	9,30	9,28
19	9,26	9,24	9,23	9,21	9,19	9,17	9,15	9,13	9,12	9,10
20	9,08	9,06	9,05	9,03	9,01	8,99	8,98	8,96	8,94	8,92
21	8,91	8,89	8,87	8,86	8,84	8,82	8,81	8,79	8,77	8,76
22	8,74	8,72	8,71	8,69	8,67	8,66	8,64	8,63	8,61	8,59
23	8,58	8,56	8,55	8,53	8,51	8,50	8,48	8,47	8,45	8,44
24	8,42	8,41	8,39	8,38	8,36	8,35	8,33	8,32	8,30	8,29
25	8,27	8,26	8,24	8,23	8,21	8,20	8,18	8,17	8,16	8,14
26	8,13	8,11	8,10	8,08	8,07	8,06	8,04	8,03	8,01	8,00
27	7,99	7,97	7,96	7,94	7,93	7,92	7,90	7,89	7,88	7,86
28	7,85	7,84	7,82	7,81	7,80	7,78	7,77	7,76	7,74	7,73
29	7,72	7,70	7,69	7,68	7,66	7,65	7,64	7,63	7,61	7,60
30	7,59	7,57	7,56	7,55	7,54	7,52	7,51	7,50	7,49	7,47

Difusión de oxígeno del aire al agua

Involucra dos procesos. 1) un gradiente adecuado, es decir, diferencias parciales de presión de oxígeno entre la atmósfera y el agua; y 2) un flujo de gas (por difusión molecular solamente) a través de una capa límite quieta que tiene un grosor específico. En general, a mayor temperatura, mayor velocidad de difusión, pero de cualquier manera dicho fenómeno ocurre lentamente. Por ello, se considera que la difusión molecular del oxígeno dentro de un cuerpo es insignificante.

En un lago imaginario, sin turbulencia y con una concentración de oxígeno de 10.29 mg.l⁻¹ en la superficie, se requerirían 638 años para que a una profundidad de 10 m se alcance una concentración de oxígeno de 11.0 mg.l⁻¹. Esto se debe a que el oxígeno tiene una tasa de difusión a 24°C de 2.3×10^{-5} cm².s⁻¹ (Gessner 1959).

En conclusión, la difusión del oxígeno depende de la turbulencia de la masa de agua y del equilibrio con el oxígeno atmosférico. La turbulencia incrementa la velocidad de difusión y mantiene el gradiente en la película superficial. La difusión de oxígeno desde el aire hacia el agua puede ser evaluada como:

$$F = D(C^* - C)/z$$

Donde F es la difusión, D corresponde al coeficiente de difusión en cm².s⁻¹, C* a la concentración de oxígeno en mg.l⁻³ en agua saturada de oxígeno, C es la concentración medida de oxígeno en mg.m⁻³ en agua de la superficie y z es el grueso de la película superficial de agua, a través de la cual el oxígeno se difunde del aire hacia el agua. Bajo condiciones de agitación alta z es de 102 μm (micrómetros),

bajo condiciones de agitación baja es de 283 μm , y en lagos rasos sin agitación z corresponde a 600 μm .

Según Blacker y Peng (1974), el coeficiente de difusión (D) depende de la temperatura y su valor se encuentra en tablas específicas (Tabla 9.4).

Tabla 9.4. Valores del coeficiente de difusión (D) a diferentes temperaturas.

Temperatura	D
10°C	1.57
15°C	1.80
20°C	2.06
25°C	2.35
30°C	2.66

La carga de oxígeno (en $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, $\text{ton} \cdot \text{año}^{-1}$, etc) que entra a un lago por los afluentes puede hallarse mediante la siguiente expresión: Caudal de entrada del afluente (Q) x la concentración de oxígeno del afluente.

El porcentaje de saturación de oxígeno (% O_2) es un concepto equivalente al de saturación relativa de oxígeno. Es el porcentaje máximo de oxígeno que puede ser disuelto en el agua a una presión y temperatura determinadas. Como incluye una corrección para altitud, permite comparar lagos localizados a diferentes altitudes.

$$\% \text{O}_2 = [\text{O}_2 \text{ observado}] \times 100 / [\text{O}_2 \text{ teórica}]$$

La concentración teórica de oxígeno es igual a $S \times f$, siendo S la solubilidad del oxígeno en agua a 760 mm de Hg (Tabla 9.4) y f el factor de corrección para altitud ($P_m/760$); P_m es la presión medida (Tabla 9.3) si no hay barómetro).

$$\% \text{O}_2 = [\text{O}_2 \text{ observado}] \times 100 / [S \times 760/P_m] = [\text{O}_2 \text{ observado}] \times 760 \times 100 / [S \times P_m] = \{ 100 \times [\text{O}_2 \text{ observado}] / S \} \times 760/P_m$$

$760/P_m$ es el factor de corrección en la tabla 9.3, que corresponde al coeficiente de solubilidad (K) de la ley de Henry. En definitiva,

$$\% \text{O}_2 = ([\text{O}_2 \text{ observado}] \times 100 \times K) / S$$

Una forma simple de calcular el porcentaje de saturación es a través de nomogramas como el mostrado en la figura 9.1. Con una regla se toma la temperatura a la cual se midió el oxígeno (línea superior) y se une con el valor en mg l^{-1} del contenido de oxígeno medido en el campo. El porcentaje de saturación respectivo se podrá leer en la línea diagonal (Figura 9.2).

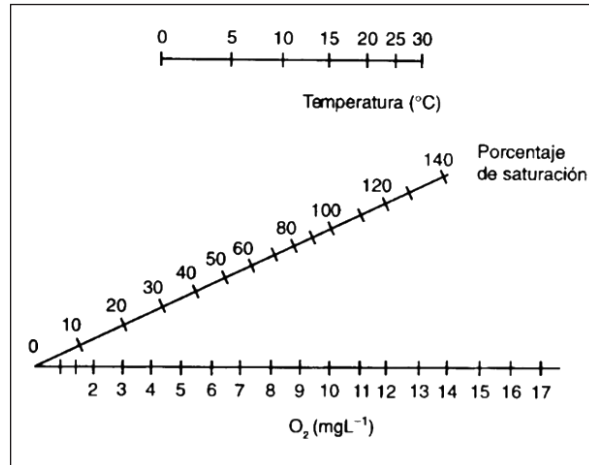


Figura 9.2. Forma de determinar el porcentaje de saturación de oxígeno a partir de la temperatura del agua y la concentración de oxígeno medida.

Fuente: Reid (1966).

Cuando el agua está sobresaturada ($\%O_2 > 100\%$), hay adición de oxígeno desde la atmósfera y pérdida hacia ella. Este fenómeno ocurre cuando las aguas superficiales son perturbadas por el viento causando, por lo tanto, una oxigenación de la columna de agua durante el periodo de circulación. En el periodo de estancamiento solo el epilimnion intercambia gases con la atmósfera. El oxígeno disponible en el hipolimnion para descomponer la materia orgánica que cae desde el epilimnion, proviene del oxígeno remanente del periodo de circulación; en el hipolimnion constantemente se remueve esta reserva.

La concentración de oxígeno en aguas profundas depende del patrón de circulación que determina que tan a menudo es renovada esta reserva de oxígeno (Lampert y Somer 1998). La concentración de esta reserva de oxígeno en el hipolimnion, puede medirse multiplicando su volumen por la concentración de oxígeno medido en él inmediatamente después del periodo de circulación.

Concentración de oxígeno en lagos tropicales

Según la ley de Vant'Hoff, un aumento de 10°C en la temperatura de las soluciones puede duplicar o triplicar la velocidad de las reacciones. Mientras que la temperatura del hipolimnion en lagos de regiones templadas oscila entre 4 y 6°C ; en regiones tropicales, estas temperaturas generalmente son superiores de 15°C . Esta mayor temperatura en esta zona del lago ocasiona descomposición de materia orgánica en fondo (consumo de oxígeno), la cual es cuatro a nueve veces más rápida que

en el hipolimnion de lagos templados. Por ello, se predice que los lagos tropicales acumulan menor materia orgánica en el fondo que los lagos de zona templada y que, en un lago tropical se presenta déficit de oxígeno independientemente del patrón térmico y del nivel de biomasa fitoplanctónica.

Por ello, por la mayor temperatura de fondo en lagos tropicales, no debe usarse la disminución de oxígeno en la columna de agua como indicador de estado trófico, porque ocurre agotamiento de este gas antes de llegar al fondo. Este mismo autor plantea que el perfil vertical de oxígeno en lagos tropicales está determinado principalmente por la alta temperatura y las características morfométricas del cuerpo de agua que favorecen o dificultan la acción del viento. En consecuencia, en los lagos tropicales ocurre estatificación química del oxígeno, independiente de la estratificación térmica (Esteves 1998), especialmente en represas en las que no se retiró la vegetación de fondo (Figura 9.3).

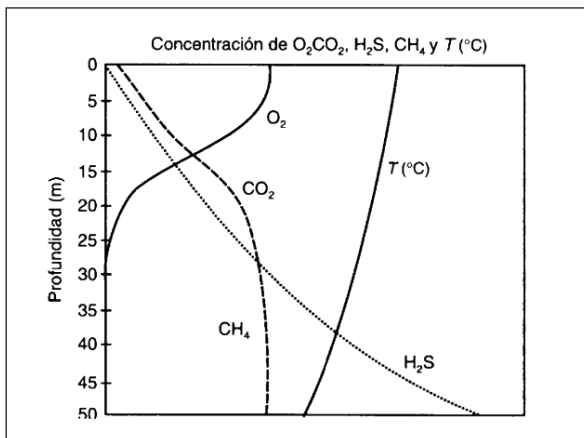


Figura 9.3. Comportamiento vertical de algunas variables químicas y de temperatura en un embalse con vegetación inundada

Variación diaria de oxígeno

Los lagos rasos, polimícticos y con población densa de macrófitas presentan mayores variaciones de oxígeno en el ciclo diario, sobre todo en las capas superficiales. En los lagos rasos, polimícticos y sin macrófitas ocurre mayor concentración de oxígeno del medio día hacia la tarde y menor en la madrugada. Los lagos más profundos y estratificados muestran mayores variaciones en el epilimnion y ocurre mayor oxígeno en la tarde y menor en la madrugada. En la zona litoral de estos lagos se presentan mayores variaciones que en la pelágica (Fig. 9.4).

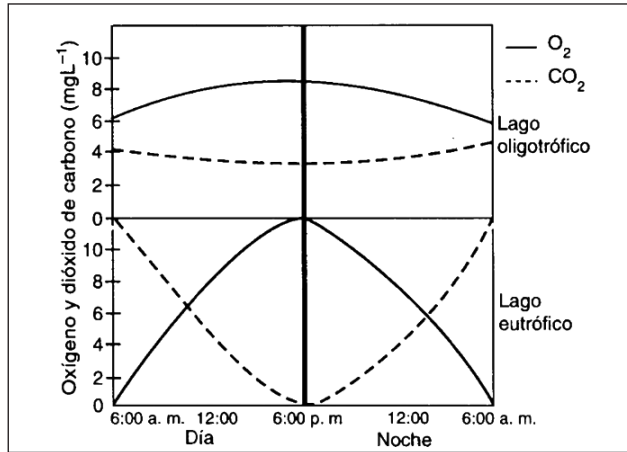


Figura 9.4. Representación idealizada de la variación del oxígeno y dióxido de carbono en el ciclo día noche en un lago oligotrófico y otro eutrófico.

Perfiles de oxígeno en un lago

Perfil *ortogrado*, el cual es característico de la oligotrofia; indica bajo consumo de oxígeno. Perfil *heterógrado*, el cual puede ser positivo o negativo. El perfil heterógrado positivo es ocasionado por aumento de la concentración de algas en el metalimnion, donde hay, en algunos casos, poca luz. Este perfil ocurre cuando la capa trofógena sobrepasa el epilimnion y alcanza el metalimnion. En esta zona existe una mayor disponibilidad de nutrientes y menor tasa de herbivoría; por lo tanto, puede concentrarse más fitoplancton estenotermo (cianobacterias principalmente) porque su tasa de renovación supera las pérdidas por sedimentación. Consecuentemente, hay un aumento de oxígeno en el metalimnion debido a la actividad fotosintética. Birge y Juday (1911) registraron concentraciones de oxígeno de $36 \text{ mgO}_2 \cdot \text{l}^{-1}$ y 400% de saturación en el metalimnion de lagos de Wisconsin.

El perfil *heterógrado* negativo se presenta cuando hay mayor descomposición y respiración en el metalimnion por acumulación de materia orgánica facilitada por la mayor densidad del agua en esta zona. También acontece por presencia de poblaciones densas de zooplancton que se sitúan en esta zona; por oxidación biogénica de CH_4 proveniente de fermentación anaeróbica en sedimentos y que asciende como burbujas hasta el metalimnion. La morfometría puede facilitar la presencia de este tipo de perfil, cuando la pendiente de la cubeta es menor a la altura del metalimnion; se produce entonces mayor contacto con el sedimento y disminución de la concentración de oxígeno metalimnético (Wetzel 2001)

Perfil *clinógrado*. Se presenta cuando ocurre una disminución progresiva de oxígeno hacia el fondo. (Fig. 9.5).

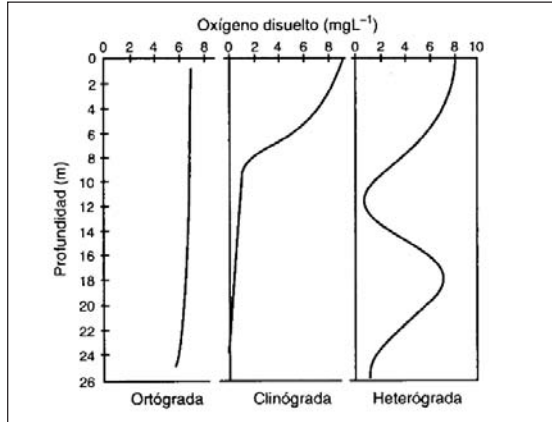


Figura 9.5. Tres tipos de perfiles de oxígeno que pueden presentars en lagos y embalses.

El perfil de oxígeno es casi siempre inverso al del CO₂; por ejemplo, en un día soleado mientras que en la zona fótica se presenta consumo de CO₂ por algas y producción de O₂, en la zona afótica ocurre lo contrario, es decir, consumo de O₂ por actividad microbiana y aumento de la concentración de CO₂.

El punto del lago donde se cruzan las curvas de oxígeno y CO₂ puede usarse como un indicador del estado trófico del cuerpo de agua. Si las curvas no se encuentran a largo del perfil o lo hacen cerca al fondo, puede hablarse de un lago oligotrófico. Si se encuentran en el tercio inferior del lago, se dice que el lago es mesotrófico. Y si cruzan en el tercio superior, es indicio de un lago eutrófico (Fig. 9.6).

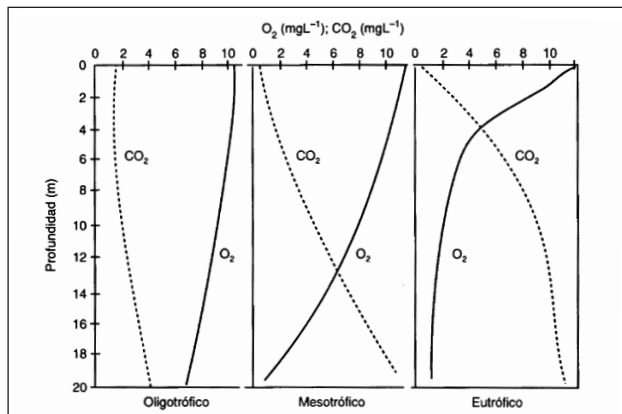


Figura 9.6. Curvas típicas de oxígeno y dióxido de carbono libre en tres lagos con diferentes concentraciones de nutrientes: oligotrófico, mesotrófico y eutrófico.

Oxígeno en lagos de zonas templadas

Durante el invierno, los lagos se sellan con una capa de hielo, lo cual aísla el agua de la atmósfera y se suspende temporalmente la fotosíntesis. Bajo estas condiciones, el oxígeno permanece en concentraciones normales en la superficie, siempre y cuando se trate de un lago oligotrófico; en el fondo, el oxígeno puede llegar a agotarse durante el invierno dependiendo de la actividad respiratoria y de descomposición en él presentes. Al llegar, con el aumento del calor, se derrite el hielo y el agua más pesada se va al fondo causando la circulación del agua. Esto hace que los nutrientes se distribuyan por todo el lago y se produzca el fenómeno del florecimiento del fitoplancton en primavera, lo cual trae como consecuencia un aumento de oxígeno en la superficie y aún en el resto de la columna de agua (figura 9.7).

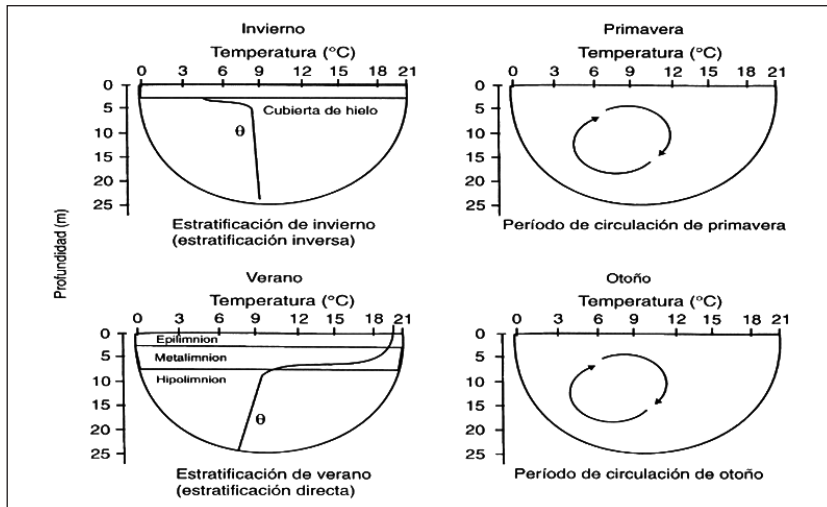


Figura 9.7. Alternancia de períodos de estratificación y mezcla en lagos dimícticos en zonas templadas.

Con el verano, ocurre un aumento de temperatura, hasta el punto en el cual el lago se estratifica con una capa de agua muy caliente en la superficie y fría en el fondo. Como no hay circulación del agua, el lago se desoxigena en la superficie por exceso de calor, y en el fondo por aumento de la descomposición de la materia orgánica. Por último, al llegar el otoño, el lago comienza nuevamente a enfriarse y cuando la temperatura del agua llega a los 4°C alcanza su máxima densidad, cayendo al fondo y causando un nuevo periodo de circulación del agua. Los nutrientes son entonces nuevamente distribuidos por todo el lago, causando el florecimiento de algas de otoño con la consecuente oxigenación del lago.

Déficits de oxígeno

En su concepción más simple el oxígeno es un indicador de la relación entre el metabolismo de la zona trofогénica y el de la zona trofолítica. De acuerdo con el estado trófico del lago, el punto encuentro de las curvas de oxígeno y el dióxido de carbono marca la llamada zona de compensación, donde se espera que la producción de oxígeno sea igual a la de CO₂. La cantidad de materia orgánica sintetizada en la zona trofогénica se sedimenta hacia la zona trofолítica donde se descompone, reflejándose en la tasa de utilización del oxígeno hipolimnético durante la estratificación de invierno y de verano en los lagos templados.

Los diferentes tipos de déficit de oxígeno que se pueden presentar en los lagos son:

1. Déficit real (DR): es el resultado de sustraer de la concentración de oxígeno teórico a una profundidad dada, la concentración de oxígeno medido a esa misma profundidad. La concentración teórica de oxígeno se halla de la misma manera que el porcentaje de saturación. Si el resultado es positivo, indica que no hay déficit de oxígeno.
2. Déficit real total (DRT): es la sumatoria del valor medio de los déficits reales de dos profundidades contiguas multiplicado por el volumen del estrato. Su expresión matemática es:

$$\Sigma G_i \times V_i = G_1 V_1 + G_2 V_2 + \dots + G_n V_n$$

G_i es la media de los déficits reales de oxígeno entre las partes inferior y superior del estrato y V_i corresponde al volumen del estrato.

3. Déficit relativo (DRe). Es lo mismo que el déficit del área hipolimnética. Se expresa mediante la resta de la concentración del oxígeno en el hipolimnion cuando el lago está estratificado y la concentración de oxígeno al final del periodo cuando el lago se mezcla.

Las bases que fundamenten este fenómeno son las siguientes:

1. Se tiene en cuenta el volumen de agua del hipolimnion. En general a mayor volumen del hipolimnion, existe mayor concentración de oxígeno disponible para usar en descomposición. En un lago somero con un menor volumen de agua en esta zona, se presentará una reducción más rápida del oxígeno.
2. Considera la materia orgánica que se sedimenta a través del plano que conforma la parte superior del hipolimnion e imagina la cantidad que pasa a través de 1 cm² promedio de ese plano (Figura 9.8.).

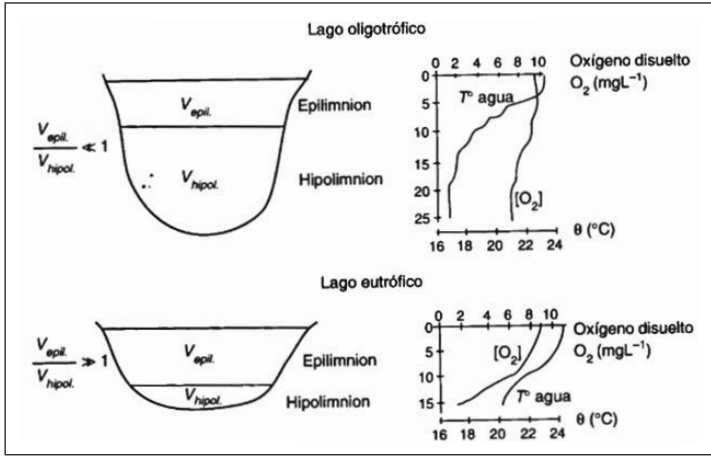


Figura 9.8. Volumen hipolimnético de oxígeno disponible para la degradación de la materia orgánica en lagos oligotróficos y eutróficos.

Fuente: Esteves (1998).

Demanda bioquímica de oxígeno

Es una medida de la concentración de oxígeno usada por los microorganismos para degradar la materia orgánica bajo condiciones aeróbicas en un periodo de cinco días y a una temperatura de 20°C. En aguas residuales domésticas al valor de DBO_5 representa en promedio 65 a 70% del total de la materia orgánica oxidable. Debe garantizarse que durante el ensayo exista suficiente oxígeno para ser usado por los microorganismos, condiciones ambientales adecuadas para el desarrollo de los mismos (nutrientes necesarios, ausencia de sustancias tóxicas, etc.), y una semilla microbiana aclimatada y en la concentración necesaria (> 1000 individuos/ml) (Figura 9.9).

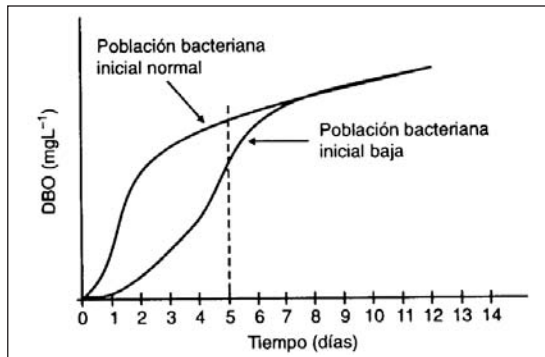


Figura 9.9. Efecto de una población bacteriana de baja densidad numérica en la DBO.

Fuente: Sawyer y McCarty (1978).

La nitrificación disminuye los valores de la DBO₅ debido a que en los cuerpos de agua con altas poblaciones de bacterias nitrificantes, ocurre una demanda adicional de oxígeno por la oxidación de cualquier compuesto de nitrógeno no oxidado previamente. En las aguas con alto contenido de algas la DBO se debe determinar al oscuro para evitar la fotosíntesis y prevenir aumento de oxígeno (Figura 9.10).

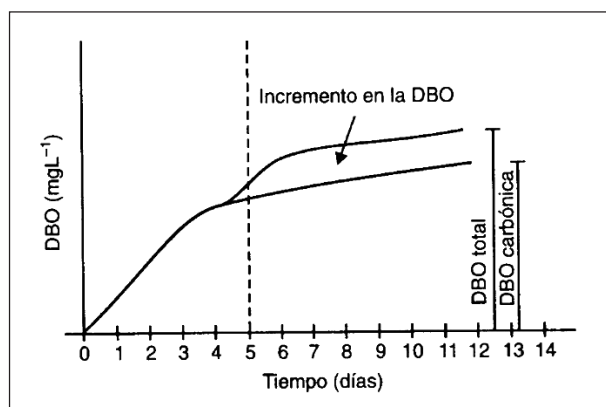
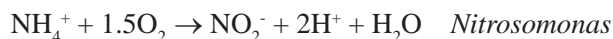


Figura 9.10. Efecto de la nitrificación en los valores de DBO.

Fuente: Sawyer y McCarty (1978).

La temperatura de incubación (20°C) debe mantenerse constante, pues de lo contrario se afectará la velocidad de las reacciones y el resultado no sería comparable.

La DBO₅ por nitrificación se denomina DBON. La causa de la misma es la hidrólisis de proteínas que produce materia no carbónica como el amonio



Globalmente, en términos de bacterias nitrificantes la reacción química se expresaría de la siguiente manera:



En ella, 1 g de NH₄⁺ expresado como N requiere 4.57 g de oxígeno. El oxígeno consumido en este proceso se denomina DBON (Sawyer y McCarty 1978).

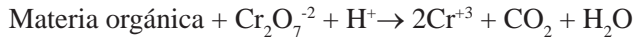
Demanda Química de Oxígeno

Es un parámetro analítico de contaminación que mide el contenido de materia orgánica en una muestra de agua mediante oxidación química. Representa el

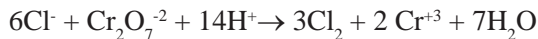
contenido de materia orgánica total de la muestra, oxidable por dicromato de potasio en solución ácida. El resultado se obtiene más rápidamente que el de la DBO₅ y no está sujeto a tantas variaciones pues, con pocas excepciones, todos los compuestos orgánicos pueden ser oxidados hasta CO₂ y agua por la acción de agentes oxidantes fuertes bajo condiciones ácidas.

Durante la determinación de la DQO la materia orgánica se convierte en dióxido de carbono y agua sin importar que tan asimilable biológicamente sea la sustancia. Por ejemplo, la glucosa y la lignina son oxidadas completamente. Como resultado, los valores de DQO son mayores que los valores de DBO₅ y la diferencia puede ser mucho mayor cuando se presentan cantidades significativas de materia orgánica resistente o refractaria, como ocurre en el caso de los desechos de pulpa de madera debido a su alto contenido de lignina.

La oxidación de la materia orgánica se lleva a cabo mediante ebullición de la muestra en una mezcla de H₂SO₄ y un exceso de dicromato de Potasio estándar.



Los cloruros son la interferencia más importante en las aguas residuales, pues introducen un exceso en el valor de DQO obtenido.



Si la concentración de la materia químicamente oxidable es mayor que la concentración de materia oxidable biológicamente, entonces la DQO es mayor que la DBO₅. En las aguas residuales domésticas la relación DQO/DBO₅ da un valor de 2. En efluentes de plantas de tratamiento el valor es de 3. En residuos de destilerías o en plantas de refinación la concentración de materia oxidable biológicamente es bastante alta; por ello, la DBO₅ es mayor que la DQO.

Tanto la DBO₅ como la DQO permiten determinar las condiciones de biodegradabilidad y el contenido de sustancias tóxicas en una muestra, así como la eficiencia de las plantas de tratamiento (Sawyer y McCarty, 1978; Romero, 1996).

Demanda bentónica de oxígeno

Es el consumo de oxígeno necesario para estabilizar la materia orgánica contenida en los sedimentos e involucra procesos aeróbicos y anaeróbicos. Esta estabilización ocurre casi toda en condiciones anaeróbicas, por la difícil penetración de oxígeno al sedimento y por ausencia de productores primarios.

En cada zona no hay consumo de oxígeno libre, sino de aquel contenido en los compuestos presentes como CO₂, SO₄, etc. Esta respiración anaeróbica tiene

como subproducto materia orgánica reducida y algunos minerales que pueden transportarse por difusión hacia la lámina de agua y causar una demanda adicional de oxígeno.

Sin embargo en la capa superior, del sedimento hay oxígeno libre proveniente de la interfase agua-lodo; en ella este oxígeno es consumido por microorganismos como ferrobacterias que usan compuestos disponibles en el sedimento (hierro ferroso minerales metálicos sulfurados) como fuente de energía y liberan sustancias que al entrar en contacto con el agua sobrenadante reaccionan con el oxígeno presente. Los subproductos parciales de la descomposición anaerobia (nutrientes como amonio y fosfatos) que provocan una carga interna que puede afectar la calidad del agua. Estos se disuelven, atraviesan la capa de sedimento y pasan a la masa líquida, demandando oxígeno libre, aumentan la DBO en el agua y ocasionan un consumo de oxígeno adicional (Villegas, 1997; Sperling, 2000). La demanda de oxígeno de este conjunto de factores descritos, es a lo que se denomina *demanda bentónica-DB* (Sperling, 2000). Los factores más significativos que afectan la DB son:

Los *macroinvertebrados bentónicos*: que mezclan constantemente las capas superiores del sedimento (*bioturbación*), lo puede llegar a aumentar el área superficial efectiva sobre la cual ocurre la demanda y transporte de sustancias orgánicas. Sin embargo, para algunos los procesos de bioturbación en la capa anóxica de sedimentos son tan lentos, que no alcanzan a afectar de forma significativa la DB total.

La profundidad: se ha encontrado que la DB a profundidades de lodos mayores que 10cm es independiente de la profundidad. Igualmente se reporta que mientras más compacto el lodo, menor es la influencia de DB. Con base en estas observaciones los investigadores recomiendan que las pruebas de laboratorio para establecer la DB, y aún las realizadas *in situ*, tengan en cuenta profundidades hasta de 10 cm en la capa de sedimento. Recientes investigaciones llevadas a cabo con microelectrodos han mostrado que el mayor porcentaje de DB, se presenta en los primeros milímetros de la capa de sedimentos.

La concentración de oxígeno: se ha considerado generalmente que la DB es independiente de la concentración de oxígeno en la columna de agua cuando está en un rango de 8 mgL⁻¹. Se ha demostrado que la tasa de consumo de oxígeno del sedimento varía poco con el aumento de la concentración de oxígeno a amplitudes entre 2 y 7,5 mgL⁻¹.

La tasa de consumo de oxígeno decrece con la disminución de OD en el agua sobrenadante. Dada la relación entre la temperatura y la concentración de oxígeno,

se reconoce que un incremento de ella desencadena un aumento de las tasas de respiración bacterianas y, con ello, un ascenso en las tasas de DB.

El contenido de materia orgánica: es necesario considerar este efecto dado que es difícil evaluar la DB sin considerar el sinérgismo existente entre la DQO y la respiración biológica. Para diferenciar la DB por respiración biológica y demanda química, se han empleado inhibidores bacterianos. De esta forma se logra conocer la demanda por respiración biológica (Figura 9.11).

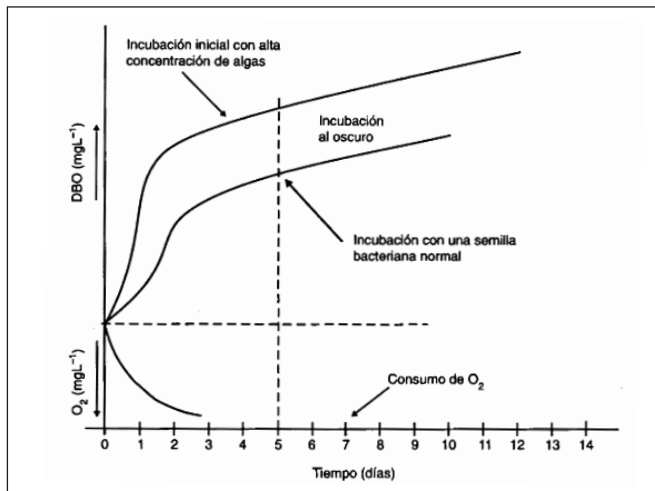


Figura 9.11. Efecto de la concentración de algas en la DBO.

Fuente: Sawyer y McCarty (1978).

La resuspensión de sedimentos: en general al aumentar la resuspensión de sedimentos por mezcla o remoción mecánica la DB. En lagos rasos o zonas de poca profundidad o ríos donde la luz llega hasta el fondo, la actividad fotosintética puede afectar la DB.

El sistema carbono inorgánico disuelto, alcalinidad y pH

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

La forma principal del Carbono Inorgánico Disuelto (CID) es el CO_2 . La proporción atmosférica del mismo varía entre 0.027% y 0.044%. Para cálculos generales se usa un valor de 0.0331% (Cole 1993). Según Carmouze (1994), por representar el mejor precursor de la fotosíntesis y el producto final de la degradación de materia orgánica, se considera como el mejor indicador para determinar el metabolismo del ecosistema.

El CO_2 juega un papel preponderante en el equilibrio interno y en la regulación de la composición de las aguas dulce. Según Margalef (1983) define 1) la concentración de carbono inorgánico disponible para productores primarios, 2) la forma y la cantidad de metales alcalino-terreos en solución, y 3) se relaciona con el pH y con la reserva alcalina.

Las fuentes primarias de CO_2 son la lluvia, la atmósfera, las aguas subterráneas, la descomposición y la respiración de organismos. Las aguas hipolimnéticas y subterráneas presentan altas concentraciones de CO_2 que no están libres para escapar a la atmósfera (Sawyer y McCarty 1978).

El coeficiente de solubilidad del CO_2 en el agua es mucho mayor que el del oxígeno y el nitrógeno, 200 veces más soluble que el oxígeno. El coeficiente de transporte del CO_2 a través de la frontera aire-agua varía dependiendo de la condición del agua, así: en agua bien mezclada es de 0.0023 cm/s, cuando hay viento fuerte que aumenta la superficie de contacto con el aire es de 0.01 cm/s, y en días calmados de 0.001 cm/s (Bohr 1899).

Aunque el contacto con el aire es importante para la economía del CO_2 , en vista del gran almacenamiento de HCO_3^- que la mayoría de las aguas contienen, este contacto no juega un papel tan importante en la economía de CO_2 como sí lo es para el oxígeno en los estratos superiores (Ruttner, 1952) (Tabla 10.1).

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groidan@une.net.co

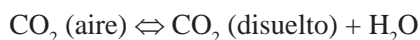
2 Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

Tabla 10.1. Factores para calcular la solubilidad del CO₂ en agua a diferentes temperaturas de acuerdo a la ley de Henry (C = kp) en agua destilada.

<i>Temperatura</i>	<i>K (mg/L)</i>	<i>K (mmol/L)</i>	<i>K (ml/L)</i>
0	3347	76.07	1713
5	2782	63.24	1424
10	2319	52.70	1194
15	1979	44.98	1019
20	1689	38.29	878
25	1430	32.50	759
30	1250	28.41	665
35	1106	25.14	592
40	970	22.05	519

El CO₂ se disuelve en el agua en cantidad proporcional a su presión parcial (Margalef 1983). En la fórmula C = kp, p disminuye con la altura y la disminución de la presión absoluta, y k aumenta con la altitud, pero disminuye con la temperatura. Por ejemplo: a 20°C, y considerando un valor para p de 0.03%, C será igual a 1 689 x 0.0003, equivalente a 0.507 mgCO₂/L; si p varía a 0.044%, entonces C tomará un valor de 1 689 x 0.00044 = 0.743 mgCO₂/L.

Generalmente, el CO₂ se encuentra combinado, pues el agua reacciona fácilmente con él, lo cual puede observarse en la siguiente ecuación:

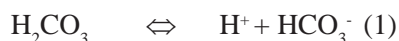


Sin embargo, solo una pequeña parte del CO₂ se combina con el agua, el resto permanece como gas disuelto. Luego se hidrata y se convierte lentamente en H₂CO₃ en un tiempo medio de 15 minutos.



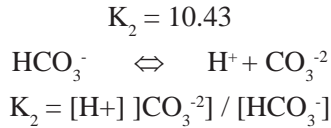
Debido a lo anterior, el pH del agua destilada y el del agua lluvia, aún en regiones no contaminadas, es levemente ácido. El H₂CO₃ es un ácido débil que se disocia rápidamente, y por ello, se encuentra parcialmente ionizado (al contrario de los débiles, los ácidos fuertes se ionizan por completo en soluciones diluidas):

$$K_1 = 6.43$$



$$K_1 = [\text{H}^+] [\text{HCO}_3^-] / [\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{CO}_3]$$

En (1) solo una pequeña parte del H_2CO_3 se ioniza comparada con la cantidad de CO_2 que se difunde en el agua a partir del aire. Por la dificultad de conocer la concentración de H_2CO_3 se adopta un valor de “ CO_2 total”, o sea $CO_2 + H_2CO_3$, y se escribe, a veces, K_1' en lugar de K_1 . Además, debido a que se estima que la mitad o algo menos del 1% del carbono disuelto está en forma de ácido, en las expresiones de equilibrio se usa también CO_2 (gas) + H_2CO_3 (Margalef 1983). Posteriormente ocurre una segunda disociación:



Los valores de pK_1 y pK_2 citados para las dos disociaciones son a 15°C. De lo anterior, se deduce que el CID en el agua puede ocurrir en tres formas: CO_2 libre ($CO_2 + H_2CO_3$), HCO_3^- y CO_3^{2-} . La sumatoria de las formas de CID es igual al CO_2 total, representado también como CI_{total} o ΣCO_2 . En definitiva $\Sigma CO_2 = CO_2$ libre + $H_2CO_3 + HCO_3^- + CO_3^{2-}$.

Dependiendo del pH de la solución predomina una u otra de las formas del CID (Figuras 10.1 y 10.2).

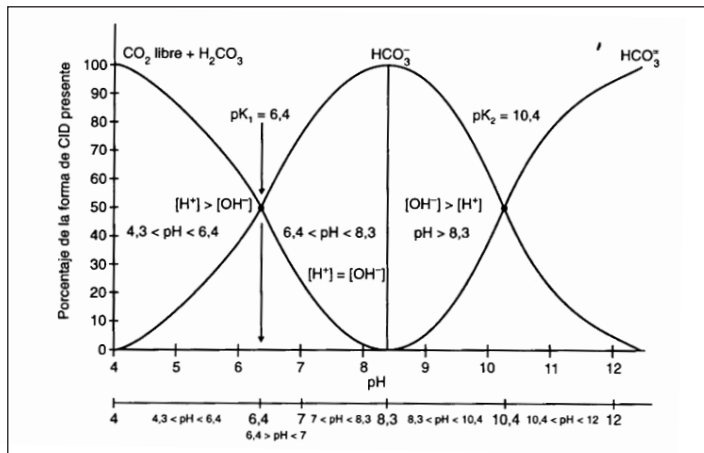


Figura 10.1. Variación del porcentaje de las formas de CID frente a los cambios de pH.

Fuente: modificada de Sawyer y McCarty (1978).

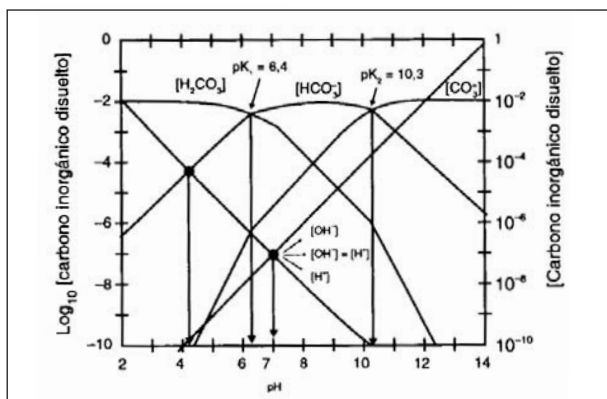


Figura 10.2. Variación de las formas del CID y las concentraciones de H⁺ y OH⁻ en respuesta a los cambios de pH.

Fuente: modificada de Sawyer y McCarty (1978).

Los valores de k_1 y k_2 dependen de la temperatura y del pH (Tabla 10.2).

Tabla 10.2. Valores de pK_1 y pK_2 en función de los cambios de temperatura

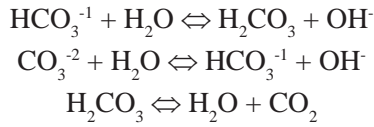
Temperatura	$K_1 \times 10^{-7}$	pK_1	$K_2 \times 10^{-7}$	pK_2
0	2.65	6.576	2.36	10.625
5	3.04	6.517	2.77	10.557
10	3.43	6.464	3.24	10.490
15	3.80	6.419	3.71	10.430
20	4.15	6.381	4.20	10.377
25	4.45	6.352	4.69	10.329
30	4.85	6.327	5.13	10.290
35	4.91	6.309	5.62	10.250
40	5.06	6.296	6.03	10.220

La expresión $p(x)$ es una notación útil en química para expresar números pequeños tales como las concentraciones iónicas o las constantes de disociación de soluciones ácidas y bases débiles.

$$p(x) = -\log_{10}(x)$$

En la fórmula anterior, x representa la concentración de una sustancia química dada, una constante de equilibrio, etc. Por ejemplo, en la tabla 2, un valor de K_1 de 2.65×10^{-7} al convertirlo en $p(K_1)$ sería igual a $-\log_{10}(2.65 \times 10^{-7}) = -(6.576) = 6.576$.

Una vez establecido el equilibrio, los iones HCO_3^{-1} y CO_3^{-2} se disocian:



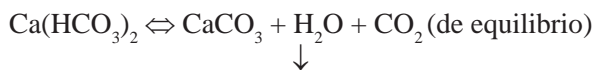
Los OH^- resultantes de la disociación del bicarbonato y del carbonato ocasionan un aumento alcalinidad en aguas de lagos con altas concentraciones de carbonatos derivadas del agua superficial y subterránea de la cuenca de drenaje (Wetzel 1981).

El CO_2 agresivo

Como ya se mencionó, el CO_2 entra en combinación con el agua lluvia para formar H_2CO_3 que pasa a $\text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$. Esta agua percola a través del suelo y se combina con aire atrapado en la capa de humus, el cual es apreciablemente más rico en CO_2 que la atmósfera, ya que por la respiración de raíces y microorganismos se enriquece en este gas. El H_2O incorpora más CO_2 a medida que se escurre en proporción al tiempo que se demora pasando a través del suelo. Al llegar a los estratos más profundos del suelo entra en contacto con piedra caliza o rocas calcáreas; se solubiliza a calcita en presencia de H_2CO_3 y forma $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, el cual es relativamente soluble en agua:



No todo el CO_2 de las aguas que percolan es usado para la solución de la calcita, es decir, no todo se combina con el CaCO_3 para formar $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$. Para que $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ sea estable, se requiere una cantidad de CO_2 que debe permanecer libre, no combinada como $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ en la solución. Este es llamado CO_2 de equilibrio, que no es capaz de disolver más CaCO_3 pues para ello se requiere una cantidad en exceso del CO_2 de equilibrio que se llama CO_2 agresivo (Ruttner 1952, Wetzel 1981).



(No disuelve más CaCO_3 hasta $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$; el agresivo sí).

La cantidad extra de CO_2 requerida para mantener la estabilidad del $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ en solución, aumenta rápidamente al incrementarse el contenido de HCO_3^- de las aguas a partir del carbonato.

El efecto del CO_2 agresivo es el de disolver más CaCO_3 para producir $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ que constituye una reserva de HCO_3^{-1} (Ruttner 1952, Wetzel 1981). La reacción procederá hacia la izquierda hasta alcanzar de nuevo el equilibrio.



Si en la reacción anterior se pierde parte del CO_2 necesario para que se mantenga el equilibrio, se precipitará el CaCO_3 , es decir no pasa a $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, hasta que éste se restablezca mediante la formación de CO_2 :



Pero, si hay CO_2 agresivo, no hay precipitación. El CO_2 agresivo necesario para mantener en solución grandes cantidades de HCO_3^- puede perderse por diversas causas. Una de ellas, se refiere a que las macrófitas sumergidas en ciertos ríos y lagos muestran densas incrustaciones de CaCO_3 que precipita debido al uso fotosintético del CO_2 agresivo por las macrófitas y las algas epífitas.

Medición de las formas del CID

La forma más simple de medir el CO_2 libre presente en el agua es a través del método de la fenoltaleína, la cual tiene sus limitaciones en aguas turbias pues el color rosado que debe desarrollarse, no puede apreciarse bajo estas circunstancias. Debido a lo anterior, se han propuesto varios métodos para calcular valores de CO_2 libre en el agua, partiendo del conocimiento previo del pH y la alcalinidad. Cole (1983) presenta algunos de estos métodos, los cuales se basan en la interpolación de gráficas o usando factores de multiplicación obtenidos de acuerdo con el valor del pH. La figura 10.3 representa en la abscisa los valores de pH y los valores de CO_2 libre en mgL^{-1} en la ordenada; esto en una escala semilogarítmica. Así por ejemplo, si se tiene una alcalinidad de 30 mgL^{-1} y un pH de 7, el valor de CO_2 libre será aproximadamente de 6 mgL^{-1} . Usando una regla se obtiene la interpolación de estos datos (Figura 10.3).

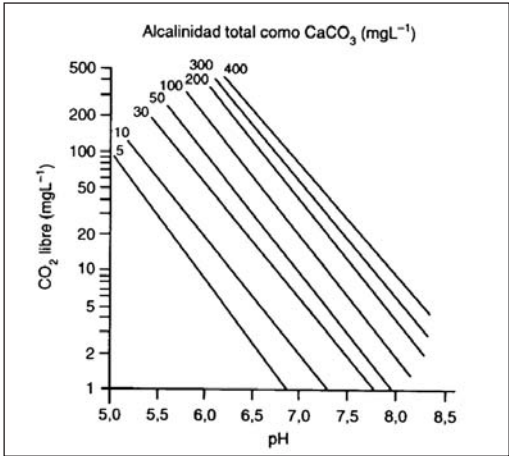


Figura 10.3. Método para calcular el CO_2 libre partiendo de la alcalinidad y el pH. Fuente: Moore (1939).

Rainwater y Thatcher (1960) presentan una tabla basada en la relación existente entre el pH, la alcalinidad, la cual permite obtener datos de CO_2 libre con rangos de pH entre 6 y 9. Si, por ejemplo, se tiene una alcalinidad de 30 mg l^{-1} y un pH de 7, el cálculo sería de la siguiente manera: se multiplica la alcalinidad por 0.194 que es el factor para un pH de 7, lo que resulta en 5.82 mg l^{-1} que es un valor aproximado a 6, el mismo que se puede leer por interpolación en la figura 10.3. Es importante anotar que como estos cálculos dependen de los valores de pH y alcalinidad, su confiabilidad dependerá a su vez de la precisión con que estos se hayan realizado (Tabla 10.3).

Tabla 10.3. Factores para calcular el CO_2 con valores de pH.

<i>pH</i>	<i>Factor</i>	<i>pH</i>	<i>Factor</i>
6,0	1,937	7,5	0,061
6,1	1,539	7,6	0,049
6,2	1,223	7,7	0,039
6,3	0,970	7,8	0,031
6,4	0,772	7,9	0,024
6,5	0,613	8,0	0,019
6,6	0,486	8,1	0,015
6,7	0,386	8,2	0,012
6,8	0,307	8,3	0,010
6,9	0,244	8,4	0,008
7,0	0,194	8,5	0,006
7,1	0,154	8,6	0,005
7,2	0,122	8,7	0,004
7,3	0,097	8,8	0,003
7,4	0,077	8,9	0,002

Fuente: Rainwater y Thatcher (1960).

Valores más precisos tanto de CO_2 libre como de las demás formas del CID en el agua pueden calcularse utilizando la metodología propuesta en MacKereth et al. (1978). De acuerdo con estos autores, los cálculos se efectúan a partir de la conductividad, alcalinidad y temperatura, mediante los siguientes pasos:

Calcular los valores de pK_1 , pK_2 y pK_w para distintas temperaturas (Tabla 10.4)

Tabla 10.4. Valores de pK_w para distintas temperaturas.

Temperatura	pK_w
0	14.94
5	14.73
10	14.53
15	14.35
20	14.17
25	14.00
30	13.83
35	13.68

Ajustar los valores obtenidos de pK_1 , pK_2 y pK_w a partir de las siguientes ecuaciones:

$$pk_1 = (3404.71/T) + 0.03279T - 14.84$$

$$pk_2 = (2902.39/T) + 0.02379T - 6.50$$

$$pK_w = (4470.99/T) + 0.01706T - 6.09$$

T = temperatura absoluta en °K = (°C + 273.16)

A partir de la conductividad corregir los valores anteriores De esta forma se calculan pK_1' , pK_2' y pK_w' (Tabla 10.5).

Tabla 10.5. Factores para corregir los valores de pK_1 , pK_2 y pK_w y obtener pK_1' , pK_2' y pK_w'

Conductividad (K_{25} , $\mu S/cm$)	≈ 70	≈ 400	≈ 1000	≈ 5000
$pK_1' = pK_1$ menos	0.02	0.03	0.05	0.09
$pk_2' = pK_2$ menos	0.05	0.10	0.14	0.27
$pK_w' = pK_w$ menos	0.02	0.03	0.05	0.09

Calcular las razones r_1 y r_2 que se refieren a las concentraciones molares de CO_2 , HCO_3^- y CO_3^{2-} .

$$r_1 = [CO_2 \text{ libre}] / [HCO_3^-] = \text{antilog}(pk_1' - pH) = 10^{(pk_1' - pH)}$$

$$r_2 = [CO_3^{2-}] / [HCO_3^-] = \text{antilog}(pH - pK_2') = 10^{(pH - pK_2')}$$

Si los cálculos se hacen considerando la titulación de alcalinidad (en $mEq.l^{-1}$) y el pH, entonces:

$$\text{Estime la alcalinidad por carbonatos (A')} \text{ como: } A' = A - [OH^-]$$

$$[OH^-] = \text{concentración de } OH^- \text{ en } mEq.l^{-1} = \text{antilog}(pH - pK_w' + 3) = 10^{(pH - pK_w' + 3)}$$

Esta concentración es despreciable a valores de $\text{pH} < 9$.

- b. Usando los valores de r_1 y r_2 , calcular los factores f apropiados para la forma de CID requerida, así:

$$f_1 \text{ (factor para CO}_2 \text{ total)} = 1 + r_1 + r_2/(1 + 2r_2)$$

$$f_2 \text{ (factor para CO}_2 \text{ libre)} = r_1/(1 + 2r_2)$$

$$f_3 \text{ (factor para HCO}_3^-) = 1/(1 + 2r_2)$$

$$f_4 \text{ (factor para CO}_3^{2-}) = r_2/(1 + 2r_2)$$

Obtener la concentración de la forma de CID requerida (en mmol.l^{-1}) multiplicando la alcalinidad (bien sea A o A' , según el valor del pH) por el factor apropiado.

Por ejemplo, un lago presenta las siguientes características: temperatura de 28°C , pH de 8.35, conductividad de $2\,800\ \mu\text{Scm}^{-1}$ y alcalinidad de $50\ \text{mEq.l}^{-1}$. A partir de estos datos, calcular las concentraciones de las diferentes formas de CID presentes.

- Calcular pK_1 , pK_2 y pK_w de la tabla 2

$$\text{pK}_1 = 6.33, \quad \text{pK}_2 = 10.29, \quad \text{pK}_w = 13.83$$

- Corregir pK_1 , pK_2 y pK_w $T = 28 + 273.16 = 301.16$ $\text{pK}_1 = (3404.71/301.16) + 0.03279 \times 301.16 - 14.84 = 11.3 + 9.87 - 14.84 = 6.33$ $\text{pK}_2 = (2902.39/301.16) + 0.02379 \times 301.16 - 6.50 = 9.64 + 7.16 - 6.50 = 10.3$ $\text{pK}_w = (4470.99/301.16) + 0.01706 \times 301.16 - 6.09 = 14.85 + 5.14 - 6.09 = 13.9$

- Encontrar pK'_1 , pK'_2 y pK'_w

$$\text{pK}'_1 = 6.33 - 0.09 = 6.24$$

$$\text{pK}'_2 = 10.3 - 0.27 = 10.03$$

$$\text{pK}'_w = 13.9 - 0.09 = 13.81$$

- Calcular $r_1 = 10^{(\text{pK}'_1 - \text{pH})} = 10^{(6.24 - 8.35)} = 10^{-2.11} = 7.76 \times 10^{-3}$

- Calcular $r_2 = 10^{(\text{pH} - \text{pK}'_2)} = 10^{(8.35 - 10.03)} = 10^{-1.68} = 0.02$

- Calcular los factores f

$$1 + 2r_2 = 1 + 0.02 = 1.02$$

$$f_1 = (1 + 7.76 \times 10^{-3})/1.02 = 1.00776/1.02 = 0.988$$

$$f_2 = 0.00776/1.02 = 0.0076$$

$$f_3 = 1/1.02 = 0.98$$

$$f_4 = 0.02/1.02 = 0.0196$$

- *Calcular* las concentraciones de las formas de CID: A x factor

$$\text{CO}_2 \text{ total} = 50 \times 0.988 = 49.4 \text{ mmol/L}$$

$$\text{CO}_2 \text{ libre} = 50 \times 0.0076 = 0.38 \text{ mmol/L}$$

$$\text{HCO}_3^- = 50 \times 0.98 = 49.0 \text{ mmol/L}$$

$$\text{CO}_3^{2-} = 50 \times 0.0196 = 0.98$$

Se pueden establecer porcentajes de cada forma respecto al CO_2 total así:

- $\text{CO}_2 \text{ libre} \times 100/\text{CO}_2 \text{ total} = 0.38 \times 100/49.4 = 0.769\%$
- $\text{HCO}_3^-/\text{CO}_2 \text{ total} = 49 \times 100/49.4 = 99.19\%$
- $\text{CO}_3^{2-}/\text{CO}_2 \text{ total} = 0.98 \times 100/49.4 = 1.98\%$

Si los cálculos de las diferentes formas de CID se obtienen en mg.l^{-1} , al sumarlos el resultado no será igual al obtenido para el CO_2 total. Lo anterior debido a los diferentes pesos moleculares de cada una de las formas del CID.

El pH

Debido a que el pH está íntimamente relacionado con los cambios de acidez y basicidad y con la alcalinidad, se considera conveniente discutir inicialmente las bases de este concepto. La abreviatura pH representa el “potencial de hidrogeniones (H^+)” e indica la concentración de estos iones en el agua. La notación pH expresa la intensidad de la condición ácida o básica de una solución. Expresa además la actividad del ión hidrógeno y se relaciona ampliamente con la acidez y la alcalinidad.

La *p* del pH se refiere al poder (potencial) de actividad del H^+ . Por tanto, en una reacción ácida, la mayor actividad del H^+ provoca un aumento del potencial desde la neutralidad (10^{-7} o $\text{pH} = 7$) hasta, por ejemplo, 10^{-4} ($\text{pH} = 4$). En reacciones de pH más básico, la actividad del H^+ disminuye desde la neutralidad hasta, por ejemplo, 10^{-10} ($\text{pH} = 10$) (Wetzel 1981).

El pH se define como el logaritmo en base 10 del recíproco de la molaridad de los hidrogeniones y se expresa matemáticamente como:

$$\text{pH} = \log_{10} \frac{1}{[\text{H}^+]}$$

También, el pH puede definirse como el logaritmo negativo de la concentración de hidrogeniones en moles l⁻¹ y se expresa como:

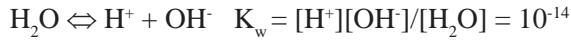
$$\text{pH} = -\log_{10} [\text{H}^+]$$

En un litro de agua pura hay 0.0000001 o sea 10^{-7} moles de H^+ . Por lo tanto, el pH del agua pura a este valor es de 7 o neutro. Aplicando la fórmula arriba presentada tenemos lo siguiente:

$$pH = \log_{10} 10^{-7} = \log_{10} \frac{1}{10^{-7}} = 7$$

La tabla 10.6 muestra la relación entre el pH y la normalidad de la acidez

La constante de ionización del agua pura se expresa como:



Para agua pura a 25°C

$$pK_w = -\log_{10} K_w = -\log_{10} 10^{-14} = -(-14) = 14$$

Tabla 10.6. Relación entre el pH y la normalidad de la acidez

<i>pH</i>	<i>Moles L⁻⁷</i>
<i>(normalidad de la acidéz)</i>	
0	10^1
1	10^{-1}
2	10^{-2}
3	10^{-3}
4	10^{-4}
5	10^{-5}
6	10^{-6}
7	10^{-7}
8	10^{-8}
9	10^{-9}
10	10^{-10}
11	10^{-11}
12	10^{-12}
13	10^{-13}
14	10^{-14}

El valor de K_w varía con la temperatura, así: a 0°C y 1 atmósfera es de $10^{-14.9435}$, mientras que a 30°C y 1 atmósfera será de $10^{-14.8330}$.

En el agua completamente pura, la relación del número de H^+ y de OH^- es de 1.0, siendo, por lo tanto, la relación en general de carácter neutro, o sea, a una concentración de 10^{-7} expresada como moles l^{-1} . En una solución neutra, el número de H^+ es igual al de OH^- , pero las masas difieren. Así, por ejemplo, por cada tonelada métrica de moléculas de agua no disociada, habrá 0.1 mg de H^+ y 1.4 mg de OH^- (Cole 1983).

$$[\text{H}^+] = [\text{OH}^-] = 10^{-7} \text{ a } 25^\circ\text{C}, \text{pH} = -\log_{10} 10^{-7} = -(-7) = 7.$$

Las concentraciones de H^+ y OH^- en las ecuaciones anteriores, se expresan en átomo-gramos por litro ($1 \text{ at-g l}^{-1} = 1.008 \text{ g}$).

Al agregar ácido al agua se aumenta la concentración de H^+ y, como consecuencia, disminuye la concentración de OH^- en concordancia con la constante de disociación; por ejemplo, al añadir ácido para aumentar la $[\text{H}^+]$ a 10^{-4} , la $[\text{OH}^-]$ debe disminuir a 10^{-10} , en concordancia con lo expresado a continuación:

$$[\text{OH}^-][\text{H}^+] = 10^{-14} \quad [\text{OH}^-] = 10^{-14}/[\text{H}^+] = 10^{-14}/10^{-4} = 10^{-14+4} = 10^{-10}$$

Igual sucede al añadir una base al agua para aumentar la concentración de OH^-

Nunca la $[\text{OH}^-]$ o la $[\text{H}^+]$ será reducida a cero por muy ácida o básica que sea la solución (Cole 1983).

En ecosistemas con pH menores que 3, se aumentan las concentraciones de ácidos orgánicos disueltos, de H_2SO_4 , HNO_3 , y ácido oxálico, además del H_2CO_3 que se forma por acción de los microorganismos acuáticos. Cuando estos ácidos se disocian, se aumenta la $[\text{H}^+]$ y disminuye el pH (Cole 1983). Lagos y lagunas con pH ácido se encuentran en regiones volcánicas. Ecosistemas con pH alto (> 9) se hallan en regiones con balance hídrico negativo (precipitación $<$ evaporación), en regiones donde los ecosistemas acuáticos son influenciados por el mar (reciben grandes cantidades de CO_3^{-2} y HCO_3^-), y en regiones ricas en Ca^{+2} (cársticas) (Cole 1983).

Los valores de pH no pueden promediarse aritméticamente (Wetzel 1981). Para estimar un valor medio: 1) se deben obtener los antilogaritmos de cada valor de pH, 2) sacar el promedio de los antilogaritmos, y 3) obtener el logaritmo de este promedio. Este es el valor del pH medio.

Por ejemplo: obtener el valor medio del pH tomado a tres profundidades. Los valores obtenidos en cada profundidad son: superficie = 7.5, 1.0 m = 7.1, y 10.0 m = 6.5.

Calcular los antilogaritmos: $\text{pH} = -\log_{10}[\text{H}^+]$, $\text{antilog}[\text{H}^+] = 10^{-\text{pH}}$

En la superficie = $10^{-7.5} = 3.16 \times 10^{-8}$

A 1.0 m = $10^{-7.1} = 7.94 \times 10^{-8}$

A 10.0 m = $10^{-6.5} = 3.16 \times 10^{-7}$

Promediar los antilogaritmos: $(3.16 \times 10^{-8} + 7.94 \times 10^{-8} + 3.16 \times 10^{-7}) / 3 = 1.42 \times 10^{-7}$

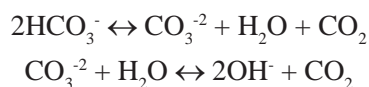
Obtener el valor del pH medio: $-\log_{10}(1.42 \times 10^{-7}) = 6.85$ que es un valor bien diferente del pH medio obtenido si se hubiese sacado sumando $(7.5 + 7.1 + 6.5)/3 = 7.03$

Los valores de pH de la mayoría de los lagos están entre 6 y 9, siendo la mayor parte del tipo ‘bicarbonatado’, es decir, contienen cantidades variables de carbonatos y están regulados por el sistema tampón CO_2 - HCO_3^- - CO_3^{2-} . Como el pH del agua puede ser modificado por actividad biológica o por intercambio del CO_2 con el aire, deben evitarse largo intervalos (que excedan unas pocas horas) entre la toma de la muestra y la medición del pH (MacKereth et al. 1978).

Las muestras a ser medidas inmediata o posteriormente, deben ser obtenidas en recipientes llenos completamente. Para estimaciones precisas, debe dejarse llenar el recipiente y permitir que su contenido sea intercambiado siquiera una vez por salida sin burbujeo, antes de medir el pH (MacKereth et al. 1978). En aguas muy ácidas ($\text{pH} < 5$), la alcalinidad llega a cero y es sustituida por la acidez debida al ácido libre. En estas condiciones, el H^+ es el mayor ión y la $[\text{H}^+]$ se calcula a partir del pH como antilog(-pH) en mol l^{-1} o eq l^{-1} . En menor grado, esto puede aplicarse al ión OH^- en aguas muy alcalinas; su concentración (en mol l^{-1} o eq l^{-1}) se calcula como antilog($\text{pH} - \text{pK}'_w$) (MacKereth, et al. 1978).

Como el pH depende de la temperatura de la muestra, en trabajos precisos se debe reportar la temperatura a la cual fue medido. Donde, como es usual, el principal sistema buffer proviene del sistema bicarbonato-carbonato, se espera que el pH disminuya aproximadamente 0.01 unidades por 1°C de aumento de la temperatura. De esta manera, las medidas en un laboratorio a 25°C darán aproximadamente 0.2 unidades de pH por debajo de aquellas medidas en el campo en un río o en un lago frío (a 5°C). Esta dependencia de la temperatura es más marcada en aguas ácidas ($\text{pH} < 5$) o básicas ($\text{p} > 9$) en las que las concentraciones de $[\text{H}^+]$ y $[\text{OH}^-]$ son apreciables (McKereth et al. 1978).

Las algas remueven CO_2 para su actividad fotosintética y, como consecuencia el pH aumenta. Igual sucede cuando se remueve el CO_2 por aireación: el pH cambia a valores entre 8 y 9 en aguas de alcalinidad moderada. Al incrementarse el pH las formas de alcalinidad cambian y el CO_2 puede ser extraído por las algas de las formas combinadas del carbono (HCO_3^- y CO_3^{2-}):



En definitiva, la remoción del CO_2 por las algas tiende a causar cambios en las formas de alcalinidad presentes, desde bicarbonato a carbonato, y de carbonato

para hidróxido. Durante estos cambios la alcalinidad permanece constante y las algas pueden continuar extrayendo CO₂ del agua hasta alcanzar un pH alto, generalmente en un rango entre 10 y 11 (Sawyer y McCarthy 1978) (Figura 10.4).

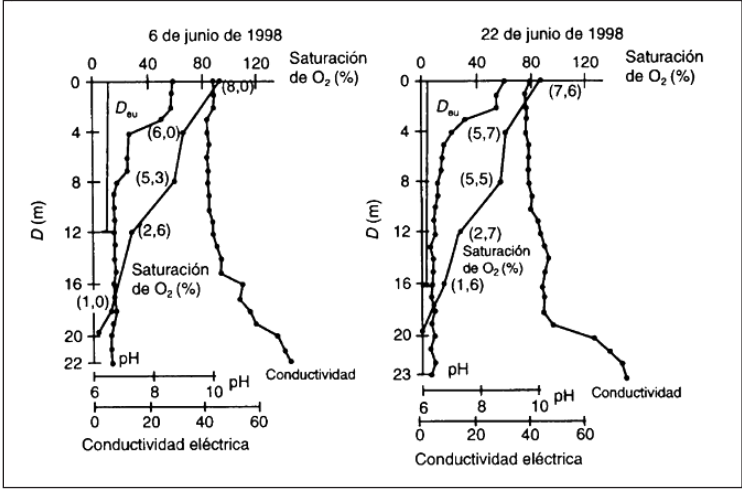


Figura 10.4. Variación vertical del porcentaje de saturación de oxígeno, pH y conductividad durante junio de 1998 n la presa del embalse La Fe (Antioquia).

Fuente: Hernani y Ramírez (sin publicar).

Valores de pH en aguas neotropicales

Los valores de pH en aguas naturales varían entre 6,0 y 9,0. La tabla 10.7 presenta los valores registrados en algunos ecosistemas neo tropicales y sus respectivos rangos. Nótese cómo en el río Amazonas y algunos de sus tributarios en las partes bajas registran valores hasta de 4,5; éstos se presentan en cauces muy lentos y con abundante materia orgánica en descomposición. Un ejemplo muy particular es el del río Vinagre, localizado en el parque natural Puracé, el cual nace en la vertiente occidental del volcán Puracé y presenta valores de pH con rangos entre 1,5 y 2,5 (Tabla 10.7).

Tabla 10.7. Valores de alcalinidad y pH de algunos ecosistemas acuáticos neotropicales.

Tipo de ecosistema	Alcalinidad mg CaCO ₃ L ⁻¹	pH
Ríos		
Amazonas y tributarios en partes bajas	1.0 – 10.0	4.5-6.9
Amazonas partes altas	10.0	6.5-7.5
Cauca	10.6-60.0	6.0-6.8

<i>Tipo de ecosistema</i>	<i>Alcalinidad mg CaCO₃L⁻¹</i>	<i>pH</i>
Ríos		
La mayoría de ríos y quebradas andinas	10.0-60.0	6.5-7.5
Vinagre (Parque Puracé, Colombia)	0.0	1.5-2.5
Lagos naturales de alta montaña		
La Tota (Boyacá, Colombia)	30.0-80.0	6.5-8.5
La Cocha-Lago Guamuéz (Nariño, Colombia)	20.0-30.0	6.5-7.5
Laguna San Rafael (Parque Puracé, Colombia)	10.0-20.0	6.0-7.0
Laguna El Buey (Parque Puracé, Colombia)	10.0-30.0	7.5-8.5
Laguna Fúquene (Cundinamarca, Colombia)	20.0-60.0	7.0-8.5
Turberas en páramos andinos	> 1.0	4.0-5.0
Lagos y lagunas en partes bajas		
Lago Saraiva (Amazonas, Perú).	5.0-10.0	5.0-6.0
Lago Tarajota (Amazonas, Colombia)	5.0-10.0	5.0-6.0
Ciénegas varias (norte de Colombia)	7.0-300.0	7.0-9.0
Laguna Jardín Botánico (Medellín)	200.0-300.0	8.0-8.5
Embalses		
Promedio de 17 embalses de São Paulo (Maier y Taquino, 1985)	7.0-30.0	6.5-7.5
Promedio de seis embalses en el oriente de Antioquia (Colombia) (varias fuentes)	10.0-40.0	6.5-7.5
Embalse Río Grande (Antioquia)	10.0-40.0	6.5-7.5
Piedras Blancas (Medellín)	6.5-7.5	6.5-7.5
Porce II (Antioquia)	60.0-90.0	7.5-8.4

Los lagos naturales de altas montañas presentan valores de pH entre 6,5 y 7,5, con excepción de lagos de turberas en los páramos andinos que registran valores entre 4,0 y 5,0. Los lagos y ciénagas de las partes bajas tropicales presentan rangos de pH más amplios (5,0 a 9,0) dependiendo de su estado de eutrofización y alcalinidad. Los embalses por su parte, presentan valores entre 6,5 y 7,5, correspondiendo a ecosistemas de baja alcalinidad como bicarbonatos y por ende de baja productividad.

El pH varía poco con la profundidad en lagos polimícticos y oligomícticos de altas montañas tropicales. Pero en embalses donde se presentan estratificaciones

químicas debido a períodos prolongados de retención hidráulica, los valores pueden variar en más de una unidad entre la superficie y el fondo. Por ejemplo, en una columna de 30 m, el pH puede ser en la superficie de 7,0 y de 6,0 o menos en el fondo.

Sistema buffer

Según Cole (1983) son soluciones que resisten cambios en la concentración de H^+ al entrar en contacto con otras soluciones ácidas o básicas. Un ácido débil llega a ser un buffer cuando se añaden sustancias alcalinas; y una base débil puede llegar a ser un buffer cuando se agrega un ácido.

Una mezcla de fosfatos ácido y básico es un buffer común. Su pH puede determinarse así:

$$pH = pH_{\text{inicial del buffer}} + \log \left(\frac{C_{\text{base}}}{C_{\text{ácido}}} \right)$$

Donde C = concentración molar del ácido y su base conjugada.

Por ejemplo: un buffer de $pH = 6.8$ se hace mezclando un ácido débil (Na_2HPO_4) y una base débil (NaH_2PO_4). Si la mezcla incluye una concentración molar 0.06 de (NaH_2PO_4) y una 0.04 de (Na_2HPO_4); su pH sería:

$$pH = 6.8 + \log(0.06/0.04) = 6.8 + 0.18 = 6.98$$

Si se añaden 0.01 moles de HCl, entonces:

$$pH = 6.8 + \log(0.05/0.05) = 6.8 + 0 = 6.8$$

Al añadir 0.01 moles de NaOH, el pH de la solución buffer sería:

$$pH = 6.8 + \log(0.07/0.03) = 6.8 + 0.37 = 7.17$$

En conclusión, comenzando a un pH de 6.98, el sistema buffer varió no más que 0.19 unidades con la adición de cantidades considerables de ácido y base fuertes. En contraste, 1 litro de solución 0.1 molar de NaCl no tamponada puede cambiar de un valor de pH de 7.0 a 2.0 adicionando tan solo 0.01 moles de HCl.

Alcalinidad

Está asociada con las formas de CID presentes en el agua. No tiene que ver con la terminología del pH, pues aguas con pH ácido pueden tener alcalinidad alta. Es un índice de la naturaleza de las rocas dentro de una cuenca de drenaje y el grado en que han sido sometidas a la acción del tiempo. Entra en el cálculo del CO_2 total disuelto usado para determinar el metabolismo del carbono en un ecosistema. Se modifica por cualquier proceso que envuelva producción o eliminación de iones

H^+ , OH^- y bases de ácidos débiles (Cole 1983, Esteves 1998). Se define como el número de protones (H^+) necesarios para neutralizar las bases presentes en esa agua; por ello, mide la capacidad del agua para neutralizar ácidos. Otra forma de abordar este concepto es como la medida del contenido total de sustancias alcalinas.

La Asociación Internacional de Oceanografía Física en 1939 la definió como el número de miliequivalentes de H^+ neutralizados por un litro de agua de mar. Esta definición reconoce que a pesar de la mayor influencia de HCO_3^- y CO_3^{2-} , los boratos ($H_4BO_4^-$) responden, al menos en las muestras marinas, por cerca del 5% de la alcalinidad. En conclusión, las aguas naturales contienen iones negativos adicionales que reaccionan con el H^+ y estos no solamente provienen del CID.

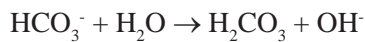
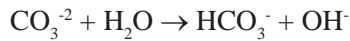
Se expresa generalmente en miliequivalentes de HCO_3^- o carbonato, aunque otros iones contribuyen a ella.

$$50 \text{ mgCaCO}_3/\text{L}^{-1} = 1 \text{ meq/L}^{-1} \text{ sin referencia a } CO_3^{2-} \text{ o } HCO_3^-$$

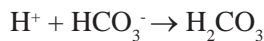
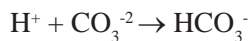
Un agua que contenga algo de H_2CO_3 y una de sus sales, se califica como una solución buffer. A esto se ajustan la mayoría de las aguas naturales. Aguas con alcalinidades altas restringen los cambios bruscos de pH. En aguas naturales, la alcalinidad se debe generalmente a HCO_3^- , CO_3^{2-} y OH^- . En el mismo tipo de aguas con concentraciones muy bajas de metales alcalinotérreos y de metales alcalinos, habrá poco bicarbonato.

Determinación de la alcalinidad

Los H^+ procedentes del H_2SO_4 , 0.02N son neutralizados por los OH^- libres y los disociados provenientes de la hidrólisis de carbonatos y bicarbonatos, como se muestra a continuación:



Los H^+ provenientes del H_2SO_4 , 0.02N reaccionan con los OH^- así:



La titulación se efectúa en dos etapas sucesivas definidas por los puntos de equivalencia para HCO_3^- y H_2CO_3 que se indican electromecánicamente o por medio de indicadores. La fenolftaleína y el naranja de metilo son indicadores los más comunes para determinar la alcalinidad (Figura 10.5.)

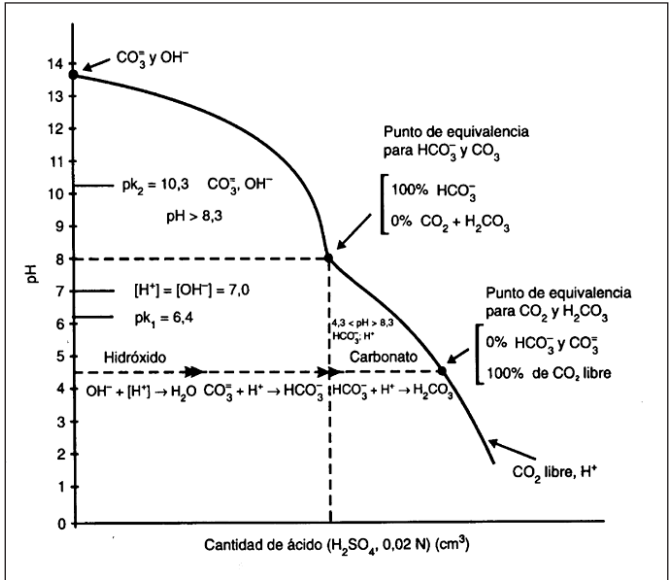


Figura 10.5. Curva de titulación de alcalinidad.

Fuente: Sawyer y McCarty (1967, 1978).

Para la titulación se agregan H^+ hasta que todo el CO_3^{2-} y el HCO_3^- pasen a $CO_2 + H_2CO_3$. Si al agregar fenolftaleína a la muestra de agua, ésta toma color rosado, el pH es superior a 8.3, indicando que no hay CO_2 libre. Si al agregar la fenolftaleína la muestra no desarrolla color, indica que el pH es menor de 8.3, y por lo tanto el CID está presente bajo las formas de HCO_3^- y CO_2 libre. Si al agregar naranja de metilo a la muestra de agua, toma color naranja, indica condiciones que el pH está entre 4.5 y 8.3; si se continúa titulando con ácido sulfúrico, llega un momento en el cual la muestra forma un color amarillo, lo que indica que se ha llegado a un pH de 4.5. Esta alcalinidad es la que se denomina como *Naranja de metilo*. La suma de estas dos alcalinidades es lo que se conoce como alcalinidad total. La alcalinidad total en aguas donde predominan las bases conjugadas del H_2CO_3 (CO_3^{2-} , HCO_3^-), se puede expresar de la siguiente manera

Alcalinidad total es aproximadamente igual a la alcalinidad por carbonatos = $2[CO_3^{2-}] + [HCO_3^-]$. Pero como los H^+ (a $pH < 5.5$) y los OH^- (a $pH > 8.5$) no son despreciables, entonces:

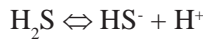
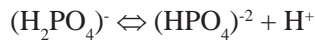
$$\text{Alcalinidad total} = 2[CO_3^{2-}] + [HCO_3^-] + [OH^-] - [H^+]$$

En aguas marinas los boratos $B(OH)_3$ y $B(OH)_4$ relacionados por la reacción $B(OH)_3 + H_2O \rightleftharpoons B(OH)_4 + H^+$; también son responsables de la alcalinidad. Entonces, la ecuación para la alcalinidad total se expresa así (Carmouze 1994):

$$\text{Alcalinidad total} = 2[\text{CO}_3] + [\text{HCO}_3] + [\text{OH}^-] + [\text{B}(\text{OH})_4] - [\text{H}^+]$$

Además de la alcalinidad por carbonatos y bicarbonatos, puede existir alcalinidad por fosfatos proveniente de PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , H_2PO_4^- que también producen iones OH^- .

A valores de pH entre 4 y 10, las bases más encontradas son $\text{SiO}(\text{OH})_3^-$, SH^- (HPO_4^{2-}) y $(\text{NH}_4)^+$, las cuales son formas receptoras de protones que se equilibran con las bases conjugadas, así (Carmouze 1994):



Por lo tanto, la ecuación anterior se convierte en (Carmouze 1994):

$$\text{Alcalinidad total} = 2[\text{CO}_3] + [\text{HCO}_3] + [\text{OH}^-] + [\text{B}(\text{OH})_4] + [\text{SiO}(\text{OH})_3^-] + [(\text{HPO}_4)^{2-}] + [\text{HS}^-] + \dots - [\text{H}^+]$$

En aguas muy ácidas ($\text{pH} < 5$), la alcalinidad llega a cero y es sustituida por la acidez debida al ácido libre en estas condiciones H^+ es el mayor ion y la $[\text{H}^+]$ se calcula a partir del pH como antilog ($-\text{pH}$ en molL^{-1} o EqL^{-1}). En menor grado, esto puede aplicarse al ion OH^- en aguas muy alcalinas; su concentración (en molL^{-1} o EqL^{-1}) se calcula como antilog ($\text{pH} - \text{pK}_w$) (MacKereth et al., 1978).

La alcalinidad total brinda, de una manera más aproximada que la conductividad o cualquiera otra variable conservativa, una caracterización general del agua. Esto se debe a su relación con otras características generales como el contenido iónico total (conductividad), la concentración de calcio (excepto en aguas de alta alcalinidad ($> 5 \text{ mEq/L}$) y el pH. Un pH alto puede indicar una alta alcalinidad, considerable agotamiento de CO_2 libre o ambos (Carmouze 1994).

Comportamiento de un lago oligotrófico y otro eutrófico en el ciclo día-noche

Las variables pH, alcalinidad, oxígeno y dióxido de carbono se comportan de manera diferente durante el ciclo día-noche. En un lago oligotrófico, dichas variables permanecen más o menos constantes en el ciclo día-noche, pero en el lago eutrófico sufren fuerte variaciones. Así, el pH durante el día será básico (probablemente por encima de 8.3) pero en la noche se torna ácido por la respiración. Durante el día habrá exceso de fotosíntesis con concentraciones de oxígeno hasta de un 150% o más, en la noche puede bajar a cero. La alcalinidad durante el día será como carbonatos y en la noche como bicarbonatos (Figura 10.6).

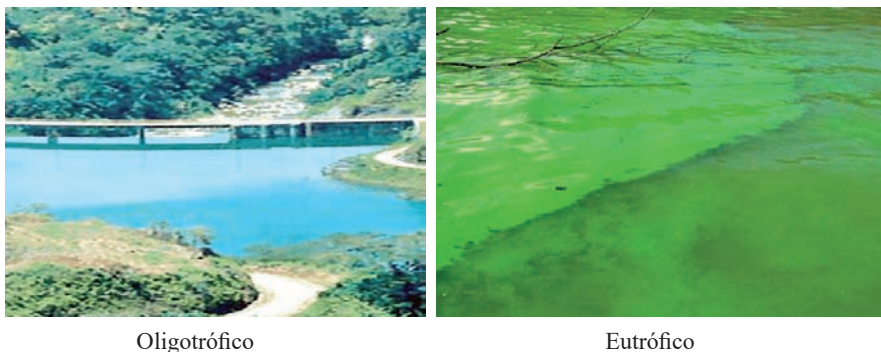


Figura 10.6. Comportamiento de las variables pH, alcalinidad, oxígeno y dióxido de carbono en el ciclo día-noche en un embalse oligotrófico y otro eutrófico. Foto: G. Roldán.

Supongamos que en ambos embalses (o lagos) existía hace algunos años una población de peces normal en cada uno de ellos. Debido a la contaminación, uno de los lagos se eutrofizó tornándose sus aguas de un color verde intenso por la proliferación de fitoplancton. La población comenzó a observar cada día la aparición de algunos peces muertos. Pero de repente, cualquier día amanece miles de peces muertos sobre la superficie del agua. Esto indica que el equilibrio del sistema ecológico del embalse ya colapsó y el oxígeno ha bajado a niveles críticos durante la noche. Cuando se presenta esta situación, ya no hay muy poco o nada que hacer para la recuperación del embalse.

En resumen, el embalse *oligotrófico* permanece relativamente *estable* en el período día-noche. En cambio el *eutrófico*, durante el día el pH es básico, hay superproducción de oxígeno y el carbono está en forma de carbonato (CaCO_3). En la noche el pH del agua es ácido, el oxígeno se reduce drásticamente y el carbono está en forma bicarbonato (HCO_3). En las mañanas suele presentarse una mortalidad masiva de peces por falta de oxígeno en el agua. Esto no es teórico; se reportan a diario numerosos casos en el mundo. (www:mortalidad+peces+en+lagos+embalses+imagenesysa).

Carbono orgánico

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

Puede ser agrupado en dos categorías: *carbono orgánico detrítico* y *carbono orgánico particulado* de la biota, denominado también carbono orgánico total. El carbono orgánico detrítico comprende el carbono orgánico disuelto (COD) y el carbono orgánico particulado detrítico (COP-detrítico). Por dificultades en la separación del CO-detrítico del COP-biota, muchos lo determinan conjuntamente y lo llaman carbono orgánico particulado total (COPT) o carbono orgánico total. Sin embargo, el COP-biota es una fracción pequeña del COPT.

Para separar el COD y el COP-detrítico se usa la filtración de una muestra de agua a través de filtros libres de materia orgánica, previamente incinerados a 500°C y de $\phi = 0.45 \mu\text{m}$. Los términos material orgánico total (MOT), material orgánico disuelto (MOD) y material orgánico particulado (MOP) son análogos a COT (que es lo mismo que TOC por las siglas en inglés), COD (DOC en inglés) y PAC. El carbono orgánico coloidal forma parte del COD, pero por dificultades en la separación, entonces se considera conjuntamente con el COD (Esteves, 1998) (Figura 11.1).

La absorbancia de la luz ultravioleta a 254 nm (UV_{254}) es un método simple y rápido para estimar la concentración de material orgánico en el agua. La razón UV_{254}/COD da una estimativa de la abundancia del material absorbente de UV por unidad de carbono disuelto. Esta razón permite comparar la aromaticidad de varios materiales húmicos. Las unidades aromáticas de las sustancias húmicas absorben LUV de varias longitudes de onda (Keskitalo y Eloranta, 1999).

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groidan@une.net.co
2 Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

diversidad de protozoos herbívoros. Se produce entonces un bajo consumo de bacterias por protozoos y se presenta una dominancia de pequeñas bacterias (que no son consumidas generalmente por *Daphnia*) (Figura 11.2).

Pero si el zooplancton está dominado por rotíferos y cladóceros, entonces se origina un predominio de fitoplancton pequeño, incremento de protozoos (algunos comen fitoplancton, pero principalmente bacterias), aumento de la población bacteriana de tipo filamentoso y de agregados bacterianos que son resistentes al pastoreo por protozoos (Lampert y Sommer, 1997).

Los organismos bentónicos e insectos acuáticos asimilan primero los sustratos más ricos en proteína microbiana (proteína de los microorganismos sobre el sustrato). El COP-detrítico es una fuente de energía alóctona muy importante en ríos, riachuelos; por ejemplo, según Fisher y Likens (1973), en el riachuelo Bear (USA) la fuente alóctona de energía equivalía al 99.8%, de la cual 53% era COP-detrítico. Fittkau (1967) justifica la alta densidad de los igarapés (en portugués significa *corriente* e *igara*, que significa embarcación excavada en el tronco de un árbol, y *pés*, que significa camino) de la región amazónica a través de la concentración de COP-detrítico.

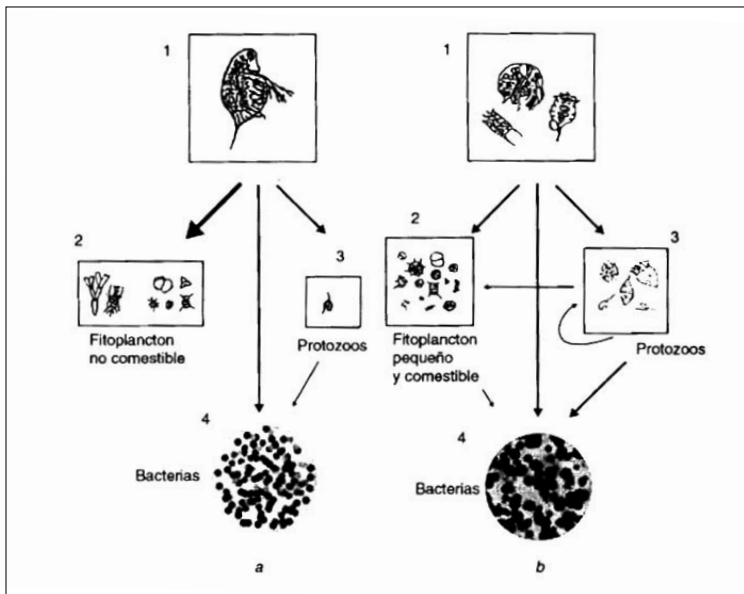


Figura 11.2. Cambios en la estructura de tamaños de bacterias por influencia de la talla de los organismos de la comunidad zooplantónica. Las dimensiones de los cuadros representan la disminución o incremento. El grosor de las flechas indica la preferencia por una u otra forma de alimento.

Fuente: Lampert y Sommer (1997).

Si la resistencia de los productores primarios a la herbivoría es alta, entonces la cadena de detritos adquiere mayor importancia. El componente principal de esta cadena son las bacterias y hongos. Existe controversia sobre si la fuente alimenticia directa es el detrito mismo o los microorganismos asociados a él. Parece que depende del tipo detritívoro. La eficiencia ecológica para los detritívoros es baja debido al alto porcentaje de compuestos refractarios.

En los lagos dominados por producción primaria autóctona, la variabilidad temporal (diaria, estacional) y espacial de la cadena de los detritos es relativamente pequeña e indica que esta fuente puede ser de menor importancia en el pool de COD.

Carbono orgánico disuelto (= COD)

Se origina en la descomposición de plantas y animales y productos de excreción de estos organismos. Los componentes principales son proteínas, carbohidratos, lípidos y compuestos húmicos.

Birge y Juday (1934) estudiaron 500 lagos de Wisconsin (USA); la concentración de COD fue 10 veces mayor que la de COP-detritico; la concentración de COD + la de COP-detritico muchas veces es mayor que la del carbono orgánico de la biomasa viva. Muchas investigaciones han corroborado lo anterior (Figura 11.3).

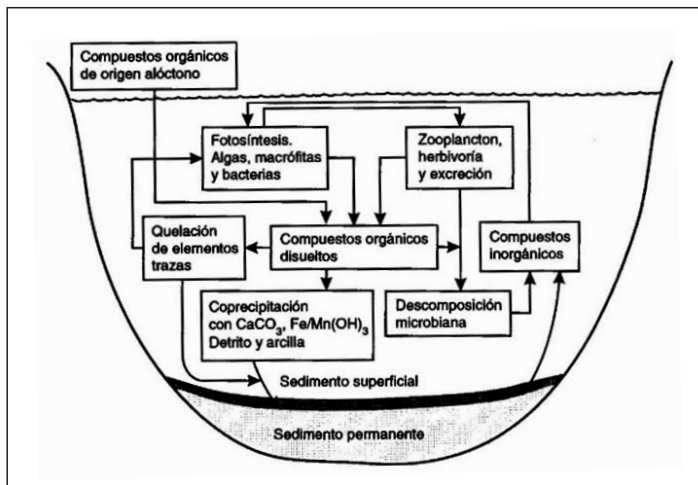


Figura 11.3. Fuentes, transformaciones y funciones del carbono orgánico disuelto en un ecosistema acuático léntico. Fuente: Esteves (1998)

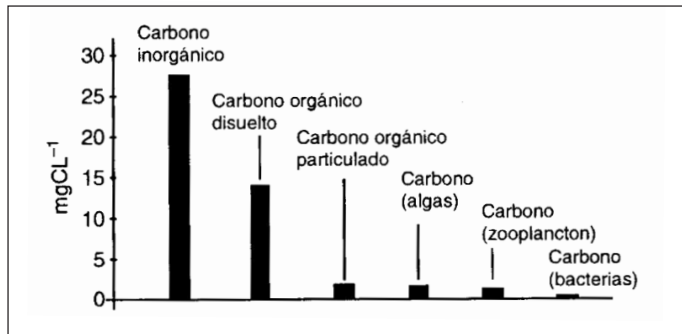
La concentración de COD está relacionada con el estado trófico del cuerpo de agua y con el tipo de influencia a que está sometido (contribución alóctona, polución, etc.) (Tabla 11.1).

Tabla 11.1. Concentración de COD en diferentes tipos de lagos templados

Tipo de lago	mgCOD/L
Oligotrófico	0.5 – 3
Mesotrófico	5 – 10
Lago rodeado de selva	10 – 20
Lagos poluídos	15- 30

(Ohle 1972 a en Esteves 1998)

Rai y Hill (1981b en Esteves) en el Lago Tupé encontraron que entre el 71 y el 90% del COT estaba constituido por COD (Figura 11.4).

**Figura 11.4.** Concentración de COD en diferentes tipos de lagos templados.

Fuente: Esteves (1998)

La concentración de COD está relacionada con el estado trófico del cuerpo de agua y con el tipo de influencia a que está sometido (contribución alóctona, contaminación, etc).

La concentración COD está también relacionada con la herbivoría del zooplancton sobre el fitoplancton: Lampert (1978) halló que el 17% del carbono de la biomasa fitoplanctónica era liberado por herbivoría de *Daphnia pulex*. Además, también está en relación con el material fecal de zooplancton.

Las fuentes principales de COD son el fitoplancton y las macrófitas acuáticas durante la fase vegetativa y la senescencia a través de la autólisis celular; influenciada principalmente por el estado fisiológico y fenológico de las plantas. Sin embargo, algunas sustancias como el ácido glicólico y otras se producen todo el tiempo de vida de la planta.

Parece existir relación inversa entre concentración de COD y la de nutrientes en el medio, por lo tanto, en los lagos más eutróficos hay menor excreción de COD. Además, a menor tamaño del cuerpo de agua, mayor importancia del COD.

Los compuestos excretados como ácido glicólico, carbohidratos, péptidos, aminoácidos, enzimas, sustancias volátiles, aldehídos, cetonas, aminas, vitaminas, antibióticos, toxinas, sustancias productoras de mal olor y sabor, son también fuentes de COD.

Importancia del COD

Es una fuente importante de energía para bacterias y algas cianofíceas. Es además un agente de interferencia en la fotosíntesis debido a que altera la penetración de luz. Es también es un agente precipitador de nutrientes; por ejemplo:



Forma también complejos con metales pesados como Cd, Zn, Cu, Ni, Pb, Co, Mn, Mg, Cr que una vez formado el complejo van a los sedimentos. Se ha estimado que el consumo de permanganato, expresado en g KmnO_4/m^3 dividido por 4 da aproximadamente la cantidad del COD en el agua.

Principales formas del COD

Desde épocas prehistóricas las turberas fueron, en primer lugar, aprovechadas como combustibles, materiales para edificar viviendas, y hasta en destilerías de whisky. Las turberas se clasifican dentro de los humedales. De modo general podría decirse que resulta de la acumulación de turba, y su constante formación gracias a la presencia de los vegetales que las constituyen. Ellas consisten en depósitos de materia orgánica en diferentes estados de degradación anaeróbica (en ausencia de oxígeno). Generalmente dichos depósitos se forman en depresiones de terreno o sobre sustratos de roca oligotróficos. Allí es donde se acumula agua o llega constante y progresivamente debido a un régimen pluvial permanente (Figura 11.5).



Figura 11.5. Humedales de turberas en partes altas de los Andes.
([www:turberasytbm=ischyved=2ahukewi5so63hp_vahxkvkkyuybbwq2](http://www.turberasytbm=ischyved=2ahukewi5so63hp_vahxkvkkyuybbwq2))

Sustancias húmicas: Están presentes en todas las aguas naturales, se encuentran en concentración menor en las aguas subterráneas y en el agua de mar (0.1 - 0.5 g/m³). Su concentración en lagos va desde pocos g/m³ a 15 g/m³. En turberas y en la parte baja de ríos pequeños la concentración de sustancias húmicas es mayor de 60 g/m³. Son biopolímeros de peso molecular entre 30 - 30000 unidades de masa atómica (UMA) que contienen grupos fenólicos y carboxílicos con bajo número de grupos alifáticos, color amarillo a negro, y son refractarios. De acuerdo a su solubilidad en medio ácido o alcalino, las sustancias húmicas se clasifican en:

1. Ácidos húmicos: fracción insoluble bajo condiciones ácidas (pH < 2), pero soluble a pH alto.
2. Ácidos fúlvicos: fracción soluble bajo todas las condiciones de pH. Son la mayor fracción en el agua; dan el color amarilloso a los cuerpos de agua.
3. *Huminas*: obtenidas únicamente de material sólido; fracción que no es soluble en agua a ningún pH.

Las sustancias húmicas se presentan en el agua como moléculas disueltas, suspensiones coloidales y como material particulado. La porción más estudiada es la disuelta. Son la mayor fracción del COD en lagos. En la mayoría de las aguas superficiales las sustancias húmicas responden por cerca del 50% del COD. En aguas fuertemente coloreadas las sustancias húmicas pueden responder hasta por el 90% del COD. Se originan en comunidades planctónicas (especialmente fitoplancton), comunidades de macrófitas en la región litoral. En general, la contribución alóctona es mayor que la contribución autóctona.

De acuerdo a la concentración de sustancias húmicas los lagos pueden ser: oligohúmicos, mesohúmicos, polihúmicos. Puede haber lagos oligo y eutróficos dentro de esta clasificación; por ejemplo, eutrófico oligohúmico o eutrófico polihúmico (Keskitalo y Eloranta, 1999). Según Naumann (1920) los lagos húmicos son lagos distróficos que pueden a su vez ser oli o eutróficos. Conformadas por compuestos nitrogenados: aminoácidos libres, péptidos y proteínas, carbohidratos solubles (mono, oligo y polisacáridos), lípidos totales (triglicéridos, ácidos grasos, etc.), vitaminas y enzimas (B₁, B₁₂ y H), cuyas concentraciones están en el orden de nanogramos.

Los lagos de color pardo son comunes en las regiones templadas, en las regiones boreales frías, y en las zonas tropicales. La fuente dominante de carbono orgánico para las aguas superficiales son los humedales. Moreno y Ramírez (2010) analizan la variación temporal de la condición trófica del lago del Parque Norte, Medellín. Se obtuvo en este estudio una alta variación del contenido de ácidos

húmicos (CV = 63%), y su valor medio (20,4 g l⁻¹) permitió ubicar al LPN en la categoría mesohúmica (Figura 11.6).



Figura 11.6. Lago Parque Norte, Medellín

(<http://lago+parque+norte+medellín?tbm=isch&ved=2ahUKEwiFmPm5h>)

La combinación de producción primaria y tasas de descomposición controlan la concentración de COD en agua. Por ejemplo los ambientes árticos, alpinos y ambientes áridos tienen menor COD debido a la baja productividad. En los ambientes templados y tropicales que son mucho más productivos, pero donde la oxidación de materia orgánica es rápida, la concentración de COD disminuye. En la taiga, que tiene alta producción de materia orgánica y baja descomposición, se incrementa la concentración de COD (Tabla 11.2).

Tabla 11.2. Concentración media de COD en cuerpos de agua de diferentes climas

Clima	COD (g/m ³)
Ártico y alpino	2
Taiga	10
Templado frío	3
Templado cálido	7
Áridos	3
Trópicos húmedos	6
Pantanos y humedales	25

Keskitalo y Eloranta (1999).

El clima y las condiciones de drenaje ejercen una crucial influencia sobre la concentración de COD del suelo: estas concentraciones son mayores en las capas superficiales y disminuyen hacia los horizontes profundos del suelo. Esta pérdida se debe inicialmente a la adsorción y coprecipitación del COD en los suelos minerales con hierro y aluminio (Figura 11.7).

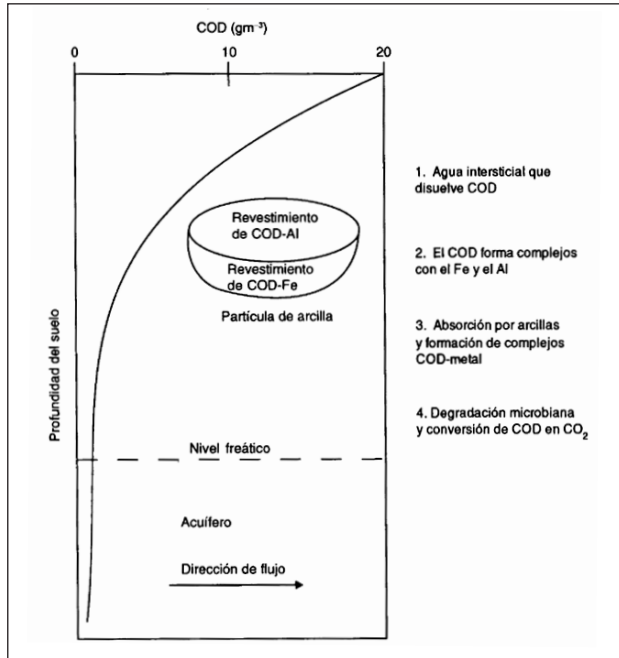


Figura 11.7. Disminución del COD en las aguas intersticiales del suelo.

Fuente: Kerskitalo y Eloranta (1999).

En las zonas templada y tropical, los ecosistemas que son modelo de estudio son los lagos de aguas claras. Estos lagos se caracterizan por poseer conductividad alta a moderada, pH alcalino a neutro, buena capacidad buffer por sistemas de calcio y bicarbonato, materia orgánica de origen principalmente autóctono y clima óptico dominado por longitudes de onda azul y verde. Su estado trófico está conectado a la concentración de nutrientes y a la profundidad de la zona trofógena que depende a su vez de la concentración de organismos planctónicos (Kerskitalo y Eloranta, 1999).

Los lagos con sustancias húmicas fueron incluidos en la tipología de lagos por Naumann (1921), quien acuñó para ellos el término *distrofia*. Se caracterizan porque presentan sedimentos con precipitados alóctonos de coloides húmicos; (sedimento tipo *dy*, se calcula con ecuaciones diferenciales $dy/dx + 6y = 0$), aguas altamente coloreadas con los mismos constituyentes del sedimento tipo *gyttja* (sedimentos ricos en materia orgánica), en donde la atenuación lumínica ocurre principalmente por el agua más las sustancias disueltas ($K_{\text{H}_2\text{O}}$) y material arcilloso en muchos casos. En estos lagos, el clima óptico está dominado por las longitudes roja y verde del espectro (Tabla 11.3).

Tabla 11.3. Valores de extinción de la radiación azul (ϵ_a), verde (ϵ_v) y roja (ϵ_r) en agua destilada, en el lago ultraoligotrófico Tahoe y en algunos lagos finlandeses con diferente transparencia, color y biomasa fitoplanctónica total

Lago	Color ($gP\ m^{-3}$)	Distancia Secchi (m)	ϵ_a (430 nm)	ϵ_v (530 nm)	ϵ_r (530 nm)	ϵ_m	$\epsilon_v \cdot \epsilon_r$	Cl. a (mgm^{-3})
Agua destilada	0	...	0.008	0.023	0.29	0.11	0.08	0
Lago Tahoe	0	25-40	0.06	0.08	0.33	0.16	0.24	1
L. Puruvesi	6	11.2	0.44	0.24	0.56	0.41	0.43	1.5
L. Suolammi	5	5.0	0.49	0.32	0.62	0.48	0.52	4.4
L. Pyhäjärvi	24	4.5	1.68	0.75	0.77	1.07	1.0	2.1
L. Ormajärvi	30	2.3	2.36	1.19	1.13	1.50	1.0	4.6
L. Lehijärvi	34	1.7	2.48	1.29	1.31	1.63	1.0	12.4
L. Kirkkojärvi	81	0.6	5.84	2.30	2.51	3.55	0.9	40.0
L. Vanajanvirta	80	1.3	7.16	2.91	2.06	4.04	1.4	18.7
L. Multianjärvi	86	2.1	4.38	2.41	1.26	2.68	1.9	5.5
L. Pääjärvi	158	1.5	9.21	3.65	1.77	4.88	2.1	7.4
L. Kiminginjärvi	187	0.8	9.51	5.37	2.21	5.70	2.4	9.4

ϵ_m = extinción media

Fuente: Keskitalo y Eloranta (1999).

El grado de distrofia se determina por la razón entre los coeficientes de extinción del verde y el rojo, cuyo resultado se interpreta así: para aguas oligohúmicas, el valor de la razón es menor que 1.2; en las aguas mesohúmicas cae entre 1.2 - 1.8; y en las polihúmicas la razón es mayor que 1.8 (Figura 11.8).

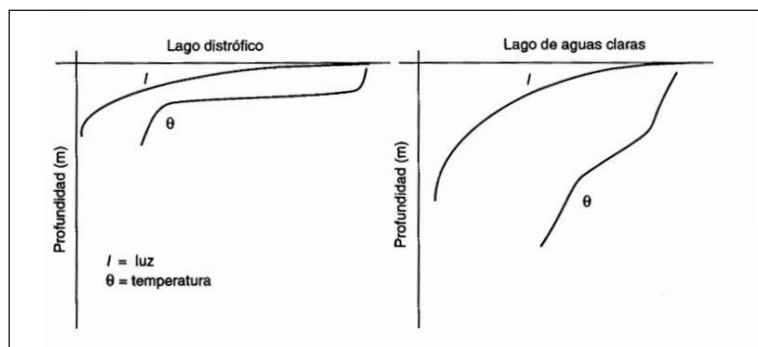


Figura 11.8. Variación vertical de la temperatura y radiación en los lagos de distinto estado trófico.

Fuente: Kerskitalo y Eloranta (1999).

Los lagos húmicos tienden a ser ejemplos de ecosistemas que son oligotróficos por naturaleza debido a la poca penetración lumínica, el pH ácido y la baja concentración de nutrientes inorgánicos, todos los cuales reducen la riqueza de especies de la comunidad fitoplanctónica. Järnefelt (1952, 1956) encontró una riqueza numérica media de 71.1 taxa ($n = 44$) en lagos eutróficos finlandeses; en lagos diseutróficos la riqueza fue de 69.1 ($n = 70$). En lagos oligotróficos oligohúmicos se halló un valor medio de 44.4 y de 38.4 taxa en lagos meso a polihúmicos. Eloranta (1974) también encontró bajo número de taxa en lagos altamente coloreados (Figura 11.9).

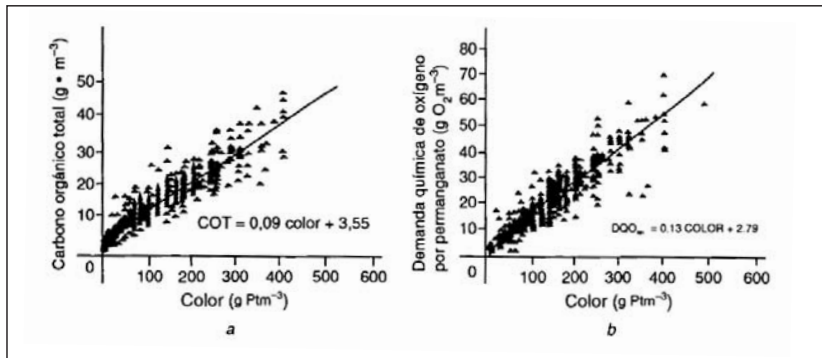


Figura 11.9. Relación entre el color del agua y las concentraciones de COT y DQO.

Fuente: Kerskitalo y Eloranta (1999).

Eloranta (1968^a), con base en muestras provenientes de 58 lagos finlandeses, los dividió en cinco grupos: eutrófico, diseutrófico, mesotrófico, oligotrófico y ácido-oligotrófico. Los lagos eutróficos presentaron una mayor riqueza media con 109 táxones, los diseutróficos 79, los ácido-oligotróficos 44. La riqueza de clorococales fue de 38.4 taxa en los eutróficos y 18.4 en los diseutróficos. En los lagos húmicos, la atenuación rápida causa calentamiento del agua y produce estratificación térmica aguda, reforzada por el hecho de que muchos de estos lagos se encuentran protegidos por selvas que reducen la acción del viento.

Estos lagos presentan una alta concentración de compuestos orgánicos de origen alóctono que incrementan el consumo de oxígeno en la columna de agua, pudiendo el fondo llegar a estar desoxigenado. En ellos, los compuestos húmicos actúan como quelantes que protegen contra los efectos dañinos de los iones libres de aluminio o contra los daños de los bajos pH (Tabla 11.4).

Tabla 11.4. Variación de la transparencia Secchi, el color y la concentración de COD en lagos de diferente grado de trofia.

Tipo de lago	Zsd (m)		Color (gPt/m ³)		COD (gO ₂ /m ³)	
	Media	Rango	Media	Rango	Media	Rango
Eutrófico	1.8	0.4-4.0	47	40-70	11.3	1.5-1.8
Diseutrófico	1.3 ..3	0.4-4.0	93	40-300	16.8	10.5-39.5
Oligotrófico oligohúmico	4.2	2.0-12.5	38	5-95	10.2	2.0-17
Oligotrófico mesohúmico	2.0	1.5-2.7	66	50-70	14.6	9.3-25
Oligotrófico polihúmico	1.1	0.3-1.4	109	8-180	17.0	11.5-52

Las clasificaciones tróficas tradicionales basadas en índices (Índice de Estado Trófico-IET de Carlson), visibilidad Secchi, series de indicadores y cocientes (como los de Thunmark 1945, Nygaard 1949, Järnefelt 1952), usadas en aguas de bajo contenido húmico y alta conductividad dan resultados razonables en ellas; en las aguas pardas esos sistemas no funcionan.

La relación entre la tasa máxima de asimilación por metro cúbico(V) y la capacidad de asimilación debajo de 1 m² (O), conocida como la razón V/O, es alta en lagos eutróficos donde la producción de algas se concentra en una delgada capa superficial, lo que dificulta la penetración de la luz, fenómeno conocido como autosombreo algal. La misma razón es baja en lagos oligotróficos con una zona eufótica más gruesa, pero baja capacidad de asimilación, aún en profundidades con condiciones óptimas de luz. En los lagos distróficos, la razón V/O funciona como en lagos eutróficos aunque estos lagos típicamente tienen productividad baja.

Järnefelt (1963) agrupó los lagos finlandeses en cinco tipos de acuerdo al nivel de trofia y a su contenido de sustancias húmicas. Las diferencias en el contenido de sustancias húmicas en estos cinco tipos de lagos son debidas especialmente a la transparencia, el color del agua y la concentración de COD medida como consumo de KMnO₄ (Tabla 11.5).

Tabla 11.5. Respuesta del color respecto a los incrementos del COD y el TOC en lagos finlandeses.

COD (gO ₂ /m ³)	Color (gPt/m ³)	TOC (g/m ³)	Color (gPt/m ³)
5	18	5	17
10	57	10	74
20	137	20	189
40	295	40	418

Según Jones y Arvola (1984) en los lagos pequeños localizados en selvas del Evo en el sur de Finlandia ($n = 14$), los valores del color y los coeficientes de extinción de luz estuvieron estrechamente relacionados a la concentración de COD en el agua (Tabla 11.6)

Tabla 11.6. Valores medios de nutrientes, demanda química de oxígeno (DQO), pH, diversidad (H'), equidad ϵ , y otras variables relacionadas con el fitoplancton para lagos finlandeses agrupados de acuerdo con el color del agua ($n=246$ lagos, una muestra por lago).

Color ¹	Área	Color	P total	N total	DQO	pH	Taxa	Biom-sa	H'	E	Algas filamen
>150	0.4	221	44	601	23.4	5.4	44	3.5	1.62	0.44	75
85-150	0.9	110	36	548	16.4	6.0	65	3.6	2.31	0.57	65
45-80	23.6	63	21	534	10.7	6.3	60	2.3	2.63	0.61	62
25-40	32.2	33	13	409	6.7	6.8	67	1.0	2.47	0.60	62
<20	6.1	12	9	301	3.3	6.6	54	0.4	2.16	0.54	62

Color ($gPt m^{-3}$), área (km^2), P total y N total ($mg m^{-3}$), DQO ($gO_2 m^{-3}$), biomasa (gm^{-3}), H' (nats.Ind-1)
Fuente: Keskitalo y Eloranta (1999).

Los lagos pequeños son a menudo más pardos que los grandes debido a que las cargas húmicas pueden ser relativamente mayores. Sin embargo, no se halló una correlación significativa entre el logaritmo del área y el color en una zona que contenía lagos grandes y pequeños ($n = 104$) (Figura 11.10).

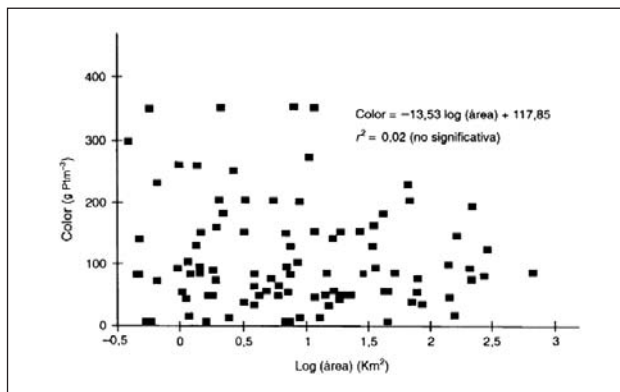


Figura 11.10. Relación entre el logaritmo del área superficial y el color del agua en lagos de Parque Nacional de Finlandia.

Fuente: Eloranta (1995).

En las zonas templada y tropical, los ecosistemas que son modelo de estudio son los lagos de aguas claras. Estos lagos se caracterizan por poseer conductividad alta a moderada, pH básico a neutro, buena capacidad *buffer* por sistemas de calcio y bicarbonato, materia orgánica de origen principalmente autóctono e incidencia de longitudes de onda azul y verde. Su estado trófico está conectado a la concentración de nutrientes y a la profundidad de la zona trofógena que depende a su vez, de la concentración de organismos planctónicos (Keskitalo y Eloranta, 1999).

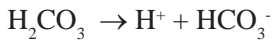
Principales iones en las aguas naturales

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

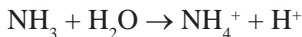
Puede afirmarse, en términos generales, que todos los elementos componentes de la corteza terrestre también se encuentran en los ríos, lagos y lagunas. O sea, que la composición química de las aguas epicontinentales, refleja la naturaleza química del terreno que las contiene. Sin embargo, la abundancia relativa de estos elementos varía de continente a continente y de región a región. Entre los factores que operan para estas diferencias están el clima, la topografía, la geografía y la actividad biológica.

Los elementos químicos no se encuentran aislados en el medio natural sino combinados, formando ácidos, sales y bases los cuales se disocian en iones cuando se disuelven en el agua. La atmósfera y la lluvia también contribuyen al incremento de los iones en el agua, especialmente en las regiones volcánicas y áreas industriales.

Al disolverse las sustancias químicas en el agua, éstas se disocian en cationes o iones positivos y aniones o iones negativos. De acuerdo con la teoría formulada por Svante Arrhenius en 1887, todos los ácidos, bases y sales se disocian en iones cuando se colocan en el agua. Él observó que soluciones equivalentes de diferentes compuestos variaban grandemente en conductividad. Este fenómeno se usa hoy día para diferenciar el grado de concentración de los ácidos y las bases. Se considera que los ácidos y bases fuertes se disocian hasta cerca del 100; pero los ácidos y bases débiles se disocian en menor grado como es el caso del ácido carbónico (H₂CO₃) en el agua.



Por su parte, la ionización del hidróxido de amonio, una base típica que se encuentra en el agua, se representa de la siguiente manera:



1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groidan@une.net.co

2 Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

El NH_4^+ (ión amonio), puede a su vez también disociarse como sigue:



Iones en el agua

Los aniones más importantes que se encuentran en las aguas naturales son los carbonatos, cloruros, sulfatos, fosfatos y nitratos. Estos se encuentran en combinación con cationes tales como el calcio, el sodio, el potasio, el magnesio y el hierro, formando sales ionizables. Debido a la solubilidad del ácido carbónico en el agua, los carbonatos son a menudo las sales más abundantes en las aguas dulces.

Como ya se mencionó, la composición de los iones en el agua varía con la naturaleza del terreno. Clarke (1924) hizo un estimativo global de la composición química de las aguas dulces, el cual, por estar expresado en términos de porcentaje, tiene aún validez para la mayoría de las aguas interiores (Tabla 12.1). En esta tabla dicho autor no incluye los fosfatos, pero debido a que la proporción de éstos en el agua con los nitratos es de aproximadamente 1:10, éstos podrán estar por el orden de 0,10 en términos de porcentaje. La composición de estos iones en lagos cerrados varía grandemente con la precipitación y la evaporación. Así por ejemplo, la salinidad del Gran Lago Salado de Utah, cerca de siete veces superior a la del mar, se debe a que allí la evaporación es superior a la precipitación, concentrándose de esta manera cada vez más los iones presentes en el agua. Tabla 12.1

Tabla 12.1. Porcentaje promedio de la composición química de las aguas dulces, según Clarke (1924).

<i>Ion</i>	<i>Porcentaje</i>
<i>Aniones</i>	
CO_3^{+}	33,40
SO_4^{+}	15,31
Cl^-	7,44
NO_3^-	1,15
PO_4^{-3}	< 0,10
<i>Cationes</i>	
Ca^{+2}	19,36
Mg^{+2}	4,87
Na^+	7,46
K^+	1,77
<i>Otros</i>	
$(\text{Fe}, \text{Al})_2\text{O}_3$	0,64
SiO_2	8,60

Sólidos totales disueltos y conductividad eléctrica

La concentración total de sustancias o minerales disueltos en las aguas naturales es un parámetro útil para conocer las relaciones edáficas y la productividad en un cuerpo de agua. Los sólidos totales disueltos (STD) se pueden determinar filtrando y evaporando a bajas temperaturas ($\pm 105^{\circ}\text{C}$) una determinada cantidad de agua. El residuo seco contiene materiales tanto orgánicos como inorgánicos y es lo que se conoce como sólidos totales disueltos (STD). La combustión siguiente de estos residuos a una temperatura de $\pm 500^{\circ}\text{C}$ elimina las sustancias orgánicas y descompone los bicarbonatos con pérdida de CO_2 . El residuo resultante contiene los sólidos inorgánicos totales y representa la concentración de sales totales del agua. La salinidad del mar, se define como la concentración total de los componentes iónicos. La cantidad de residuo en cada operación mas la pérdida por la combustión (a 500°C), se expresa como la proporción de la muestra de agua original en partes por millón (ppm) o miligramos por litro (mg.l^{-1}).

La cantidad de STD en partes por millón (ppm) varía grandemente. Aguas muy oligotróficas como es el caso de la mayoría de las aguas de la región amazónica y andina, pueden contener valores mayores de 10 ppm o mg.l^{-1} . La mayoría de los lagos y ríos neotropicales presentan rangos entre 10 y 200 ppm. Ciertas lagunas costeras influenciadas por aguas marinas o lagos interiores por aguas saladas subterráneas pueden presentar valores mayores que 2000 ppm. Como ejemplo de comparación, el mar presenta en promedio valores de STD de 35 000 ppm y el Gran Lago Salado de Utah de 220 000 ppm. Es tanta la densidad que esta salinidad le proporciona a este lago, que una persona puede simplemente flotar en él sin hacer ningún esfuerzo.

Una manera rápida y simplificada de medir los STD de una muestra de agua es a través de la conductividad eléctrica. El hecho se basa en la capacidad que tiene una solución de conducir una corriente eléctrica en función de la concentración de iones en ella presentes. Por lo tanto, se espera que soluciones con mayor concentración iónica presenten mayores conductividades y por consiguiente menor resistencia. Aguas muy oligotróficas o pobres en iones, presentarán bajas conductividades y alta resistencia.

La medida de conductividad de un cuerpo de agua es uno de los parámetros más importantes en Limnología. A través de ella se puede conocer mucho acerca del metabolismo de un ecosistema acuático. Además, altas diversidades de especies corresponden a menudo a bajas conductividades y viceversa. Es una medida conservativa, conjuntamente con la alcalinidad y los cloruros, entre otras. Se mide mediante un conductímetro y evalúa el flujo (o migración) de electrones

(o iones) a través del agua. Varía con la naturaleza de los iones mayores que contiene la solución; por ello, aguas de diferente composición iónica mostrarán una relación variable entre concentración iónica y conductividad. Por ejemplo, mientras que el Lago District Water, con dominancia de los iones Na^+ y Ca^{+2} , posee una conductividad de $112 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, el Malham Tare de aguas calcáreas y con el Ca^{+2} y el HCO_3^- como iones dominantes, presenta una conductividad de $10 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (McKereth, Heron y Talling, 1978). Es de anotar que este parámetro se mide en $\mu\text{mhos}\cdot\text{cm}^{-1}$ o $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$. El Siemen (S) expresa la conductancia entre dos puntos; una fuerza electromotriz de un voltio entre estos puntos en un conductor produce una corriente de un amperio. Este es el recíproco de su resistencia en Ohms.

En el agua la conductividad es una medida del flujo de electrones entre dos electrodos de 1 cm^2 separados una distancia de 1 cm . Por ello, la conductividad se expresa en unidades por centímetro a una temperatura específica (Cole 1983). Es necesario especificar la temperatura a la que se ha hecho la medición. Internacionalmente, se adopta generalmente el valor de conductividad a 25°C (k_{25}); para el trópico cálido esta temperatura estaría bien, pero para las altas montañas quizás es más conveniente usar temperaturas de medición de 18 a 20°C .

Los valores habituales de conductividad son menores de $50 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ en aguas de bajo contenido iónico, hasta 500 a $2000 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ para las fuertemente mineralizadas.

La salinidad es la cantidad de sólidos disueltos en 1 kg de agua, expresada en g . La relación conductividad-salinidad depende de la naturaleza de las sales presentes. En general la salinidad en $\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ es igual a la conductividad en la forma expresada multiplicada por un factor entre 0.00055 y 0.0009 .

Debido a la estrecha relación existente entre la salinidad, los sólidos disueltos y la conductividad, se pueden construir tablas donde se encuentra el equivalente de cada uno de ellos. Sin embargo, en medios hipersalinos, esta relación no funciona muy bien debido a una mayor diversidad de iones presentes. Puesto que la conductividad es el recíproco de la resistencia, también se coloca una columna de valores expresados en $\text{ohm}\cdot\text{cm}^{-1}$ (Tabla 10.2).

Tabla 12.2. Conversión de los mgL^{-1} de NaCl en sólidos totales disueltos como $\text{mgCaCO}_3^{\text{L}^{-1}}$ de CaCO_3 y en conductividad en μhoscm^{-1} .

NaCl (mgL^{-1})	Sólidos totales disueltos (mgL^{-1})	Conductividad (μhoscm^{-1})
0,05	0,087	0,105
0,10	0,174	0,212
0,20	0,348	0,424
0,30	0,523	0,637
0,40	0,695	0,848
0,50	0,870	1,060
0,60	1,040	1,273
0,70	1,220	1,485
0,80	1,390	1,696
0,90	1,570	1,908
1,0	1,74	2,12
2,0	3,48	4,24
3,0	5,23	6,37
4,0	6,95	8,48
5,0	8,70	10,60
6,0	10,40	12,73
7,0	12,20	14,85
8,0	13,90	16,96
9,0	15,70	19,08
10,0	17,4	21,1
20,0	34,8	42,4
30,0	52,3	63,7
40,0	69,5	84,8
50,0	87,0	106,0
60,0	104,0	127,3
70,0	122,0	148,5
80,0	139,0	169,6
90,0	157,0	190,8
100,0	174	212
200,0	348	410
300,0	523	610
400,0	695	812
500,0	870	1.008
600,0	1.040	1.206
700,0	1.220	1.410
800,0	1.390	1.605
900,0	1.570	1.806
1.000	1.740	2.000
2.000	3.840	3.830
3.000	5.230	5.670
4.000	6.950	7.500
5.000	8.700	9.240
6.000	10.400	10.950
7.000	12.200	12.650
8.000	13.900	14.340
9.000	15.700	16.000
10.000	17.400	17.600

Los elementos o iones cuya concentración se relaciona positivamente con la conductividad o con la salinidad son componentes de proporcionalidad constante, pues sus proporciones son poco influidas por la actividad de los organismos. Estos componentes son metales alcalino-térreos divalentes (Ca^{+2} y Mg^{+2}), los alcalino térreos monovalentes (Na^+ y K^+), los iones ácidos fuertes (Cl^- y SO_4^{-2}) y el ácido débil HCO_3^- . Cuando la fracción más importante de los aniones está conformada principalmente por ácidos débiles, en especial HCO_3^- , que es lo más corriente, se observa una buena correlación positiva entre la conductividad y la alcalinidad total, como se muestra a continuación (Tabla 12.3).

Tabla 12.3. Correlación de los iones con la conductividad

Componente	Correlación con la conductividad
Ca ⁺²	0.973 ..0.961
HCO ₃ ⁻	0.961
Cl ⁻	0.928
Na ⁺	0.909
Si ⁺²	0.898
Mg ⁺²	0.868
K ⁺	0.862
SO ₄ ⁻²	0.730

En las aguas pobres y con pH menor que 5, el ión H⁺ es el principal responsable de los valores altos de conductividad; en aguas alcalinas con pH mayor a 9, es el OH⁻ quien más contribuye a los altos valores de conductividad. Debe tenerse, por lo tanto, mucho cuidado con la medición de conductividad en lagos muy ácidos como turberas o lagos muy alcalinos.

A través de la conductividad se pueden conocer otras informaciones muy valiosas acerca del ecosistema. Dentro de éstas se destacan: a) la magnitud de la concentración iónica; los iones más responsables de la conductividad son los llamados macronutrientes; b) la variación diaria de la conductividad proporciona información acerca de la productividad primaria y descomposición de materia orgánica; c) la detección de fuentes de contaminación, y d) la naturaleza geoquímica del terreno.

Para un limnólogo experimentado la conductividad y el pH son los dos parámetros que más información aportan acerca de la estructura y funcionamiento de un ecosistema acuático.

La conductividad eléctrica en aguas neotropicales

La conductividad eléctrica en lagos de zonas templadas varía principalmente de acuerdo con el tipo de lago (oligo o eutrófico) y en función de la profundidad, especialmente por los fenómenos de estratificación y circulación que se producen al ritmo de las estaciones.

En los trópicos, los valores de conductividad están más relacionados con la naturaleza geoquímica del terreno y su concentración varía principalmente con las épocas de lluvia y de sequía y con su estado trófico.

Lagos oligotróficos de altas montañas tropicales presentan valores con rangos entre los 20 y 50 $\mu\text{mhos.cm}^{-1}$. En cuanto a los embalses, éstos están localizados por lo regular en zonas más bajas e intervenidas por el hombre, por lo que las conductividades promedio son un poco mayores a las de los lagos (mayores de 60 $\mu\text{mhos.cm}^{-1}$). Lagos y ciénagas de zonas cálidas tropicales presentan conductividades aún mayores, pues en ellas se recoge una mayor escorrentía, además de los aportes de los ríos (mayores de 100 $\mu\text{mhos.cm}^{-1}$).

En cuanto a la región del Amazonas, Fittkau (1971b) la ha dividido en tres subregiones. La primera, la Amazonía Central, caracterizada por valores bajos de conductividad, menor que 10 ($\mu\text{mhos.cm}^{-1}$); la segunda, las regiones periféricas del sur y el norte, con valores entre 10 y 20 $\mu\text{mhos.cm}^{-1}$, y la tercera, la región periférica oeste con valores entre 30 y 200 $\mu\text{mhos.cm}^{-1}$. La Amazonía Central presenta valores muy bajos debido a que es un área caracterizada por sedimentos terciarios de origen precámbrico altamente lixiviados y geoquímicamente muy pobres. Las regiones del sur y el norte son menos pobres, de origen mesozoico, terciario y pleistocénico. La región periférica oeste es la más rica geoquímicamente con sedimentos de origen pleistocénico. La tabla 12.4 muestra valores de conductividad eléctrica de algunos ecosistemas acuáticos neotropicales. Debe tenerse en cuenta que éstos son valores promedio y que muchos de ellos pueden tener rangos de variación extremadamente grandes entre los valores máximos y mínimos. Una dificultad en brindar una información más amplia sobre los ecosistemas acuáticos neotropicales es la escasez de estudios completos y confiables. Sin embargo, por la literatura existente, se advierte en consenso que las aguas de la Amazonía en general son muy pobres en nutrientes, poseen bajas conductividades y por ende, su productividad primaria es muy baja. (Tabla 12.4).

Los lagos de altas montañas son en su mayoría igualmente oligotróficos. En cambio, los lagos y ciénagas de regiones cálidas tropicales tienden a la eutrofia por estar más expuestos a acumular nutrientes aportados por los ríos. Los embalses son en su mayoría oligo-mesotróficos, pero en algunos de ellos el período de retención del agua y la cantidad de materia orgánica que tengan en descomposición, causan fuertes estratificaciones químicas, presentándose de esta manera grandes diferencias en la concentración de iones entre la superficie y el fondo.

Los ríos por su parte, son oligotróficos en su nacimiento, pero su conductividad y su concentración de iones va aumentando progresivamente a medida que llegan a los valles por efectos de la erosión del cauce, al arrastre de sedimentos y la escorrentía provocada por las lluvias. En muchos ríos neotropicales estos valores aumentan drásticamente debido a la actividad agrícola y a la contaminación de

origen industrial y doméstico que no tiene ningún control en los países de centro y sur América.

Tabla 12.4. Valores promedio de conductividad eléctrica y algunos iones en ecosistemas acuáticos neotropicales.

Tipo de ecosistema	Conductividad ($\mu\text{mhos cm}^{-1}$)	Valores promedio (mgL^{-1})								
		HCO_3^-	SO_4^-	Cl^-	Ca^{+2}	Mg^{+2}	Na^+	Fe^{+3}	SiO_2	
Rios										
Amazonas	100	20	<0,5	1,5	4,0	0,6	2,5	0,10	7,5	
Tributarios del Amazonas	15	10	3,0	1,0	2,5	1,0	2,8	0,10	3,5	
Bogotá	500	70	60,0	90,0	70,0	15,0	60,0	-	3,0	
Magdalena	150	60	25,0	15,0	25,0	15,0	10,0	6,00	6,5	
Cauca	130	50	20,0	12,0	20,0	12,0	7,0	5,00	6,0	
Afluentes de altas montañas andinas	20	20	4,0	2,0	5,0	3,0	1,5	0,05	<1,0	
Lagos										
La Tota (Boyacá)	50	12	8,0	5,0	5,0	3,0	1,5	-	<0,1	
La Cocha (Nariño)	35	25	4,0	2,0	3,0	1,5	1,0	-	<0,1	
Izabal (Guatemala)	150	17	-	-	-	-	-	-	-	
Titicaca (Bolivia)	-	-	-	-	-	-	-	-	<1,0	
Ciénagas										
Bajo Magdalena	180	20	11,0	10,0	25,0	12,0	-	0,8	12,0	
Embalses										
Promedio de 17 embalses, estado de São Paulo, Brasil	117	19	8,0	10,0	5,5	1,2	21,0	0,7	1,5	
Promedio de 12 em- balses, Colombia	60	35	12,0	6,0	5,0	3,0	-	0,3	-	

Orígenes y comportamiento de los iones en los ecosistemas acuáticos

Prácticamente los mismos iones que existen en la tierra también se encuentran en el agua; por lo tanto, la composición química de un cuerpo de agua refleja en gran parte la naturaleza geoquímica del terreno que lo contiene. Es natural que así sea, ya que el agua como solvente universal tiene la capacidad de disolver la mayoría de las sales minerales, las cuales como ya se dijo anteriormente, tienen la propiedad de ionizarse en el agua.

El agua lluvia también tiene la propiedad de arrastrar consigo los nutrientes y demás compuestos químicos a través de fenómenos abrasivos y de erosión que realiza sobre los terrenos descubiertos y a su paso por el lecho de los ríos.

Los iones en el agua, aunque se encuentran en proporciones diferentes con relación a la tierra, desempeñan las mismas funciones relacionadas con el crecimiento y desarrollo de los seres vivos.

A continuación se discutirá el origen y el papel que los principales iones biogénicos tienen en el agua. No se incluyen en este capítulo los nitratos y los fosfatos, pues debido a su extrema importancia para la productividad primaria de los ecosistemas acuáticos, se discutirán en el próximo capítulo bajo el término de “nutrientes”.

Los carbonatos

Tal como ya se discutió al comienzo de este capítulo, los carbonatos son los iones más abundantes en el agua. La forma más común de encontrarse es como bicarbonato (HCO_3^-), teniendo en cuenta que el pH más usual de las aguas naturales está entre 6,0 y 8,0.

Vale la pena enfatizar de nuevo aquí que este anión es en último término producto de la actividad biológica (fotosíntesis y respiración), por lo tanto, al considerarlo como tal, no es posible desligarlo del concepto dióxido de carbono-pH-alcalinidad. Como ya se vio anteriormente, la alcalinidad es una medida de la cantidad de iones bicarbonato y carbonato presentes en el agua, y por lo tanto, una manera de conocer el funcionamiento y metabolismo de un ecosistema acuático.

La alcalinidad mide indirectamente los cationes que están químicamente unidos a los carbonatos y demás aniones que tienen que ver con la acción buffer en el agua.

Es importante aclarar algunos aspectos relacionados con la alcalinidad, el calcio y el carbonato en el agua. Por ejemplo, una solución de sulfato de calcio (CaSO_4) no tiene capacidad buffer y por lo tanto no daría alcalinidad en una titulación para tal propósito. Por otro lado, una solución de NaCO_3 , puede dar una alcalinidad y sin embargo no tiene calcio.

Puesto que un cuerpo típico de agua dulce se puede considerar como una solución de bicarbonato de calcio, se espera que la mayoría del carbonato se combine con el calcio. Sin embargo, éste puede encontrarse en la naturaleza como calcita o aragonita que tienen la misma fórmula química (CaCO_3) pero cristalizado de forma diferente. Su presencia en los lagos se debe a la formación de las conchas de los moluscos. El ión carbonato también puede estar unido al magnesio como MgCO_3 (magnesita) o como carbonato doble de calcio y magnesio, $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ (dolomita).

Son pues, los carbonatos los que en último término responden por la alcalinidad y la capacidad buffer del agua. Las demás sales de calcio y magnesio, como

cloruros y sulfates, dan al agua otra característica, la dureza, de la cual se hablará más adelante en este capítulo.

Desde el punto de vista biológico, las aguas con altos valores de alcalinidad (carbonates y bicarbonatos) son más productivas y las más adecuadas para programas de acuicultura. Aguas con pH por debajo de 6,0 poseen pocos carbonatos y son pobres biológicamente.

Los depósitos de carbonato de calcio en el agua reciben el nombre de “limo” o “greda” (en inglés, mar!) y se refiere al CaCO_3 precipitado directamente del agua. Esta precipitación la provoca principalmente la remoción del CO_2 por la fotosíntesis. Ciertas plantas tienen la propiedad de tomar el CO_2 directamente del bicarbonato, después de haberse terminado todo el dióxido de carbono libre. Plantas como *Elodea* y *Potamogeton* poseen a menudo cubiertas densas de carbonato de calcio como “limo” sobre sus hojas. Se ha calculado que 100 kg de *Elodea* pueden precipitar 2,0 kg de CaCO_3 en un día con 10 h de luz. El alga verde *Chara* puede tener hasta el 30 de su peso seco en CaCO_3 .

No solamente la actividad de las plantas forma depósitos de greda o limo en el agua. Se ha demostrado que la pérdida de CO_2 en el agua se debe también a la temperatura, al pH, a la presión parcial y a otras sustancias en el agua. Se ha encontrado que una deficiencia de fósforo puede reducir el contenido de dióxido de carbono, facilitando de esta manera la precipitación de limo.

El calcio y el magnesio

El calcio y el magnesio son los cationes más abundantes en las aguas dulces. La actividad química de estos dos elementos es similar, en particular en la formación de sales de carbonato, y ambos pueden ser factores limitantes de los procesos biológicos en los ecosistemas acuáticos.

De estos dos iones, el calcio es por lo regular el más abundante. En aguas que poseen menos de 50 mg.l^{-1} de sólidos disueltos, el calcio representa cerca del 48 de todos los cationes presentes y el magnesio, el 14%. En aguas con valores superiores a los 50 mg.l^{-1} de sólidos disueltos, esta proporción puede aumentar, llegando aproximadamente a un 53 para el calcio y a un 34 para el magnesio (Reid, 1966).

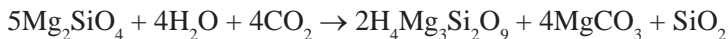
El componente predominante en el agua es el CaCO_3 , el cual en presencia del H_2CO_3 pasa a $(\text{CaHCO}_3)_2^{-2}$. Ciertos silicatos como la anortita ($\text{CaAl}_2\text{Si}_2\text{O}_8$) constituyen una importante fuente de calcio. La anortita pertenece al grupo de los

feldespatos los cuales representan cerca del 60 de la corteza terrestre. La actividad de los seres vivos también ha formado inmensos depósitos sedimentarios de CaCO_3 a través del tiempo. El calcio allí concentrado es liberado cuando el CaCO_3 sea atacado por aguas cargadas de CO_2 . El calcio removido pasará con las corrientes y la es-correntia a los ecosistemas acuáticos.

Después de los carbonates y silicatos, el calcio se encuentra más abundante en forma de sulfates, como el $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ y el CaSO_4 . El calcio también se encuentra en forma de cloruro de calcio (CaCl_2) el cual es cerca de 30 000 veces más soluble que el CaCO_3 . Algunos ecosistemas como el Mar Muerto contienen grandes cantidades de CaCl_2 .

Los ecosistemas acuáticos tropicales son por lo regular pobres en calcio. Solo lagunas costeras o lagos con yacimientos subterráneos con altas concentraciones salinas poseen altos valores de calcio. La presencia en estos lagos de altas densidades de pelecípodos y moluscos es un indicador de altas concentraciones de calcio. La laguna del Parque Norte de Medellín constituye un buen ejemplo de esta situación. Esta es una laguna con yacimientos subterráneos que le dan al agua valores de conductividad de $2500 \mu\text{mhos}\cdot\text{cm}^{-1}$, $800 \text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de cloruros y durezas de alrededor de $200 \text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$. En esta laguna se desarrollan por cientos de miles moluscos de las familias Physidae, Lymnaeidae y Planorbidae. El pH durante el día es por lo regular superior a 8,5. Igualmente la presencia en estas aguas de organismos zooplanctónicos como *Moina* sp. y *Brachionus* sp; es indicadora de ecosistemas de altas salinidades y durezas (Ramírez, 1987). El calcio en el agua es importante para el metabolismo y para la formación de huevos y dientes en los organismos acuáticos.

El magnesio, por su parte, es por lo regular el segundo catión más importante en aguas continentales. Su fuente principal son también los silicatos, como por ejemplo, el Mg_2SiO_4 el cual en presencia del ácido carbónico forma carbonato de magnesio y serpentina ($\text{H}_4\text{Mg}_3\text{Si}_2\text{O}_9$):



El MgCl_2 , al igual que el CaCl_2 , es otra forma de magnesio que se presenta solamente en ecosistemas muy hipersalinos como el Mar Muerto.

El magnesio constituye el núcleo de la molécula de clorofila, de ahí la importancia que tiene para la productividad primaria en los ecosistemas acuáticos. La medición de la clorofila en el agua es precisamente uno de los métodos para determinar esta productividad.

El concepto de dureza

Limnológicamente la dureza del agua está definida por la cantidad de iones de calcio y magnesio presentes en ella. Ohle (1934) propuso una clasificación de las aguas en poco productivas, medianamente productivas y muy productivas de acuerdo con los valores de dureza. Aguas poco productivas son aquéllas que poseen menos de 10 mg.l⁻¹ de calcio; aguas medianamente productivas las que poseen valores entre 10 y 25 mg.l⁻¹ y aguas muy productivas las que poseen valores superiores a los 25 mg.l⁻¹ (Tabla 12.5).

Tabla 12.5. Clasificación del agua de acuerdo con la dureza.

<i>mgCaCO₃ L⁻¹</i>	<i>Grado de dureza</i>
0-75	Blanda
75-150	Moderada-dura
150-300	Dura
<300	Muy dura

Las aguas con bajos valores de dureza se llaman también *aguas blandas* y biológicamente son poco productivas. Por el contrario, aguas con altos valores de dureza se denominan *duras* y por lo regular son muy productivas. Debe tenerse en cuenta que una mayor productividad está generalmente dada por unas pocas especies que se han adaptado a estas condiciones. Aguas con durezas intermedias pueden poseer una flora y una fauna más variada, pero son menos productivas en términos de biomasa.

La dureza es una variable poco medida en Limnología, aunque fue intensamente utilizado por los químicos acuáticos y actualmente lo es por ingenieros. Es un indicador de calidad del agua (Wetzel 1981, Wetzel y Likens 1991).

Un agua dura es aquella que requiere considerables cantidades de jabón para producir espuma y que produce escamas en tubos de agua caliente, hervidores, calentadores o unidades en las que se incrementa de alguna forma la temperatura. Varía de lugar a lugar, siendo en general menor en las aguas superficiales que en las subterráneas. Refleja la naturaleza de las formas geológicas con las cuales el agua ha estado en contacto y se deriva de la naturaleza del suelo y las formaciones rocosas (Sawyer y McCarthy 1978).

Las aguas duras se originan en áreas donde hay formaciones de piedra caliza en el horizonte superior del suelo; y las aguas blandas en áreas donde las formaciones de roca caliza están esparcidas o ausentes en el horizonte superior

(Sawyer y McCarthy 1978). La figura 12.1 muestra donde se origina el CO_2 y como él ataca los carbonatos insolubles en el suelo y en las rocas calizas para convertirlos a bicarbonatos solubles. Como la roca caliza no es carbonato puro sino que incluye también impurezas como sulfatos, cloruros y silicatos, estos materiales son expuestos a la acción solvente del agua al ser disueltos los carbonatos y pasan también a la solución (Sawyer y McCarthy 1978) (Figura 12.1).

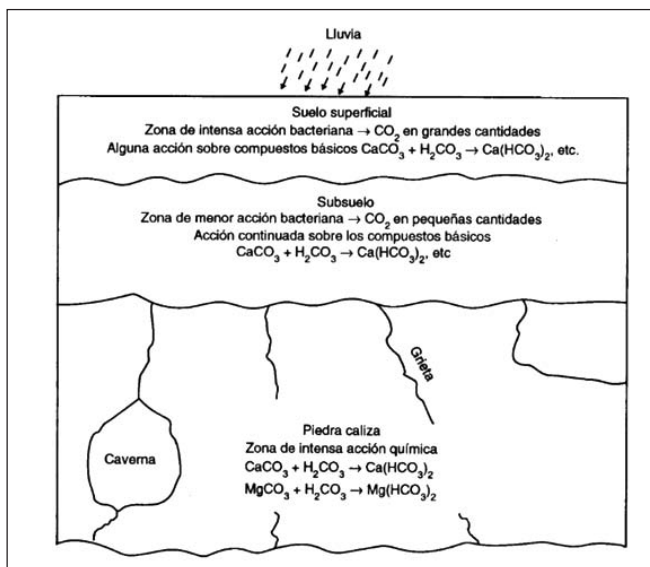


Figura 12.1. Fuentes de CO_2 y la solución de las sustancias causantes de la dureza.

Fuente: Sawyer y McCarty (1967, 1878).

Las unidades para medir la dureza son bastante heterogéneas; por ejemplo, para Wetzel (1981), un grado de dureza (H°) en Estados Unidos es igual a $1 \text{ mgCaCO}_3 \cdot \text{l}^{-1}$; 1H° en Alemania son 10 mgCaO/L ; Holl (1972) propuso como unidad internacional de medida al mVal que es igual $1 \text{ mEq} \cdot \text{l}^{-1}$ del material que se trate.

Causas de la dureza

La causa principal son los cationes metálicos divalentes capaces de reaccionar con el jabón (no con el detergente) y con ciertos aniones presentes en el agua para formar escamas (Sawyer y McCarthy 1978, Wetzel y Likens 1991). Los principales cationes causantes de dureza son: Ca^{+2} , Mg^{+2} , Sr^{+2} , Fe^{+2} y Mn^{+2} (Sawyer y McCarthy 1978). Según Sawyer y McCarthy (1978), los cationes anteriores se asocian con algunos aniones (Tabla 12.6).

Tabla 12.6. Iones causantes de la dureza

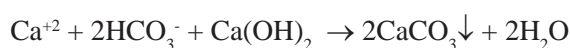
<i>Catión</i>	<i>Anión</i>
Ca ⁺²	HCO ₃ ⁻
Mg ⁺²	(SO ₄) ⁻²
Sr ⁺²	Cl ⁻
Fe ⁺²	NO ₃ ⁻
Mn ⁺²	SiO ₃ ⁻

El aluminio y los iones férricos a veces contribuyen a la dureza, pero su solubilidad está fuertemente limitada por el pH normal de las aguas naturales, que hace que sus concentraciones iónicas sean despreciables (Sawyer y McCarthy 1978).

La dureza se clasifica en dos formas:

1. Con respecto al ión metálico: se denomina *dureza de calcio y magnesio*. Estos iones son los causantes de la mayor porción de dureza que ocurre en las aguas naturales. Sin embargo, en la mayoría de los métodos utilizados para medir dureza cálcica queda incluida también la dureza por estroncio.
2. Con respecto a los aniones asociados con los iones metálicos. Este tipo de dureza puede a su vez ser de dos formas:
 - a. *Dureza carbonatada*: es la parte de la dureza total que es químicamente equivalente a las alcalinidades por bicarbonatos y carbonatos presentes en el agua; se denomina dureza carbonatada. Debido a que la alcalinidad y la dureza se expresan en términos del CaCO₃, la dureza carbonatada puede encontrarse como sigue: si la alcalinidad es menor que la dureza total, entonces la dureza carbonatada es igual a la alcalinidad (mg.l⁻¹); si la alcalinidad es mayor o igual que la dureza total, la dureza carbonatada es igual a la dureza total.

La dureza carbonatada ha sido llamada también dureza temporal, por ser la parte que desaparece cuando el agua es ablandada por ebullición o por procesos de ablandamiento con CaO, debido a la precipitación de los carbonatos de calcio y magnesio:



- b. *Dureza no carbonatada*: la cantidad de dureza en exceso de la dureza carbonatada se denomina dureza no carbonada y está asociada a (SO₄)⁻², Cl⁻ y NO₃⁻; es llamada también dureza permanente debido a que no es removida

o precipitada por ebullición. Según Sawyer y McCarthy (1978), puede calcularse como:

$$\text{Dureza no carbonatada (DNC)} = \text{DT} - \text{dureza carbonatada}$$

Cole (1983) enfatiza en que es un error equiparar siempre dureza y alcalinidad, así, por ejemplo: la titulación ácida de la alcalinidad mide indirectamente la mayoría de los metales alcalinotérreos; no obstante, los metales alcalinos monovalentes como Na^+ y K^+ que son usados comúnmente en la fabricación del jabón, no contribuyen a la dureza, pero sí a la alcalinidad porque aportan hidroxilos. Por esta razón, algunas aguas concentradas de zonas áridas son extremadamente blandas, aunque sus alcalinidades son altas; como es el caso de los lagos soda en donde la alcalinidad total puede alcanzar valores hasta de 6000 mg/L y la dureza es cercana a cero.

Métodos de determinación

Desde el punto de vista de calidad del agua, la dureza se determina por la cantidad de cationes que forman compuestos insolubles con el jabón. El método inicial para determinar la dureza del agua se basaba en la titulación con jabón común. A mayor dureza mayor cantidad de jabón gastado. Actualmente, se determina por titulación con EDTA (ácido etilen-diaminotetracético) u otro compuesto que el magnesio y el calcio. El método de medición es el siguiente: a 100 ml de muestra de agua se adicionan 1 o 2 ml de NH_3 al 25%, se agrega un indicador de pH y se titula con EDTA. Los resultados se expresan en $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ de CaCO_3 de la misma manera como se hace para la alcalinidad.

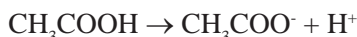
El método más apropiado es el cálculo de las concentraciones de iones divalentes, debido a que algunas aguas duras contienen cantidades apreciables de estroncio y si éste no es medido separadamente, entonces será medido con el calcio y los resultados de dureza tendrán un error notable.

Dureza ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) como $\text{CaCO}_3 = M^{+2}$ ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) \times (50/peso equivalente de M^{+2}),
donde:

M^{+2} representa cualquier ión metálico divalente.

El peso equivalente es el peso molecular del compuesto dividido por z , siendo z un entero positivo cuyo valor depende del contexto químico.

Para ácidos z es igual al número de moles de H^+ obtenibles a partir de 1 mol de ácido; por ejemplo: para ácido acético (CH_3COOH) z vale 1, ya que solo uno de los átomos de hidrógeno se ioniza para dar H^+ en solución:



Para *bases*, z es igual al número de moles de H^+ con que un mol de la base reacciona; por ejemplo para $NaOH$, z tiene un valor de 1; para $Ca(OH)_2$, z vale 2.

Ejemplo: calcule la dureza de un agua con los siguientes resultados: $Na^+ = 20 \text{ mg.l}^{-1}$, $Ca^{+2} = 15 \text{ mg.l}^{-1}$, $Mg^{+2} = 10 \text{ mg.l}^{-1}$, $Sr^{+2} = 2 \text{ mg.l}^{-1}$, $Cl^- = 40 \text{ mg.l}^{-1}$, $SO_4^{-2} = 16 \text{ mg.l}^{-1}$, $NO_3^- = 1 \text{ mg.l}^{-1}$. Como únicamente los cationes divalentes Ca^{+2} , Mg^{+2} , Sr^{+2} causan dureza, entonces el cálculo sería como se expresa en la tabla a continuación (Tabla 12.7).

Tabla 12.7. Ejemplo del cálculo de la dureza.

Catión	Peso equivalente	PM	Dureza
Ca^{+2}	20.0	20	$15 \times (50/20) = 37.5$
Mg^{+2}	12.2	12.2	$10 \times (50/12.2) = 41.0$
Sr^{+2}	43.8	38	$2 \times (50/43.8) = 2.3$
Dureza total			80.8

Wetzel y Likens (1991) proporcionan los factores presentados en la tabla 12.8 para hallar la dureza (Tabla 12.8).

Tabla 12.8. Factores por los que debe multiplicarse la concentración de mgL^{-1} de cada catión para hallar la dureza equivalente en $mgCaCO_3L^{-1}$

Catión	Factor
Ca^{+2}	2.497
Mg^{+2}	4.116
Fe^{+2}	1.792
Mn^{+2}	1.822
Al^{+3}	5.564
Sr^{+2}	1.142
Zn^{+2}	1.541

La concentración en mg/L de cada catión productor de dureza se multiplica por el factor apropiado para obtener las concentraciones equivalentes de carbonato de calcio, así: Dureza equivalente ($mgCaCO_3/L$) = [catión equivalente] x factor. Los equivalentes obtenidos se suman para obtener la dureza.

Los sulfatos

La forma más común de encontrarse el azufre en el agua es como SO_4^{-2} (ión sulfato). El sulfato entra al agua a través de la lluvia y por disolución de rocas que contengan compuestos tales como $CaSO_4$ y FeS_2 (pirita). Una fuente importante del azufre es la actividad volcánica. El hombre actualmente está aportando a la atmósfera una

cantidad de SO_2 dos a cuatro veces más que la actividad volcánica, a través de la actividad industrial, principalmente por la combustión del carbón.

Los sulfates son los aniones más importantes en el agua después de los carbonates. Los sulfatos se encuentran en aguas aeróbicas y es la forma como las algas lo pueden incorporar en su protoplasma. El azufre es importante para la constitución de algunas proteínas como cistina, cisteína y metionina.

Los sulfates en las aguas naturales varían en valores que van desde los 2,0 hasta los 10 mg.l-1 (Tabla 10.3). Algunas aguas como las amazónicas son muy pobres en sulfatos, 0,5 mg.l-1 (Klinge y Ohle, 1964; Sioli, 1964). Ríos que nacen en las regiones volcánicas andinas pueden presentar valores superiores a los 50 mg.l-1. Un caso especial lo constituyen los termales del parque nacional Puracé en los cuales el azufre se puede oler y ver sus depósitos amarillentos en orillas de los lagos y en los nacimientos de las corrientes que allí se forman.

En los lagos, el azufre se presenta como ión SO_4^{-2} en la superficie y en toda la columna de agua que se conserva aeróbica, pero en los fondos anóxicos, el azufre pasa a formar ácido sulfhídrico (H_2S).

La presencia de H_2S , HS^- y SO_4^{-2} está íntimamente relacionada con el pH del agua. En términos generales, a pH superiores a 8,0 la mayoría del azufre reducido existe en solución como HS^- y SO_4^{-2} , en cambio, el H_2S se encuentra en pequeñas cantidades y su olor es prácticamente imperceptible. A pH inferiores a 8,0 comienza a formarse rápidamente gran cantidad de H_2S alcanzando su máxima concentración a un pH de 5,0. Bajo estas condiciones, el H_2S causa graves problemas de corrosión y olor.

La presencia de H_2S en el fondo de los embalses para generación hidroeléctrica se ha constituido en un problema de difícil manejo, por cuanto causa corrosión a nivel de la casa de máquinas. El problema se origina fundamentalmente por la descomposición anaeróbica de la biomasa vegetal que queda inundada. El problema también se agrava en embalses con largos períodos de retención hidráulica y en lagos de poca circulación (oligomícticos) y lagos meromícticos o estratificados químicamente como el Mar Negro, el cual debe su nombre al color que adquieren sus aguas a unos 150 m de la superficie por una activa descomposición de materia orgánica en el fondo (Cole, 1983).

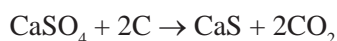
Ciclo del azufre en el agua

Ciertas bacterias en el agua son las responsables de las transformaciones químicas por las que pasa el azufre en el agua. Algunas de estas bacterias llamadas *bacterias sulfurosas* son reductoras y otras son oxidantes. Los procesos de reducción en los

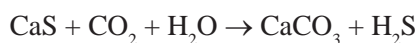
cuales la radiación solar es la fuente de energía y el agua actúa como donante de hidrogeniones son llevados a cabo por las plantas verdes.

En cambio, otros organismos microscópicos como son ciertas bacterias en el agua, pueden obtener su energía en medios anaeróbicos, donde por carecer de la enzima cata-lasa, escapan a los efectos letales del oxígeno.

Algunas bacterias *reductoras de sulfato* como *Desulfovibrio desulfuricans* actúan en ausencia del oxígeno, transformando el sulfato en sulfuro y éste en presencia del CO_2 y el H_2O precipitan el carbonato y producen ácido sulfhídrico. La secuencia de reacciones es la siguiente:



Desulfovibrio desulfuricans

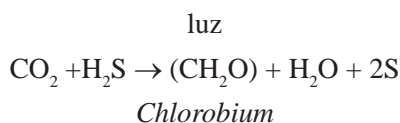


Entiéndase que el C presente en la anterior reacción es el proveniente de la descomposición de la materia orgánica. En los fondos anóxicos y oscuros se regeneran los grupos sulfhidrilos (SH) necesarios para la síntesis de proteínas y el H_2S formado se escapa a la atmósfera.

Por su parte, las *bacterias sulfurosas oxidantes*, constituyen un grupo complejo de microorganismos, algunos de los cuales pueden ser anaeróbicos y otros aeróbicos, según los procesos adaptativos que han sufrido a través de la evolución. A continuación se describe la forma como actúan algunas de estas bacterias.

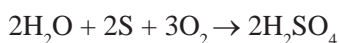
El primer grupo de estos microorganismos es el llamado Chlorobacteriaceae el cual incluye las bacterias sulfurosas verdes que contienen un pigmento llamado bacterioclorofila *a*, que actúa a longitudes de onda dentro del infrarrojo donde no pueden hacerlo los demás pigmentos de las algas y las plantas verdes.

Estas bacterias actúan en medios anaeróbicos donde el H_2S alcanza valores superiores a los 50 mg.l^{-1} , utilizando el ácido sulfhídrico como donador de hidrogeniones para la reducción del CO_2 / con producción de carbohidratos y azufre elemental. Esta reacción se lleva a cabo gracias a una bacteria autotrófica llamada *Chlorobium*. Esta reacción se expresa de la siguiente manera:



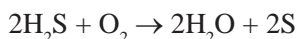
Se encuentra también otro grupo de bacterias llamadas *púrpuras* dentro de las cuales están los géneros *Chromatium* y *Thiopedia* las cuales forman sobre el

sustrato de playas tropicales y lagos capas de un color rosado o rojizo. La mayoría de estas bacterias están adaptadas a luz poco intensa y a altas temperaturas. Durante su actividad metabólica forman azufre elemental el cual guardan en forma de gránulos dentro de sus células. El azufre en presencia del oxígeno es luego oxidado a ácido sulfúrico. La reacción se expresa como sigue:

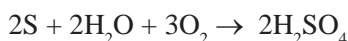


Chromatium y *Thiopedia*

Otro tipo de bacterias oxidantes son los tiobacilos, las cuales no tienen color y son anaeróbicas. El género *Thiobacillus* se desarrolla bien en aguas muy ácidas y oxida el H_2S a H_2SO_4 , pasando primero por azufre elemental. La secuencia de reacciones es la siguiente:



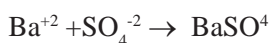
Thiobacillus



Beggiatoa es otra alga sulfurosa sin color que forma masas algodonosas y se desarrolla en medios de baja tensión de oxígeno y altas concentraciones de ácido sulfhídrico. Actúa en reacciones químicas de la misma manera que lo hace *Thiobacillus*.

Como puede observarse, el azufre pasa por un ciclo complejo en el cual se forma H_2S en presencia de bacterias reductoras y S y H_2SO_4 en presencia de bacterias oxidantes.

En cuanto a la determinación de los sulfatos en el agua, existen varios métodos de los cuales el turbidimétrico es el más confiable (Wetzel y Likens, 1979). Mediante este método, el ión sulfato se precipita en solución ácida con cloruro de bario. Los cristales de sulfato de bario se estabilizan luego en suspensión. La reacción es como sigue:



La suspensión se lleva al espectrofotómetro y los resultados se expresan en $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de SO_4^{-2} . La metodología en detalle puede consultarse en APHA, AWWA (1980).

Los cloruros

Los cloruros ocupan el tercer lugar en porcentaje de los aniones en el agua (Tabla 10.1). Debido a que están representados por lo regular en forma de cloruro de sodio, éstos expresan en gran parte la salinidad del agua. Su abundancia varía mucho de

un ecosistema a otro. Por lo regular, las aguas de lagos y ríos de montaña presentan contenidos muy bajos de cloruros (menores de 5 mg.L^{-1}), en cambio los ríos en las partes bajas incrementan su contenido debido a los minerales que son arrastrados por las lluvias. Las lagunas costeras influenciadas por el mar presentan igualmente elevadas concentraciones de cloruros. Nacimientos de aguas subterráneas pueden incrementar considerablemente los cloruros en ciertos lagos. Las aguas del lago del Parque Norte en la ciudad de Medellín presentan valores hasta de 755 mg.L^{-1} debido a este fenómeno (Ramírez, 1987).

Según Livingstone (1963), el promedio de cloruros para los ríos suramericanos es de $4,9 \text{ mg.L}^{-1}$ y el promedio mundial es de $7,8 \text{ mg.L}^{-1}$.

Los ríos contaminados por materia orgánica incrementan considerablemente sus valores debido a las excretas humanas, especialmente la orina. La tabla 10.3 presenta los promedios de este anión en varios tipos de ecosistemas acuáticos tropicales. Casos extremos de salinidad se encuentran por ejemplo en el Mar Muerto y el Gran Lago Salado de Utah donde sus valores pueden ser hasta siete veces superiores a los del mar. Los lagos de zonas áridas, donde la evaporación excede a la precipitación, aumentan paulatinamente su concentración de sales debido a una continua reducción del volumen del agua.

La laguna Mar Chiquita, o Mar de Ansenúza, es una laguna endorreica de elevada salinidad que se encuentra en el noreste de la provincia de Córdoba, en el centro-norte de Argentina. Su superficie variable, que puede rondar los 8000 km^2 la convierte en uno de los lagos salados más extensos del hemisferio sur y occidental (Figura 12.2).

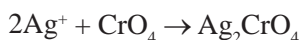


Figura 12.2. La laguna salada Mar Chiquita, o Mar de Ansenúza, Córdoba, Argentina
Fuente: ([https://es.wikipedia.org/wiki/Laguna_Mar_Chiquita_\(C%C3%B3rdoba\)](https://es.wikipedia.org/wiki/Laguna_Mar_Chiquita_(C%C3%B3rdoba)))

La concentración de cloruros es quizás el parámetro que más influye en la distribución de los organismos acuáticos, por cuanto éstos tienen que vencer la presión osmótica por ellos ejercida. Los organismos marinos poseen adaptaciones estructurales y fisiológicas para vivir en concentraciones salinas superiores a las de sus células. De igual manera lo están los organismos de agua dulce para vivir en medios hipotónicos. Muchos organismos unicelulares de agua dulce poseen vacuolas contráctiles para expulsar el exceso de agua que llega a sus células. Un grupo reducido de especies, principalmente las que viven en medios estuarinos, están adaptadas para resistir continuos cambios en la concentración salina; éstas reciben el nombre de eurihalinas. Las especies que por otro lado no resisten cambios bruscos en la salinidad reciben el nombre de estenohalinas.

Aguas con alta salinidad y, por ende, con elevada conductividad presentan por lo regular alta productividad en términos de biomasa, pero una baja diversidad de especies. En los países de zonas templadas, donde colocan sal en las calles y carreteras para ayudar a derretir el hielo durante el invierno, se ha convertido esto en un problema de contaminación salina grave para ríos y lagos. Este problema obviamente no existe en los trópicos.

Para determinar la cantidad de cloruros en el agua, se emplea una prueba relativamente sencilla, en la cual se utiliza el cromato de potasio (K_2CrO_4) como indicador y se titula con nitrato de plata ($AgNO_3$) hasta obtener un color anaranjado. La cantidad de $AgNO_3$ gastada equivale a la cantidad de cloruros presentes en la muestra de agua analizada. La reacción química producida es como sigue:



El sodio y el potasio

El sodio y el potasio son dos cationes que por lo regular se encuentran en bajas concentraciones en las aguas dulces, estando el sodio un poco por encima del potasio. Ambos cationes intervienen en el transporte de otros iones a nivel celular, pero no se consideran factores limitantes para la productividad en el agua. Esteves (1998) señala cómo en el sur del pantanal de Matogrosso (Brasil) existen unas lagunas saladas atípicas que presentan concentraciones de sodio y potasio hasta cuarenta o más veces superiores a las de las bahías de agua dulce en la misma región.

El sodio se encuentra en la naturaleza en forma de silicatos tales como $NaAlSi_3O_8$ (albita) y $NaAlSi_4O_{10}$ (nefelina). La forma más común en que se encuentra es como $NaCl$ (halita), cuya concentración en el Gran Lago Salado de Utah puede ser hasta de 25%. Altas concentraciones de sales de sodio crean una barrera osmótica para la mayoría de los organismos. Solo ciertas especies como *Artemia salina*

se desarrollan extraordinariamente bien en estos medios. Esteves (1998) reporta concentraciones de sodio desde 7308 mg.L⁻¹ en la laguna Imboacica (Brasil) hasta de 0,02 mg.L⁻¹ en agua lluvia en la región Amazónica. Maier y Takino (1985) reportaron valores promedio de 21 mg.L⁻¹ para 17 embalses en el estado de Sao Paulo. El río Amazonas presenta valores de 2,5 mg. L⁻¹, en tanto que para los ríos Cauca y Magdalena se reportan valores de 10,0 y 7,0 mg. L⁻¹, respectivamente (Tabla 12.3). Para Suramérica se ha reportado un promedio de 4,0 mg.L⁻¹, siendo el más bajo después de África (11,0 mg.L⁻¹), Norteamérica (9,4 mg.L⁻¹) y Europa (5,4 mg.L⁻¹) (Esteves, 1988).

En cuanto al potasio, sus valores son en general más bajos que los del sodio. Se encuentra en la naturaleza como KAlSi₂O₆ (leucita) en rocas de origen volcánico y como KCl (silvita), menos común que el NaCl (halita). Las plantas tienen la propiedad de acumular grandes cantidades de potasio; por ello una gran proporción de los fertilizantes en el mundo se obtienen de las plantas domésticas. Se ha encontrado que el estiércol de ciertos herbívoros, como el ganado y los conejos, incrementa la concentración del potasio en los lagos donde acostumbran beber agua.

Esteves (1988, 1998) presenta valores de 284,5 mg.L⁻¹ de potasio para la laguna Imboacica y de 0,01 mg.L⁻¹ en el agua lluvia en el Amazonas. El mismo autor presenta un promedio de 2,0 mg.L⁻¹ para Suramérica, ligeramente superior al de Norteamérica (1,4 mg.L⁻¹) y al de Europa (1,7 mg.L⁻¹).

Varios organismos acuáticos están adaptados a altas concentraciones salinas, considerando el NaCl como la sal más importante en estos ecosistemas. Entre éstos están el rotífero *Brachionus* y el crustáceo *Artemia*; también se encuentran algunos microcrustáceos como el calanoide *Diatomus*. Dentro de los dípteros se encuentran algunos Ephidridae, Culicidae y Tabanidae y dentro de los hemípteros están algunos Corixidae. En las regiones estuarinas existen varios peces e invertebrados que pueden resistir amplios rangos de salinidad (eurihalinos).

El hierro

El hierro es un elemento de particular interés para la vida en el agua. En primer lugar, constituye el elemento esencial para la síntesis de los pigmentos respiratorios de muchos animales (la hemoglobina); también hace parte de numerosas enzimas como la peroxidasa, la catalasa y el citocromo oxidasa. El hierro también es esencial para la fotosíntesis ya que hace parte al menos de dos citocromos que transfieren electrones durante este proceso.

El hierro se encuentra en el agua tanto en forma bivalente (Fe⁺⁺) como trivalente (Fe⁺⁺⁺). El Fe⁺⁺ es soluble bajo condiciones anaeróbicas, pero en

presencia de oxígeno se vuelve trivalente y forma complejos coloidales con otros iones inorgánicos. Esto quiere decir que en los lagos y embalses, el hierro se encuentra normalmente como trivalente (férrico) en las capas superiores, pero a medida que se va llegando a los fondos anóxicos, se toma en hierro bivalente (Fe^{++}) soluble. Lo anterior constituye un grave problema para los embalses en la generación hidroeléctrica cuya captación se hace a nivel de capas anóxicas. Como consecuencia de ello, el hierro soluble, al llegar a la casa de máquinas, se oxigena y se convierte en férrico (Fe^{+++}) precipitándose, causando problemas de incrustación en el sistema de enfriamiento. Este problema ha sido extensamente tratado en el embalse de El Peñol-Guatapé (Antioquia) (Medina, 1983).

Esta misma situación ocurre en casa de máquinas de centrales hidroeléctricas en todo el mundo, debido a que el agua para generación eléctrica se toma de niveles anóxicos de los embalses (Cortínez, 2020; Marrero y Zelaya, 2014). (Figura 12.3).



Figura 12.3. Corrosión en centrales hidroeléctricas accionadas con aguas anóxicas.
([www: source=univybtm=ischyq=corrosion+centrales+eléctricas+hidroelectricas+imágenes](http://www.source=univybtm=ischyq=corrosion+centrales+eléctricas+hidroelectricas+imágenes))

Igualmente, sucede algo similar cuando aguas subterráneas anóxicas afloran a la superficie del terreno, el hierro ferroso se convierte en férrico al contacto con el oxígeno del aire, tornándose las aguas de un color pardo intenso (Figura 12.4).



Figura 12.4. Cauce de arroyos de color pardo debido a la conversión del Fe^{++} a Fe^{+++}
Foto: G. Roldán

Muchos de los procesos de oxidación y reducción del hierro están determinados por la presencia de algunos microorganismos. Por ejemplo, el grupo de bacterias quimiosintéticas, los *Thiobacillus* y *Ferrobacillus*, poseen enzimas que convierten el Fe^{2+} en Fe^{3+} , agua y energía que es utilizada para formar compuestos orgánicos a partir del CO_2 .

Una de las formas bajo las cuales el hierro está más disponible para el fitoplancton es como $\text{Fe}(\text{OH})_3$. Este se forma por la oxidación del Fe^{2+} en aguas que contienen sales de hierro disueltas y se precipita como una película ocre sobre la superficie celular. Ejemplos de ello se encuentran en bacterias del género *Leptothrix*, *Gallionella*, *Ochrobium* y *Síderocapsa*. Algunas algas como *Lyngbia martesiana* puede precipitar en sus células tal cantidad de hierro que llega a perjudicar su crecimiento. Se ha demostrado igualmente cómo con el hierro también se pueden precipitar el aluminio, el azufre, el fósforo y el potasio.

El contenido de hierro en aguas neotropicales es relativamente bajo. El río Amazonas y sus tributarios presentan valores de $0,1 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$. Ciénagas y embalses presentan valores de $0,8 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$. En ríos con cierto grado de contaminación como el Cauca y el Magdalena se han reportado valores de $5,0$ y $6,0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$, respectivamente (Tabla 10.3).

El sílice

Cerca del 60 de las rocas de la corteza terrestre están compuestas por sílice (SiO_2). El origen de estas rocas puede ser sedimentario o magmático y son, por lo regular, del tipo feldespato.

El sílice desde el punto de vista limnológico, tiene importancia en forma reactiva o soluble, que es la forma como es asimilado por los organismos. El sílice es esencial para las diatomeas, ya que es el compuesto básico para la construcción de sus frústulas. Las esponjas de agua dulce también utilizan sílice para la construcción de sus espículas. Debido a que las algas diatomáceas son las principales consumidoras de sílice, se espera encontrar valores bajos en la zona eufótica de los lagos y valores altos en la zona afótica.

Los ecosistemas acuáticos tropicales presentan valores de rangos muy variables. Lagos y corrientes de altas montañas presentan valores $< 1,0 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$. Las ciénagas, en cambio, influenciadas por los ríos y la escorrentía presentan valores hasta de $12 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ o más. Por su parte, los ríos en las partes bajas presentan valores que varían entre los $3,0$ y $7,5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (Tabla 10.3). Esteves (1998) presenta valores de sílice para ocho lagunas brasileñas que varían entre los $0,24$ y $2,59 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$

La adición de fósforo estimula el crecimiento de las diatomeas y, por lo tanto, el consumo del sílice a medida que crecen sus poblaciones. Una alta productividad por diatomeas puede ir disminuyendo el contenido de sílice en el agua, ya que éste va quedando atrapado en las frústulas que se depositan en el fondo de lagos y embalses, especialmente en aquellos de poca circulación.

Otros iones en el agua

Existen en el agua otro grupo de iones menos abundantes llamados micronutrientes, los cuales son requeridos en cantidades mínimas por las algas para su desarrollo. Algunos de éstos son molibdeno, cobre, zinc, cobalto, yodo, vanadio y manganeso. Los microelementos o elementos traza tienen gran importancia en varios procesos metabólicos del ecosistema, y en particular, porque ayudan a precipitar la materia orgánica disuelta, clarificando de esta manera la columna de agua.

La fuente principal de estos elementos es la erosión y la disolución de las rocas y suelos que los contienen. Recientemente, la contaminación industrial y doméstica han contribuido al incremento de estos elementos en el agua. La Corporación Autónoma Regional del Cauca (CVC) ha realizado una serie de análisis en el río Cauca, entre ellos de manganeso, cobre y zinc encontrándose valores muy superiores a los normales, lo cual se atribuye al proceso de contaminación a que está sometido este cuerpo de agua.

El molibdeno (*Mo*) es un metal pesado que estimula el crecimiento de las algas, posiblemente interviniendo en el sistema enzimático que reduce el nitrógeno (N_2) y los nitratos (NO_3^-). En las zonas templadas donde los lagos pasan por los períodos de circulación de primavera y otoño, el molibdeno realiza un ciclo similar al del hierro. Durante el invierno es escaso cuando los sedimentos se están oxidando, aumenta al comienzo del verano coincidiendo con la liberación del fósforo y disminuye al final del verano, cuando comienza a incrementarse el H_2S en los fondos anóxicos.

El cobre (*Cu*) es un elemento que en pequeñas cantidades es necesario para la formación de ciertas enzimas oxidantes como el ácido ascórbico-oxidasa las cuales son un complejo cobre-proteína. En los cangrejos, arañas y caracoles, el cobre es el centro de la hemocianina, una sustancia portadora de oxígeno similar en función a la hemoglobina en los vertebrados. En grandes cantidades el cobre como $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ se ha utilizado como algicida. Luego en los sedimentos este compuesto se acumula como $CuCO_3$, lo que interfiere con el desarrollo de la fauna béntica.

El zinc (*Zn*) hace parte de la enzima anhidrasa carbónica, esencial para el crecimiento de plantas y animales. Hasta la fecha se conocen más de 20 enzimas que

contienen zinc, entre las cuales se incluyen la RNA y DNA polimerasas. También se requiere como agente de transferencia de electrones durante la fotosíntesis y durante el proceso de síntesis de proteínas.

El cobalto (*Co*) es un elemento asociado a la vitamina B₁₂ y a algunas coenzimas. Se sabe que es un elemento importante para el desarrollo de ciertas algas verde-azules.

El yodo (*I*) en el agua es normalmente escaso, pero algunas algas marinas, peces y ostras pueden concentrarlo en sus tejidos. El yodo es importante para el hombre, ya que hace parte de la tiroxina. El yodo también se obtiene a través de la sal, frutos, cereales y verduras. La deficiencia de yodo en el agua se corrige agregándole pequeñas cantidades de sal yodada.

El vanadio (*V*) en el agua aumenta la tasa fotosintética del alga *Scenedesmus* y puede actuar en procesos de reducción con ciertas bacterias. Se considera que el vanadio disminuye la incidencia de enfermedades vasculares, ya que inhibe la síntesis de colesterol.

Por último, el manganeso (*Mn*) es un elemento que se comporta en forma muy similar a la del hierro. Constituye un elemento esencial para la activación de ciertas enzimas y estimula el crecimiento del plancton. Su concentración en el agua es muy baja. Esteves (1988) presenta para diez ecosistemas lacustres en el Brasil concentraciones que varían entre 0,03 y 9,0 mg.^{L-1}.

El análisis de otros elementos en el agua como el mercurio, cromo, cadmio, aluminio y estroncio, entre otros, solo se llevan a cabo cuando hay sospechas de contaminación, con el fin de determinar posibles daños en el ecosistema y peligro para la salud humana. Sobre este tema se hablará más extensamente cuando se trate el problema de la contaminación acuática.

Nutrientes en los ecosistemas acuáticos: el fósforo y el nitrógeno

¹Gabriel Roldán Pérez, ²John Jairo Ramírez Restrepo

El nitrógeno y el fósforo constituyen los dos elementos más importantes para la productividad primaria en los ecosistemas acuáticos. Su concentración varía desde microgramos ($\mu\text{g}^{\text{L}^{-1}}$) en medios oligotróficos hasta varios miligramos por litro en medios eutrofizados. Son los iones que en un momento determinado pueden ser los factores más limitantes en la productividad primaria. Estos iones varían igualmente con las estaciones en las zonas templadas y con los ritmos de lluvia y sequía en las zonas tropicales, debido a su utilización por parte de las algas.

En cuanto a su origen, el fósforo proviene de la disolución de las rocas fosfatadas y por la mineralización de la materia orgánica, que retoma al medio el fósforo inorgánico a través de los procesos de descomposición microbiana. El nitrógeno, por su parte, tiene como fuente principal el nitrógeno atmosférico; éste también regresa al medio a través de la descomposición de la materia orgánica. Es fácil deducir, por lo tanto, que el nitrógeno es un elemento mucho más abundante en el agua que el fósforo y de una disponibilidad más inmediata. Por ello se considera al fósforo un factor más limitante que el nitrógeno. En términos generales, la proporción de fósforo a nitrógeno en el agua es de 1:10.

La contaminación orgánica, industrial y agrícola constituye hoy día una de las fuentes más importantes de nitrógeno y fósforo en el agua y es la principal responsable de los fenómenos de eutrofización de lagos, embalses y ríos. Este problema es aún más agudo en los trópicos donde, además de haber poco o ningún control de la contaminación, los nutrientes son utilizados por las algas y plantas acuáticas de forma permanente, todo ello favorecido por las condiciones de medianas y altas temperaturas prevaleciendo a lo largo de todo el año.

Debido a su importancia para la vida en el agua, se tratarán a continuación y por separado los ciclos y el papel que cada uno de estos elementos juega en el mantenimiento de los ecosistemas acuáticos.

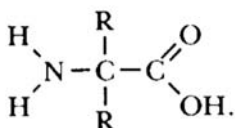
1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groidan@une.net.co

2 Universidad de Antioquia. johnra77@gmail.com

El nitrógeno

La fuente principal del nitrógeno es el aire que representa aproximadamente el 79% en volumen. Sin embargo, existen enormes cantidades de nitrógeno atrapadas en la litosfera y que no hacen parte de los ciclos biogeoquímicos. Esta cantidad ha sido calculada en 93,7% del nitrógeno total; en tanto que el nitrógeno atmosférico representa el 6,3%. De este total, solo una parte muy pequeña hace parte de los sistemas vivos (Colé, 1983).

La importancia del nitrógeno en el agua radica en que es el componente fundamental de las proteínas, las cuales constituyen la base estructural de los seres vivos. Las proteínas están constituidas por aminoácidos, estructuras químicas compuestas por un grupo amino (NH_2) y un grupo carboxilo (COOH). El grupo NH_2 le da propiedades básicas a los aminoácidos y el grupo COOH le da propiedades ácidas. La siguiente es la representación de la fórmula de un aminoácido:



El grupo “R” representa distintos radicales químicos y son los que diferencian un aminoácido de otro. Por lo anterior, se entiende que sin el nitrógeno no puede concebirse la vida en el agua ni en el planeta.

Características químicas del nitrógeno

La química del nitrógeno es compleja debido a los varios estados de valencia en que puede encontrarse y a que dichos estados pueden alcanzarse debido a la actividad de ciertos microorganismos. Desde el punto de vista químico, el nitrógeno puede existir en siete estados de valencia (Tabla 13.1).

Tabla 13.1. Siete estados de valencia en los cuales puede estar el nitrógeno

NH_3 3 ⁻	N_2 0	N_2O 1 ⁺	NO 2 ⁺
N_2O_3 3 ⁺	NO_2 4 ⁺	N_2O_5 5 ⁺	

El nitrógeno puede estar presente en los ambientes acuáticos en varias formas como las siguientes:

- Nitrato - NO_3^-
- Nitrito - NO_2^-
- Amoníaco - NH_3
- Amonio - NH_4^+
- Óxido nitroso - N_2O
- Nitrógeno molecular - N_2
- Nitrógeno orgánico disuelto, péptidos, purinas, aminas y aminoácidos

De todas estas formas de nitrógeno, los nitratos y el ion amonio son los más importantes para los ecosistemas acuáticos, por cuanto constituyen la fuente principal para los organismos residentes en este medio.

El nitrito (NO_2^-) se encuentra en bajas concentraciones, especialmente en aguas oxigenadas, pero en medios hipóxicos, su concentración aumenta notablemente. Bajo escasez del ion amonio y nitrato, el fitoplancton puede formar nitritos e incorporarlos en sus células, pero en altas concentraciones los nitritos son muy tóxicos.

El ion amonio (NH_4^+) es muy importante para los productores, ya que puede ser utilizado como fuente de nitrógeno durante la síntesis de proteínas. Su concentración en medios aeróbicos es muy baja; debido a ello los nitratos se convierten allí en la principal fuente de nitrógeno para el fitoplancton. El ion amonio también puede encontrarse en forma de hidróxido de amonio (NH_4OH). La relación amonio-hidróxido depende del pH del agua. Así por ejemplo, a un pH de 6,0, la relación es de 3000:1; a un pH 7,0, 300:1; a pH 8,0, 30:1 y a un pH de 9,5, es de 1:1 (Hutchinson, 1957).

Altas concentraciones de amonio pueden tener grandes implicaciones ecológicas, ya que la oxidación demanda mucho oxígeno, lo que va en detrimento de las comunidades acuáticas. Concentraciones superiores a los $0,25 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de amonio, afectan el crecimiento de los peces y superiores a los $0,5 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ se consideran letales.

Ciclo del nitrógeno

La fuente principal del nitrógeno para los seres vivos es la atmósfera, de donde el nitrógeno elemental (N_2) es constantemente removido por las descargas eléctricas y por la acción bacteriana y de ciertas algas. Durante las tormentas eléctricas grandes cantidades de nitrógeno son oxidadas a N_2O_5 , las cuales al unirse con el

agua producen HNO_3 , es arrastrado a la tierra por la lluvia. Al disociarse el HNO_3 en el agua produce NO_3 (nitratos), los cuales constituyen la forma química bajo la cual las algas y las plantas pueden incorporar el nitrógeno en su citoplasma y utilizarlo para la síntesis de proteínas.

El nitrógeno atmosférico también puede convertirse en proteínas por la acción de las bacterias fijadoras de nitrógeno y ciertas algas (principalmente verdeazules). Además, el amoníaco suministra amonio a las algas y a las plantas para la producción de proteínas. (Figura 13.2

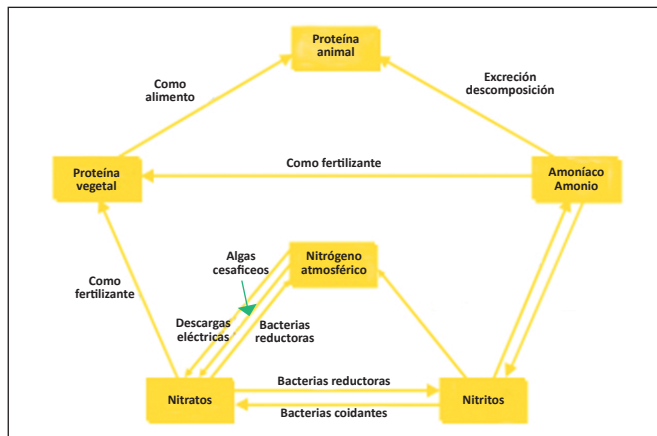
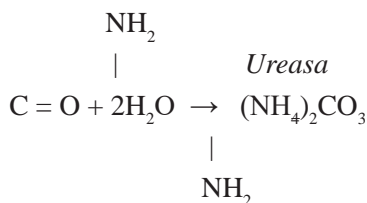


Figura 13.2. Representación de la ruta del fósforo en un lago.

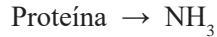
Una vez que el nitrógeno, como nitratos o como ion amonio, se ha incorporado a los tejidos animales y vegetales, entra en el proceso de la síntesis de proteínas para la reparación de las células y tejidos y suministro parcial de energía. A través de los procesos metabólicos, los organismos vivos devuelven el nitrógeno al medio ambiente en forma de heces y orina, principalmente. Cuando el organismo muere es todo su cuerpo el que retoma el nitrógeno al ambiente mediante los procesos de descomposición de la materia orgánica.

El nitrógeno existe en la orina principalmente como urea, en los animales acuáticos y los humanos, la cual se hidroliza mediante la enzima ureasa para formar carbonato de amonio. La reacción es la siguiente:



La proteína animal y vegetal es descompuesta por las bacterias hasta producir amoníaco:

Bacterias aeróbicas o anaeróbicas



En Limnología es de especial interés conocer la forma como excretan los organismos acuáticos el nitrógeno. Los invertebrados lo hacen en forma de amoníaco (NH_3). Los peces marinos cartilagosos lo hacen en forma de urea. En cambio los peces pulmonados excretan amoníaco cuando disponen de bastante agua, pero cuando ésta escasea, se meten en el lodo y lo hacen en forma de urea. Los peces de agua dulce excretan el nitrógeno en forma de amoníaco. Los anfibios, por su parte, excretan amoníaco cuando están en estado de renacuajo y urea en su estado adulto. El hombre y los mamíferos excretan urea disuelta en un alto contenido de agua.

Los animales terrestres como los reptiles, las aves y los insectos excretan el nitrógeno en forma de ácido úrico, pero cuando sus excretas llegan al agua, éste es convertido en último término en nitritos y nitratos. En resumen, puede decirse que el nitrógeno en los ecosistemas acuáticos es liberado por los animales en forma de amoníaco y urea; en cambio en los terrestres en forma de ácido úrico.

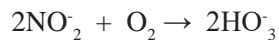
Es importante anotar cómo en cada paso de una forma de nitrógeno a otra, intervienen diferentes tipos de bacterias, de las cuales se conocen actualmente alrededor de 28 géneros diferentes. Así por ejemplo, el grupo de las *nitrosomonas* convierte el amoníaco, bajo condiciones aeróbicas, en nitritos, agua y energía.

Nitrosomonas



Los nitritos son convertidos en nitratos, también en condiciones aeróbicas, por las bacterias del grupo *Nitrobacter*, así:

Nitrobacter



Los nitratos constituyen el último estado de oxidación del nitrógeno y es la forma como la utilizan directamente las plantas y las algas para sintetizar las proteínas.

Bajo condiciones anaeróbicas, los nitratos y los nitritos devuelven el nitrógeno gaseoso a la atmósfera (N_2) mediante un proceso llamado desnitrificación. De esta manera se cierra el ciclo del nitrógeno, el cual es el punto de partida para iniciarse de nuevo todo el proceso de nitrificación y síntesis de proteínas anteriormente descrito.

Fijación del nitrógeno en los ecosistemas acuáticos

Algunos microorganismos como ciertas bacterias y algas verdeazules tienen la propiedad de fijar el nitrógeno atmosférico; es decir, transformar el nitrógeno molecular en nitrógeno orgánico en su citoplasma a través del proceso de la síntesis de proteínas. Dentro de las bacterias se encuentran los géneros *Clostridium* y *Azotobacter* y dentro de las algas se destacan los géneros *Nostoc*, *Anabaena* y *Aphanizomenon*.

La fijación del nitrógeno molecular (N_2) es un proceso reductor en el cual se forma amoníaco (NH_3) en primer lugar. Este proceso es catalizado por la enzima nitrogenasa compuesta por dos unidades: la primera, conformada por molibdeno, hierro y proteína y la segunda, por hierro y proteína. Se observa aquí de nuevo la importancia de la presencia del Fe y el Mo en el agua.

Los organismos fijadores de nitrógeno y fotosintetizadores realizan el transporte de electrones a través de la férrodoxina. Para los organismos fotosintetizadores se llevan a cabo otros mecanismos. Así por ejemplo, la férrodoxina provee la hidrogenasa y el trifosfato de adenosina (ATP) se puede originar a través de la respiración. Se ha observado que un aumento de carbohidratos incrementa la tasa de fijación de nitrógeno. Es interesante anotar que la nitrogenasa no es específica para un solo sustrato, sino que también puede reducir otros sustratos como hidrógeno, acetileno y monóxido de carbono. Esto es importante, pues a través del consumo de estos compuestos se puede calcular la fijación de nitrógeno.

Fijación de nitrógeno por bacterias

Los géneros de bacterias más comunes involucrados en la fijación del nitrógeno son *Azotobacter* y *Clostridium pasteurianum* las cuales viven libremente en el agua, sobre plantas acuáticas y sobre los sedimentos. *Azotobacter* es dominante en medios bien oxigenados; en cambio *Clostridium* se desempeña mejor en medios anaeróbicos.

En zonas templadas, estas bacterias aumentan o disminuyen sus poblaciones al ritmo de las estaciones. *Clostridium*, por ejemplo, aumenta al comienzo de la primavera, disminuye en verano y aumenta en otoño, siguiendo aproximadamente los mismos pulsos del fitoplancton. En cambio *Azotobacter*, estudiada en algunos lagos polacos, mostró aumentos en primavera y verano.

Estudios realizados en diferentes lagos en zonas templadas mostraron cómo estas dos bacterias no se encontraban en la columna del agua de lagos oligotróficos, pero sí en sus sedimentos. Estudios en lagos mesotróficos y eutróficos mostraron

cómo su presencia aumentaba tanto en la columna del agua como en el sedimento, a medida que los lagos estudiados mostraban una mayor eutrofia (Wetzel, 1983).

Estudios del comportamiento de estas bacterias en lagos y embalses neotropicales aún son muy escasos, por lo que es un campo de investigación abierto para los estudiosos de la microbiología acuática.

Fijación del nitrógeno por algas verdeazules

Se conocen cerca de sesenta especies de algas cianofíceas, las cuales pueden tomar el nitrógeno del aire y mediante el proceso de reducción incorporarlo a sus células. La mayoría de estas algas pertenecen a la familia Nostocaceae de las cuales los géneros *Nostoc* y *Anabaena* son los más representativos en el medio neotropical. Las algas verdeazules habitan una gran diversidad de habitats, desde los suelos de los desiertos hasta los lagos y embalses extremadamente eutrofizados. Los medios ácidos son los más propios para su desarrollo.

De las algas azulverdosas las que tienen heterocitos son las más activas como fijadoras de nitrógeno. Los heterocitos son células de paredes gruesas con pocos pigmentos fotosintetizadores. En ellos se forma una cámara anaeróbica donde se dan las condiciones para la fijación del nitrógeno. *Anabaena* y *Nostoc* son géneros especialmente ricos en este tipo de células.

Existe un caso de simbiosis en el alga *Anabaena azollae* la cual vive mutualísticamente en *Azolla*, una macrofita acuática. *Azolla*, da abrigo al alga dándole protección y nutrientes y el alga fija el nitrógeno molecular. Algunos autores han comparado esta simbiosis a la de *Rhizobium*-leguminosas.

Asimilación del nitrógeno

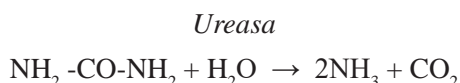
El nitrógeno puede ser tomado por las algas y plantas en tres formas: como nitratos (NO_3^-), como ion amonio (NH_4^+) y como nitrógeno molecular (N_2). Las dos primeras corresponden a la forma como la toman la mayoría de las plantas y algas; la tercera (N_2) es propia de los procariotes (bacterias y algas cianofíceas).

Una vez que los procariotes han sintetizado el amoníaco a partir del nitrógeno atmosférico, el NH_3 puede convertirse en nitritos o nitratos. Los nitratos y el amoníaco pueden ser tomados por otras plantas, pero después de la asimilación las enzimas reducen el nitrato a NH_3 , el cual puede ser luego aminado. El amoníaco es la base para la formación de los ácidos aspártico y glutámico, aminoácidos a partir de los cuales se forman los demás compuestos nitrogenados orgánicos. En otras palabras, es el punto de partida para la síntesis de proteínas.

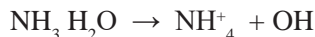
Procesos de amonificación, nitrificación y desnitrificación

Tal como se vio en el ciclo del nitrógeno, los compuestos nitrados pasan por una serie de etapas gobernadas todas ellas por bacterias. La dirección de este fenómeno puede ser oxidante o sea a través de la producción de nitratos como último estado de oxidación del nitrógeno, o reductor a través de la producción final de nitrógeno gaseoso. Las reacciones aquí producidas se llaman de amonificación, nitrificación y desnitrificación.

Amonificación: consiste en la formación de amoníaco (NH_3) a partir de la descomposición de la materia orgánica. Este proceso se realiza por lo regular en el sedimento y en él actúan tanto bacterias aeróbicas como anaeróbicas. La producción de amoníaco a partir de urea puede representarse mediante la siguiente reacción:



El amoníaco en medio ácido o neutro es inestable y se disocia en ion amonio e hidroxilos:



En cambio, en medio básico este proceso no se realiza y parte del NH_3 se puede liberar a la atmósfera.

La amonificación y la excreción de los animales acuáticos, constituyen por lo tanto, la fuente principal del amoníaco en el agua, aunque la amonificación representa la mayor parte de este proceso. Estos procesos han sido muy bien estudiados en regiones templadas, donde su desarrollo marcha al ritmo de las estaciones. En las zonas tropicales, en cambio, son aún poco estudiados, en ellas parecen estar gobernados por las estaciones de lluvia y sequía. Estudios realizados en dos lagos de Mato Grosso (Brasil), demostraron que aunque los lagos eran bien diferentes, especialmente en cuanto a la producción primaria, la variación estacional de bacterias amonificantes era similar. Los mayores valores fueron encontrados en los meses de marzo y noviembre que corresponden a los de mayor pluviosidad (Esteves, 1988). Por otro lado, se encontró que las bacterias en la columna del agua, eran cerca de ocho veces superiores en el fondo cuando el lago estaba estratificado. (Fig. 13.3).

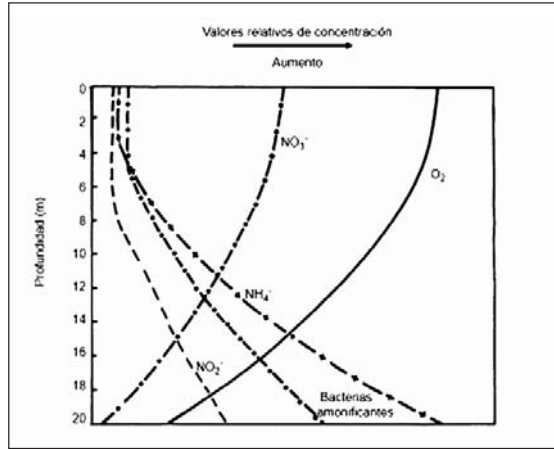
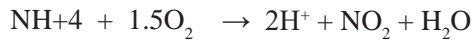


Figura 13.3. Comportamiento hipotético del oxígeno, las bacterias amonificantes y las tres formas de nitrógeno en un embalse estratificado.

Nitrificación: es el proceso mediante el cual se forman los nitritos y los nitratos a partir del amoníaco. En este proceso participan algunas bacterias quimiolitotróficas, llamadas así por participar en un proceso eutrófico en el cual enlaces químicos inorgánicos (como tiosulfato, hierro, manganeso, amoníaco y nitrito) son la fuente de energía y las sustancias orgánicas sirven como donadoras de electrones.

Este proceso es llevado a cabo en dos pasos y en él participan dos tipos de bacterias: *Nitrosomonas* y *Nitrobacter* (Nitrobacteriaceae). Las reacciones se expresan de la siguiente manera:

Nitrosomonas

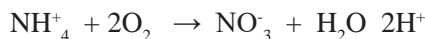


Nitrobacter



Todo el proceso de la nitrificación se puede resumir en la siguiente reacción:

Bacterias

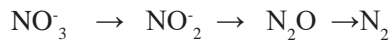


Esto significa que cada molécula de amonio requiere dos moléculas de oxígeno para su oxidación hasta nitrato.

Debido a que este proceso es netamente aeróbico, es de esperarse poco o nada de amonio en la zona eufótica de los lagos; en cambio, se espera encontrar un

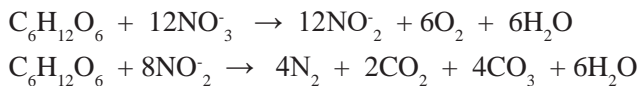
incremento progresivo con la profundidad. La figura 13.3 resume el comportamiento hipotético de todos estos procesos en un lago o represa estratificado. Es importante pensar en esta situación, ya que muchas represas en el trópico alcanzan este estado de estratificación química, por falta de circulación.

Desnitrificación: es el proceso por medio del cual algunas bacterias anaeróbicas facultativas devuelven a la atmósfera nitrógeno como N_2 y N_2O . El proceso de desnitrificación puede significar, en ciertas circunstancias, una pérdida valiosa de nitrógeno para el ecosistema del cual se requiere una productividad. Pero en términos de devolverle nitrógeno gaseoso al aire, es muy valioso conservar los ecosistemas de tundra, páramo y pantanos, además del valor estético que éstos proporcionan. La reacción general de desnitrificación se puede representar así:



En altas temperaturas predomina la producción de N_2 y en bajas temperaturas la de N_2O , pero finalmente todo se convierte en N_2 .

Muchas bacterias anaeróbicas facultativas como *Pseudomonas*, *Escherichia* y *Micrococcus* pueden utilizar el nitrato como un aceptor de hidrógeno en la oxidación de la materia orgánica. Las reacciones de desnitrificación están asociadas con la enzima reductasa de nitrógeno y requieren cofactores de hierro y molibdeno. Operan tanto en medios aeróbicos como anaeróbicos. Hutchinson (1957) ejemplifica esta situación con la glucosa, así:



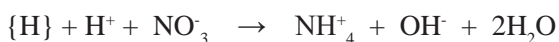
Las reacciones de desnitrificación ocurren más intensamente en medios anaeróbicos y en sedimentos con mucha materia orgánica oxidable.

La capacidad de ciertas bacterias de utilizar el nitrato como aceptor de electrones en la cadena respiratoria, en vez de oxígeno, es conocida también como *respiración de nitrato*. Esta puede ser de dos formas:

Desnitrificación, que consiste en reducir el nitrato a nitrógeno molecular:



Amonificación, que consiste en reducir el nitrato a amonio:



Tanto la nitrificación como la desnitrificación ocurren simultáneamente en un lago; pero la primera lo hace principalmente en la zona aeróbica, en tanto que

la segunda en la zona anaeróbica. Ambos procesos no son antagónicos, por el contrario, se complementan.

Presencia de amoníaco, nitratos y nitritos en los ecosistemas acuáticos neotropicales

Debido a lo diversificado de los ecosistemas acuáticos neotropicales, que van desde los grandes ríos de la región amazónica hasta las pequeñas corrientes de altas montañas andinas y desde los lagos oligotróficos de las altas montañas hasta las ciénagas eutrofizadas de las partes bajas, es de esperarse la ocurrencia de amplios rangos de variación en sus nutrientes.

En términos generales, los valores de nitrógeno en la región amazónica, en sus tres formas, son pobres. Varios autores (Fittkau, 1964; Sioli, 1964; Klinge y Ohie, 1964) han reportado valores promedios de $0,03 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ de NO_3^- y $0,001 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ de NO_2^- considerados muy bajos (Tabla 13.2).

Tabla 13.2 Valores promedios de nutrientes en algunos ecosistemas acuáticos neotropicales

<i>Tipo de ecosistemas</i>	<i>Valores en $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$</i>			
	NO_3^-	NO_2^-	NH_4^+	$\text{PO}_4^{=}$
Ríos				
Amazonas	0,03	0,001		0,001
Tributarios Amazonas	0,01	0,001		0,02
Bogotá	2,7		1,25	
Medellín	2,5	1,0	0,8	2,0
Magdalena	0,2		0,8	0,55
Cauca	0,1	0,009	1,03	0,07
San Jorge	0,2			0,23
Sinú	0,8		0,3	0,8
Arroyos región andina	0,1	0,01	0,001	0,001
Lagos				
Tota (Boyacá)	2,2			0,12
Cocha (Nariño)	0,2	0,01	0,07	0,03
Titicaca (Bolivia)	1,5	0,2	0,1	0,2
Ciénagas				
Cinco ciénagas Bajo Magdalena	2,5		0,4	0,6

<i>Tipo de ecosistemas</i>	<i>Valores en mg.l⁻¹</i>			
	NO_3^-	NO_2^-	NH_4^+	$PO_4^{=}$
17 embalses estado de São Paulo	0,07	0,02	0,2	0,01
7 embalses (Antioquia)	0,2	0,1	0,1	0,01

La explicación para estos valores tan bajos radica en el hecho de que en la selva amazónica los nutrientes están circulando permanentemente en la biomasa vegetal y que-da muy poco disponible en el suelo, debido a la alta tasa de consumo por las plantas. Esto incide en que las aguas sean igualmente pobres en nutrientes; sin embargo, la riqueza ictiológica de sus aguas depende en gran parte del alimento alóctono animal y vegetal que le proporciona la selva a los ríos. Para una mayor información sobre la Limnología de la región amazónica consúltese Day y Davies (1986) y Rzóska (1978).

Igualmente estos valores son muy bajos en los arroyos de las altas montañas andinas debido a que las aguas corren por lechos pobres en nutrientes y regiones aún no perturbadas por el hombre. Pero a medida que llega a las partes bajas andinas, como los valles del Cauca y Magdalena el valor de los nutrientes aumenta considerablemente debido al arrastre de sedimentos por las lluvias en los suelos erosionados debido a la deforestación, por el vertimiento de contaminantes domésticos e industriales que se hace a estos ríos y por la actividad agrícola (Tabla 13.3).

Tabla 13.3. Clasificación de los lagos de acuerdo con el contenido de nitrógeno en sus tres formas

<i>Tipo de lago</i>	<i>Amoniaco (mg^{L-1})</i>	<i>Nitratos (mg^{L-1})</i>	<i>Nitritos (mg^{L-1})</i>
Oligotrófico	0.0-0.3	0.0-1.0	0.0-0.5
Mesotrófico	0.3-2.0	1.0-5.0	0.5-5.0
Eutrófico	2.0-15.0	5.0-50.0	5.0-15.0

Fuente: Esteves (1998).

Los lagos de altas montañas andinas son igualmente muy oligotróficos, pues la mayoría de ellos son de origen glaciar y aún no han sido perturbados por actividades humanas. Sin embargo, la laguna de Tota en Boyacá, comienza a mostrar síntomas de eutrofización debido a la intensa actividad agrícola que se está llevando a cabo en sus alrededores.

Por su parte, las ciénagas en las regiones bajas tropicales están influenciadas la mayor parte del año por los ríos, por lo que están sujetas a recibir un mayor aporte de nutrientes (Tabla 13.1). Debido a ello, todos estos cientos de ciénagas están sometidas a una rápida eutrofización.

El caso de los embalses es muy variable debido a que la cantidad de nutrientes depende del tiempo de retención del agua y del estado de conservación de la cuenca hidrográfica. Datos de diecisiete embalses en el estado de São Paulo y de siete en Colombia muestran valores bajos de nutrientes, lo que puede llevar a clasificarlos entre oligo y mesotróficos. En el caso de los diecisiete embalses del Brasil, los rangos de variación son tan grandes entre ellos, que los hay desde oligotróficos hasta eutróficos (véase Maier y Takino, 1985).

El problema que se presenta con algunos embalses tropicales es que muchos de ellos, debido a su profundidad y a prolongados períodos de retención hidráulica, forman estratificaciones químicas duraderas lo que hace que los valores de nutrientes varíen drásticamente con la profundidad.

Este es uno de los aspectos más característicos de la Limnología neotropical que requieren un intenso estudio en el futuro. La falta de períodos marcados de circulación, como ocurre en las zonas templadas (primavera y otoño), provoca estratificaciones químicas prolongadas o permanentes, con fondos anóxicos, lo que limita la vida en los embalses y dificulta la operación de las centrales hidroeléctricas.

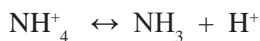
El Instituto Nacional de Pesquisas Amazónicas en Manaus, Brasil, es un centro donde hace varios años se viene estudiando la Limnología de la cuenca amazónica, por lo que se considera un valioso punto de referencia para los estudiosos de este sistema. ([www: Instituto+investigaciones+amazónicas+manaosyspel](http://www.inpa.gov.br)).

Determinación de las formas de nitrógeno en el agua

La determinación más común de los nitratos (NO_3) se hace a través del método del ácido difenildisulfónico. Los nitratos reaccionan con el ácido fenildisulfónico para producir un nitroderivado que en solución alcalina da un color amarillento. Los resultados se obtienen por espectrofotometría (APHA, AWWA, 1980).

Para la determinación de los nitritos (NO_2) se utilizan soluciones de ácido sulfanúico y naftilamina y la lectura se hace por espectrofotometría (APHA, AWWA, 1980).

Para la determinación del amoníaco se parte de la base que todo está como ion amonio o en equilibrio, según la siguiente ecuación:



Para su medición en el laboratorio, se utiliza el tartrato sódico y el reactivo de Nessler y su lectura se hace por espectrofotometría (APHA, AWWA, 1980).

El fósforo

El fósforo es el elemento biogénico que juega el papel más importante en el metabolismo biológico. En comparación con los demás nutrientes, el fósforo es el menos abundante y al mismo tiempo es el factor más limitante en la productividad primaria. El fósforo hace parte de las moléculas más esenciales para la vida como son el ATP (trifosfato de adenosina) portador de energía y el ADN y ARN (ácidos nucleicos) portadores de la herencia y codificadores en la síntesis de proteínas.

El fósforo se encuentra en las rocas principalmente como ortofosfato (PO_4^{3-}). La principal fuente de este ion son las rocas ígneas una de las cuales es la *apatita* [$\text{Ca}_5(\text{PO}_4)^3$]. Fuera de la apatita existen más de 200 minerales que contienen fósforo. La fosfina (PH_3) es una forma de fósforo que se encuentra en los pantanos y que en las noches se observa como fuegos fatuos al ponerse en contacto con el oxígeno del aire.

La acción de las lluvias disuelve las rocas con la ayuda del ácido carbónico; el fósforo liberado es así transportado finalmente al mar. Parte del fósforo aquí depositado es removido de nuevo en ciertas regiones mediante el fenómeno ascensorial (*upweiling*) donde es aprovechado por el fitoplancton marino, el cual favorece una rica producción de peces que sirve a su vez de alimento a las aves marinas productoras de guano. El guano depositado en las islas y acantilados regresa de nuevo al mar como fertilizante. Parte del guano también regresa a los continentes a través de las industrias procesadoras de abono. Este fenómeno se presenta especialmente en las costas del Perú, donde ya es famosa la producción de peces en esta región marina, hasta tal punto que constituye uno de los principales ingresos para esa nación.

Actualmente, el hombre también está agregando fósforo a los ecosistemas acuáticos a través de los fertilizantes y detergentes utilizados en la agricultura y en la industria.

Formas químicas del fósforo

El fósforo se encuentra en la naturaleza bajo dos formas principales, a saber: ortofosfatos y polifosfatos. Las formas de *ortofosfatos* más comunes son las siguientes:

- Fosfato trisódico (Na_3PO_4)
- Fosfato disódico $(\text{Na}_2\text{HPO}_4)$
- Fosfato monosódico $(\text{NaH}_2\text{PO}_4)$
- Fosfato de amonio $[(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4]$

En cuanto a los *polifosfatos*, las formas más comunes son las siguientes:

- Hexametáfosfato de sodio $[\text{Na}_3(\text{PO}_3)_6]$
- Tripolifosfato de sodio $(\text{Na}_5\text{P}_3\text{O}^{10})$
- Pirofosfato trisódico $(\text{Na}_2\text{P}_2\text{O}_7)$

Todos los polifosfatos en solución acuosa regresan a la forma orto de la cual derivaron. La tasa de reversión aumenta con altas temperaturas y bajo pH. También las bacterias contribuyen a esta reversión la cual, como es de suponer, es más lenta en aguas oligotróficas que eutróficas.

Desde el punto de vista limnológico, la forma más importante es la de ortofosfato pues es la manera como las plantas acuáticas y el fitoplancton pueden absorberlo. Los fosfatos son extremadamente reactivos e interactúan con muchos cationes para formar, especialmente bajo condiciones oxidantes, compuestos insolubles que se precipitan. Los fosfatos pueden regresar de nuevo y estar disponibles para las algas mediante la absorción de coloides inorgánicos y compuestos particulados como arcillas, carbonates e hidróxidos.

La disponibilidad de los fosfatos en el agua como PO_4^{-3} aumenta a pH básicos y disminuye a pH ácidos. En parte, esto explica por qué los lagos de pH básicos son más pro-ductivos que los ácidos.

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. Esto explica por qué los valores de ortofosfatos son por lo general muy bajos en lagos tropicales. Los valores promedio varían entre 0,001 y 0,002 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$. La tabla 13.1 presenta cifras superiores a estos valores, pero ello se debe a que son ecosistemas muy intervenidos por el hombre o muy eutrofizados.

Ciclo del fósforo

Anteriormente se creía que el ciclo del fósforo se basaba solo en la simple mineralización de la materia orgánica, que al descomponerse en los sedimentos liberaba el fósforo y lo ponía así de nuevo a disposición de las algas. Ohle (1958b) demostró que la liberación del fósforo ocurre aún en las capas superficiales de

los lagos antes de sedimentarse. El fosfato está formado principalmente por fósforo orgánico disuelto, rápidamente descompuesto por los microorganismos y asimilado por el fitoplancton y las plantas acuáticas. Este tipo de rápida asimilación fue llamado circulación de *corto circuito* o ciclo rápido. La otra parte del fósforo atrapada en los detritos va al sedimento donde es liberado más lentamente, dependiendo de las condiciones químicas del medio, principalmente de oxígeno y de pH (Figura. 13.4).

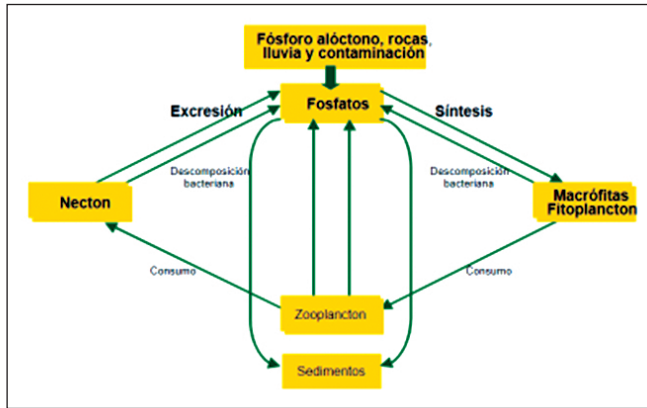


Figura 13.4. Representación de la ruta del fósforo en un lago.

El fitoplancton y las plantas acuáticas son tomados por los peces, los que lo liberan de nuevo a través de las heces. El zooplankton, por su parte, es el gran responsable de que el fósforo esté disponible en la columna de agua para poder ser así reciclado en forma inmediata. Este hecho es de evidente importancia en lagos de zonas templadas, durante las épocas del florecimiento de las algas, debido a los períodos de circulación de primavera y otoño.

Aunque este fenómeno no ha sido estudiado suficiente-mente en el trópico, es de esperar que parte del fósforo presente en la columna de agua esté disponible gracias a este mecanismo. Sin embargo, hay que tener en cuenta que las altas temperaturas tropicales prevalecientes a lo largo de todo el año aceleran la actividad fitoplanctónica, por lo que deberá haber un suplemento de fósforo alóctono, especialmente en lagos oligotróficos. Quizás en lagos muy eutróficos este mecanismo de circuito rápido sea autosuficiente.

Recientes estudios han demostrado que el ciclo del fósforo en la zona eufótica, o mejor, trofógena, se lleva a cabo con rapidez, pero al mismo tiempo es complejo. Cerca del 95% del fósforo está en forma particulada, principalmente en el fitoplancton. El fósforo orgánico en el seston se presenta en dos formas: una

fracción que se recicla, en la cual el fósforo pasa rápidamente a compuestos de bajo peso molecular, y otra fracción de fósforo orgánico y coloidal que se recicla más lentamente. El estudio de la dinámica de la toma y retomo del fósforo en el agua ha demostrado ser muy rápida y ha sido calculada entre cinco y cien minutos (Wetzel, 1983).

El zooplancton, que se alimenta del seston, excreta fósforo soluble y amonio. Las algas y las bacterias utilizan estos nutrientes, pero en épocas de rápido crecimiento poblacional de estos organismos, este suministro de fósforo y amonio puede tomarse crítico.

La cantidad de fósforo que requieren las algas para su desarrollo varía mucho de especie a especie y son mejor adaptadas las que pueden tomar ventaja de esta situación en lagos muy oligotróficos. Además, las algas deben competir con ciertas bacterias por el fósforo; así, si los sustratos orgánicos para el crecimiento bacteriano son altos, el crecimiento del fitoplancton puede verse afectado. Hutchinson (1957) presenta los valores mínimos de fosfatos requeridos por ciertas algas (Tabla 13.4)

Tabla 13.4. Valores mínimos de fosfatos necesarios para el crecimiento de algunos taxones comunes de algas verdes y diatomeas.

<i>Alga</i>	<i>Valores en mgm^{-3}</i>
<i>Pediastrum boryanum</i>	89
<i>Staurastrum paradoxum</i>	89
<i>Botryococcus brauni</i>	89
<i>Asterionella gracillima</i>	45
<i>Nitzschia palea</i>	18
<i>Tabellaria flocculosa</i>	18

Debido a que mucho fósforo se pierde en el sedimento, debe haber un suministro exterior que garantice la productividad primaria en los lagos. La principal fuente es el fósforo arrastrado por las lluvias y la erosión. Es obvio que la cantidad suministrada varía con la naturaleza geo-química del terreno, con el estado de conservación de las cuencas y el grado de contaminación de origen doméstico, agrícola e industrial de la región.

Para propósitos de acuicultura, el hombre debe suministrar fósforo complementario al medio acuático, con el fin de incrementar la productividad. Otra forma de retomar el fósforo a la columna de agua es a través de la actividad de los invertebrados bénticos. Algunas formas de larvas excavadoras, como

ciertos efemerópteros y dípteros, remueven el sedimento del fondo y pueden arrastrar consigo cantidades de fósforo en su proceso de emergencia. Igualmente, ciertos peces que remueven los sedimentos en búsqueda de alimento, como las carpas, pueden jugar también un papel importante en el retomo de fósforo a la zona trofogénica. La acción de los organismos bénticos puede ser muy importante en ciéna-gas tropicales, las cuales, por su poca profundidad, están sometidas a continuos períodos de circulación favorecidos principalmente por los vientos.

Absorción de los fosfatos por las macrofitas y el fitoplancton

El hombre conoce desde hace mucho tiempo los mecanismos a través de los cuales las plantas terrestres toman los nutrientes y los retoman luego al medio mediante la descomposición de la materia orgánica. Recientemente se han realizado numerosas investigaciones que muestran la dinámica de las plantas acuáticas en la toma y retomo de nutrientes, en especial del fósforo en el agua. Inicialmente se ha encontrado que el sistema vascular de las plantas acuáticas es muy reducido. La morfología de las hojas de estas plantas revela una gran reducción, y aun pérdida completa, de la cutícula en las paredes de las células epidérmicas. Se ha encontrado en las hojas acuáticas de estas plantas, responsables de la mayor parte de la absorción de los nutrientes, sirviendo las raíces básicamente de soporte.

El uso del fósforo radiactivo ha ayudado a esclarecer mucho acerca de la toma de este nutriente por las plantas acuáticas y por el fitoplancton. La liberación es más lenta en las plantas y más rápida en las algas epifíticas. Al morir las macrofitas liberan hasta un 50% del fósforo en solo pocas horas (Wetzel, 1983). Esto revela la importancia que estas plantas tienen en el mantenimiento del ciclo del fósforo en el agua. La liberación del fósforo se ve acelerada con el aumento de temperatura, pero también varía con el estado de madurez de la planta. También se ha encontrado que el fósforo se libera más rápidamente en la zona trofogénica, confirmándose la teoría del ciclo rápido o de corto circuito de Ohle (1958b).

El papel de las macrofitas en el ciclo del fósforo es aún mayor en aquellos lagos poco profundos, donde puede desarrollarse vegetación enraizada en toda la extensión del mismo. La ventaja de las plantas enraizadas es que tienen una mayor y permanente disponibilidad de fósforo con relación al fitoplancton. Este, como ya se dijo, puede llegar a agotar el fósforo en la zona trofogénica durante épocas de intenso desarrollo. Podría decirse, por último, que las macrofitas actúan como especies de bombas que extraen el fósforo del sedimento, poniéndolo a disposición del fitoplancton en la columna de agua.

El fitoplancton, por su parte, juega un papel importante en la absorción de los ortofosfatos por parte de las algas y ciertas bacterias fotosintetizadoras. La absorción del fosfato por las algas (y vegetales en general) está ligada a la reacción de fosforilación, o sea, producción de ATP en el cloroplasto por medio de reacciones que son activadas por la luz. De esta manera se puede explicar la estrecha relación existente entre la absorción del fosfato y la actividad fotosintetizadora del fitoplancton. Se ha encontrado, igualmente, que la absorción de fosfatos por las algas está determinado por la concentración de éstos en las células, siendo menor cuando mayor sea su concentración en el interior de las células.

Estudios realizados por Zaiss (1976) demostraron cómo el alga *Oscillatoria redellei* podía almacenar fósforo como polifosfatos y metafosfatos y utilizarlo luego para su crecimiento, en épocas de deficiencia de fósforo en el agua. Lo anterior significa que la toma y retomo del fósforo en el agua no es tan simple como puede parecerlo a primera vista y que existen grandes variaciones de ecosistema a ecosistema y de especie a especie.

El fósforo en los sedimentos

El intercambio de fósforo entre los sedimentos y la columna de agua, constituye un paso largo y complejo en el ciclo del fósforo. El mecanismo que hace precipitar el fósforo y devolverlo de nuevo al agua depende de una serie de factores físicos, químicos y biológicos. Existe una cantidad mucho mayor de fósforo en los sedimentos que en la columna de agua, lo cual tiene que ver con la habilidad de los sedimentos para retornar el fósforo, las condiciones del agua y el tipo de biota en los sedimentos, que puede alterar el retomo del fósforo a la zona trofogenica.

Precipitación del fósforo

Entre los elementos que intervienen en la precipitación de los fosfatos o su inmovilización se encuentran: el hierro, el aluminio, los sulfates, compuestos orgánicos, pH y condiciones de oxidorreducción.

El hierro es el elemento (ion) que más interviene en la precipitación de los fosfatos. Se ha demostrado que la acción de estos iones sobre la dinámica del fosfato depende de su estado de oxidación, de la concentración de oxígeno y del pH del medio. En medios con abundante oxígeno y pH cerca a 7.0, el hierro se encuentra en forma oxidada, como ion férrico (Fe^{+++}). En condiciones un poco acidas, el hierro se encuentra precipitado en forma de hidróxido de hierro hidratado, pudiendo absorber fosfato en la superficie y precipitándolo a los sedimentos.

También las bacterias ferruginosas favorecen la formación de hidróxido de hierro hidratado.

Si la concentración del ion férrico es mayor que la de fosfatos, éstos serán absorbidos por las partículas de hidróxido de hierro hidratado. Esta absorción es más eficiente en un medio ácido y, cuando el proceso es muy intenso, se deposita el hidróxido de hierro sobre el sedimento como una película de color marrón.

Las arcillas también juegan un papel importante en la absorción del fosfato, principalmente aquellas que tienen hierro y aluminio. Este fenómeno es muy importante en las aguas tropicales que reciben grandes aportes de arcillas debido a la erosión y al arrastre de sedimentos. Mucho fosfato puede perderse en lagos y represas tropicales debido a este fenómeno. Las arcillas, además, reducen la zona eufótica y por lo tanto, las posibilidades de fotosíntesis.

Por su parte, el aluminio y el manganeso se comportan de una forma similar al hierro a un pH por debajo de 5,0. Estos dos elementos forman complejos con los fosfatos, precipitándolos. A pH altos, el calcio también puede precipitar el fósforo en forma de fosfato de calcio.

El problema de la precipitación del fosfato es que éste queda excluido de la circulación en la zona trofógena, con grandes implicaciones en la productividad del ecosistema. Lo anterior demuestra que el manejo y control de los ecosistemas acuáticos debe ser muy cuidadoso, si se trata de aumentar su productividad, cuando se agregan abonos ricos en fosfatos, pues éstos se pueden perder en condiciones inadecuadas de pH.

Liberación del fósforo

En aguas con mucha materia orgánica es frecuente que se forme una capa anóxica con H_2S en solución. En estos ambientes, el ion ferroso (Fe^{+2}) reacciona con el sulfito formando sulfuro de hierro (FeS) el cual es un compuesto muy insoluble. De esta manera los fosfatos quedan libres en la columna de agua. Sería, por lo tanto, una manera de aumentar la productividad en lagos o estanques de acuicultura, agregar sulfatos al agua en vez de fosfatos, para que el hierro se adhiera al azufre y no al fósforo, dejando a este último libre para las algas.

La liberación del fósforo de los sedimentos se puede acelerar por turbulencia o por el tipo de biota en él existente. La remoción del fondo de los lagos por medios físicos distribuye el fósforo por toda la columna de agua, poniéndolo a disposición del fitoplancton. La vegetación acuática enraizada, también contribuye a tomar el fósforo de los sedimentos, incorporándolo en sus células y liberándolo luego al descomponerse su materia vegetal.

Clasificación de los lagos con base en la concentración de fósforo

Vollenweider (1968) ha propuesto una clasificación con base en la concentración de fósforo en el agua. Esta clasificación incluye desde lagos ultraoligotróficos con menos de 5 mg·L⁻¹ hasta politróficos con valores mayores a los 100 µmg·L⁻¹

Aunque estos valores fueron calculados para lagos de zonas templadas, pueden aplicarse también en buena parte a los lagos tropicales. Estos valores podrán eventualmente modificarse a medida que se tenga un mejor conocimiento de nuestros ecosistemas neotropicales (Tabla 13.5).

Tabla 13.5. Concentración de fósforo total con relación al estado trófico de los lagos según (Wollenweider, 1968).

Estado trófico	Fosfato total (µg ^{L-1})
Ultraoligotrófico	<5
Oligomesotrófico	5-10
Mesoeutrófico	10-30
Eupolitrófico	30-100
Politrófico	>100

Fuente: Esteves (1998).

Determinación del fósforo en el agua

Desde el punto de vista limnológico, el fósforo se determina como ortofosfato en el agua, ya que puede tomarse como una medida de la productividad primaria. El método colorimétrico es el más común y al mismo tiempo el más rápido. En él, el ion fosfato se combina con el molibdato de amonio en condiciones ácidas para formar un complejo de fosfomolibdato de amonio. La reacción química se expresa como sigue:



El molibdeno contenido en el fosfomolibdato de amonio se reduce y produce un color, cuya intensidad da una idea de la concentración de fosfatos en el agua.

En la reacción también interviene el cloruro de estaño (SnCl₂) como agente reductor. Para mayor información sobre este método consultar APHA, AWWA (1980).

SECCIÓN III

Producción y ensambles

El ensamble fitoplanctónico

¹John Jairo Ramírez-Restrepo, ²Carolina Bustamante-Gil,
³Esnedy Hernández-Atilano, ⁴Mónica Tatiana López-Muñoz,
⁵Mario Fernando Medina-Tombé, ⁶Hilda María Palacio-Betancur.

Aunque desde el siglo XIX se propuso el término ecología, solo en la tercera década del siglo XX se publicaron los primeros tratados sobre el tema y las obras más relevantes se escribieron luego de la Segunda Guerra Mundial. Puede decirse entonces que, en relación con otras ramas de la biología, como la botánica y la zoología, la ecología es una ciencia reciente. Como en toda ciencia nueva, el empleo y el significado de términos está sometido a largos debates hasta que la intersubjetividad y el consenso lleguen a un acuerdo acerca de su uso definitivo. En este sentido, Fauth et al. publicaron en 1996 un controvertible artículo donde se las definiciones de conceptos como *ensamble* y *ensamblaje* fueron puestas a consideración. Sin embargo, para algunos autores como Monje-Nájera (2015) estos no deberían ser utilizados por: 1) ser galicismos (*assemble* y *assemblage*) que en lugar de esclarecer confunden por su uso inadecuado, y 2) porque, aunque estas palabras ocupen un lugar en el vocabulario ecológico no las consideran adecuadas en muchos casos y se podrían sustituir por términos más apropiados como *conjunto* y *asamblea*.

En la sintaxis gramatical, se acepta que el término *ensamble* hace referencia al orden en el cual deben ser ubicadas las letras o las palabras para construir oraciones estructuradas (ensambladas) adecuadamente. En el ámbito musical, se denomina

1 Universidad de Antioquia, johnra77@gmail.com
2 Investigadora Independiente, bg.carolina@gmail.com
3 Universidad de Antioquia, esnedy.hernandez@udea.edu.co
4 Investigadora Independiente, monicatatiana@gmail.com
5 Servicios Ambientales y Geográficos S.A, mfernando621@gmail.com
6 Universidad CES, hpalacio@ces.edu.co

ensamble a la unión de instrumentos con el fin de interpretar armónicamente una melodía. Nótese el énfasis que todas las definiciones hacen en la interacción, la cual ha de ser sincrónica, y darse no solo entre letras, palabras instrumentos y ejecutantes, sino entre organismos, y entre estos y su ambiente. En síntesis, factores abióticos e interacciones como una sola entidad enfocada en el logro de lo que Odum (1972), Margalef (1974, 1981) y otros autores llaman una estructura y una función. Adicionalmente, Ramírez y Gutiérrez (2016) señalan que tanto el término *ensamble* como el de *ensamblaje* (*ensambladura*) se derivan del verbo *ensamblar* y son usados en contextos diferentes al de la ecología para designar un grupo o conjunto para lo cual, la *condicion sine qua non* es la interacción entre los elementos del colectivo. Otro tanto, hacen Fauth et al. (1996), quienes consideran que el *ensamblaje* incluye una parte de la comunidad desde el punto de vista taxonómico (así como sus interacciones) con el ambiente. Hay entonces: 1) coexistencia filogenética en lugar de exclusión competitiva, distinción que ya había sido formulada por Hutchinson en 1961), y 2) intersección entre los factores filogenéticos, geográficos y de recursos, tal como ocurre en una comunidad. Estos mismos autores consideran el *ensamble* como un grupo de organismos filogenéticamente relacionados que explotan un recurso similar dentro de una comunidad y en un área geográfica determinada (tal como lo representan, por ejemplo, las asociaciones propuestas por Reynolds et al. (2002). En consecuencia, la caracterización del *ensamble* debe especificar los componentes a considerar (Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2016), lo que implica disponer del listado de especies del grupo taxonómico a estudiar, así como del análisis del o de los recursos explotados y del área geográfica en la que se encuentran.

Aunque se preferiría seguir usando vocablos como población y comunidad, de mayor tradición y reconocimiento entre los ecólogos, en este capítulo optamos por emplear el término *ensamble* para el fitoplancton, y sugerimos el mismo uso para los capítulos de zooplancton, perifiton, plantas acuáticas y macroinvertebrados, en concordancia con lo precisado por Ramírez y Gutiérrez—Fonseca (2016). No obstante, como argumenta Monge-Nájera (2015), se puede prescindir de su uso en estudios sobre listas de especies que no se enfoquen en caracterizar las interacciones entre los componentes y el ambiente”, que no creemos sea el caso de este texto.

También se considera necesario precisar que el término ‘alga’ es un concepto ecológico y no estrictamente filogenético, ya que numerosos organismos considerados ‘algas’ conforman grupos polifiléticos. Las ‘algas’ son eucariotes fotosintéticos que se agrupan en dos linajes: 1) ‘algas primarias’, con plastos rodeados por dos membranas originales y 2) ‘algas secundarias’ provenientes

de endosimbiosis secundaria, en el que un eucariota ingiere a otro eucariota proveniente de una endosimbiosis primaria y cuyos plastidios tienen más de dos membranas.

A nivel sistemático, se requiere también referirse a algunos aspectos históricos que esclarecen algunos términos usados a lo largo de este capítulo. Eduard Chatton, quien en 1937 realizó una de las principales contribuciones de la biología a la historia de la vida en la tierra cuando propuso la existencia de dos grandes linajes a los que denominó Prokaryota y Eukaryota (Vargas y Zardoya, 2015). Los eucariotas agrupaban organismos unicelulares y multicelulares, autótrofos y heterótrofos, así como un gran número de protistas. Posteriormente, Whittaker (1969) propuso un sistema de clasificación conformado por el reino Monera, donde incluyó a los procariotas, y cuatro reinos de eucariotas: Mycota (o Fungi), Metaphyta (Plantae) y Metazoa (Animalia). Más recientemente, en 1977 y 1990, Woese et al. propusieron un sistema de tres dominios: Bacteria, Archaea (que corresponden a Prokaryota) y Eucarya. Las ‘algas’ hacen parte de dos de estos dominios: Bacteria y Eucarya. Dentro de Bacteria se encuentran las Cyanobacteria, Cyanophyta o ‘algas’ verde-azules. A su vez, al dominio Eucarya pertenecen: a) Euglenozoa, dentro de Excavata, b) Dinoflagellata, en Alveolata, y c) Bacillariophyceae (diatomeas), Phaeophyceae (‘algas’ pardas), Chrysophyceae (‘algas’ doradas), Atinochrysophyceae, Xanthophyceae (‘algas’ verde-amarillas), Raphidophyceae, y Eustigmatophyceae, todas ellas reunidas en el supergrupo Ochrophyta del reino Heterokonta o Stramenopila. Finalmente, en el reino Plantae están las Glaucophyta y las Rhodophyta (Vargas y Zardoya, 2015). Más adelante se describirán algunos de estos grupos.

El fitoplancton

Los productores primarios del plancton reciben colectivamente el nombre de “fitoplancton”. En su gran mayoría son organismos microscópicos que están suspendidos en el agua a merced de los movimientos de la; de ahí el significado de la palabra plancton: errante. El fitoplancton es quizás el grupo de organismos acuáticos mejor conocido y estudiado. Existen formas planctónicas para la mayoría de los grupos algales, pero hay pocas formas planctónicas de ‘algas’ rojas y ninguna de ‘algas’ pardas y carofitas.

Según Hense (1897) el plancton incluye todas las partículas orgánicas que flotan libre e involuntariamente en las aguas abiertas de la zona alimnética o pelágica, independientemente de las riberas y el fondo. Esta definición es criticada porque:

El plancton en general no flota: hay pocos organismos planctónicos que flotan; por el contrario, la mayoría son siempre más densos que el agua. Por ello, las adaptaciones específicas de los organismos planctónicos para la vida pelágica son indispensables y parecen más dirigidas a prolongar el mantenerse en suspensión. Sin embargo, hay ocasiones en que es beneficioso para los organismos planctónicos ser capaces de evitar las capas de agua subsuperficiales y en que una tasa de hundimiento positivo es ventajosa. Esto lleva directamente al segundo punto, referente a que muchos organismos planctónicos no están confinados exclusivamente a la zona pelágica, pues pueden pasar parte, o aún más, de sus ciclos de vida en el sedimento o en otros hábitats (por ejemplo, la zona litoral). Dicho de otra forma, muchos organismos presentes en las aguas abiertas son facultativamente planctónicos (o meroplanctónicos).

Por estas razones, Reynolds (1984) define al plancton como la comunidad de plantas y animales adaptadas a la suspensión en el mar o en las aguas dulces y que está sometida a movimiento pasivo por el viento y las corrientes. En el caso del fitoplancton se trata de plantas planctónicas. El plancton es pues una comunidad potencialmente funcional, de rango organizacional similar al implícito en términos como 'selva' o comunidad de sabana'.

Según Harris (1986) la definición estricta del fitoplancton se confunde por la presencia de especies que viven normalmente en la superficie del sedimento y que se resuspenden por turbulencia; lo que significa que parte de las especies presentes en la columna de agua no son realmente parte de las comunidades planctónicas, pues sus quistes pueden permanecer en el fondo por meses o años, siendo planctónico solo una parte de su ciclo. Tales especies son más comunes en lagos pequeños, pues en el mar jamás serían resuspendidas. Por ello, una definición estricta es difícil, siendo, restringida para propósitos prácticos a aquellas 'algas' que comúnmente ocurren en la superficie del agua y/o aquellas que completan una porción significativa de sus ciclos vitales en tales aguas.

Una definición más completa debe cobijar los aspectos considerados por Reynolds (1984) y Harris (1986), es decir, el fitoplancton es una comunidad de plantas planctónicas fotoautotróficas adaptadas a la suspensión en las aguas abiertas (zona limnética) de los sistemas lénticos, en la zona pelágica del mar, o en los ríos; sometida a movimiento pasivo por el viento y las corrientes; que comúnmente o se presentan en la superficie del agua (en la zona fótica) y/o completan una porción significativa de sus ciclos vitales en tales aguas. Una definición más correcta debe preguntarse: ¿está compuesto de plantas? ¿Es realmente una comunidad?

Desde el punto de vista del ecólogo terrestre, el plancton aparece muy uniforme. En las clasificaciones usuales de los tipos biológicos de la vegetación,

al lado de numerosos tipos biológicos descriptivos de la vegetación terrestre, todas las comunidades fitoplanctónicas aparecen comprimidas en un solo grupo: el de los talohidrófitos errantes (Margalef, 1983). De acuerdo a la experiencia humana estándar, el fitoplancton está conformado entonces por organismos pequeños. Sin embargo, dentro del fitoplancton existe un amplio rango de tamaños celulares que van desde las pequeñas células procarióticas y eucarióticas (equivalentes al tamaño de bacterias) hasta los grandes dinoflagelados visibles a ojo desnudo. Esto implica un rango de tamaño (volumen) de al menos cinco órdenes de magnitud. Igualmente debe considerarse que aunque las razones S/V varían más conservadoramente dentro de únicamente tres órdenes de magnitud (0.01 hasta aprox. $4 \mu\text{m}^{-1}$, Reynolds 1984a), las diferencias son grandes. Si se excluyen las colonias mucilaginosas, las típicas razones S/V se ubican dentro del rango 0.2 a $4 \mu\text{m}^{-1}$ (Figura 14.1). Además, sus tasas de crecimiento oscilan entre unas pocas duplicaciones por día para las especies de crecimiento más rápido hasta una duplicación semanal o cada diez días para las especies de menor crecimiento. Consecuentemente, estas diferencias son equivalentes a las que hay entre un musgo y un árbol. Por ello, no pueden tener la misma ecología ni considerarse tan similares.

Existen varias aproximaciones para clasificar al fitoplancton y al plancton en general de acuerdo al tamaño: Margalef (1955), Peres y Deveze (1963), Dussart (1966), Hutchinson (1967) y Sieburth et al. (1978) (Tabla 14.1)

Tabla 14.1. Categorías de tamaños otorgadas al fitoplancton de acuerdo a diversos autores

Tamaño (μm)	Macro (= mega)	Meso	Micro	Nano	Pico
Margalef (1955)	> 1000	500-1000	50-500	5-50	0.5-5
Log_{10}	3.0	2.7-3.0	1.7-2.7	0.7-1.7	-0.3-0.7
Peres y Deveze (1963): para fito- plancton marino	> 5000	1000-5000	60-1000	5-60	< 5
Log_{10}	> 3.7	3-3.7	1.8-3.0	0.7-1.8	< 0.7
Dussart (1965)	> 2000	200-2000	20-200	2-20	0.2-2.0
Log_{10}	> 3.3	2.3-3.3	1.3-2.3	0.3-1.3	- 0.7-0.3
Sieburth et al. (1978)	-----	200-2000: 'algas' coloniales grandes	20-200: célu- las y cenobios grandes	2-20: 'algas' unicelulares y protistas	0.2-2.0: 'algas' unicelulares y bacterias
Log_{10}	-----	2.3-3.3	1.3-2.3	0.3-1.3	- 0.7-0.3

En concordancia con el tipo de hábitat, algunos autores (Hutchinson 1967, González 1988, Prescott 1967, Margalef 1983) clasifican al plancton como:

A) de acuerdo a su permanencia: 1) euplancton (plancton verdadero que permanece durante toda su existencia como tal), 2) meroplancton (organismos planctónicos solo durante una fase de su existencia), 3) pseudoplancton (formas bentónicas y perifíticas arrancadas al sustrato, por lo que son consideradas como plancton accidental; muchas clorofíceas pertenecen al plancton accidental, dispersas a partir de poblaciones más densas que se hallan en las orillas o entre las plantas litorales, otras pertenecen al mismo tipo biológico de las diatomeas);

B) de acuerdo a su hábitat: 1) limnoplancton (plancton de los lagos), 2) tetoplancton (organismos potencialmente planctónicos, simplemente posados sobre el fondo o sobre otros organismos), 3) heleoplancton (plancton de las lagunas, 4) ticoplancton (todas las ‘algas’ que no están claramente asociadas a un sustrato ni flotan libremente; también se le conoce como metafiton; se origina de poblaciones planctónicas verdaderas que se agregan entre las macrófitas de la zona litoral, debido a los movimientos del agua hacia esta zona; también a por migración desde poblaciones algales densas de las comunidades epipélicas y epifíticas).

El fitoplancton de los medios marino y de agua dulce consiste en un elevado número de especies que utilizan un fondo común de nutrientes y experimentan fotosíntesis en un medio relativamente no estructurado ¿Cómo es que pueden coexistir todas estas especies, estando en un medio con deficiencias de nutrientes y en donde la competición por ellos es bastante intensa? Si en el agua hay unas 4 000 especies de fitoplancton y aparentemente todas hacen la misma cosa (pues tienen similares requerimientos por luz y nutrientes) ¿por qué hay tantas? ¿Cómo pueden coexistir tantas especies planctónicas en la zona pelágica de un lago, laguna o del océano, ambientes con poca diferenciación de nicho? Esto es lo que se ha denominado “la paradoja del plancton”, descrita por Hutchinson (1961) como una posible excepción al principio de exclusión competitiva, especialmente en agua agitada. En realidad, según este autor, el ambiente planctónico no es tan homogéneo e isotópico cuanto parece, pues presenta una gran variedad de fluctuaciones ambientales que son, en última instancia, las responsables de la alta diversidad de esta comunidad. Hutchinson, en el mismo año, anotaba que el ambiente acuático se encontraba en un continuo estado de flujo, con niveles de energía radiante, temperatura y concentraciones de nutrientes variando en escalas de tiempo desde horas a años. De esta forma las interacciones competitivas no proceden todo el tiempo en un estado estable y el estatus competitivo puede estar

cambiando continuamente, permitiendo que, en una comunidad rica en especies, éstas coexistan y no se excluyan competitivamente.

Debido a lo anterior, en el fitoplancton hay notables enjambres de especies congéneres. Se manifiestan principalmente en géneros ricos en especies, como en los géneros marinos *Ceratium* y *Chaetoceros*. En las aguas dulces, y especialmente las ácidas, ofrecen ejemplos donde se llega a la exageración: los géneros *Tribonema*, muchas *Zygnemales*, *Phacus*, *Trachelomonas*, etc. están representados por muchas especies que viven juntas en una misma masa de agua. Este fenómeno alcanza características extremas en las desmidiáceas. En las aguas ácidas, especialmente en turberas, se pueden encontrar juntas docenas y docenas de especies de los géneros *Cosmarium*, *Closterium*, *Staurastrum* y otros. Se trata de especies entre las que no se conocen y, apenas cabe imaginar, diferencias ecológicas importantes, con necesidades semejantes y con muy competencia entre ellas, por lo que se esperaría que hubiese exclusión competitiva. Pero en el plancton raramente se llega muy lejos. La causa se halla probablemente en que los movimientos del agua colocan sucesivamente pequeños volúmenes en condiciones distintas, modificando continuamente las posiciones respectivas de los individuos y las condiciones para una posible competencia.

Según Hulburt (1970) la distancia a la que se extienden los efectos de una célula algal planctónica que absorbe elementos nutritivos, es tan pequeña que la superposición de dichas zonas correspondientes a células contiguas, es decir el comienzo de aquella situación en que unas células quitan el alimento a otras, no aparecería más que a densidades de 300 000 células por mililitro. Si fuera así, la competencia directa tendría un papel insignificante en la regulación de las poblaciones pelágicas. Probablemente esta imagen no es muy correcta, porque lo que se debate es la supervivencia de poblaciones, con unas determinadas propiedades en cuanto a la utilización de los nutrientes del medio. Tal vez el enfoque más instructivo consiste en comparar las distintas especies que compiten con los participantes en un juego en que los jugadores disponen de la misma cantidad inicial de dinero y abandonan la partida al perderlo todo. La situación final más probable es que quede un solo jugador en cada mesa de juego, lo mismo que en la competencia perfecta. El caso varía si el modelo se complica haciendo que cada jugador intervenga simultáneamente en varias partidas que se desarrollan en otras tantas mesas. Algo similar ocurre en el plancton, en donde en virtud de los movimientos del agua, los jugadores (las especies) no tienen relaciones fijas entre sí. Es fácil demostrar que un sistema de este tipo persiste más tiempo con un mayor número de jugadores y es posible construir modelos de persistencia indefinida (Margalef, 1974).

Dominio Bacteria

División Cyanophyta (= Cyanobacteria)

Conocidas también como Myxophyta, Schizophyta, Nostocophyta (tentativa de nombre tipificado otorgado con base en el género *Nostoc*) y cloroxybacterias. Más recientemente, en 1999, el checo Jiri Komarek y el griego Konstantino Anagnostidis propusieron el nombre Cyanoprokariota. Su nombre común es ‘algas’ verde- azules o azul verdosas. Son un grupo de microorganismos gram negativos, aeróbicos y fotoautotróficos, que no han experimentado variaciones morfológicas significativas desde el precámbrico, hace aproximadamente 2700 millones de años (Stal, 2007) y cumplieron una función muy importante en la formación de la atmósfera oxigénica y con esto de la capa de ozono. Dada su notable adaptabilidad y su capacidad de tolerar amplios rangos de algunos factores ambientales como la temperatura, las cianobacterias se distribuyen ampliamente y crecen en diversos ambientes acuáticos (limnéticos, estuarinos y marinos) y terrestres (Sant’Anna et al. 2006). Algunas especies son típicas de hábitats extremos como aguas termales, lagos hipersalinos y desiertos. En los ecosistemas acuáticos las cianobacterias se encuentran, entre otros, en la interfase agua/aire, en la columna de agua, en los sedimentos y asociadas a las macrófitas, por lo que hacen parte tanto del plancton como del perifiton.

La amplia distribución ecológica y geográfica de las cianobacterias está asociada a la versatilidad de su metabolismo y a varias adaptaciones estructurales y enzimáticas. La presencia de una serie de pigmentos accesorios (allofococianinas, ficocianina y ficoeritrina) les permite optimizar la absorción de la radiación lumínica en el espectro visible, lo cual les confiere ventajas competitivas frente a otros organismos fitoplanctónicos (Aubriot et al., 2009; Fernandes et al., 2009). La capacidad de las cianobacterias heterocitadas (Nostocales) de fijar nitrógeno atmosférico a través de estructuras especializadas (heterocitos), les permite crecer en condiciones deficitarias de este nutriente. Algunas cianobacterias pueden incorporar y almacenar eficientemente fósforo y de esta forma asimilan más eficientemente los nutrientes del agua (Mur et al., 1999). En general, puede considerarse que todo cambio en la relación nitrógeno-fósforo acaba manifestándose en un avance o en un retroceso en el desarrollo de las ‘algas’ verdeazules. Si la relación se desarrolla a favor del fósforo, se presentarán cianofíceas que incorporarán nitrógeno al ecosistema. Debido a esta última propiedad, se consideran de gran importancia en la producción de los ecosistemas acuáticos. El nitrógeno molecular (N_2) es fijado generalmente en células modificadas denominadas heterocitos presentes en especies filamentosas del orden Nostocales, aunque también puede ser fijado

por cianofíceas carentes de heterocitos. La fijación de N requiere de la enzima nitrogenasa, la cual a su vez necesita como cofactor el cobalto y se inhibe con la presencia de oxígeno.

Gracias a la formación de vesículas de gas (aerótopos) algunas especies pueden regular su posición en la columna de agua, posibilitando una mayor accesibilidad a los nutrientes y la luz y reduciendo las pérdidas por sedimentación. La producción de células diferenciadas y resistentes (acinetos) en numerosas especies heterocitadas, garantiza su supervivencia en los sedimentos durante períodos prolongados.

Con la llegada de los análisis filogenéticos basados en metagenómica, la clasificación taxonómica de las cianobacterias (especies, géneros, familias, órdenes, etc.) ha sido revisada y reestructurada significativamente en los últimos años (Komárek et al., 2014). De acuerdo con la propuesta de estos autores y a partir de las relaciones filogenéticas de las especies, las cianobacterias fitoplanctónicas de los ecosistemas limnéticos pertenecen a los órdenes Synechococcales, Chroococcales, Spirulinales, Oscillatoriales y Nostocales. Algunos de los géneros más frecuentemente reportados en Colombia son: *Microcystis* y *Radiocystis* del orden Chroococcales; *Dolichospermum*, *Sphaerospermopsis* y *Cylindrospermopsis* del orden Nostocales. A su vez, destacan en el orden Synechococcales géneros comunes como *Aphanocapsa*, *Pseudanabaena* y *Woronichinia*. Finalmente, dentro del orden Oscillatoriales se destacan los géneros *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Phormidium* y *Plancktothrix*. En Colombia, el género *Cyanocatena* ha sido hallado solo en la laguna del Parque Norte de Medellín y es considerado primer reporte para Suramérica con una nueva especie para la ciencia: *C. bicudo* (Ramírez, 1987) (Figura 14.1).

Ciertas condiciones ambientales favorecen el incremento de la biomasa de cianobacterias hasta niveles considerados florecimientos o *blooms*. Estos florecimientos pueden afectar en forma severa los ecosistemas y sus funciones. Aunque la dinámica de los florecimientos es difícil de predecir y se relaciona con condiciones ambientales particulares de cada sistema, puede decirse que se presentan fundamentalmente cuando las condiciones ambientales se desvían notablemente de las habituales. En general estos eventos se han asociado al incremento de la temperatura, la estabilidad térmica de la columna de agua, la disponibilidad de nutrientes, y valores de pH relativamente básicos (Codd et al., 2005; Aubriot et al., 2009). Numerosos estudios han indicado una relación directa y positiva entre el incremento en la disponibilidad de nutrientes y el calentamiento global con la densidad de cianobacterias en los ambientes acuáticos (Fernandes et al., 2009; O'Neil et al., 2012; Paerl et al., 2016a; Paerl y Huisman, 2008).

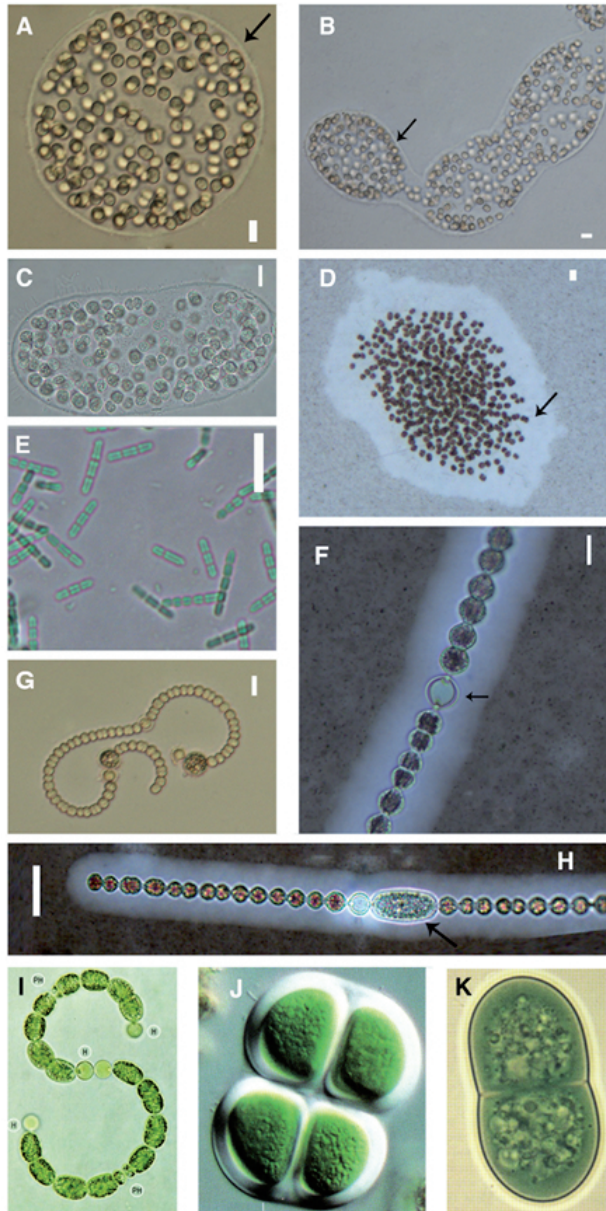


Figura 14.1. Diversidad de Cianobacterias planctónicas comunes en ambientes tropicales colombianos y estructuras que las caracterizan. **A., B., C.** *Microcystis. wesenbergii* 5 μ m. **D.** *Radiocystis fernandoi* 20 μ m. **E.** *Pseudoanabaena sp.* 10 μ m **F.** Heterocito en *Anabaena*, 10 μ m. **G.** Acinetos y heterocitos en *Dolichospermum sp.*, 10 μ m. **H.** *Anabaena sp.* **I.** *Anabaenopsis elenkinii* **J.** *Chroococcus sp.* **K.** *Cyanotheca sp.*

Fuentes: **A. a H.** Hilda Palacio B.; **I.** Hindak (2001); **J. y K.** Carter-Lund y Lund (1995).

Los florecimientos de cianobacterias pueden constituir un problema importante para la salud pública, debido a que algunas especies tienen la capacidad de producir sustancias con una alta capacidad tóxica (cianotoxinas) y/o metabolitos productores de olores y sabores desagradables, como la geosmina, β y el metilisoborneol (Corbel et al., 2014; O'Neil, 2012). Hasta el momento se han reportado más de 2000 metabolitos secundarios de cianobacterias, incluidas 286 variantes de microcistina y 10 de nodularina (Bouaicha et al., 2019; Miles y Stirling, 2019). De acuerdo con el modo de acción, las cianotoxinas se clasifican en hepatotoxinas (microcistina, nodularina y cilindrospermopsina), neurotoxinas (anatoxinas, saxitoxinas y cilindrospermopsina) y dermatotoxinas (aplysiatoxina, lyngbyatoxin-a). La mayoría de las cianotoxinas permanecen a nivel intracelular, pero cuando las células se lisan se liberan al ambiente (Kaplan et al., 2012).

Los metabolitos producidos por las cianobacterias pueden actuar, entre otras funciones, como antibióticos, fungicidas y herbicidas, como transportadores de metales, como fotoprotectores y antioxidantes (Pereira y Giani, 2014). El desarrollo de técnicas de cultivo de microalgas y cianobacterias se debe a que numerosos géneros producen sustancias de importancia industrial y farmacológica (clorofila, carotenoides, ficobiliproteínas, proteínas, exopolisacáridos y otros metabolitos biológicamente activos (Rosales et al., 2008).

Algunas cianobacterias son empleadas alimento, *Spirulina* es consumida por habitantes de las áreas cercanas al lago Chad en África) y del lago Texcoco en México. Los análisis bioquímicos de *Spirulina* muestran que más del 50% del peso está constituido por proteínas que contienen altos niveles de la mayoría de los aminoácidos esenciales (Fogg et al., 1973; Garbisu et al., 1999). Debido al alto contenido proteico *Nostoc* es utilizada como suplemento alimenticio por parte de poblaciones nativas en Tailandia, Perú, Bolivia, China, Ecuador, Fiji, Java, Japón, Mongolia y Siberia. Asimismo, la biomasa cianobacterias es empleada para la alimentación de peces, crustáceos, aves de corral y ganado (Garbisu et al., 1999; Rosales et al., 2008).

Las cianobacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico son empleadas como biofertilizantes y, de hecho, los arrozales asiáticos mantienen su productividad sin el uso de fertilizantes gracias a este tipo de cianobacterias (Garbisu et al., 1999). Algunas cianofitas son cultivadas para obtener biodiesel debido a sus altas concentraciones de lípidos y a sus tasas de crecimiento (Garibay Hernández, 2009). También, a partir de cianobacterias heterocitadas, como *Anabaena azollae* se ha logrado producir combustibles como el hidrógeno (H_2) y compuestos químicos reducidos, como el NADPH₂. La fotoproducción de H_2 se debe a que la enzima

nitrogenasa presente en los heterocistos tiene actividad hidrogenasa y además puede reducir el nitrógeno atmosférico (N_2) a amonio (NH_4^+) (Garbisu et al., 1999). Algunas cianobacterias que producen antibióticos son *Nostoc* (bacteriocinas) y *Scytonema hofmanni* (cianobacterina). Finalmente, algunas cianobacterias producen queladores solubilizantes (sideróforos) que lo solubilizan cuando disminuye el hierro soluble en el ambiente.

Acerca del tratamiento taxonómico para clasificar a las cianobacterias ha habido bastante controversia. Algunos taxónomos las consideran bacterias y usan por ello el Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias para identificarlas y clasificarlas, lo cual es una solución práctica y, a todas luces aceptable, seguida actualmente por los biólogos moleculares. Otros autores, los botánicos, acuden al Código Internacional de Nomenclatura Botánico, lo que implica considerarlas eucarióticas. Los ecólogos, a su vez, utilizan el sistema tradicional basado en caracteres morfológicos distintivos. A finales del siglo XX se introdujeron diferentes métodos (microscopía electrónica, investigaciones ecológicas, desarrollo de cultivos, estudios toxicológicos y métodos moleculares) para abordar la taxonomía de las cianofitas. Si bien los datos moleculares son muy importantes, el investigador checo Jiří Komárek (2006), una autoridad en el tema, sostiene que es necesario combinar la información genética con la morfológica y con las características fisiológicas y ecológicas. Este conjunto de datos conducirá al logro de un sistema de clasificación más natural (Aguilera y Echenique, 2011). Prueba de ello es que autores como Vargas y Zardoya (2015) expresan que las cianobacterias no son eucariotas y tampoco ‘algas’ aunque sean fotosintéticas y posean clorofila.

La OMS (2020a; 2020b; 2020c y 2020d) estableció como límites máximos permisibles para exposiciones agudas 12 $\mu\text{g/l}$ para microcistinas, 3 $\mu\text{g/l}$ para cilindrospermopsina, 30 $\mu\text{g/l}$ para anatoxina-a 3 $\mu\text{g/l}$ para saxitoxinas en agua potable. Los florecimientos de cianobacterias en reservorios de agua generan el incremento de los costos de potabilización, mortandades masivas de peces de importancia para el consumo humano y la comercialización, así como restricciones temporales o permanentes en el uso recreativo de estos ecosistemas.

Dominio Eukaryota

Divisiones Chlorophyta (algas verdes) y Charophyta

Las algas verdes o Chlorophyta en sentido amplio, son un grupo parafilético de las algas muy cercano con las plantas terrestres (reino Plantae *stricto sensu*). Los términos Chlorophyta y Chlorophyceae, fueron usados para delimitar subgrupos,

por lo que el grupo “algas verdes” como taxón es actualmente inválido y se considera que taxonómicamente incluye a los grupos de algas Chlorophyta y Charophyta dentro de las Viridiplantae (‘algas’ verdes y plantas terrestres) (Nakada y Nozaki, 2015).

Debido a la frecuente modificación de las categorías taxonómicas del “linaje verde” y a que la clasificación de este grupo aún se está construyendo como resultado de estudios ultraestructurales, moleculares y filogenéticos, en este libro las “algas verdes” se presentarán como una entidad artificial (morfológica) y los subgrupos que la conforman se dividirán en unidades “morfo-taxonómicas”, enfatizando en aquellos taxones más comunes en el agua dulce.

Entre las características comunes a todo el grupo se encuentran principalmente la posesión de clorofilas a y b (que le confieren a las células un color verde hierba) y de pigmentos accesorios (β -carotenos y xantofilas), cuya función principal es brindar protección contra la fotooxidación y la dispersión del exceso de energía. Además, la capacidad para almacenar almidón en pirenoides y el hábito autótrofo, aunque algunas especies bajo condiciones limitadas de luz, son heterótrofas facultativas. Las algas verdes exhiben una amplia variación morfológica, que va desde organismos unicelulares microscópicos, hasta talos macroscópicos complejos, con diversos grados de diferenciación morfológica. Muchas son unicelulares, frecuentemente flageladas, pero otras desarrollan formas pluricelulares que nunca son muy complejas. La mayoría de los integrantes de este grupo vive en agua dulce y el resto ocupan hábitats que incluyen agua de mar/agua salobre y suelo o superficies sin tierra. Su diversidad es mayor en aguas continentales siendo tan solo un 10% de las especies marinas y el resto de agua dulce. Casi todas son de vida libre, pero hay algunas especies que son parásitas o simbióticas (Chapman y Waters, 1992), pudiendo llegar a vivir en condiciones muy adversas como ocurre con *Chlamydomonas nivalis*, una especie criofílica (hábitat frío) que prospera en agua congelada y cuyas esporas de color rojizo (gracias a la astaxantina) bloquean los rayos UV y protegen a la nieve de las radiaciones solares y del calor; y *Dunaliella salina*, una especie eurihalina adaptada a concentraciones de sal que varían desde 50mM de NaCl hasta casi 5.5 M de NaCl. Muchas especies son bentónicas, y otras han llegado a ser importantes componentes del fitoplancton. Algunas especies marinas son similares a plantas superiores pues tienen “órganos” semejantes a tallos, hojas y raíces. Algunas viven asociadas con hongos formando líquenes. Hasta ahora han sido descritas **unas 10 000 especies**, lo que las convierte en el grupo algal más diverso. Hoy se admite que las plantas terrestres se derivan de algas verdes de agua dulce de la clase Charophyceae.

División Chlorophyta – Chlorophyceae flageladas – Chlamydomonadales.

Las principales características de este grupo, que reúne aproximadamente 100 géneros y más de 1000 especies, son la posesión de flagelos suaves y de dos membranas de cloroplasto. Las células vegetativas tienen dos (a veces cuatro u ocho) flagelos iguales en el extremo anterior, un núcleo central y dos vacuolas contráctiles, generalmente cerca de la base de los flagelos. En la mayoría de las especies, el cloroplasto tiene forma de copa, pero también puede tener forma de H, de estrella, ser laminado o estar dividido en unidades discoidales. Entre las algas verdes flageladas existen dos tipos de organización: unicelular (del tipo “clamidomonadales”) y colonial (del tipo “volvocales”); las coloniales suelen tener pared celular constituida principalmente por glicoproteína, en lugar de celulosa; lóriga o matriz gelatinosa (Nozaki, 2003).

En las formas unicelulares la reproducción asexual se logra mediante zoosporas, mientras en las formas coloniales, todas o algunas células reproductoras especializadas (más grandes que las demás y haploides) se dividen simultáneamente (dos, tres o más veces) para formar cuatro, ocho o más células hijas (2n), que se convierten en una colonia con el número de células y la forma característica de la especie (formación de autocolonias). Después de que las colonias hijas se liberan de la parental, aumentan su tamaño, pero el número de células permanece sin cambios. La reproducción sexual es isógama, anisógama u oógama (Nozaki, 2003).

Muchas de las especies de este grupo exhiben plasticidad, dependiendo de las condiciones ambientales; sin embargo, gran parte de su identificación se logra a través de características morfológicas (Nozaki, 2003).

La mayoría de las algas flageladas verdes son de vida libre y se encuentran en una amplia variedad de hábitats de agua dulce, incluidas pozas de agua lluvia, hielo o nieve. Casi todos los géneros presentan distribución mundial y pueden ser muy abundantes en sistemas con altas concentraciones de nutrientes, incluyendo lagunas de oxidación de aguas residuales y estanques artificiales. Son tolerantes a la deficiencia de luz, debido a su alta flotabilidad. Aunque no suelen presentar especies predominantes, algunas pueden formar floraciones en lagos o embalses (Nozaki, 2003). Varias especies de *Chlamydomonas* crecen en agua ácidas (Ettl, 1983).

Entre los representantes más comunes del fitoplancton de agua dulce, en Colombia se destacan los géneros *Carteria*, *Chlamydomonas*, *Chloromonas*, *Chlorococcum*, *Gonium*, *Pseudosphaerocystis*, *Sphaerocystis*, *Eudorina*, *Pandorina*, *Pleodorina*, *Volvox* y *Volvolina*.

División Chlorophyta – Chlorophyceae – Oedogoniales.

Presentan solo una familia (Oedogoniaceae) con tres géneros: *Oedogonium*, *Bulbochaete* y *Oedocladium* y cerca de 600 especies. *Oedocladium* es terrestre; los otros dos géneros casi restringidos a agua dulce, son epifitos. *Oedogonium* es el único no ramificado. El filamento de los tres géneros se diferencia en base y ápice, y sus células vegetativas son cilíndricas. Presentan una pared celular de tres capas, siendo la externa de quitina, la del medio de pectina y la más interna de celulosa. Se caracterizan por su tipo de división única y por la producción de células reproductivas móviles con una corona circundada por numerosos flagelos en uno de sus polos. El cloroplasto es reticulado y los pirenoides son muchos y situados en la interconexión de los retículos. En la India *Oedogonium* es utilizado como alimento y vendido seco en el mercado. Es rico en vitaminas A y D. Aunque no es una especie propiamente planctónica, aparece en lagos y embalses después de episodios fuertes de lluvia.

División Chlorophyta – Chlophyceae y Trebouxiophyceae (cocoides y coloniales).

Las células vegetativas son uni o multinucleadas (cenocíticas) y todas son inmóviles. Este grupo incluye una gran diversidad morfológica y ecológica, que va desde organismos unicelulares, comúnmente llamados “bolas o pelotitas verdes” hasta grandes colonias (Shubert, 2003).

A simple vista, las primeras de ellas, conformadas por las formas cocoides inmóviles, parecen tener el mismo aspecto; pero con una observación cuidadosa y detallada, se observan caracteres morfológicos estables y discretos que separan muchos de los géneros (Komárek y Fott, 1983). No obstante, la identificación al nivel de especies puede ser muy compleja, dado que muchas exhiben variabilidad morfológica o plasticidad fenotípica, así como estadios flagelados (móviles) en algunas etapas de su ciclo de vida. Además, algunas veces aparecen como agregaciones. De esta forma, para la determinación al nivel de especie, puede ser necesario realizar cultivos bajo condiciones ambientales controladas y/o utilizar técnicas de microscopía electrónica para la observación de la ultraestructura (Shubert, 2003).

Las ‘colonias o cenobios verdes’ exhiben una amplia variedad morfológica y plasticidad fenotípica. Una de las características morfológicas más importantes de muchos de los organismos de este grupo es que, después de la división celular, cuando la nueva célula se libera, los restos vacíos de la célula madre o “célula fantasma” permanecen durante un tiempo considerable. Incluso, los restos muertos de algunos géneros (p.e. *Desmodesmus* y *Pediastrum*) pueden persistir millones

de años en los sedimentos, debido a compuestos resistentes a la descomposición como algaenanos y esporopolenina (Graham y Wilcox, 2000). En otros casos, los restos de la pared parental pasan a formar parte de la progenie y comúnmente se utilizan como carácter taxonómico (p.e. *Dictyosphaerium* y *Mucidosphaerium*). Algunas colonias están embebidas en una matriz de mucílago (p.e. *Oocystis* y *Nephrocytium*). Varios géneros cenobiales o coloniales tienen células móviles que pueden ser zoosporas o gametos, por lo que también se recomienda el aislamiento y cultivo bajo diferentes condiciones ambientales para su determinación al nivel de especie (Shubert, 2003).

Las algas verdes inmóviles tienen muchas especies ubicuas; es decir, que se encuentran en una amplia variedad de hábitats que incluyen agua, tierra, ambientes subaéreos y, en general, cualquier superficie húmeda. Son fácilmente dispersadas por corrientes de aire, pájaros y otros animales. Además, son eficaces colonizadoras de cuerpos de agua recién formados y perturbados, por lo que juegan un papel importante en los estadios tempranos de la sucesión fitoplanctónica (Shubert, 2003). Numéricamente pueden llegar a ser muy abundantes e incluso producir floraciones y son frecuentemente la causa de contaminación de cultivos de algas. En sistemas de aguas lentas son dependientes de los procesos de mezcla y de la disponibilidad de nutrientes, por lo que generalmente se asocian a ambientes meso a eutróficos. Son muy eficientes en la incorporación de nutrientes y presentan altas tasas de crecimiento.

En el fitoplancton de agua dulce destacan de este amplio grupo los órdenes Sphaeropleales (Chlorophyceae), Chlorellales y Trebouxiales (Trebouxiophyceae). En el primero se encuentran géneros como *Ankyra*, *Lacunastrum*, *Monactinus*, *Pediastrum*, *Pseudopediastrum*, *Stauridium*, *Tetraëdron*, *Eutetramorus*, *Acutodesmus*, *Coelastrum*, *Desmodesmus*, *Pectinodesmus*, *Scenedesmus*, *Tetrademus*, *Tetrastrum*, *Schroederia*, *Ankistrodesmus*, *Chlorolobion*, *Kirchneriella*, *Monoraphidium* y *Selenastrum*; entre otros. En el orden Chlorellales resaltan los géneros *Chlorella*, *Chlorococcum*, *Closteriopsis*, *Dictyosphaerium*, *Micractinium*, *Crucigeniella*, *Nephrocytium* y *Oocystis*.

En Trebouxiales, además de otros géneros, se ubica un taxón típicamente fitoplanctónico: *Botryococcus braunii* que florece en lagos y embalses cuando se presentan altas concentraciones de fósforo inorgánico disuelto y cuyas aguas adquieren coloración rojiza. Parece ser un fotótrofo que no requiere ningún tipo de vitaminas para su crecimiento. Es una especie de importancia biotecnológica por su capacidad para producir grandes cantidades de hidrocarburos, especialmente aceites del tipo de los triterpenos. Sus colonias se unen mediante una matriz de

biopelícula lipídica y cuando son abundantes dan una apariencia aceitosa al agua. Prueba de su condición eurioica es que accidentalmente, en 1991 fue trasladada en los implementos de muestreo desde el embalse La Fe hacia la laguna del Parque Norte. Ambos sistemas difieren enormemente en sus condiciones ecológicas: el primer cuerpo de agua se halla a 2100 m, el segundo a 1500 m; la conductividad del primero es de cerca de $30 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, la del segundo oscila entre 1500 y 2000 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$; en el embalse La Fe la alcalinidad es de aproximadamente $10 \text{ mgCaCO}_3\cdot\text{l}^{-1}$, en la laguna del Parque Norte se han registrado valores hasta de $250 \text{ mgCaCO}_3\cdot\text{l}^{-1}$; el primer sistema está estratificado casi permanentemente, el segundo es polimíctico. A pesar de ello, el ‘alga’ verde azul *Microcystis* cf. *aeruginosa* que presentaba blooms periódicos en la laguna mencionada, fue sustituida completamente por *Botryococcus braunii*, hasta el punto en que, según Ramírez y Corbacho (2004), el alga verde azul no volvió a aparecer en dicha laguna.

División Streptophyta – Orden Charales.

Las carófitas (que, al parecer, son parte de un linaje ancestral de plantas superiores), consisten en un talo macroscópico erecto de varios milímetros de diámetro que puede alcanzar hasta 60 mm de altura, parecido a una planta y común en aguas continentales de regiones tropicales y templadas. En múltiples ocasiones se las considera parte de las macrófitas acuáticas (John, 2003). Presentan clorofila a y b, almidón como sustancia de reserva y celulosa conformando la pared celular. Son generalmente bentónicas y crecen abundantemente en lagos, embalses, lagunas, pantanos, manantiales y ríos. Son reconocidos seis géneros: *Chara*, *Lamprothamnium*, *Lychnothamnus*, *Nitella*, *Tolypella* y *Nitellopsis*. En Colombia se reconocen los géneros *Chara* y *Nitella*.

División Streptophyta – Orden Zignematales.

Estas algas se distinguen por la combinación de dos características: la ausencia de células flageladas en toda su historia de vida y el proceso sexual, llamado conjugación, que implica la fusión de gametos ameboides (Hoshaw et al., 1990). Ambos grupos son de los más diversos entre las algas de agua dulce (Gerrath, 2003).

Orden Zignematales - Familia Zygnemataceae. Típicamente, son algas unicelulares, o presentan células unidas en filamentos uniseriados (no ramificados). Tienen un solo núcleo que puede estar en posición central o parietal y suele ser equidistante entre los extremos de la célula. Dependiendo del género y la especie, puede haber uno o varios cloroplastos en cada célula (generalmente dos), de formas distintivas (cinta, placa, hélice, estrella) y dispuestos diferencialmente (parietal o

axial) y los pirenoides suelen estar presentes en el cloroplasto. A menudo, estas algas segregan envolturas mucilaginosas (Gerrath, 2003).

La mayoría de las algas filamentosas verdes viven adheridas a superficies duras, plantas o animales formando parte del perifiton, o se desarrollan en fondos fangosos. Empero, como consecuencia del desprendimiento de dichos sustratos, o de la fragmentación de los filamentos, muchas de ellas pueden hallarse flotando libremente sobre o debajo de la superficie del agua. Incluso, pueden llegar a formar grandes esteras flotantes y convertirse en una molestia, principalmente en cuerpos de agua pequeños o poco profundos, enriquecidos con nutrientes (John, 2003).

Para la identificación de especies, e incluso de algunos géneros, es necesario utilizar la morfología reproductiva sexual (cigosporas, o las capas que la componen: exosporas, endosporas y principalmente mesosporas) por lo que, generalmente, se deben hacer cultivos.

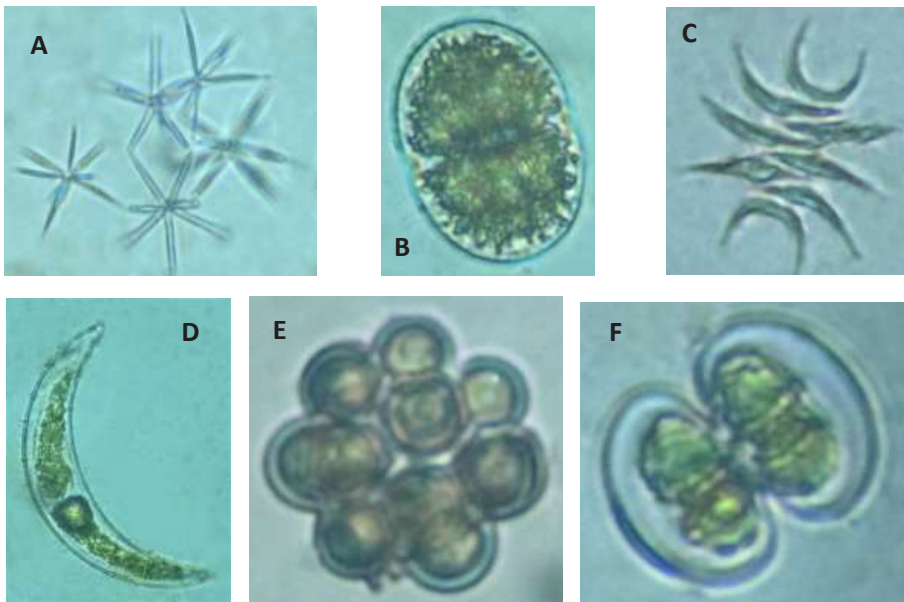
Con frecuencia, las “Zignematales” planctónicas se encuentran en aguas estancadas, donde pueden formar masas flotantes y, generalmente, prefieren hábitats moderadamente ácidos: pH entre 4,1 y 6,5 (Brook, 1981). Son importantes productores primarios y pueden ser el hábitat de invertebrados, peces y otras algas. Algunos géneros (p.e. *Spirogyra*) pueden tolerar niveles elevados de contaminantes (Hall y Court, 2015). En Colombia, son comunes los géneros *Cylindrocystis*, *Mesotaenium*, *Netrium*, *Spirotaenia*, *Spirogyra*, *Mougeotia* y *Zygnema*.

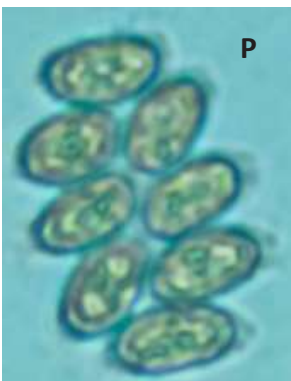
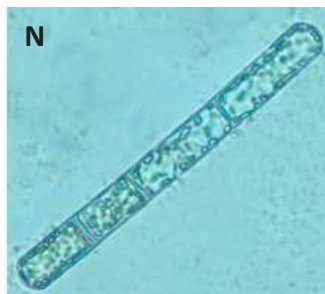
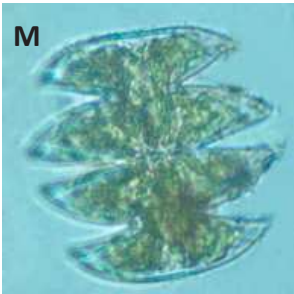
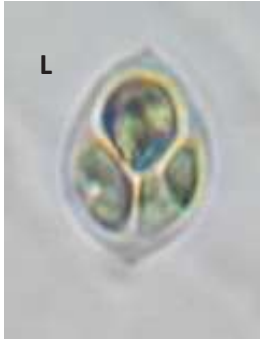
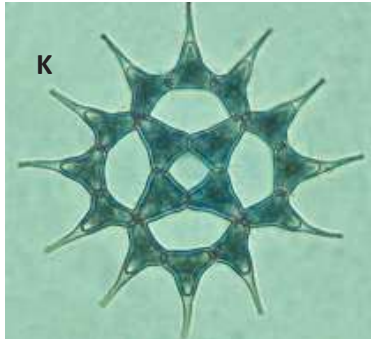
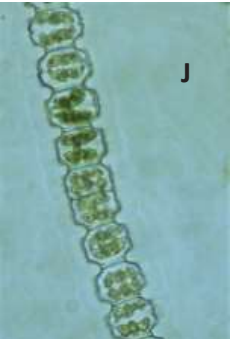
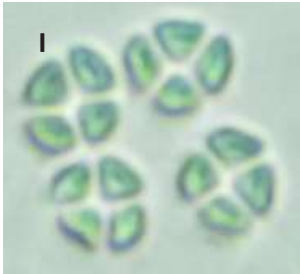
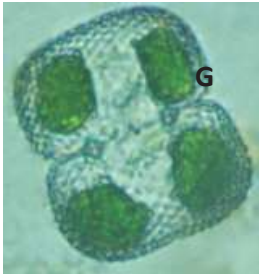
Orden Zygnematales – Familia Desmidiaceae. La principal diferencia morfológica de este grupo, en relación con las “Zignemataceae” radica en la segmentación de la pared celular (en dos o más partes) y la presencia de poros especializados en dicha pared, a través de los cuales secretan una vaina de mucílago. La mayoría de las especies tienen una constricción mediana que define el estrecho istmo que une las dos mitades (semicélulas) de la célula, las cuales suelen tener una morfología casi idéntica (a menudo una relación de “imagen especular”), incluso en los pocos géneros que carecen de la constricción mediana (Gerrath, 2003). Esto se debe a la forma en que se producen las células hijas: después de la división celular, cada una recibe de la célula madre una semicélula intacta con su segmento de pared y debe regenerar una nueva semicélula de morfología similar, que tiene un segmento de pared completamente nuevo (Brook, 1981). Este proceso, denominado morfogénesis semicelular, implica la expansión gradual de la nueva semicélula a un tamaño y forma más o menos idéntica a la de la semicélula parental. Algunos géneros (p.e. *Penium* y *Closterium*) no tienen una constricción mediana y varias de las especies en estos géneros tienen tres o más segmentos (Gerrath, 2003).

La taxonomía de las “Desmidiiales” se basa casi totalmente en la morfología externa de las células vegetativas y la diversidad morfológica dentro del grupo es bastante notable. Suelen tener al menos dos cloroplastos, uno en cada semicélula, pero hay muchas especies que tienen varios cloroplastos en una semicélula. En los cloroplastos hay uno o más pirenoides y poseen un núcleo único en cada célula, que se encuentra en el istmo o en posición central (en los géneros que no tienen constricción mediana) (Gerrath, 2003).

Generalmente, las especies de este grupo se desarrollan en aguas ácidas, bajas en calcio y magnesio y son abundantes en hábitats oligotróficos a mesotróficos; sin embargo, varias especies de géneros como *Cosmarium*, *Staurastrum* y *Closterium*, pueden dominar en el plancton de aguas duras y productivas y en las colas eutróficas de los embalses (Coesel, 1982; Márquez y Guillot, 1987; Ramírez et al., 2000). Además, las “Desmidiiales” son muy comunes y abundantes entre plantas acuáticas, donde despliegan una alta diversidad.

Son organismos con requerimientos altos de nutrientes y tasas de sedimentación moderadas por lo que, con frecuencia, son dependientes de la turbulencia y/o de mezclas parciales de la columna de agua (Barbosa y Padisák 2002, Reynolds 2006, Kruk et al. 2010). Destacan *Closterium*, *Actinotaenium*, *Gonatozygon*, *Cosmarium*, *Desmidium*, *Euastrum*, *Micrasterias*, *Staurastrum*, *Staurodesmus*, *Xanthidium*, *Pleurotaenium*, *Penium*, entre otros muchos. (Figura 14.2)





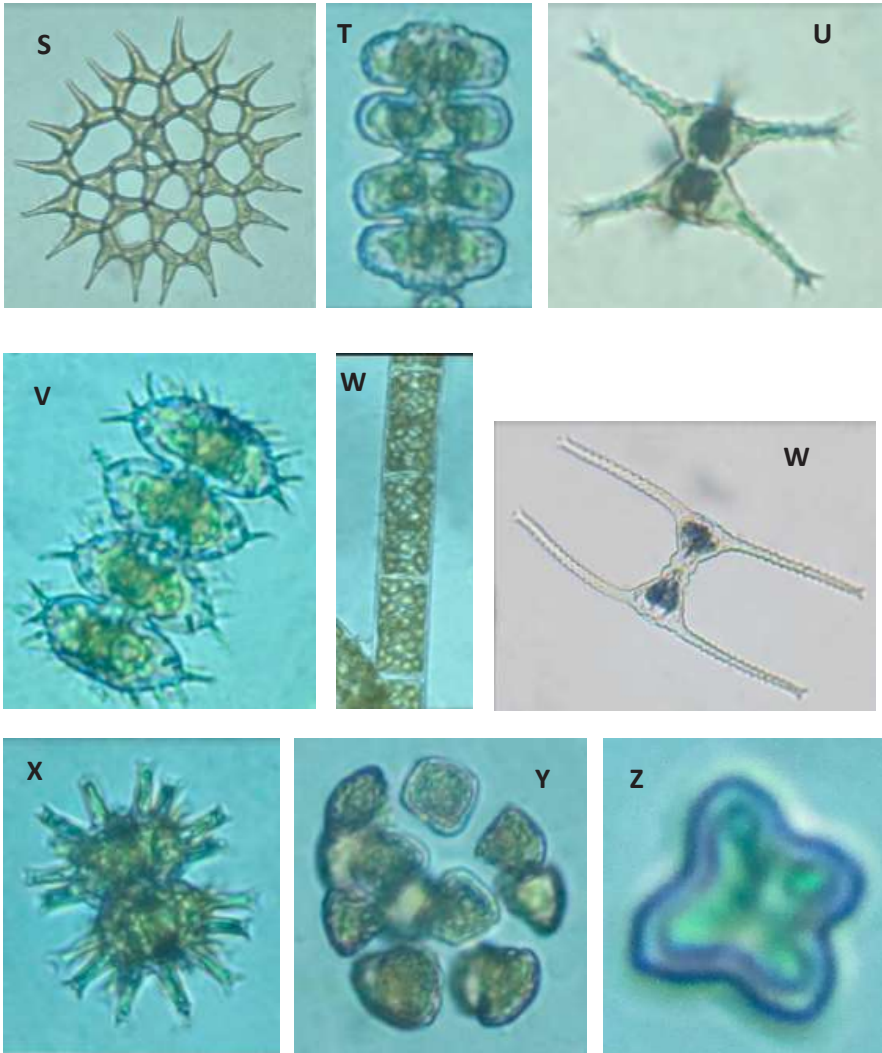


Figura 14.2. Algas verdes (Chlorophyta) comunes en el plancton. **A.** *Actinastrum* sp. **B.** *Actinotaenium* sp. **C.** *Acutodesmus* sp. **D.** *Cosmarium* sp. **E.** *Coellastrum microporum*. **F.** *Cosmarium* sp. **G.** *Cosmarium* sp. **H.** *Cosmarium* sp. **I.** *Crucigeniella* sp. **J.** *Spondilosium* sp. **K.** *Monactinus* cf. *Simplex* **L.** *Oocystis* sp. **M.** *Micrasterias* sp. **N.** *Mougeotia* sp. **O.** *Scenedesmus* sp. **P.** *Scenedesmus* sp. **Q.** *Desmodesmus* sp. **R.** *Euastrum* sp. **S.** *Lacunastrum* sp. **T.** *Sphaeroszoma* sp. **U., V.** *Staurastrum* sp. **W.** *Spirogyra* sp. **X., Y.** *Staurastrum* sp. **Z.** *Volvolina* sp. **Z1.** *Tetraedron minimum*.

Fuente: Tatiana Muñoz López.

Supergrupo Chromalveolata

Reino Heterokonta (= Stramenopiles)

Grupo muy diverso que constituye en uno de los principales clados eucarióticos. Incluye protistas fotosintéticos (como diatomeas y ‘algas’ pardas) y heterótrofos (como los oomicetos). En la actualidad, se considera que Stramenopila, Alveolata y Rhizaria juntos, forman el supergrupo SAR (Derelle et al., 2016; Burki et al., 2020).

De todos los protistas el grupo más diverso y conocido son las diatomeas (Figura. 14.3). Son ‘algas’ monofiléticas, unicelulares y por lo general fotoautotróficas. Sus plástidos o cloroplastos están rodeados por cuatro membranas y suelen ser de color café dorado, café oscuro, o café verdoso debido a la presencia de carotenoides y xantofilas (β -caroteno, diatoxantina, diadinoxantina y fucoxantina), que enmascaran el verde de sus clorofilas (a, c1 y c2 o c3). Almacenan aceite y reservan polisacáridos como la crisolaminarina (Obata et al., 2013; Cox, 2015). Hasta el momento, no se tiene claro en que era geológica aparecieron, pero los primeros registros fósiles se remontan al inicio del Cretácico (Benoiston et al. 2017). Evolutivamente, se derivaron de un evento endosimbiótico secundario, que ocurrió entre una célula eucariota desconocida y un ‘alga’ roja. En este proceso, las diatomeas adquirieron genes de dos genomas de eucariotas (Obata et al., 2013). Se pueden encontrar en una amplia gama de hábitats acuáticos (marinas, salobres, dulceacuícolas), desde los polos hasta los trópicos, libres en la columna de agua haciendo parte del fitoplancton, o asociadas a un sustrato (epipelon, epifiton, episamon, epiliton, epizóicas) (Round et al., 1990). Constituyen casi la mitad de la biomasa fitoplanctónica de los sistemas oceánicos equivalente a casi el 45% de la producción primaria.

La estimación del número de especies varía considerablemente: Mann y Vanormelingen (2013) consideran que se han descrito aproximadamente 12 mil especies, Spaulding y Edlund (2008) manejan un rango entre 20 000 y 2 millones de especies, Guiry y Guiry (2021) de 16 mil, y Kociolek et al. (2021) que podrían existir 200 000 especies.

Morfología. Su carácter principal es su pared celular silíceas llamada frústula, la cual no contiene celulosa, sino pectina impregnada de sílice. La frústula no es una pieza completa, sino que está constituida por dos tecas o cajas de diferente tamaño (valvas), y una serie de bandas más pequeñas que las enlazan o las unen (cíngulo). La caja más grande se llama epivalva y la más pequeña hipovalva. Cada valva tiene bandas asociadas; una epivalva más sus bandas forman la epiteca; y

la hipovalva más sus bandas forman la hipoteca. La frústula se puede observar en tres planos (valvar, apical y transapical). Poseen una variedad de formas: circular, alargada, isopolar en plano apical, heteropolar en plano apical, isopolar en plano transapical, heteropolar en plano transapical, sigmoidal y dorsiventral. Sobre las valvas se presenta una gran diversidad de ornamentaciones (areolas), cuyo tipo y disposición, junto con la forma y la simetría de las valvas ha sido la base tradicional para su identificación. Algunas presentan una hendidura simple o compleja a lo largo del eje apical o alrededor, denominada rafe, que les sirve para deslizarse sobre la superficie. También pueden presentar poros especializados y campos de poros, que sirven igualmente para diferenciar ciertos géneros y especies. A pesar de ser unicelulares, algunos géneros tienen la capacidad de formar colonias que por medio de espinas o almohadillas mucilaginosas pueden unir una célula con otra, como ocurre en *Aulacoseira* y *Melosira*. Las que no tienen esta capacidad, se adhieren a las superficies mediante tallos de mucílago, secretados a través de los campos de poros o a través de las hendiduras del rafe, como sucede por ejemplo en *Gomphonema*. Un pequeño número de géneros pueden secretar tubos de mucílago dentro de los cuales se mueven las células, y otros viven en masas de mucílago (Anonymous, 1975; Ross et al., 1979; Barber y Haworth, 1981; Round et al., 1990; Cox, 2015).

División y reproducción celular. A diferencia de la mayoría de los grupos de ‘algas’, las diatomeas son diploides durante la etapa vegetativa de su ciclo de vida produciendo gametos haploides solo durante la reproducción sexual, a la que sigue la producción de auxosporas y la restitución del tamaño celular máximo (Cox, 2015). Cuando la célula se divide por reproducción asexual o mitosis, las valvas de una célula madre se separan y pasan a dos células hijas. La valva heredada pasa a ser la epiteca, entonces cada célula hija genera una nueva valva (hipoteca). Sin embargo, debido a que estas se forman dentro de los límites de las células madre, las valvas nuevas no pueden ser más grandes que la célula madre; por ello, la mayoría de las poblaciones de diatomeas disminuyen gradualmente de tamaño con el tiempo, llegando a un punto crítico en que ya no es posible la división celular y deben pasar a realizar reproducción sexual a través de la meiosis. La meiosis contribuye a mantener variabilidad genética y a mantener el tamaño de la especie. En consecuencia, la reproducción sexual en las diatomeas solo ocurre cuando están por debajo de un tamaño umbral (específico de la especie). Asimismo, la sexualización puede verse influenciada por factores ambientales y/o la presencia de cepas compatibles (Chepurnov et al., 2011). La reproducción sexual puede ser tanto oogama como isógama; la primera se limita principalmente a las diatomeas céntricas, y la segunda al grupo de las “penales”. Algunos géneros, como

Achnanthes, *Bellerochea*, *Biddulphia*, *Ditylum*, *Grammatophora* y *Rhabdonema* pueden producir auxosporas y restaurar su tamaño celular máximo sin la aparente intervención de la reproducción sexual (Mann, 2011).

Sistema de clasificación taxonómica. Durante casi 200 años, la taxonomía y sistemática de las diatomeas se ha basado en la morfología de las paredes silíceas de las células, con una gran dependencia de la forma, la simetría y las características de la pared celular para una clasificación de nivel superior (Cox, 2015). Uno de los sistemas de clasificación más aceptado es el de Round, Crawford, y Mann (1990), quienes trataron a las diatomeas como una división con tres clases y establecieron un gran número de nuevas familias y órdenes. Esta clasificación se basa principalmente en la morfología de la pared y es anterior a los estudios filogenéticos moleculares. A la fecha, el sistema más empleado y actualizado es el propuesto por Cox (2015), donde se erigen cuatro clases: Coscinodiscophyceae (con 10 órdenes), Mediophyceae (10 órdenes), Fragillariophyceae (10 órdenes) y Bacillariophyceae (11 órdenes). Esta clasificación integra diferentes sistemas que relacionan tanto la morfología como la filogenética de las diatomeas.

De acuerdo a lo anterior, las diatomeas se clasifican según su simetría y forma entre céntricas y penadas. Las céntricas pertenecen a las clases Coscinodiscophyceae (p. e., *Coscinodiscus*, *Cyclotella* y *Aulacoseira*) y Mediophyceae (p. e., *Triceratium*, *Biddulphia*, *Chaetoceros*, *Thalassiosira*); los integrantes de estas dos clases son casi todos marinos. Se caracterizan por ser simétricas en varios planos y muchas tienen simetría radial.

Las penadas tienen generalmente simetría bilateral y se subdividen en dos clases, las Bacillariophyceae que presentan rafe y las Fragillariophyceae que no lo presentan. Las penadas también se pueden agrupar en categorías artificiales, no estrictamente evolutivas, entre: arrafíceas (poseen un pseudorrafe), rafdíceas (muestran un solo rafe rudimentario en los extremos), Monorrafídeas (disponen de un rafe en una de las valvas y un pseudorrafe en la cara opuesta) y birrafídeas (tiene rafe en las dos valvas). Son más abundantes en el fitoplancton de agua dulce que las Centrales. A este orden pertenecen *Amphbora*, *Aulacoseira*, *Diadsmis*, *Eolimna*, *Pinnularia*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Geissleria*, *Fragillaria*, *Tabellaria*, *Cymbella*, *Sellaphora*, *Encyonema*, *Asterionella*, *Synedra*, *Ulnaria*, *Diatoma*, *Terpsinoe*, *Gomphonema*, *Eunotia*, *Frustulia*, *Surirella* y *Gyrosigma*, entre muchos otros géneros.

Hábitat. Son conocidas como colonizadoras exitosas por lo que se pueden encontrar en una amplia variedad de hábitats continentales y marinos, incluso bajo condiciones extremas, desde hielos polares hasta aguas termales (Wetzel, 2001).

Pueden ser bentónicas y/o planctónicas. Las formas bénticas o perifíticas son extremadamente comunes, tanto en sistemas lóticos como lénticos, y difícilmente puede tomarse una muestra perifítica sin encontrarlas; por ello, se constituyen en el componente más importante de las comunidades autótrofas en este tipo de hábitats (Round et al., 1990). Pueden ser: 1) epilíticas, cuando viven sobre sustratos duros como rocas o piedras, 2) epifitas, cuando están sobre plantas, 3) epizoicas, sobre animales, y 4) endozoicas, localizadas dentro de animales. Es por ello que el tipo de sustrato es un factor de suma importancia, junto con la disponibilidad de nutrientes, la intensidad de la luz, las variaciones en la temperatura del agua, el régimen pluviométrico y la hidrodinámica, para su distribución y diversidad. Pueden vivir de forma solitaria o unirse formando colonias que, en algunos casos, pueden adquirir tamaños macroscópicos (Manguin, 1966; Seckbach y Kociolek, 2011). En las formas planctónicas, el desarrollo de las diatomeas elimina la sílice de la zona fótica, la cual se acumula en las capas más profundas con las diatomeas que se sedimentan.

Distribución y diversidad. De acuerdo con (Brow, 1984), las diatomeas como cualquier ente físico están sometidas a procesos intrínsecos y extrínsecos; por tanto, su forma, apariencia y expresión fenotípica son el producto de las interacciones entre dichos procesos. Para Brow et al. (1996) la razón biológica de la diversidad de las diatomeas y de las ‘algas’ en general está dada por la fórmula genotipo + ambiente = fenotipo, pues el genotipo tiene diversidad de formas de expresión fenotípica que dependen de la presión ambiental a las cuales debe responder el organismo. Esto hace que la ubicación geográfica y los factores ambientales locales contribuyan a la variación en la composición y estructura de las diatomeas de agua dulce, ya sean de sistemas lóticos o lénticos.

Entre las diatomeas de una región geográfica o de diferentes regiones, se presentan una serie de filtros que delimitan su distribución, su composición y su estructura. Estos filtros hacen referencia a la química del agua (especialmente al pH, la conductividad y la concentración de nutrientes), el sustrato, la velocidad de la corriente, la luz, y el pastoreo (Soininen et al., 2009). Algunos estudios autoecológicos han mostrado que muchas diatomeas crecen a unos determinados valores de pH, temperatura, conductividad, salinidad, o a determinada concentraciones de nutrientes (van Dam et al., 1994). Patrick y Reimer (1966) encontraron una alta afinidad de algunas diatomeas de agua dulce hacia ciertos iones, por ejemplo, algunos taxones se han caracterizado por preferir aguas ricas en calcio. Asimismo, algunos estudios registran una asociación positiva entre sistemas acuáticos que fluyen por suelos ácidos y una alta riqueza de especies de los géneros *Eunotia*, *Gomphonema*, *Pinnularia* y *Nitzschia*. Por ejemplo, van Dam

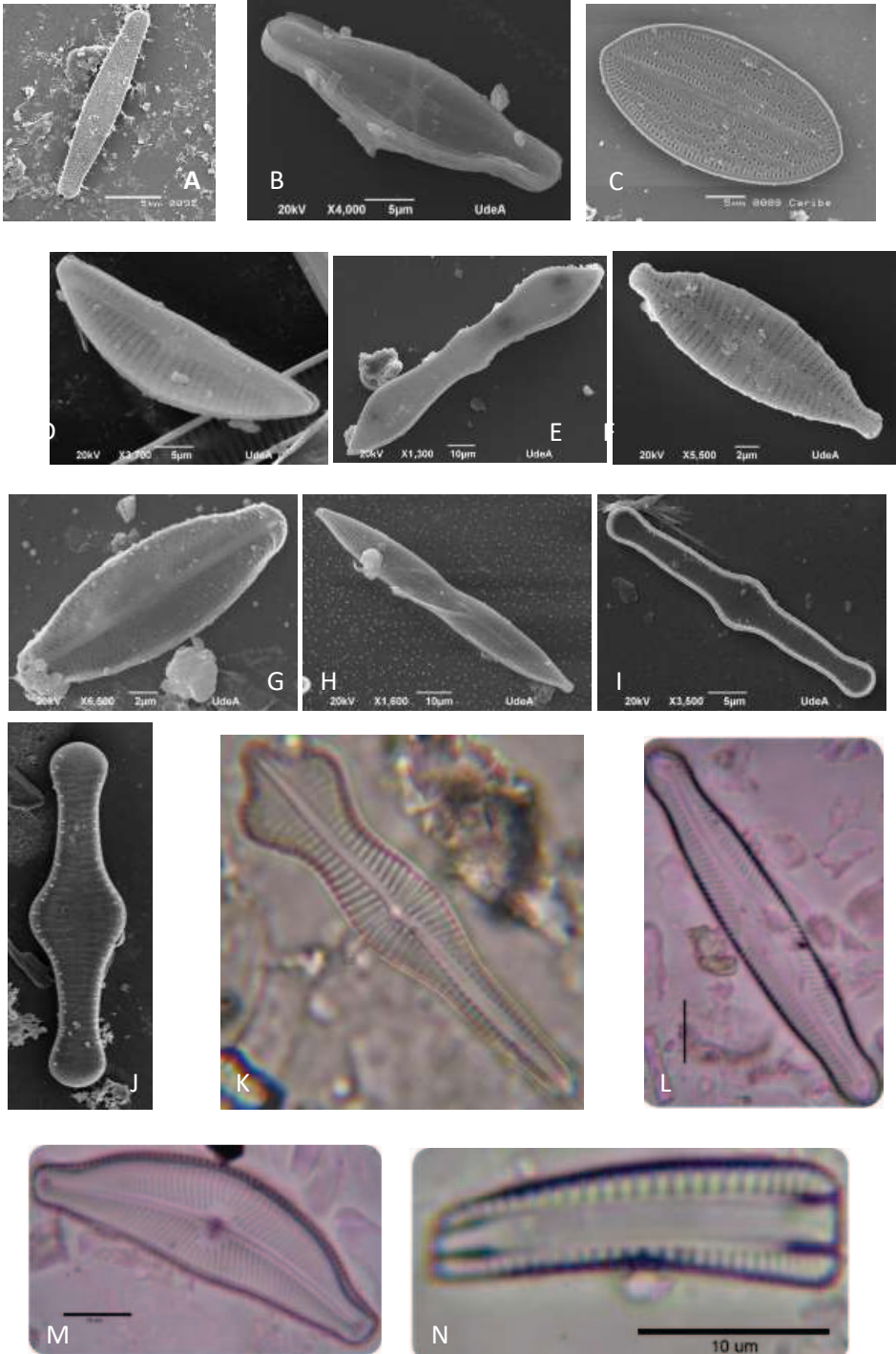
et al. (1994) observaron una correlación positiva entre lagos ácidos y los iones Ca^{2+} , Al^{3+} y Mg^{2+} . Igualmente, estos autores registraron una alta diversidad de especies de los géneros *Eunotia* y *Pinnularia* en este tipo de sistemas. En relación al pH, se han clasificado en: 1) alcalibiontes (presentes únicamente en ambientes alcalinos), 2) alcalifilas (desarrollo óptimo en pH levemente mayores a 7), indiferentes (alrededor de pH 7), 3) acidófilas (óptimo en $\text{pH} > 7$), y 4) acidobiontes (óptimo en $\text{pH} < 5,5$). Considerando la disponibilidad de nutrientes (trofia) en: eutróficas (alta concentración de nutrientes), mesotróficas (moderada concentración de nutrientes) y oligotrófica (baja concentración de nutrientes).

Importancia paleo-limnológica. Como consecuencia de su durabilidad, el alto potencial de conservación de sus frústulas silíceas, alta abundancia y diversidad, y diferencias en las respuestas de sus especies a las condiciones ambientales, las diatomeas se convierten en indicadores paleo-ambientales poderosas y confiables (Battarbee, 1988; Battarbee et al., 2001; Julius y Theriot, 2010). Hay indicios de que el tamaño de los frústulos puede resultar de interés en relación con la disponibilidad de los nutrientes, salinidad y la temperatura, factores que pueden ser utilizados como indicadores de las condiciones ambientales (Caballero et al., 2013). Igualmente, si se considera el número y composición taxonómica de las diatomeas fósiles se pueden hacer interpretaciones paleo-ecológicas, paleo-limnológicas y paleo-ambientales, como, por ejemplo, determinar si un lago era somero o profundo, de agua dulce o salina, en qué grado de acidificación y trofia variaban sus aguas (Oliva et al., 2010). También han sido utilizadas en estudios de antropología y medicina forense (Round, 1991).

Bio-indicación. La importancia de escoger a las diatomeas como grupo indicador de la calidad del agua se debe a que mundialmente son utilizadas para determinar el cambio en la calidad del agua de los arroyos y ríos debido a su mayor riqueza de especies y su sensibilidad específica a una variedad de condiciones ecológicas (especialmente contaminación orgánica y eutrofización), principalmente las epilíticas, ya que si se altera el ambiente donde se encuentran, se modifica su número de especies y las asociaciones de especies preentes (Lobo, Freitas et al., 2019). Aventajan a otros indicadores de calidad de agua (tanto biológicos como físicos y químicos) ya que se pueden muestrear en grandes cantidades y muy fácilmente, se encuentran en la mayoría de ecosistemas, tienen alta correlación con datos auto-ecológicos, y su preservación tiene bajos costos y es permanente. Su mayor desventaja, es que se debe tener un profundo conocimiento de la taxonomía del grupo para no llegar a diagnósticos errados.

Uso industrial. Al morir, los restos de las diatomeas (pared celular), forman la tierra de diatomeas o diatomita que tiene diversas aplicaciones industriales. Algunos ejemplos son la fabricación de la dinamita ya que estabiliza la nitroglicerina; como insecticida porque bloquea las tráqueas de los insectos evitando su respiración y favorece su desecación; como abrasivo para la elaboración de pasta dentífrica y pulidoras ópticas, como filtro muy fino para diversos líquidos como agua, cerveza y otras sustancias de uso en la industria farmacéutica, y como aislante térmico, ya que estos esqueletos actúan como difusores de calor (Bozarth et al., 2009; Oliva et al., 2010).

Diatomeas en Colombia. En un artículo publicado por Montoya-Moreno et al. en 2013, los autores reportaban que hasta ese momento en Colombisolo a existían 11 publicaciones taxonómicas y unas pocas que presentaban al menos fotografías y/o dibujos de estos organismos, lo que permitía concluir que el conocimiento de las diatomeas en nuestro país era muy pobre. La carencia descrita se hace patente porque, aun hoy, se hace difícil hallar bibliografía en la que se describan detalladamente taxones de diatomeas. No obstante, después de esta fecha se han venido realizando nuevas investigaciones y publicaciones, que han enriquecido el conocimiento de este grupo en Colombia. Las citadas a continuación son aquellas pocas publicaciones que contienen fotografías tomadas con microscopios de luz y electrónico de barrido y que brindan además información acerca de su distribución en el país y de las condiciones físicas y químicas en las que fueron colectados; son ellas: Sala et al. (1999), Sala et al. (2002), Sala y Ramírez (2008), Montoya-Moreno et al. (2011), Vouilloud et al. (2010), Montoya et al. (2012), Sala et al. (2013), Vouilloud, Sala, Núñez, Montoya, y Duque (2013), Vouilloud, y otros (2016), Sala et al. (2014), Sala et al. (2015), Medina-Tombé et al. (2016), Medina-Tombé et al. (2017), Medina-Tombé et al. (2019), Blanco et al. (2020), Simonato et al. (2020). Pero la mayoría de publicaciones se basa principalmente en aproximaciones acerca de la ecología de estas comunidades en diferentes ambientes acuáticos (Martínez y Donato, 2003, Díaz y Rivera, 2004, Zapata y Donato, 2005, Montoya y Ramírez, 2007, Arcos y Gómez, 2006, Ramírez y Plata, 2008, Morales et al., 2010, Donato-Rondón, 2019, entre otros). Y aún faltaría incluir excelentes trabajos de trabajos de grado y posgrado no publicados, y, por tanto, desconocidos. (Figura 14.3)



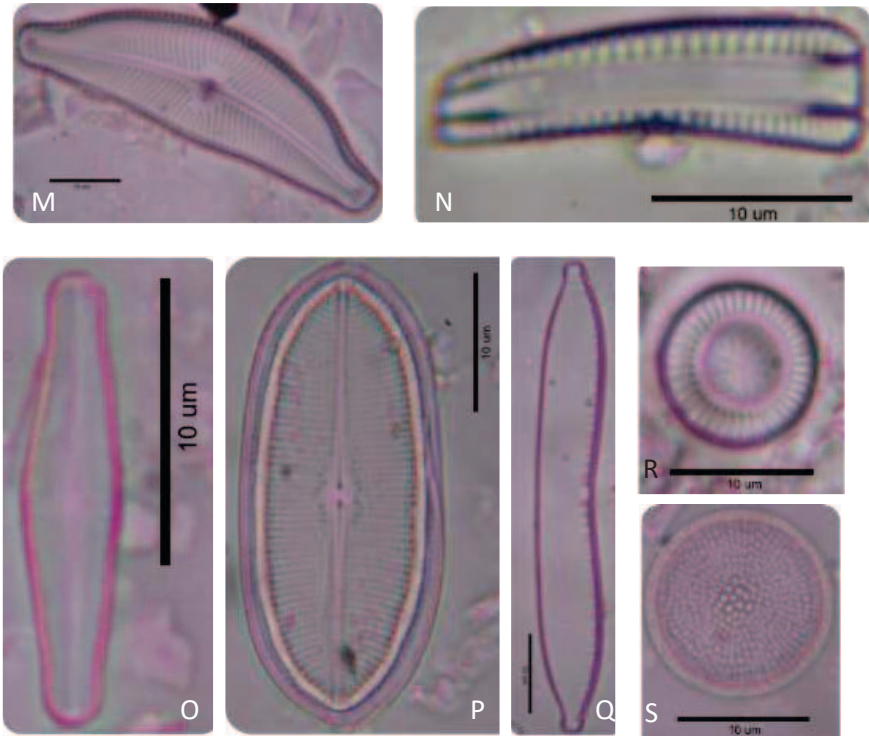


Figura 14.3. **A.** *Achnantheidium minutissimum*. **B.** *Capartogramma crucicula*. **C.** *Cocconeis placentula sensu lato*. **D.** *Encyonema vulgare*. **E.** *Eunotia didyma*. **F.** *Gomphonema lagenula*. **G.** *Sellaphora pupula*. **H.** *Synedra goulardii*. **I.** *Tabellaria fenestrata*. **J.** *Tabellaria flocculosa*. **K.** *Gomphonema accuminatum*. **L.** *Pinnularia divergens* var. *Mesoleptiformis*. **M.** *Cymbella tumida*. **N.** *Rhoiscosphenia abbreviata*. **O.** *Achnantheidium minutissimum*. **P.** *Cocconeis placentula* var. *Euglypta*. **Q.** *Hantzschia amphioxys*. **R.** *Discostella stelligera*. **S.** *Spicaticribra kingstonii*.

Fuentes: **A. a J.**, fotografías al microscopio electrónico: Mario Medina.

K. a T., fotografías al microscopio óptico: Andrés Galeano.

Reino Excavata

División Euglenophyta

Son organismos flagelados, desnudos y grandes; empero, algunos no poseen movilidad; por ejemplo, *Colacium libellee* puede formar tapones en el recto del odonato *Ischnura verticalis*. Igualmente, en *Daphnia pulex* se ha registrado la presencia de colonias de *Collacium vesiculosum*. *Ascoglena* es otro género que presenta un hábito de vida sésil.

El flagelo de las euglenofita presenta dos tipos de movimiento básico: se mueve todo desde la base hasta el ápice, lo que permite movimientos circulares (Eutreptiales y Euglenales), o solo se mueve la punta, permaneciendo el resto recto, lo que origina un movimiento deslizante en contacto con un sustrato o en la interfase aire-agua, como en *Peranema*.

Presentan una mancha ocular o estigma, la cual es independiente del cloroplasto, libre en el citoplasma, localizada en la porción anterior y constituida por gotas que contienen carotenoides rojos; cada gota está rodeada de su propia membrana. Es receptora de estímulos lumínicos. Su papel en la percepción de la luz se considera desde dos puntos de vista: uno, según el cual la mancha es el sitio de la percepción lumínica y controla los movimientos celulares, así como su dirección; el otro, plantea que el sitio real de percepción de luz es la protuberancia flagelar y que la mancha ocular funciona como una organela de sombreo.

Todos los géneros son uninucleados y ese núcleo es del tipo mesocariótico por poseer características de procarióticos y eucarióticos. Poseen clorofila *a* y *b*, β -carotenos y xantofilas. La sustancia de reserva es el paramilon, presente en cuerpos separados dentro de la célula. Existen algunas formas incoloras heterótrofas, pero todos los euglenoides verdes son fotoauxotróficos, es decir, capaces de vivir en medios sin nutrientes orgánicos, con CO_2 , sales de NH_4^+ y luz, pero necesitando al menos una vitamina. Pueden ser también holofíticas, holozoicas o saprofíticas. Los cloroplastos de los miembros del grupo que los poseen, surgieron por la endosimbiosis secundaria de un 'alga' verde. Están generalmente presentes en aguas dulces ricas en materia orgánica en descomposición, pero son poco numerosas en cuerpos de agua grandes y más limpios, y en la mayoría de los lagos, con excepción de *Trachelomonas* y *Euglena*. Muchas también habitan ambientes marinos o salobres como los géneros *Eutreptia*, *Eutreptiella* y *Klebsiella*. Algunos géneros son parásitos (*Khawkinea*, *Euglenomorpha* y *Hegneria*).

Debido a la falta de estructuras calcificadas y de paredes celulares resistentes al deterioro, están poco presentes en el registro fósil. Gray y Boucot (1989) hallaron un fósil atribuido a Euglenophyta, correspondiente a un organismo unicelular estriado llamado *Moyeria*, que proviene de la mitad del ordovícico al silúrico (410-460 millones de años).

En botánica se las clasifica dentro de la división Euglenophyta, con una sola clase (Euglenophyceae); pero en zoología se las incluye en el phylum Protozoa dentro del orden Euglenida, con 5 o 6 subórdenes (Lee et al., 2000). El grupo conjuntamente con los dinoflagelados pertenecen a las 'algas' con tres tilacoides por banda y una membrana del cloroplasto del Retículo endoplasmático (Dinophyta,

Euglenophyta). Hoy, se las incluye en el clado Excavata en el que se insertan un gran número de protistas antiguamente clasificados como flagelados. No obstante, las clasificaciones logradas hasta ahora no se consideran definitivas para este grupo, el cual comprende, entre otros los phylla Metamonada, Euglenozoa y Percolozoa.

El interior del plasmalema se llama película (periplasto), yace dentro del citoplasma y es proteínica (aprox. en un 80%), lipídico (aprox. 11.6%) y con carbohidratos. La película está conformada de tiras aplanadas que se disponen helicoidalmente alrededor de la célula, debajo del plasmalema. Las tiras se sobrepone una a otra.

Presentan división celular longitudinal que comienza después de la mitosis y la replicación de los cuerpos basales, la película, el canal y las mitocondrias. Excepto en *Scytomonas*, no hay reproducción sexual. Gracias a la presencia de la película, pueden doblarse y estirarse en lo que se conoce como movimiento euglenoide (metabolía) el cual se presenta cuando la célula está nadando sin usar el flagelo. Se presenta principalmente en formas con película delgada como *Astasia*. Es por eso que, en muchos casos, debido a la deformación ocasionada por este tipo de movimiento, al fijarlos con lugol o con formalina para su identificación posterior, aparecen formas distintas que en muchos casos son identificados como especies diferentes. Debido a ello, se recomienda que su identificación sea llevada a cabo sin utilizar ningún tipo de fijador o, en su defecto, se observe la variedad que hay en la muestra sin fijar para luego proceder a colocar el fijador.

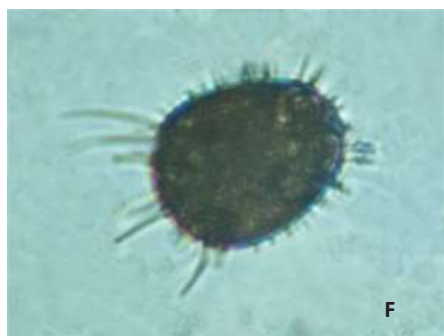
En cuerpos de agua poco profundos y altamente fertilizados, como por ejemplo la ciénaga de El Llanito, ubicada en el municipio de Barrancabermeja al noroccidente del departamento de Santander, y en la que conviven una gran cantidad de euglenoides (López, 2011) podría pensarse que por la disponibilidad de abundantes recursos, se tendría una competencia muy atenuada entre ellas. Sin embargo, como expresa Margalef (1974), los movimientos del agua no permiten que haya relaciones fijas entre las especies, colocándolas en un parche o en otro y complicando su mundo, el cual es más heterogéneo y menos estable de lo que pensamos. Esta situación, relativamente común en el fitoplancton, se debería a que en él hay notables enjambres de especies congéneres que se manifiestan principalmente en géneros ricos en especies, y que se consideran una excepción al principio de exclusión competitiva, como lo plantea la paradoja del plancton. Este fenómeno ocurre especialmente en aguas agitadas, como las de la ciénaga El Llanito y otros cuerpos de agua polimícticos, en los que la turbulencia aumenta la diversificación sobre volúmenes muy pequeños, y donde el efecto Hutchinson es más evidente que en aguas estratificadas y poco turbulentas (Margalef et al., 1976).

Para sistemas marinos Margalef propuso un modelo para establecer el devenir sucesional de las estrategias r-K bajo la influencia de la turbulencia y los nutrientes. En ese modelo Margalef no incluyó a las euglenofitas, pero, posteriormente, Margalef et al. (1976) con el fin de introducir especies de agua dulce, modificaron el modelo y situaron a las euglenales en condiciones intermedias de turbulencia. La explicación proporcionada por este escenario se ajusta más a la conducta de los sistemas polimícticos ya que por poseer flagelos, los miembros presentes de este grupo no requieren de turbulencia alta, pero sí de recursos abundantes como predice el modelo.

En los modelos de Reynolds (1988) las euglenófitas son poco consideradas pues no son organismos de mucha importancia en los sistemas templados, pero sí en muchos sistemas lénticos tropicales. Al respecto, Margalef (1983), Wetzel y Likens (2000) y Esteves (2011) entre otros, especifican que en aguas tropicales la contribución de las euglenófitas es importante en aguas blandas, turbias, con baja disponibilidad de luz, disponibilidad de recursos incrementada, en especial NH_4^+ , materia orgánica disuelta, altas temperaturas y zona de mezcla profunda. Esta última, resuspende el material particulado fino, lo que incrementa la turbidez y disminuye la penetración de luz. Estas condiciones se presentan en lagos de tierras bajas, poco profundos, polimícticos y en muchas ciénagas caribeñas, del Chocó y lagos amazónicos en Colombia.

Reynolds (2006) estableció que los ensamblajes fitoplanctónicos representativos en tipos de cuerpos de agua someros mesotróficos y eutróficos, con baja penetración lumínica, abundante carbono orgánico, turbulencia media, ricos en nutrientes y mezcla profunda, son euglenoides integrantes de las asociaciones **W1** y **W2** (especialmente *Trachelomonas*) (Reynolds, 2006). En la investigación realizada por López (2011) en la ciénaga El Llanito predominó la mayor parte del tiempo de muestreo una combinación de estas asociaciones conformada por diversas especies de los géneros *Trachelomonas* y otros taxones como *Lepocinclis oxyurus* (= *E. oxyuris*), *Phacus. Curvicauda*, *Euglena acus* (= *L. acus*) y *Lepocinclis ovum*. Igual consideración hace Hutchinson (1967), quien refiere como dominantes en cuerpos de agua poco profundos, orgánicamente contaminados y ricos en compuestos orgánicos nitrogenados como El Llanito, a la asociación de plancton euglenofito con diversas especies de *Trachelomonas* o *Lepocinclis*.

En Colombia son conocidas varias especies de los géneros *Euglena*, *Trachelomonas*, *Strombomonas*, *Phacus*, *Monomorpha*, *Discoplastis* (muchas de ellas nombradas como *Euglena*), *Lepocinclis* que actualmente incluye algunos taxones anteriormente identificados como *Euglena*, por ejemplo, *E. acus* y *E. spirogyroides*. (Figura. 14.4).





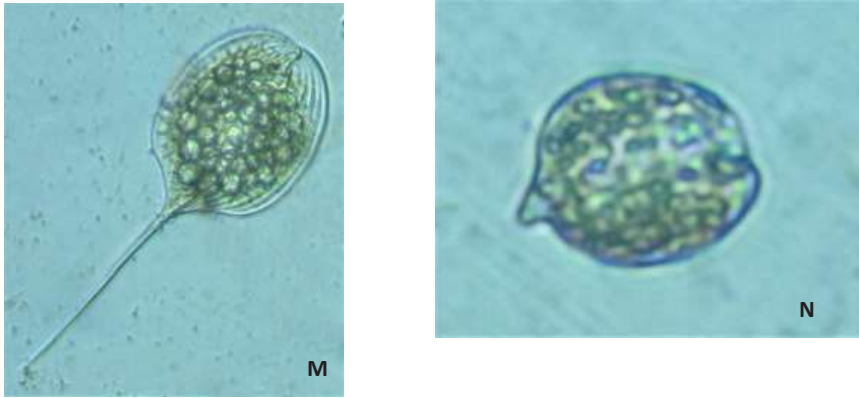


Figura 14.4. Algunas Euglenophyta comunes en el fitoplancton. **A. B.** *Euglena* sp. **C.** *Trachelomonas* sp. **D. E.** *Strombomonas* sp. **F. G. H.** *Trachelomonas* sp. **I.** *Phacus* sp. **J. K.** *Lepocinclis* sp. *Strombomonas* sp. **L.** *Strombomonas* sp. **M. N.** *Phacus* sp.

Fuente: Mónica Tatiana López Muñoz.

Reino Chromista

División Dynophyta

Inicialmente, los integrantes de este grupo fueron incluidos por Pascher (1914) en la división Pyrrophyta junto con las Cryptophyceae, posteriormente, fueron transferidos al *phyllum* Dinophyta por Dillion (1963), luego al *phyllum* Dinozoa (Cavalier-Smith, 1987), y más recientemente al *phyllum* Dinoflagellata (Adl et al., 2005). Para el grupo, es muy importante la clase Dinophyceae, la cual se encuentra ampliamente distribuida en aguas dulces, marinas y estuarinas.

Los dinoflagelados están estrechamente emparentados con los parásitos apicomplexos que, junto con los ciliados, conforman el grupo de los Alveolata (Zhang et al., 2005). Están presentes en casi todos los ambientes acuáticos (marinos y de agua dulce). Exhiben alta disparidad morfológica, con representantes ameboides, cocoides no móviles y, las más comunes, células biflageladas que en algunos casos pueden formar cadenas. Presentan diferentes tipos de nutrición — autótrofos, heterótrofos, mixótrofos y parásitos— (Moestrup y Calado, 2018). Los pigmentos fotosintéticos son clorofila *a* y *c* y carotenos. El color de los plastidios es pardo o amarillo y almacenan almidón y grasas. La mayoría son asimétricos y miden entre 2 a 2.000 μm , dentro de la cubierta celular presentan vesículas que contienen celulosa, lo que le brinda a la célula un aspecto rígido que junto con la pared celular recibe el nombre de “teca”, para conformar los llamados “dinoflagelados tecados”; por ejemplo, *Ceratium*, *Naiadinium* y *Peridinium*. La taxonomía de estos

se basa principalmente en su morfología externa, especialmente en la tabulación, es decir, el número y disposición de las placas tecales; el método más usado para establecerlo es el sistema Kofoidiano (Kofoid, 1909).

En otros casos, las vesículas contienen poca celulosa, por lo que la cubierta celular es más fina, lo que hace difícil distinguir las placas al microscopio óptico, como es el caso de los géneros *Parvodinium*, *Peridiniopsis* y *Durinskia*; o pueden no contener celulosa, siendo estos los representantes atecados o desnudos, como en el grupo de los Gymniodiniales. La célula está dividida en epiteca e hipoteca por un surco llamado cingulum que circunda a la célula. Poseen dos flagelos bien diferenciados, uno transversal y ondulado ubicado en el cingulum, y otro longitudinal que sale de un segundo surco longitudinal ubicado en la hipoteca y conocido como sulcus. Poseen un núcleo de gran tamaño, en el cual el genoma está permanentemente condensado, desprovisto de las típicas histonas eucarióticas; la membrana nuclear se conserva durante la división mitótica (Hoppenrath, 2017). La reproducción asexual se lleva a cabo por fisión binaria, y sexualmente se reproducen por conjugación de aplanogametos o mediante zoogametos.

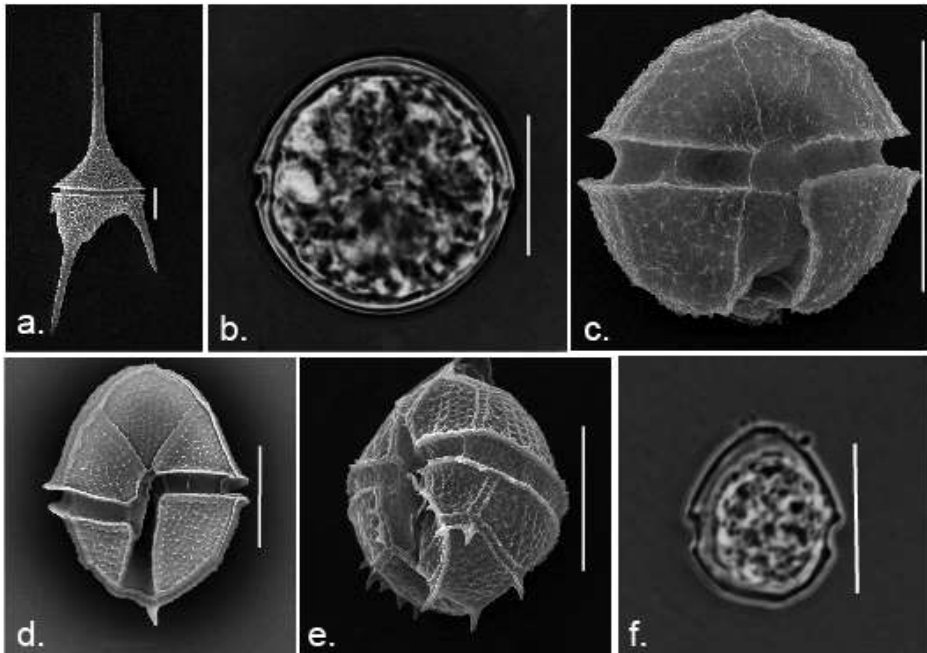
En general, los dinoflagelados pueden considerarse de amplia distribución o subcosmopolitas como los define Padisák (2003). Al igual que los demás integrantes del fitoplancton, los dinoflagelados dependen de las condiciones ambientales en las que se encuentran; por eso, un amplio rango de temperatura, salinidad, pH, nutrientes y concentración de materia orgánica afecta considerablemente la aparición de las especies (Rengefors y Kremp, 2018). En sistemas cálidos, los valores de pH neutro a ligeramente básicos, y la alta turbidez y concentración de materia orgánica se pueden encontrar especies como *Glochidinium penardiforme*, *Sphaerodinium fimbriatum* y *Parvodinium umbonatum* (Pinilla, 2007; Moestrup y Calado, 2018; Bustamante-Gil et al., 2021).

En sistemas con pH neutro, cálidos y eutróficos se han encontrado especies como *Parvodinium elpatiewskyi* (Moestrup y Calado, 2018; Ascencio et al., 2015). En sistemas de alta montaña, aguas frías, pH ligeramente ácido o neutro, es común encontrar a *Parvodinium inconspicuum* (Figura. 14.5).

Los géneros mejor conocidos y con más registros en agua dulce son *Ceratium* y *Peridinium*. De *Ceratium* se conocen 7 especies en agua dulce (Moestrup y Calado, 2018); en Colombia hasta el momento solo se ha registrado *C. furcoides*, principalmente en embalses y algunos humedales (Bustamante et al., 2012). Esta especie, considerada invasora en Sur América, ha sido ampliamente mencionada en ambientes desde oligo a hipereutróficos, lo que sugiere que posee un alto grado

de adaptabilidad ecofisiológica (Meichtry de Zaburlin et al., 2016); es reconocida por formar florecimientos (Moestrup y Calado, 2018) (Figura. 14.5).

Las especies de *Peridinium* están ampliamente distribuidas en los sistemas dulceacuícolas en todos los continentes. Las especies registradas en Colombia son: *P. gatunense*, ampliamente distribuida en zonas templadas, subtropicales y tropicales y reconocida por formar florecimientos a temperaturas altas y pH ligeramente básico (Moestrup y Calado, 2018, Boltovskoy, 1983). *P. volzii* es una especie de cuerpos de agua de alta montaña, las citas en América son principalmente de cuerpos de agua por encima de los 2.500 m.s.n.m, de aguas frías y ligeramente ácidas (Canosa y Pinilla, 2007; Barrera et al., 2019; Hargraves y Viquez, 1981). *P. willei* es el dinoflagelado más frecuentemente registrado en aguas continentales. Ha sido observado en altitudes mayores a los 2.750 m.s.n.m. con rangos de temperatura entre 10 a 23 °C y sistemas con alta concentración de nutrientes (Löffler, 1972; Iltis y Couté, 1984, Fonseca y Bicudo, 2008; Cardoso et al., 2010); su variación morfológica, está asociada con características ambientales particulares de los ecosistemas donde se encuentra (Boltovskoy, 2003) (Figura. 14.5).



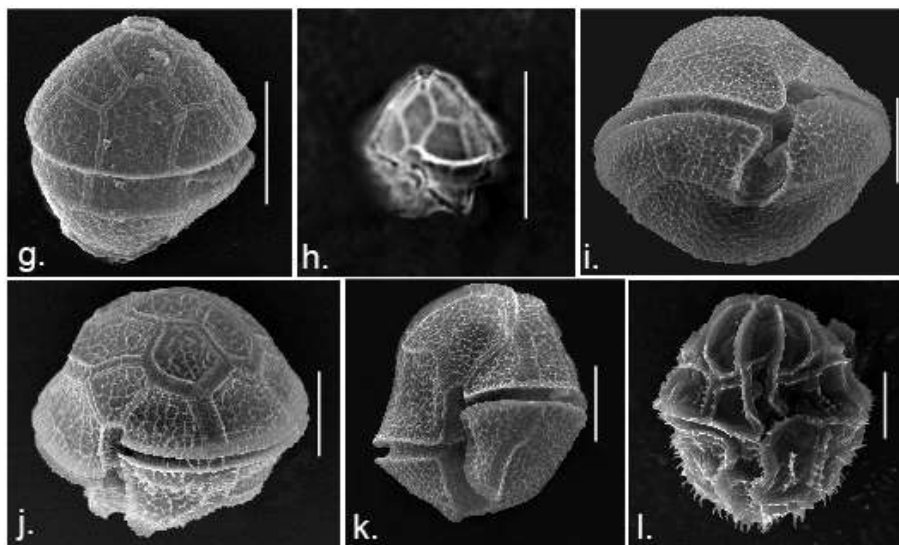


Figura 14.5. Especies de *Peridinium* colectadas en diferentes regiones del país. **A.** *Ceratium furcoides*. **B.** *Durinskia* sp. **C.** *Glochidinium penardiforme*. **D.** *Naiadinium polonicum*. **E.** *Parvodinium elpatiewski*. **F.** *Parvodinium inconspicuum*. **G.** *Parvodinium umbonatum*. **H.** *Peridiniopsis quadridens*. **I.** *Peridinium gatunense*. **J.** *Peridinium volzii*. **K.** *Peridinium willei*. **L.** *Sphaerodinium fimbriatum*.

Fuente: Carolina Bustamante Gil .

Supergrupo Hacrobia

División Cryptophyta

Las criptofitas son ‘algas’ unicelulares relativamente pequeñas, con dos flagelos desiguales en longitud, y cloroplastos cuyo color varía entre tonalidades verdes hasta pardas y aun rojas y verdeazules. Su característica sobresaliente es la de poseer un nucleomorfo, vestigio del ‘alga’ roja endosimbionte, lo que las convierte en poseedoras de cuatro genomas diferentes: el genoma nuclear, el mitocondrial, el plastidal y el genoma del nucleomorfo. No crean colonias y tienen una forma comprimida dorsiventralmente. Entre sus pigmentos figuran clorofila a y c2, alfa y betacarotenos, aloxantina, diadinoxantina y varias formas de ficobiliproteínas azules y rojas, llamadas Cr-ficocianina y Cr-ficoeritrina, para diferenciarlas de ficobiliproteínas de cianobacterias y rodofitas. Almacenan principalmente almidón contenido en gránulos en el espacio periplastidal y/o alrededor del pirenoide. Se reproducen asexualmente, por fisión binaria longitudinal (Hill y Rowan, 1989; Kugrens y Clay, 2003; Vargas y Zardoya, 2015).

Entre las criptofitas existen especies incoloras y pigmentadas y ambos grupos son muy diversos; sin embargo, generalmente su número es subestimado en los inventarios de fitoplancton, debido en gran parte a la conservación y la fijación de las muestras (Klaveness, 1988). En su mayoría, las criptofitas son fotoautótrofas, pero también las hay heterótrofas, siendo este último un hábito restringido a las especies incoloras, es decir, aquellas que obtienen el carbono por osmotrofia (materia orgánica disuelta) o fagotrofia (material particulado); menos comúnmente, hay especies mixotróficas (Kugrens y Clay, 2003).

Son importantes productores primarios y muchas especies tienen distribución cosmopolita. Se encuentran en hábitats marinos y en la mayoría de hábitats dulceacuícolas, pero también en aguas subterráneas y nieve, pudiendo llegar a ser abundantes en sistemas turbios, pues varias especies presentan aclimatación cromática mientras que otras toleran periodos prolongados de oscuridad. Además, pueden habitar en aguas enriquecidas con materia orgánica y/o nutrientes. Con frecuencia, aumentan su número cuando los demás grupos del fitoplancton disminuyen y generalmente, las máximas densidades poblacionales se encuentran muy por debajo de la superficie en aguas frías y profundas (Kugrens y Clay, 2003; Vargas y Zardoya, 2015). Asimismo, es común que su densidad incremente después de periodos de turbulencia moderada, ante la mezcla del epilimnio y el hipolimnio (Pollinger, 1981) y, en general, cuando aumentan los nutrientes disueltos en el agua. Las mayores abundancias se encuentran a valores de pH superiores a 7,5 (Lee y Kugrens, 2000), pues son sensibles a la acidificación del medio.

Los miembros de este grupo constituyen un alimento común y de muy buena calidad para el zooplancton, debido a que contienen reservas de almidón y altas concentraciones de carbono, fósforo y nitrógeno. Además, son ingeridas de forma rutinaria por varios dinoflagelados y ciliados, en los cuales ocurre el proceso de “cleptoplastidia”, consistente en que el cloroplasto de la criptofita consumida permanece funcional durante un tiempo y puede realizar fotosíntesis y producir almidón, lo que genera una fuente de carbono disponible para el anfitrión (Putt, 1990; Lewitus et al., 1999). De esta forma, el pastoreo juega un papel importante en su regulación poblacional.

Se conocen en total unas 70 especies y su monofilia no se discute. Pertenecen a un grupo reciente llamado Hacrobia conjuntamente con las Haptophyta. En Colombia, en agua dulce, se han registrado los géneros *Cryptomonas*, *Rhodomonas*, *Chillomonas* y *Goniomonas* (Figura 14.6).

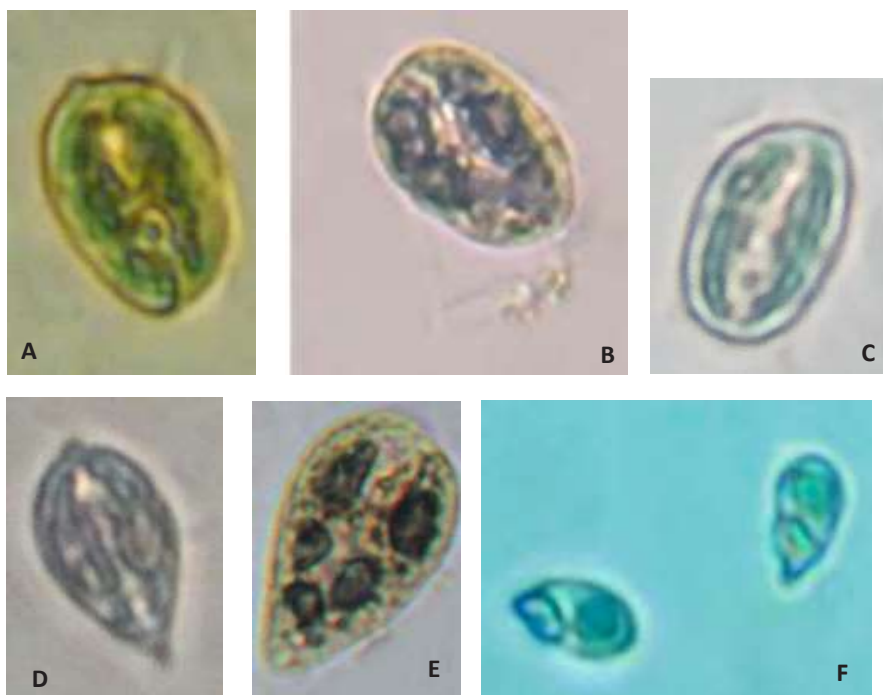


Figura 14.6. A. a E. Diferentes vistas de *Cryptomonas* de distintos limnóticos colombianos. F. *Goniomonas* sp.

Fuente: Tatiana Muñoz López.

Métodos de muestreo del fitoplancton

La gran mayoría de los estudios biológicos se basan en muestras de agua y para que a partir de estas muestras se puedan inferir conclusiones válidas, la densidad de organismos debe ser representativa de la muestra original o debe permitir su estimación correcta. Además, las proporciones entre los diferentes pláncteres en la muestra deben coincidir con las del ambiente y el material colectado debe estar bien preservado. El cumplimiento de estos requisitos depende del tipo y del empleo de los equipos de muestreo, frecuentemente se utilizan redes, bombas de succión y botellas (Boltovskoy, 1995). En Colombia, es más extendido el uso de redes y botellas.

Redes. Con la red de malla fina (20 μm ordinariamente) se capturan los organismos mediante filtración y, por tanto, su retención en la red es función del tamaño de los poros. En consecuencia, la red retiene las ‘algas’ de un tamaño relativamente grande o que forman colonias extensas, pero no atrapa los organismos menores que el tamaño del poro. No obstante, las ‘algas’ coloniales

como *Asterionella*, con algunos individuos delgados, pasan a través de los poros de la red si están orientados adecuadamente. Esta condición favorece especialmente a las especies alargadas.

Dado que la red se puede colmatar, cuanto mayor sea el diámetro la superficie de su boca y menores sean la porosidad de la tela y la superficie total de la red o área filtrante total, mayor será la posibilidad de colmatación.

Las redes son apropiadas para estudios cualitativos, cuando no se requiere establecer el volumen de agua filtrado, y se desea obtener información solo de una parte de la comunidad; en consecuencia, los muestreos con redes proporcionan información sobre la riqueza de especies que poseen valor como indicadores ecológicos. Sin embargo, no deben ser utilizadas en estudios cuantitativos, pues con ellas no puede obtenerse información acerca de la estructura de la comunidad. Adicionalmente, se debe tener en cuenta que los reportes de riqueza obtenidos en los muestreos con red excluyen tanto al nano como al picofitoplancton, importantes en la producción primaria y como alimento del zooplancton. No obstante, las redes continúan siendo usadas para complementar la información cuantitativa obtenida mediante bombas de succión o las botellas de muestreo, y en estudios florísticos o de tipo inventario.

Si se quiere utilizar una red se recomienda la red cilíndrica-cónica, debido a que su eficiencia de filtración es aproximadamente de uno. Teóricamente, al inicio del arrastre, esta red acepta toda el agua ofrecida frente a la boca y sus características hidrodinámicas contribuyen al autolimpiado de la tela (sobre todo en la parte cilíndrica anterior), de tal manera que las partículas retenidas tienden a concentrarse en el recipiente o “tarro” colector situado al final de la red y no sobre las paredes de la misma.

La eficiencia de filtración (F) es el cociente entre el volumen del cilindro que define la boca circular de la red, y el volumen de agua efectivamente filtrado por la red, es decir, el agua que entra por la boca y sale por los poros. El volumen de agua que filtra la red en cada lance se estima utilizando un flujómetro con veleta, la cual gira a medida que pasa el agua. Para mayor información sobre las características de las redes consultar a Boltovskoy (1995). (Figura 14.7)

Para la toma de muestras de aguas profundas se deben usar redes con mecanismos de cierre o de apertura y cierre (Schwoerbel, 1975).

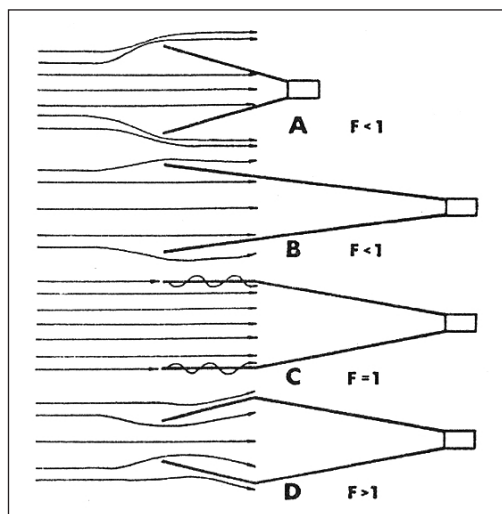


Figura 14.7. **A.** Red cónica corta: la desviación angular del agua frente a la boca es considerable, $F \ll 1$. **B.** Red cónica larga: menor desviación angular de la corriente, $F < 1$. **C.** Red cilíndrico-cónica: no hay desviación angular de la corriente, $F = 1$. **D.** Red con cono reductor (red cónico-cónica): hay desviación angular de la corriente hacia el interior de la boca, $F > 1$.

Fuente: Boltovskoy (1995).

Cuidado de las redes. Luego de cada arrastre se recomienda frotar manualmente la tela para eliminar restos de material adherido. Después de cada muestreo se debe lavar la red con agua tibia y detergente neutro tan pronto como sea posible para limpiar los poros y remover los organismos y las sales. Previo al lavado se deben retirar todos los aditamentos de la red con el fin de reducir el riesgo de daño mecánico de la tela. Si la red es de nylon, debe usarse jabón o una solución de detergente tibia, o soluciones alcalinas de hasta 15% de concentración. Las redes de poliéster deben lavarse con ácidos diluidos y no con soluciones alcalinas (Boltovskoy, 1995).

Para reducir la incertidumbre acerca de la distribución geográfica de las especies, y para evitar el traslado de propágulos entre sitios, es recomendable usar una red exclusiva en cada sitio de muestreo.

Bombas de succión. El fitoplancton se extrae mediante una bomba de succión sumergida unida a una batería de 10 a 12 V. El agua se filtra a través de una red de malla adecuada o se almacena en su totalidad para el análisis posterior en el laboratorio. Este método permite cuantificar con precisión el volumen de agua filtrada y realizar los análisis de las variables físicas, químicas y del plancton. Las

bombas de succión permiten coleccionar muestras a mayores profundidades que las redes y controlar eficientemente los problemas de colmatación. A profundidades superiores a 50 m se requieren equipos de mayor potencia. Las bombas permiten, además, coleccionar muestras a profundidades cercanas entre sí, lo que facilita el análisis de la distribución horizontal del plancton. No obstante, las bombas pueden afectar a los organismos de mayor talla, y se recolecta un menor volumen de muestra que con las redes; por tanto, no se recomiendan para muestreos en ambientes oligotróficos. Finalmente, con ellas puede incrementarse la evasión de los organismos en la profundidad de muestreo.

Botellas muestreadoras. Los denominados tomamuestras, botellas hidrográficas o recipientes captadores, son recipientes de volumen variable (usualmente no más de 10 litros) que se arrojan abiertos en ambos extremos hasta la profundidad de muestreo, se cierran mediante un mensajero y se extraen con la muestra de agua. En el mercado se ofrecen diferentes tipos de botellas, tanto verticales como horizontales, con diferentes mecanismos de cierre. Dado que las botellas son de fácil manipulación, permiten muestrear a casi cualquier profundidad, son de bajo costo, extraen un volumen preciso de agua, y permiten tomar de una misma muestra agua para análisis biológicos y físicoquímicos, podría decirse que son el muestreador ideal. Las botellas permiten determinar directamente la relación entre el volumen de agua y la cantidad de fitoplancton en la muestra (Schwoerbel, 1975; Boltovskoy, 1995).

Algunas desventajas de las botellas se relacionan con: 1) el pequeño volumen de agua coleccionado puede conducir a resultados no muy seguros, 2) las muestras son coleccionadas en un espacio reducido, por lo que las muestras coleccionadas pueden y podrían ser no representativas cuando la comunidad es poco densa y se requiere un volumen de muestra grande, 3) los organismos de movimiento rápido tienden a escapar (lo cual invalida su uso en la toma de muestras de zooplancton). En ambientes someros o en estudios sobre la microestratificación del fitoplancton las botellas pueden resultar muy grandes y en este caso se deben usar botellas horizontales o pequeñas bombas eléctricas o manuales (Schwoerbel, 1975; González, 1988; Boltovskoy, 1995). El mínimo volumen de muestra a ser concentrado varía desde algunos mililitros hasta un litro o más en aguas oligotróficas. Si es necesario tomar agua para el análisis de variables físicas y químicas, el volumen de agua extraída debe ser mayor (Venrick, 1978).

Aunque la mayoría de las botellas son construidas o están cubiertas con materiales inertes como PVC o teflón para evitar contaminación química, para estudios fisiológicos existen restricciones adicionales en los materiales del

muestreador, caucho y el plástico pueden ser tóxicos para algunas especies del fitoplancton. Los microorganismos como hongos y bacterias que crecen en la superficie del muestreador se pueden remover manualmente con un ácido diluido, como HCl 10N, o etanol al 70% antes de usarlos (Venrick, 1978).

Para obtener muestras integradas en ambientes someros, en la superficie del agua o a través de la columna de agua de ambientes más profundos, puede construirse un muestreador con un tubo de PVC de 4 pulgadas de diámetro (aprox. 12 cm) y de 5 metros de longitud (56.5 m³ de agua colectada) provisto de una llave de paso en el extremo que no se sumerge. El tubo se introduce verticalmente en el agua con la llave abierta, se extrae con la llave cerrada y, en la superficie el contenido de agua se vierte en un recipiente. Si el tubo se levanta por encima de la superficie del agua, la muestra de agua se pierde. En el mercado también se pueden conseguir botellas muestreadoras diseñadas para toma de muestras integradas.

El fitoplancton como indicador

Entre los indicadores biológicos comúnmente utilizados en la clasificación de los lagos de zonas templadas, se destacan los representantes del fitoplancton. En dicha región estos organismos están fuertemente ligados a las condiciones ambientales reinantes en cada tipo de lago. De esta forma, en lagos oligotróficos predominan las crisofíceas, dinofíceas y bacilariofíceas; mientras que en los eutróficos se presentan las cianofíceas, clorofíceas y euglenofíceas. Para los lagos tropicales, las investigaciones de esta naturaleza se encuentran en sus comienzos; se ha observado en muchos casos que los diferentes grupos de 'algas' se distribuyen independientemente de las condiciones tróficas de estos ambientes (Esteves, 1988; 1998). Por ello, se hace necesario profundizar en este campo para poder establecer unos indicadores claros de estado trófico, basándose en los principios ya establecidos para las regiones templadas.

Para estas zonas son conocidos principalmente los índices de Nygaard (1949) y el índice biótico de Palmer (1969). Este último se denomina índice de polución orgánica (OPI) y tiene dos derivaciones: una para géneros y otra para especies. Para nuestro caso, y dado el estado incipiente del conocimiento del fitoplancton, es quizás más importante el OPI a nivel de género. Este índice considera 20 de las 'algas' más tolerantes, las cuales Palmer derivó de los registros obtenidos de la literatura. Además, toma en cuenta que un 'alga' es registrada como presente si tiene una densidad mayor de cincuenta organismos ml⁻¹. El índice es la suma de los registros de 'algas' presentes; por lo tanto, se expresa como:

$$OPI = \sum_{i=1} \text{valor del índice para cada género}$$

Si el OPI da un valor de veinte, se considera que existe una alta contaminación orgánica. Los valores designados por Palmer a cada uno de los respectivos géneros se dan en la Tabla 14.2.

Tabla 14.2. Valor indicador por género para el cálculo del OPI.

Género	Valor
<i>Euglena</i> y <i>Oscillatoria</i>	5
<i>Chlamydomonas</i> y <i>Scenedesmus</i>	4
<i>Chlorella</i> , <i>Navicula</i> y <i>Nitzschia</i>	3
<i>Ankistrodesmus</i> , <i>Phacus</i> , <i>Stigeoclonium</i> y <i>Synedra</i>	2
<i>Aphanocapsa</i> , <i>Closterium</i> , <i>Cyclotella</i> , <i>Gomphonema</i> , <i>Lepocynclis</i> , <i>Aulacoseira</i> , <i>Micractinium</i> , <i>Pandorina</i> y <i>Phormidium</i>	1

Nygaard (1949) desarrolló cinco índices y para ello asumió que Cyanophyta, Euglenophyta, las diatomeas céntricas y los miembros de las Chlorococcales se hallan en aguas eutróficas, mientras que las desmidiáceas y muchas diatomeas Pennales no pueden tolerar niveles altos de nutrientes y por ello, son consideradas como de aguas Oligotróficas. Si el numerador o el denominador de un índice es cero, éste no puede usarse. Los índices propuestos por Nygaard (1949) son:

Índice para cianoprocariotas = # de cianoprocariotas / N_0 desmidiáceas.

Índice para clorofíceas = # de clorococcales / N_0 de desmidiáceas.

Índice para diatomeas = # de diatomeas centrales / N_0 de diatomeas pennales.

Índice para euglenofitas = # de euglenofitas / N_0 cianoprocariotas + N_0 de clorococcales.

Índice compuesto = # de cianoprocariotas + clorococcales + diatomeas / N_0 de desmidiáceas.

El signo # se refiere a la riqueza de cada uno de los grupos mencionados, es decir, al número de taxones de cada uno de ellos en la muestra en cuestión.

De los índices propuestos por Nygaard, los más usados son el de clorofíceas, el de diatomeas y el compuesto.

Si el índice de clorofíceas da un valor < 1 entonces se trata de un lago oligotrófico, mientras que si es > 1 el lago es eutrófico. En lo referente al índice de diatomeas, si el resultado varía de 0.0 a 0.2 el lago es oligotrófico y si va de 0.2 a 3.0 el lago es eutrófico. Finalmente, para el índice compuesto, si el valor es

< 1 el lago es oligotrófico, si va de 1.0 a 2.5 es mesotrófico y si es > 2.5 el lago es eutrófico (Esteves, 1988; 1998).

Aunque estos índices se consideran de aplicación universal, en los trópicos sus resultados deben considerarse con precaución, ya que en bajas latitudes las diatomeas Centrales son relativamente más abundantes que las Pennales, sin que ello signifique que el lago sea oligotrófico. Además, las ‘algas’ verdeazules son, generalmente, más abundantes en los lagos tropicales (González, 1988).

En Colombia estos índices han sido utilizados por varios investigadores con una precisión relativamente buena en lo que se refiere a la bioindicación. Por ello, vale la pena reflexionar claramente acerca de si es necesario crear más índices o modificar los ya existentes para otras latitudes y adaptarlos a la zona tropical.

La utilización de especies fitoplanctónicas para caracterizar ecosistemas lacustres, al igual que la que use cualquier tipo de organismos, debe hacerse solamente a partir de estudios a largo plazo, pues las evaluaciones hechas con base en muestreos esporádicos pueden conducir a conclusiones falsas.

Con el fin de caracterizar cuerpos de agua lénticos, Reynolds (1997) propone usar asociaciones fitoplanctónicas, las cuales se basan en las propuestas inicialmente por Hutchinson (1967). Estas asociaciones se identifican mediante códigos alfanuméricos, han sido ampliadas con base en las investigaciones de Reynolds y otros autores y cobijan un amplio espectro de lagos, como puede observarse en la tabla 14.3. En zonas tropicales su aplicación ha de hacerse con cautela, hasta tanto no se corrobore su poder indicador. Sin embargo, en los pocos trabajos realizados sobre el tema, en muchos casos, las asociaciones propuestas por Reynolds, son válidas. (Tabla 14.3)

Tabla 14.3. Resumen de las asociaciones planteadas por Reynolds (1997) para el fitoplancton de agua dulce y los hábitats en que se presentan.

Código	Representantes típicos	Bioindicación trófica
A	<i>Urosolenia</i> , <i>Cycotella comensis</i> .	Lagos infértiles ingleses
B	<i>Asterionella</i> , <i>Aulacoseira italica</i> .	Lagos oligotróficos en primavera
C	<i>Asterionella</i> , <i>Stephanodiscus rotula</i> , <i>Aulacoseira ambigua</i> .	Lagos altamente productivos en primavera
D	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. tenuis</i> , <i>Nitzschi acicularis</i> , <i>Synedra acus</i> .	Cuerpos de agua rasos e hipereutróficos
E	<i>Dinobryon</i> , <i>Mallomonas</i> .	Lagos mesotróficos de aguas blandas
F	<i>Sphaerocystis</i> , <i>Kirchmeriella</i> , <i>Radio-coccus</i> , <i>Sphaerocystis</i> , <i>Gloeocystis</i> , <i>Botryococcus</i> .	Lagos claros, mezclados, oligotróficos

G	<i>Eudorina, Pandorina.</i>	Lagos rasos pequeños, estratificados o no; ligeramente alcalinos
H	<i>Anabaena spp., Aphanizomenon spp., Anabaenopsis, Cyndrospermopsis.</i>	Lagos con buenas concentraciones de nutrientes, calentamiento superficial fuerte y buenos niveles de luz. Limitados o no por nitrógeno
J	<i>Pediastrum, Scenedesmus, Oocystis borgei, Actinastrum, Ankistrodesmus, Coelastrum, C rucigenia, Tetraëdron, Lagerheimia, Tetrastrum, Dictyosphaerium.</i>	Lagos y lagunas rasos, ricos en nutrientes; ocasionalmente en la superficie de lagos estratificados. También en ríos de flujo lento
K	<i>Aphanocapsa, Aphanothece.</i>	Lagos rasos no permanentes (intermitentes) y ricos en nutrientes
L _o	<i>Ceratium hirundinella, Peridinium inconspicuum, Gymnodinium fuscum, Gomphosphaeria, Merismopedia.</i>	Lagos fuertemente estratificados, pH levemente ácido, con concentraciones disminuidas de nutrientes en superficie, lagos mesotróficos
L _M	<i>Ceratium spp., Peridinium willei, P. cinctum, Microcystis.</i>	Lagos mesotróficos a eutróficos, estratificación fuerte
M	<i>Microcystis.</i>	Lagos rasos, estratificados diariamente en bajas latitudes
N	<i>Asterionella, Cosmarium, Tabellaria.</i>	Lagos oligotróficos a mesotróficos
P	<i>Staurastrum (S. chaetoceros, S. pingüe, S. planctonicum), Asterionella y/o Fragilaria, Closterium.</i>	Lagos eutróficos de zona templada. La asociación <i>A. Granulata-Saturastrum</i> reportada en lagos de África y Sur América se ubica también en este código
R	<i>Planktothrix rubescens, P. mougeotii.</i>	Metalimnion de lagos establemente estratificados
S	<i>Planktothrix agardhii, P. redekei, Pseudanabaena limnetica, Limnothrix redekei, Lyngbya, Phormidium, Oscillatoria, Tychonema.</i>	Lagos fríos, profundos y bien mezclados. Especies adaptadas a bajas entradas de energía radiante
T	<i>Geminella, Gloeotilopsis, Mougeotia, Binuclearia, Tribonema, Planctonema, Sphaerososma.</i>	Lagos mezclados y con poca penetración de luz
U	<i>Uroglena.</i>	Lagos mesotróficos de aguas blandas.
V	<i>Fotobacterias (Chromatium, Thiocapsa, Cholrobium, Clathrochloris, Pelodictyon).</i>	Restrictas a gradientes de luz en el redoxclino, precedido de un periodo de estabilidad térmica alta
W	<i>Euglena, Synura, Gonium.</i>	Lagos mesotróficos de aguas blandas.
X1	<i>Chlorella, Ankyra, Monoraphidium.</i>	Lagos eutróficos; pertenecen al nanoplancton eutrófico
X2	<i>Rhodomonas, Chlamydomonas, Chrysochromulina.</i>	Lagos con aguas estancadas bajo el hielo. También en aguas enriquecidas
X3	<i>Koliella, Chrysococcus, Chromulina.</i>	Lagos oligotróficos

Y	<i>Cryptomonas, Chilomonas, Rhodomonas.</i>	Grupo casi ubicuo; por ello, adaptados a aguas moderadamente enriquecidas, aguas mesotróficas y eutróficas
Z	<i>Synechococcus, Synechocystis spp., Chlorella minutissima, Chloromonas.</i>	Lagos oligotróficos grandes y claros

Determinación de biomasa y pigmentos

Aunque la biomasa puede ser medida directamente a partir de análisis de clorofila, ATP, carbono, nitrógeno, etc, tradicionalmente ha sido estimada como número de células u organismos por unidad de volumen, o indirectamente a partir del volumen celular o biovolumen de la población de interés.

Las ventajas del conteo microscópico sobre los otros métodos incluyen: 1) el contacto visual directo con las algas, lo que permite detectar y evaluar cambios de apariencia, incluyendo tamaño, formación de colonias, esporas, y ataques de parásitos, entre otros; 2) la estimación de poblaciones cuyas abundancias son muy bajas; 3) el poder identificar las especies y determinar la composición de la comunidad en términos de clases o grupos taxonómicos.

El uso de la abundancia numérica como una medida del *standing stock* del fitoplancton presenta problemas atribuibles a las considerables diferencias de tamaño celular característicos del fitoplancton. Por ejemplo, en el medio marino, se requerirían 240 000 células de *Nitzschia* para igualar el volumen de una *Rhizosolenia* (Smayda, 1965). Esto significa que especies que numéricamente son poco importantes destacan en términos de biomasa; por ello, se considera que la abundancia basada en un censo numérico tiende a sobreestimar la importancia de las células pequeñas y a subestimar la contribución de las células grandes (Smayda, 1978 en Sournia). No obstante, como las mediciones de biomasa no estiman la concentración del fitoplancton y estas son necesarias, se considera que las medidas de biomasa pueden complementar, pero no sustituir al censo numérico.

La inconveniencia anotada por varios autores (Eloranta, 1976, Hallegraeff, 1976, Vilcic, 1985, Reynolds, entre otros) de citar los datos de las densidades de fitoplancton en individuos por unidad de volumen, se debe a la vaguedad del término ‘individuo’ en el fitoplancton. A este respecto, Eloranta (1978) anota que, debido a las enormes diferencias de tamaño entre especies (aunque la densidad sea igual), es mejor usar el tamaño de las especies (biomasa, volumen) como una medida de importancia. La siguiente comparación ilustra lo dicho:

<i>Merismopedia tenuissima</i>	1000	0.10
<i>Mallomonas reginae</i>	1000	30.00
<i>Peridinium cinctum</i>	1000	370.00
<i>Uroglena americana</i> (colonias)	1000	1300.00

En este ejemplo, si el número de individuos fuese usado como base del cálculo, las cuatro especies tendrían el mismo efecto en la diversidad, aunque las medidas de biovolumen sean bastante diferentes (Eloranta 1978). Es por eso que, autores como Kalf y Knoechel (1978) abogan para que no se desperdicie tiempo en calcular índices de diversidad (matemáticamente simples, pero ecológicamente oscuros según los autores) con base en la densidad como medida de abundancia. Sugieren que sean computados con base en la biomasa más que en el número de células, ya que de esta manera a las especies pequeñas se les concede el mismo peso que a las especies mayores.

Es práctica frecuente multiplicar las densidades de las distintas especies por un valor aproximado al volumen medio de las células respectivas, para expresar el fitoplancton como biovolumen o volumen vivo. El volumen de cada especie se calcula a partir de modelos geométricos apropiados y el volumen celular medio puede ser calculado a partir del promedio de las dimensiones lineales de las células individuales. Pero como en función de las localidades, las fechas y la edad de las células, el volumen varía mucho dentro de una especie (Margalef, 1983), Rojo, C. y J. Rodríguez (1994) usan como parámetro del biovolumen el Diámetro Esférico Equivalente (ESD por sus siglas en inglés). El ESD para cada especie es calculado como el diámetro de una esfera cuyo volumen es igual al promedio del biovolumen de cada especie. La fórmula es la siguiente:

$$ESD = [V \text{ de la esfera} / (\pi / 6)]^{1/3}$$

Se remarca que el valor del ESD es próximo al del GALD (Mayor Dimensión Axial Lineal) para esferoides, pero no para las formas elengadas. De esta manera cuando hay poblaciones fitoplanctónicas de formas muy diferentes, el GALD no es un parámetro adecuado para estimar el biovolumen. Por ejemplo, *P. agardhii* que presentó un biovolumen medio de 2711,05 μm^3 mostró un ESD de 17 μm mientras que su GALD fue de 224 μm . Esto sucede porque esta especie cae dentro del nanoplancton en la escala de tamaño medida en términos de ESD aunque es corrientemente considerado como una forma microplanctónica grande (plancton de red).

Se considera además que la determinación de biomasa fitoplanctónica brinda una estimación de la cantidad relativa del total de la materia viva de una especie

determinada (*standing crop*). Debido a que la concentración de clorofila varía con las especies y con los factores ambientales y nutricionales, las medidas de clorofila para la determinación de biomasa son consideradas relativamente imprecisas. Algunos autores creen que la determinación de biomasa fitoplanctónica relacionada con la unidad de superficie o volumen de un lago, es una base ciertamente adecuada para hallar la producción primaria bruta, siempre y cuando se acompañe de otros datos como intensidad de la luz y temperatura (Ramírez, 1991a). Sin embargo, estas conversiones deben ser consideradas con cautela pues, según Margalef (1983), cuando se introdujo el método de medición espectrofotométrico de la clorofila se buscaba un procedimiento rápido para medir biomasa; luego la concentración de clorofila *a* se relacionó con la producción. Pero la clorofila no guarda proporcionalidad estricta ni con la biomasa ni con la producción, pues hay varios factores que afectan la expresión final de la clorofila (como clorofila *a*, clorofila total, pigmentos degradados, luz, concentración de nutrientes, etc.).

Generalmente basta con medir la clorofila *a*, por ser la más abundante e importante. Este tipo de clorofila constituye entre el 0,5 y el 2,0% del peso seco algal. La clorofila puede ser medida in vivo fluorométricamente o en extractos de diferentes solventes (in vitro) por fluorometría o espectrofotometría.

La clorofila *a* como variable estimadora de biomasa es comúnmente utilizada para evaluar el estado trófico de los ambientes acuáticos ya que una de las consecuencias de la eutrofización es el crecimiento masivo de 'algas', lo cual genera problemas ambientales como el suministro de agua potable, corrosión de equipos hidroeléctricos y dificultades en los procesos de tratamiento entre otros (Salas y Martino, 1990). El centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente (CEPIS) convocó en 1981 el análisis de las metodologías para la evaluación de la eutrofización. En este estudio se desarrolló un programa regional de metodologías óptimas para lagos cálidos tropicales debido a las diferencias con los sistemas templados y de ahí se obtuvo el sistema de clasificación de estado trófico utilizando la clorofila *a* como un método eficiente en la evaluación de sistemas en países tropicales (Hernández et al., 2011).

Para estimar la clorofila existen diferentes métodos, procedimientos y modelos matemáticos desarrollados con el objeto de minimizar los errores ocasionados por la presencia de otros pigmentos fotosintéticos y de algunos compuestos químicos en el agua (APHA, 1998; Rivera et al., 2005) La literatura reporta diferentes solventes (acetona, metanol, etanol, entre otros) y procedimientos de extracción (maceración, sonicación, calentamiento y congelamiento), además de la aplicación de ecuaciones que utilizan distintas longitudes de onda (Ramírez, 2002). Así mismo, algunas revisiones detalladas analizan los inconvenientes que ofrecen estos procedimientos

en la exactitud de la cuantificación de la clorofila [Rowan, 1989. Las ecuaciones con las que se estiman los pigmentos por diferentes métodos buscan aumentar la precisión a escala regional y local, dado el gran número de factores que afectan su cálculo. Uno de los métodos disponibles es el desarrollado por ISO código 10260, protocolo probado para el análisis de la calidad del agua desde métodos físicos, químicos y biogeoquímicos. Este método es espectrofotométrico y con respecto a los modelos de regresión la tendencia de los resultados es altamente coherente en contraste con el método fluorométrico (Rivera et al., 2005).

El método para estimar la clorofila comprende los pasos siguientes:

1. *Filtración*: se filtra un volumen conocido de agua (250-1000 ml, según su contenido de fitoplancton) con un filtro de acetato de celulosa o de fibra de vidrio, normalmente de 0,45 μm . La presión no debe exceder las 0,5 atmósferas.
2. *Extracción de la clorofila*: debe hacerse cuando el filtro está aún húmedo. Si no se puede hacer inmediatamente, se colocan los filtros en papel de aluminio, se guardan al oscuro (en un frasco) y se congelan. En dicha extracción se usan generalmente 10 ml de varios solventes (metanol, acetona, cloroformo-metanol o etanol) siendo el más usado la acetona alcalina al 90%, aunque actualmente se impone el uso del etanol caliente al 96% (Sartory y Grobbelaar, 1984). En este último caso, el filtro se deposita en el etanol, el cual se calienta a 75°C durante cinco minutos. Una vez extraído el pigmento, se decanta el líquido en un tubo de centrifuga a una velocidad entre 2000 y 4000 rpm durante 10 ó 15 min. Con una pipeta se extrae cuidadosamente el sobrenadante y se pasa a una cubeta de espectrofotómetro, la cual normalmente es de un centímetro de paso de luz, que –aunque no es la mejor– es la más común.
3. *Medición espectrofotométrica*: consiste en leer el extracto de clorofila en la cubeta a las longitudes de onda propuestas por la ecuación escogida. Normalmente estas longitudes de onda corresponden a los máximos de absorción para los diferentes pigmentos, siendo los más comunes 665 y 663 nm. Hay que proceder, además, a una lectura a 750 nm para determinar la turbidez y color residuales y sustraer el valor obtenido de cada uno de los otros valores. Como blanco se utiliza el mismo solvente empleado en la extracción. Luego de la primera lectura, se acidifica el extracto con una o dos gotas de ácido clorhídrico u oxálico 1 o 4N, se mezcla y se vuelve a leer tomando un segundo espectro de absorción. Esta acidificación tiene como objetivos 1) eliminar la interferencia de los feopigmentos y 2) expresar por separado los resultados en términos de clorofila a activa y feopigmentos. Sin embargo, puede trabajarse sin acidificar el extracto y expresar el resultado solo como pigmentos totales.

4. *Cálculo de la concentración de clorofila:* se hace con base en la fórmula escogida. El resultado se expresa en mg.m^{-3} , $\mu\text{g.l}^{-1}$ o $\mu\text{g.m}^3$.

Las ecuaciones más utilizadas para el cálculo son las siguientes (González, 1988; Ramírez, 1991a)

a) Parsons y Strickland (1963):

$$\text{Clorofila } a: [11,6(A_{665}) - 0,14(A_{630}) - 1,31(A_{645})] v/VZ$$

b) Talling y Driver (1963):

$$\text{Clorofila } a: 11,9(A_{665}) v/VZ.$$

c) SCOR/UNESCO (1966):

$$\text{Clorofila } a: 11,64(A_{663}) - 2,16(A_{645}) + 0,10(A_{630}) v/VZ.$$

d) Lorenzen (1967)

$$\text{Clorofila } a: 26,73(A_{6650} - A_{665a}) v/VZ.$$

$$\text{Feopigmentos: } [26,73 \{1,7(A_{665a} - A_{6650})\}] v/VZ.$$

e) Wetzel y Likens (1979):

$$\text{Clorofila } a = 11,3 (A_{6630} - A_{663a}) v/VZ.$$

$$\text{Feofitinas} = 17,86 (A_{6630} - [2,43 (A_{6630} - A_{663a})]) v/VZ.$$

Para todas las anteriores ecuaciones:

$$A_{6630} = (A_{6630} - A_{7500}) \text{ sin acidificar el extracto.}$$

$$A_{663a} = (A_{663a} - A_{750a}) \text{ después de acidificar el extracto.}$$

$$A_{6650} = (A_{6650} - A_{7500}) \text{ sin acidificar el extracto.}$$

$$A_{665a} = (A_{665a} - A_{750a}) \text{ después de acidificar el extracto.}$$

v = volumen del extracto (en ml).

V = volumen del agua filtrada (en ml).

Z = longitud del paso de la luz a través de la cubeta (en cm).

Todas las ecuaciones anteriores fueron obtenidas usando como solvente extractor acetona; por lo tanto, no son válidas para otros solventes, pues los coeficientes varían en concordancia con el solvente usado. Además, por la misma consideración, tampoco es posible mezclar solventes ni comparar resultados provenientes de tratamientos con solventes diferentes. Lo importante para tener consistencia en los resultados, es aplicar siempre la misma ecuación y el mismo solvente para un mismo tipo de trabajo o para comparar entre varios de ellos.

Para el análisis de la clorofila también se utiliza el protocolo de extracción B, el cual contempla la utilización de un filtro de fibra de vidrio de $0,45 \mu\text{m}$ que debe ser congelado (4°C) y protegido de la luz después de la filtración de la muestra

en campo. La refrigeración no debe sobrepasar tres días para la extracción en laboratorio. Para la extracción se utiliza como solvente al etanol al 90% (10 ml) calentado a 75 °C durante 5 minutos, y posterior disminución de la temperatura hasta la del ambiente. Luego, se centrifuga a 3000 rpm con el fin de obtener un sobrenadante claro. Finalmente, durante la etapa de medición de absorbancias a 665 y 750 nm sin acidificar y acidificadas con HCl (3M). Se recomienda que la preparación del blanco debe cumplir todos los pasos de la preparación de las muestras problema. La lectura de las mismas después de agregar el HCl verifica la relación ácida 1,7 como es recomendado por el protocolo.

Sartory y Grobbelaar (1984) propusieron usar etanol caliente como solvente extractor y propusieron la siguiente ecuación:

$$\text{Clorofila } a = 29.14(A_{665} - A_{665a}) v/VZ.$$

$$\text{Feopigmentos} = 29.14[1.7(A_{665} - A_{665a}) v]/VZ.$$

Actualmente, la ecología del fitoplancton tradicionalmente incorpora a la parte taxonómica los análisis de clorofilas (*a*, *b* y *c*). Sin embargo, hoy se considera que este enfoque debe ser complementado con análisis de carotenoides. Para una mejor resolución debe usarse epifluorescencia y microscopía electrónica (Lewitus et al., 2005). Este complemento permite obtener un mayor espectro de pigmentos, considerados como caracteres estratégicos de respuesta del fitoplancton frente a la variación del clima óptico del cuerpo de agua.

Los pigmentos participan en la función fisiológica más importante de un productor primario, la fotosíntesis, base de la vida en la biosfera. Los principales pigmentos de absorción de radiación fotosintéticamente activa incluyen la participación de clorofilas, carotenoides y ficobilinas. De los factores que limitan la producción primaria, en los ecosistemas acuáticos la luz es el más variable. Dependiendo de la profundidad, la transparencia del agua, la turbidez, el color y la intensidad lumínica incidente, entre otros factores, la calidad del espectro que penetra al sistema acuático varía en proporción a las propiedades ópticas del agua. Otros factores como la duración del fotoperiodo, la radiación cercana al medio día, la nubosidad, el cambio de estaciones en el año, la cantidad de sólidos aportados por los afluentes y el patrón de mezcla influyen localmente el régimen lumínico del ambiente acuático (Kirk, 1994).

Al medir la concentración relativa de la captura de luz es importante examinar su calidad y la densidad del flujo de fotones. Estimaciones de la captura de luz por parte de los pigmentos, en particular por la clorofila *a*, se usan para evaluar la biomasa algal presente en una profundidad, un área o un volumen dados. Las clorofilas y las ficobiliproteínas tienen una función bien establecida para la captura

de luz. El papel de los carotenoides está relacionado con posibles funciones transferir a la clorofila la energía captada por la fotosíntesis y la fotoprotección (Kingsley, 1989).

El análisis pigmentario provee además información sobre la fotofisiología de la comunidad algal, por lo que puede ser utilizado como un elemento para la caracterización de la misma. Las características de los pigmentos también se han usado para la reconstrucción paleolimnológica de cambios en la producción autotrófica y en la composición algal a nivel de grandes grupos taxonómicos (Vinebrooke et al., 2002; Michelutti et al., 2005), y puede ayudar también a determinar las interacciones de la cadena trófica (Andersson et al., 2003).

Es necesario esclarecer que el análisis pigmentario fundado en índices de pigmentos es un complemento de la identificación taxonómica y de los conteos específicos realizados por el investigador. En años recientes la cromatografía líquida de alta resolución (HPLC) se ha usado para estimar la composición de grandes grupos taxonómicos del fitoplancton por medio de la identificación de pigmentos fotosintéticos de relevancia quimiotaxonómica (Lewitus et al., 2005). Sin embargo, esta metodología no provee la resolución taxonómica del microscopio, y viceversa, la del análisis microscópico a nivel de tamaño y forma no proporciona información pigmentaria.

Las estrategias adaptativas

Las clasificaciones de la biota acuática tienen fines prácticos y brindan las herramientas necesarias para la comunicación científica y el análisis de los cuerpos de agua (Salmaso y Padisák, 2007). No en vano, Margalef (1998) considera que una lista de especies bien identificadas aporta una importante información acerca de las condiciones ecológicas del sistema en el que habitan. Sin embargo, aunque las clasificaciones taxonómicas se han beneficiado del uso de técnicas moleculares y de refinados aportes filogenéticos, las explicaciones aportadas requieren una mejor exploración (Solbrig, 1993, Huisman et al., 1999; Flöder et al., 2002). A este respecto, las iniciativas de Margalef (1978) y de Reynolds (1980) aportaron significativamente al entendimiento de la paradoja del plancton (Hutchinson, 1961). Esta última discute la coexistencia de un importante número de especies de baja abundancia en un ambiente no isotópico. Dicha convivencia ocurre gracias a ciertas adaptaciones que surgen como respuesta a un medio inconstante y regido por factores estacionales y disturbios temporales que pueden interpretarse como factores independientes de la densidad que operan en sistemas abiertos lejos del equilibrio y no como cajas negras que sucumben bajo su propia entropía.

Está establecido y probado que la mayoría de las divisiones taxonómicas del fitoplancton incluyen un amplio espectro de tamaño y grupos morfológico que van desde células menos complejas y pequeñas hasta unidades filamentosas y grandes colonias de mayor complejidad. En los últimos años, se ha hipotetizado que la diversidad biológica del fitoplancton puede estar relacionada con adaptaciones fisiológicas a la condición ambiental de los sistemas lacustres, especialmente a las transiciones en el clima lumínico-energético y a la disponibilidad de recursos (Margalef, 1978). Estas adaptaciones fueron descritas por Reynolds desde 1988 mediante grupos o ensambles funcionales, los cuales asocian crecimiento y supervivencia a estrategias de desempeño ecológico en una condición ambiental dada. Bajo esta concepción teórica, la morfología resulta ser un elemento útil y complementario en la evaluación ecológica del fitoplancton, ya que características estructurales que incluyen criterios tales como tamaño, forma y rasgos especializados han sido relacionados exitosamente con tasas de crecimiento, tiempos de generación y estrategias de adaptación.

La morfología funcional describe la función que tiene la forma en los organismos, la cual se manifiesta mediante adaptaciones que se reflejan a su vez en las diferentes estrategias evolutivas presentes. La distribución de los organismos se relaciona entonces con estas estrategias, las cuales son adoptadas para promover el crecimiento y la supervivencia. Las estrategias son entonces agrupamientos de rasgos morfológicos, fisiológicos, reproductivos y de comportamiento similares que caracterizan a las especies o poblaciones mejor ajustadas a una serie particular de condiciones ambientales dadas más que a otras. Consecuentemente, los diferentes organismos que han adoptado estrategias similares probablemente poseen ecologías similares (Grime, 1979). En conclusión, la morfología como parte de la ecología funcional se enfoca en estudiar procesos y reorganización de información para mejorar la comprensión, predictibilidad y cuantificación de los cambios comunitarios frente a cambios ambientales (Kruk et al., 2010). Es por esta razón que: 1) permite el estudio de la vida y los elementos como entidades dinámicas que interactúan entre sí y el ambiente como sistemas de procesamiento de recursos, 2) admite que la aproximación por rasgos sea un enfoque basado en la ecología y la evolución y, 3) aumenta la potencialidad de su uso frente a los múltiples cambios que sufren los ecosistemas (McGill et al., 2006).

Se conoce también que la respuesta a nivel de la morfología funcional responde a la variabilidad ambiental por medio de la diversificación interespecífica del tamaño, la forma, la organización en estructuras y la capacidad pigmentaria. Este conjunto de caracteres define la forma de captar recursos, de relacionarse con el medio, y de evadir la muerte. Además, la diversidad morfométrica –calculada según

Lewis (1976) como la relación entre S/V y la dimensión lineal máxima (GALD)— puede estar relacionada con adaptaciones fisiológicas como la concentración y disposición de pigmentos y la variación en la incorporación de luz y nutrientes (Keddy, 1992; Huszar y Caraco, 1998; Weithoff, 2003).

Para determinar la forma y el tamaño del fitoplancton existen diferentes metodologías que adjudican una forma geométrica al organismo. Se trata de guías para la determinación del biovolumen; algunas de ellas son las de Hillebrand et al. (1999), Sun y Liu (2003) y Vadrucci et al. (2007).

Lewis (1976) investigando el fitoplancton del lago Lanao, Filipinas, determinó que la selección natural limita el volumen o el GALD de cualquier especie; por tanto, el principio de conservación de la razón S/V limitará también la forma potencial de la unidad de biomasa. En consecuencia, las unidades de alto volumen no podrán asumir formas geométricas simples y no atenuadas (esferas) sin caer debajo de un límite competitivo de la razón S/V, pues tendrían un tamaño demasiado grande. Para tales unidades de volumen grande existen entonces dos posibles estrategias: 1) adoptar una forma atenuada, es decir, distorsión de la forma esférica (común entre algas grandes), y 2) partir la biomasa en múltiples unidades contiguas de pequeño volumen, esto es, la adquirir una estructura secundaria. La primera alternativa requiere un incremento del GALD, lo que supone ciertas desventajas, pero la segunda opción minimiza este requerimiento. Las dos ocurren individualmente y en combinación en la naturaleza. Para las especies que tienen volumen muy pequeño, la conservación de la razón S/V sugiere que la adaptación más simple es una forma achatada que reduzca la razón S/V y predomina entre las especies muy pequeñas. Una estrategia alternativa es una disminución del área superficial de la unidad sin incrementar su biomasa. Esto puede lograrse dispersando las células en una matriz fisiológicamente inactiva (como se presenta en *Kirchneriella* y *Aphanothece*) (Lewis, 1976). Es por eso que la adaptación evolutiva esencial común a todo el fitoplancton (la necesidad de prolongar la suspensión) se manifiesta en sus tamaños microscópicos. Es por eso que los volúmenes celulares típicos de las especies de agua dulce varían por encima de cuatro órdenes de magnitud, desde cerca de 5 ($\log_{10} = 0.7$) – 18 ($\log_{10} = 1.25$) μm^3 (en *Synechococcus*) a cerca de 30×10^3 ($\log_{10} = 4.5$) – 70×10^3 ($\log_{10} = 4.8$) μm^3 (en *Ceratium hirundinella*). Mientras que las células de las especies más pequeñas tienden a ser esféricas o a poseer forma elipsoide, las de las especies mayores [generalmente > 500 ($\log_{10} = 2.7$) μm^3] tienden a elongarse en un plano (formas atenuadas, p.e., *Closterium* y *Synedra* spp.), o en dos (formas aplanadas, p.e., *Trachelomonas*), o a poseer protuberancias en dos o tres planos que dan formas mucho más complejas (p.e. en *Ceratium* y muchos *Staurastrum* spp.) (Reynolds, 1984).

La diversidad de las morfologías del fitoplancton y el arreglo de las células individuales a menudo genera también nuevas formas que tienden a disminuir los valores de la relación S/V. Formas filamentosas verdaderas y falsas (en *Melosira*, *Oscillatoria*), esteladas (en *Asterionella*), cinta (en *Fragilaria*), y placoide (en *Pediastrum*) minimizan el área de contacto entre las células individuales, de tal forma que se preserve la razón S/V. Asimismo, conjuntos de células en capas mucilaginosas comunes (en *Sphaerocystis*, *Eudorina*, *Microcystis*) producen a menudo colonias grandes y casi esféricas [2.5×10^3 , $\log_{10} = 3.4$] a 100×10^6 ($\log_{10} = 8.0 \mu\text{m}^3$). Al estimar el área superficial de tales colonias y relacionarlo con el volumen celular, se obtienen valores bajos ($0.01 - 2 \mu\text{m}^{-1}$). El enrollamiento (en muchas especies de *Anabaena*), y radial (en *Gloeotrichia*), o la agregación lineal de filamentos para formar ‘copos’ (en *Aphanizomenon*), acompañados por cubiertas mucilaginosas, también contribuyen a las estructuras secundarias mencionadas por Lewis (1976) y que tienen bajas razones S/V (Reynolds, 1984). Es por eso que la morfología (tamaño celular y alejamiento de la forma esférica) de las unidades de biomasa (células, cenobios, filamentos y colonias) puede utilizarse como predictor del potencial biótico. En conclusión, la relación morfología-crecimiento óptimo transpasa las fronteras filogenéticas.

El fitoplancton es diverso en muchos aspectos y la presencia de la mayoría de las especies es difícil de predecir (Beninca et al., 2008). Producto de varias décadas de trabajo orientadas a la predicción de la composición de especies es la aplicación del enfoque fitosociológico, propuesta por Margalef (1978, 1983). Posteriormente, Reynolds (1988) transfiere y adapta el concepto de ecología funcional al fitoplancton y propone tras varios intentos, una clasificación funcional de 31 asociaciones de ‘algas’ fitoplanctónicas de agua dulce (Reynolds et al., 2002). La mayoría de estas agrupaciones son polifiléticas, comparten rasgos adaptativos, van más allá de las fronteras taxonómicas y constituyen patrones de respuesta básicos a factores energéticos y de recursos, así como a aspectos morfométricos del sistema acuático, entre otros (Reynolds et al., 2002).

Para agrupar especies se han utilizado herramientas estadísticas (Kruk et al., 2002; Tolotti et al., 2005) que consideran a las comunidades entidades funcionales no independientes de las características biológicas y ambientales. Dado que el fitoplancton se dispersa relativamente bien, se espera que los conjuntos que se formen respondan a las condiciones ambientales locales (Hillebrand y Azovsky, 2001; Beisner et al., 2006). Así, ciertas condiciones deberían favorecer grupos de especies que compartan características adaptativas similares (Webb et al., 2002) y que no necesariamente están relacionadas taxonómicamente. El enfoque más sencillo correspondería al agrupamiento de especies según sus características

funcionales (Weiher y Keddy, 1995; Gitay y Noble, 1997; Litchman y Klausmeier, 2008).

Los rasgos funcionales

Se considera que el término *función* debe incluir tanto patrones como procesos en ecología. Una representación gráfica de esta propuesta implica aceptar que las funciones matemáticas consideradas pueden establecer una respuesta biológica en razón del tiempo o variación en el medio ambiente (Figura 14.8).

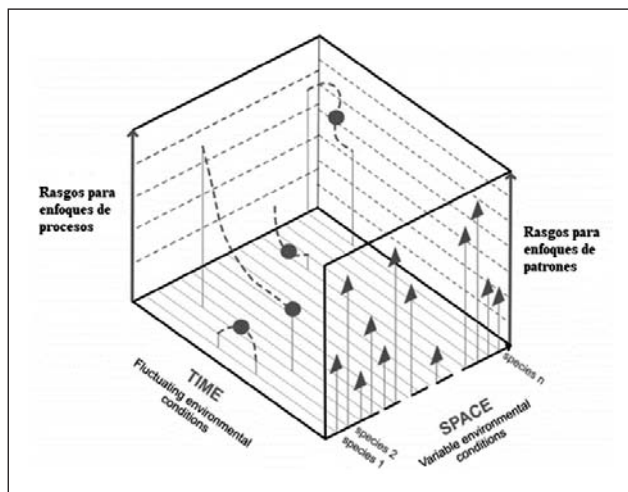


Figura 14.8. Rasgos medidos en varios individuos de diferentes especies (y/o genotipos, poblaciones). Los triángulos corresponden a los rasgos funcionales de patrón y se refieren a la variabilidad de los individuos presentes en un momento dado y que funcionan a través de gradientes espaciales de las condiciones ambientales. Los círculos corresponden a las diferentes características del proceso medidas bajo condiciones ambientales fluctuantes y a lo largo de un período de tiempo relevante.

Fuente: Volaire et al. (2020).

A su vez, se considera que las *características funcionales* incluyen aspectos fisiológicos, morfológicos y fenológicos que van de la mano con el rendimiento ecológico (McGill et al, 2006; Violle et al, 2007). A estas características se las denomina *rasgos* y deben: 1) ser cuantificables a nivel individual y en cualquier ambiente (Violle et al, 2007), y 2) reflejar la capacidad de adquirir recursos, crecer, y evitar las pérdidas por lavado hidráulico, sedimentación y herbivoría (Margalef, 1978; Reynolds, 1984; Reynolds, 1988; Reynolds, 2006; Naselli-Flores et al., 2007).

En ecología existe un interés creciente en los enfoques basados en rasgos porque potencian la capacidad para explicar la organización de las comunidades ecológicas (Lavorel y Garnier, 2002; McGill et al., 2006; Westoby y Wright, 2006) así como la predicción de sus reorganizaciones bajo el cambio global. Además, los principales componentes de los enfoques basados en rasgos pueden apoyar la comprensión de gradientes ambientales, las interacciones entre especies, y las funciones de desempeño (McGill et al., 2006).

La gran mayoría de los estudios que involucran la medición de *rasgos* en ecología, comunidad o ecosistema, solo se refieren al término *rasgo* como variable, parámetro o característica, y no al término *rasgos funcionales*. Estos últimos, a pesar de ser un asunto de interés más académico o semántico (Jax, 2005), pueden definirse como “*aquellos que proporcionan información acerca de cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica medible a nivel individual sin referencia al medio ambiente o a cualquier otro nivel de organización, que impactan el éxito biológico a través de sus relaciones con el crecimiento, la reproducción, el reclutamiento, la mortalidad y la supervivencia a cualquier escala (genotipo, población, especie o comunidad)*” (Violle et al., 2007; Volaire et al., 2020). En conclusión, la definición del término *rasgo funcional* es motivo de un amplio debate, en cuanto a si las tasas se miden o no en un período de tiempo muy corto. Walker et al. (2017) considera que las escalas vs las tasas medidas en escalas de tiempo prolongadas son *rasgos funcionales*.

La necesidad de encontrar el eslabón entre las caracterizaciones tradicionales de comunidades y las de procesos ecológicos, condujo al surgimiento de la ecología basada en *rasgos funcionales* (Según Salgado, 2015). En este sentido, la diversidad funcional es una de las dimensiones de la diversidad definida como el grado de diferenciación de los *rasgos funcionales* entre especies y dentro de las mismas (Mason y de Bello, 2013).

Algunas características importantes de los rasgos funcionales son: 1) Cada valor medido por un rasgo en un espacio y tiempo determinados se denomina atributo (Lavorel et al., 1997). 2) Pueden mostrar diferentes atributos a través de gradientes espaciales –ambientales– o temporales. 3) El atributo es generalmente valorado para una población y, en este sentido, es clave la medición de la información ambiental (precipitación, temperatura, humedad del suelo, tipo del mismo, nutrientes, entre otros) donde fue tomado el rasgo para su posterior interpretación ecológica o evolutiva (Violle et al., 2007). 4) Los rasgos pueden ser cualitativos o cuantitativos, estando los datos cualitativos o categóricos asociados a variables multiestado, mientras que los datos cuantitativos o numéricos pueden ser obtenidos

a partir de conteos (datos discretos) o mediciones que se expresan en unidades (datos continuos).

Un proyecto diseñado y recomendado para predecir simultáneamente la respuesta de las comunidades a los cambios ambientales y su impacto en los procesos ecosistémicos mediante los rasgos funcionales es el *Esquema efecto-respuesta* (Suding et al., 2008). Este esquema integra dos componentes:

- 1) El componente de cómo responden las comunidades a cambios ambientales mediante sus rasgos funcionales, denominados en este caso *rasgos funcionales de respuesta* y,
- 2) El componente de cómo ese cambio en las comunidades y en sus rasgos afecta los procesos ecosistémicos a través de los llamados *rasgos funcionales de efecto* (Chapin et al., 2000; Lavorel y Garnier, 2002; Suding et al., 2008).

En la figura 14.10 se representan tres consideraciones importantes del esquema conceptual efecto–respuesta: 1) La existencia a nivel regional de un *pool* de especies, cada una con atributos funcionales particulares. A este nivel, el conjunto de especies posee una composición funcional, representada por los diferentes matices de gris, y una dominancia funcional (señalada por los diferentes tamaños). 2) La respuesta de las especies ante cambios ambientales usando los *rasgos funcionales de respuesta*; así, las especies con valores de rasgos adaptados para responder a la presión ambiental aumentarán su dominancia en la comunidad local (figuras grandes), contrario a aquellas que, por poseer rasgos menos adaptados para responder a esa presión ambiental, reducirán su proporción en la comunidad local (figuras pequeñas). 3) La presencia de un subconjunto de los *rasgos funcionales de efecto* que pueden, a su vez, ser *rasgos funcionales de respuesta* (en la intersección de los círculos), provocando que los cambios ambientales y sus consecuencias en la composición y dominancia funcional de la comunidad, se traduzcan en cambios en los procesos del ecosistema. Dado que los rasgos funcionales de respuesta y efecto se encuentran correlacionados en la intersección, el mismo resultado podría alcanzarse, aunque ambos fuesen distintos.

El efecto de los cambios ambientales sobre los procesos del ecosistema puede ser directo cuando los *rasgos funcionales de respuesta* seleccionados impactan también los procesos del ecosistema. Dicho efecto, puede ser indirecto, si los *rasgos funcionales de efecto* no son los directamente seleccionados por el cambio ambiental, pero sí se relacionan con rasgos de respuesta (Suding et al., 2008) (Figura 14.9).

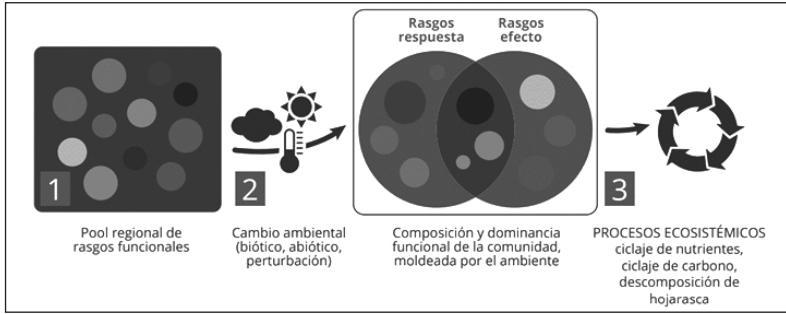


Figura 14.9. Esquema efecto–respuesta (Modificado de Lavorel y Garnier, 2002; Suding et al., 2008).

Fuente: Salgado y Paz (2015).

Recientemente, Bouvy et al. (2006) consideraron que un enfoque funcional basado en propiedades *morfológico-ecológicas* puede utilizarse como método cuantitativo para describir aspectos del fitoplancton debido a su relativa simplicidad y a los rasgos bien definidos que determinan su nicho ecológico (Litchman y Klausmeier, 2008) (Figura 14.10).

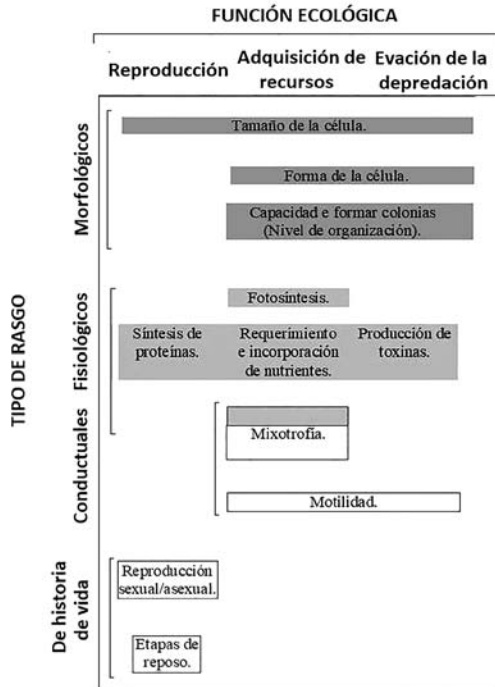


Figura14.10. Tipología de los rasgos funcionales del fitoplancton.

Fuente: Litchman y Klausmeier (2008).

Dado que el fitoplancton se dispersa relativamente bien en el espacio, hasta el punto en que sus especies se consideran cosmopolitas, se espera que: 1) Los grupos formados lo hagan como resultado de los disturbios locales de frecuencia e intensidad adecuadas. 2) Los grupos funcionen como filtros selectivos de especies. 3) Sus integrantes compartan características adaptativas similares. 4) Superen las fronteras taxonómicas y filogenéticas.

A menudo, las especies filogenéticamente relacionadas poseen características ecológicas similares, y la 'sobredispersión' es frecuente (Webb et al., 2002), por lo que taxones estrechamente relacionados pueden diferir ampliamente en el uso del hábitat y en sus características fenotípicas (Lürling, 2003). Es por eso que el uso de los *rasgos morfológicos* se considera un enfoque con alto potencial para el estudio del fitoplancton y para la clasificación ecológica de los cuerpos de agua en donde habitan; además, son relativamente fáciles de medir en el fitoplancton (Arnold, 1983; Hodgson, 1999), y su relación con la fisiología está bien definida (Reynolds, 1997; Enquist et al., 1999; Whitfield, 2001).

La perspectiva de utilizar las relaciones entre la morfología y las propiedades funcionales de fitoplancton, se fundamenta en el uso de propiedades tales como la tasa de crecimiento, las proporciones de volumen, la relación superficie/volumen, la captación de nutrientes y de luz, y la eficiencia de pastoreo del zooplancton filtrador (Lewis, 1976; Margalef, 1978; Reynolds, 1988; 1984; 2006; Kirk, 1994; Naselli-Flores et al., 2007).

Un ejemplo de cómo funcionan las *clasificaciones de grupos funcionales basados en la morfología (MBFG)* que no requiere del conocimiento de los rasgos fisiológicos, ni del acondicionamiento ambiental, ni de la afiliación taxonómica, es el desarrollada por Kruk et al. (2010). En su lugar, utiliza rasgos fácilmente observables y medibles, tales como el volumen, la dimensión lineal máxima, el área de la superficie y la presencia de mucílago, flagelos, aerótopos, heterocitos y estructuras o exoesqueletos de sílice. Otras metodologías basadas en rasgos o grupos funcionales son el monitoreo, los índices de calidad del agua, la predicción de los efectos de los cambios ambientales, los sistemas de alerta, la selección y el seguimiento de manejo, y la construcción de modelos. Debido a que estos métodos sintetizan la información, son fáciles de manejar, y no requieren expertos en taxonomía, ofrecen ciertas ventajas (Kruk et al., 2010).

Morfología funcional del fitoplancton

Las propiedades del plancton resultan de la integración de lo que ocurre en espacios muy pequeños, donde se manifiesta la interacción de los organismos con el agua.

Como resultado de esa interacción se originan formas biológicas o morfologías funcionales que son características que no cambian fácilmente y se relacionan principalmente con la turbulencia del medio y la disponibilidad de nutrientes. El estudio del plancton ha de contemplar a las diversas formas biológicas como expresión de opciones o alternativas de supervivencia en un ambiente esencialmente móvil e inestable. El control pertenece siempre al entorno físico, quien asume el carácter de una variable independiente. En consecuencia, el fitoplancton aparece como una comunidad menos controlada desde dentro que desde fuera. No hay en el plancton nada comparable a la estructura rígida y al sistema de transporte que caracteriza al bosque, con hongos, raíces, madera y hojas. En el plancton el control se ejerce por el medio físico, por la estructura móvil de las masas de agua, con celdillas de circulación y remolinos de todos los tamaños (Margalef, 1983).

Existen dos factores ambientales que limitan en el fitoplancton el crecimiento exponencial (característico del potencial biótico). Uno de ellos es que haya una disponibilidad insuficiente de nutrientes esenciales, de tal forma que la tasa de crecimiento esté limitada por una cuota celular agotada de uno u otro de estos nutrientes. El segundo factor es la profundidad de la mezcla que transporta las 'algas' verticalmente a través del gradiente lumínico y en, ocasiones, más allá de la zona fótica. Bajo tales condiciones el organismo sujeto a rápidas fluctuaciones en insolación y en la longitud relativa del día solar, puede experimentar una disminución del fotoperiodo total que permite una ganancia fotosintética. La relación entre h_m ($= Z_m = Z_{mix}$, profundidad de la zona de mezcla) (definida como la parte superior de la columna de agua dentro de la cual el gradiente de densidad es mayor que $0.002 \text{ kg m}^{-3} \text{ m}^{-1}$) y h_{eu} ($= Z_{eu}$ = profundidad de la zona fótica) es altamente significativa a este respecto, pues indica cuándo un 'alga' permanece en la luz y cuándo en la oscuridad (Reynolds, 1984).

Si $h_m > h_{eu}$ los fitopláncotes se ven forzados a permanecer parte del periodo lumínico en oscuridad efectiva, pero cuando son transportadas dentro de la parte iluminada del gradiente, también experimentan rápidas fluctuaciones de irradiación (**Figura 14.11**).

Si $h_{eu} > h_m$ la tasa neta de producción fotosintética puede ser potencialmente mantenida tanto por las 'algas' envueltas en la capa de mezcla como por aquellas debajo de ella. Estas condiciones se alcanzan más probablemente en la parte superior de columnas de agua establemente estratificadas, donde las mayores temperaturas contribuyen a acrecentar las tasas de producción. Al mismo tiempo la producción incrementada en un volumen restringido puede agotar los nutrientes a una mayor velocidad que no alcanza a ser compensada por la débil sustitución por reciclaje

desde el fondo, ya que el hundimiento del fitoplancton y de los pellets fecales del zooplancton herbívoro remueven los nutrientes potenciales del epilimnion (Reynolds 1984) (Figura 14.11).

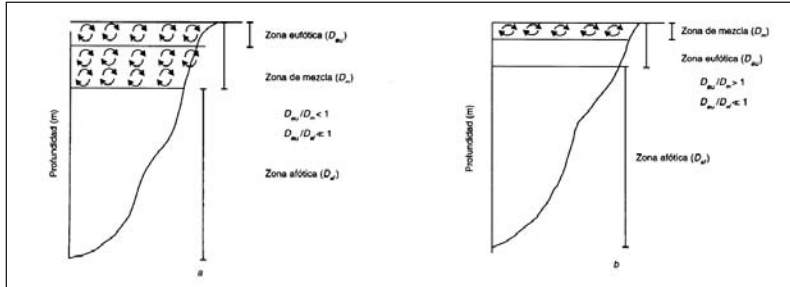


Figura 14.11. Relación entre las zonas de mezcla (D_m), eufótica (D_{eu}) y afótica (D_{af}) en un lago hipotético. a. fitoplancteres con alto período de exposición al oscuro; b. fitoplancteres expuestos durante mayor tiempo de luz.

Fuente: Roldán y Ramírez (2008)

Si $h_m \gg h_{eu}$ entonces la exposición a la luz puede llegar a ser tan reducida que las ‘algas’ pueden llegar a no mantener su crecimiento (Figura 14.11).

La razón $h_m/h_{eu} = 1$ se presenta en sistemas con h_m poco profunda o en aguas muy claras. Esta misma razón muestra valores > 1 en lagos profundos y en el mar cuando se mezclan completamente o cuando hay termoclinos profundos; también en lagos de menos profundidad con fitoplancton de volúmenes celulares grandes y en aguas poco profundas y muy turbias debido al material resuspendido.

La limitación de nutrientes, de las tasas de crecimiento celular, y las de replicación corresponde a estrés; las translocaciones frecuentes e involuntarias de los individuos fuera de la zona eufótica, especialmente si éstas ocasionan la destrucción de biomasa existente, representan una forma de disturbio. Entre los hábitats pelágicos, la intensidad de los factores de estrés y disturbio varía enormemente, pues existe un espectro amplio de disponibilidad de nutrientes (desde aguas ultraoligotróficas a hipereutróficas) y un amplio rango de nutrientes potencialmente limitantes, así como una diversidad de tipos de mezcla desde cuerpos de agua amícticos hasta holomícticos continuos y polimícticos discontinuos.

Margalef (1983, 1991) considera a la turbulencia como un ruido que perturba la transmisión a lo largo del tiempo de cierta organización. Es comparable a la deriva genética, pues ambas difuminan los límites en distribuciones en el espacio, donde sería de esperar que la competencia entre especies resultara en límites de distribución más precisos.

Dados los tamaños microscópicos de las ‘algas’ planctónicas y la brevedad comparativa de las generaciones sucesivas (días o menos), no es sorprendente que el desarrollo periódico del estrés de nutrientes y de la variabilidad de la mezcla vertical representen las mayores influencias selectivas a las cuales responde el fitoplancton natural (Lewis, 1978a, 1978b; 1983; Margalef, 1978).

¿Por qué las especies individuales responden a las condiciones de estrés y disturbio impuestas con tan aparente consistencia? Porque las especies del fitoplancton han desarrollado mecanismos estratégicos particulares que comprenden adaptaciones de la morfología celular y función fisiológica, que las equipan preferentemente para sobrevivir bajo una u otra de las permutaciones de bajo o alto estrés de nutrientes con bajas o altas perturbaciones físicas (Reynolds, 1988).

El rasgo más dominante en el estudio de las estrategias de las historias de vida lo constituye la tendencia a dividir series de características, y los ambientes con que ellas están asociadas en dos tipos contrastantes: *r* y *K*. En ecología se habla generalmente de organismos sujetos a selección *r* y a selección *K*. Estos tipos de selección surgen de los parámetros que caracterizan a la curva logística de crecimiento: *r*, índice de incremento, y *K*, densidad de saturación o capacidad de carga. Esta terminología se debe a MacArthur y Wilson (1967). En realidad, se trata de un continuum, con dos extremos entre los que se debaten los organismos: uno son más *K* y otros más *r*. Nótese que no se trata de una dicotomía *r/K* con dos ramificaciones sino extremos de un continuo (Tabla 14.4).

Tabla 14.4. Características generales de las selecciones *r* y *K*

Característica	Selección <i>r</i>	Selección <i>K</i>
Ambiente	Variable o impredecible; o ambos o incierto; efímero. Resultado: el organismo experimenta fluctuaciones ambientales	Relativamente constante o predecible, o ambos, más cierto. Resultado: población apiñada con una alta competencia dependiente de la densidad
Mortalidad	Con frecuencia catastrófica, no dirigida e independiente de la densidad	Más directa y dependiente de la densidad
Sobrevivencia	Frecuentemente del tipo III; poco o ningún cuidado parental	Por lo general de los tipos I y II; cuidado parental significativo
Tamaño de la población	Variable en el tiempo y sin equilibrio; usualmente por debajo de la capacidad de porte; comunidades o porciones de las mismas no saturadas; vacíos ecológicos; colonización repetida.	Relativamente constante con el tiempo, y en equilibrio; alcanza la capacidad de carga del medio o se acerca a ella; comunidades saturadas, y no es necesaria la recolonización.

Característica	Selección r	Selección K
Esfuerzo reproductivo	Mayor; rápida llegada a la madurez	Pequeño; llegada a la madurez retrasada
Competencia inter e intra-específica	Variable, con frecuencia laxa	Usualmente muy clara
La selección favorece	Desarrollo rápido Tiempo de generación corto Valores elevados de r Reproducción a edad más temprana Tamaño corporal menor Reproducción única	Desarrollo lento Tiempo de generación más largo Mayor capacidad competitiva Reproducción tardía Mayor tamaño corporal Reproducción repetida
Duración del ciclo vital	Breve, por lo general menor de un año	Más largo, usualmente un año
Lo cual origina	Productividad	Eficacia
Logro de la fase expandiente	Aumentando su número	Aumentando su tamaño

Fuente: Krebs (1985).

Se ha observado que las poblaciones de organismos fitoplanctónicos en algunos ambientes se acercan a la densidad asintótica durante una gran parte del año; son especies sujetas a la selección K. Otras especies rara vez alcanzan tal densidad y permanecen en el sector ascendente de la curva la mayor parte del tiempo; son organismos r seleccionados. Debe tenerse en cuenta que el ambiente debe ser considerado desde el punto de vista del organismo para que estas estrategias de vida tengan alguna validez y puedan comprenderse.

Las poblaciones de organismos fitoplanctónicos en algunos ambientes se acercan a la densidad asintótica durante una gran parte del año, son especies sujetas a la selección K. Otras especies rara vez alcanzan tal densidad y permanecen en el sector ascendente de la curva la mayor parte del tiempo; son organismos r seleccionados. La terminología del binomio r - K se debe a MacArthur y Wilson (1967). Nótese que no se trata de una dicotomía r/K con dos ramificaciones sino de los extremos de un continuo.

Margalef (1978), Kilham y Kilham (1980) y Sommer (1981) aplicaron el concepto de selección r y selección K al fitoplancton. Margalef (1978) ha representado el gradiente entre los extremos r y K por una línea diagonal que muestra el comportamiento de los taxa en el plano circunscrito por los ejes que describen el incremento de los nutrientes y la turbulencia (Figura 14.12).

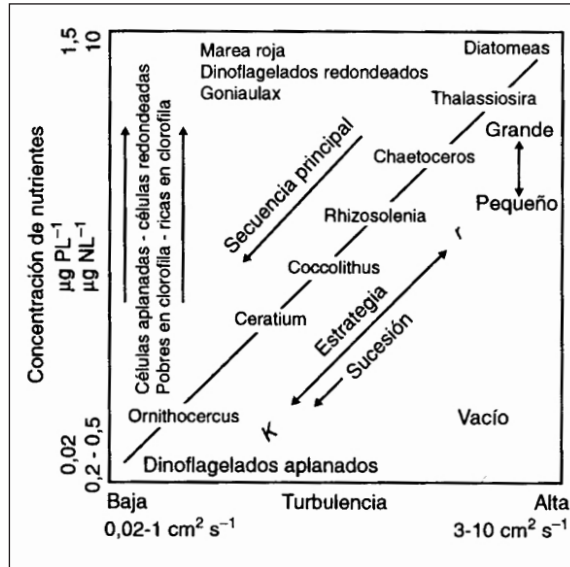


Figura 14.12. Estrategias principales en la supervivencia del fitoplancton marino.

Fuente: Margalef (1983).

En el modelo de Margalef (1978), organismos como las diatomeas serán dominantes en agua turbulenta y rica en elementos nutritivos, mientras que organismos cuyas características se acerquen más a las de los dinoflagelados formarán la mayor parte de las poblaciones presentes en aguas estratificadas y pobres en nutrientes. En este modelo, las comunidades se ordenan a lo largo de lo que él denomina la secuencia principal, que va desde las aguas fértiles y turbulentas, con muchas diatomeas (esquina superior derecha), hasta las aguas más pobres y estratificadas en las que predominan los dinoflagelados y algunos tipos de cianofíceas provistas de medios de flotación particulares (esquina inferior izquierda). Aunque el modelo fue desarrollado para especies del fitoplancton marino, pero puede adaptarse bien a las condiciones del agua dulce.

Margalef (1978) propone que el modelo anterior puede mejorarse si en el espacio ecológico definido por la turbulencia y los nutrientes se reconocen otras dos direcciones de variación inclinadas 45° respecto a las coordenadas principales: la de producción total y la de intensidad de gradientes verticales (grado de estratificación). El potencial de producción es proporcional al producto nutrientes \times turbulencia o a su raíz cuadrada; y el gradiente se puede hacer proporcional al cociente nutrientes/turbulencia. Las nuevas ordenadas hacen girar el gráfico primitivo que en su nueva forma Margalef lo denomina la Mandala del fitoplancton.

Una Mandala en sáscrito significa círculo y representa la unidad del cosmos en las culturas hindú y budista; es una figura simbólica dividida en cuartiles. La unidad debe entenderse aquí como el resultado final del proceso sucesional que requiere un tiempo para cumplirse. Por ello, los cuartiles no pueden concebirse aislados, sino como un continuo que alcanza su expresión definitiva (la unidad) al pasar del primero (aguas fértiles y turbulentas) al tercero (aguas pobres y estratificadas) en el sentido de la secuencia principal. (Figura. 14.13).

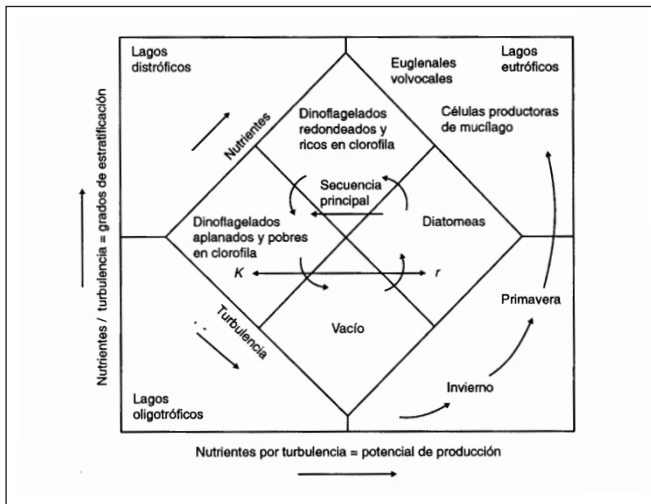


Figura 14.13. Mandala del fitoplancton.

Fuente: Margalef (1983)

Reynolds (1980) sugirió que las sucesiones autogénicas envuelven transiciones desde estrategias r a estrategias K a lo largo de gradientes que, en el modelo de Margalef, seguirían una dirección descendente. Pero dado que la estabilidad cambia (mediante mezcla y reestratificación), permite desplazamientos alogénicos en el plano horizontal, seleccionando independientemente aquellas especies más tolerantes u obligadamente dependientes de la mezcla física de la columna de agua. Reynolds et al. (1983b) consideraron entonces que el problema del modelo de Margalef era la concepción de las estrategias como un continuo, cuando realmente se trata de variables independientes. Por ello, basado en sus experiencias de desestratificación en limnocorales, Reynolds et al. (1983b) supusieron que los ejes marcados por las estrategias r-K debían cruzarse y que el grado de mezcla cumplía un papel selectivo. En este esquema las especies presentes bajo condiciones de mezcla, poca luz y alta concentración de nutrientes fueron llamadas W. (Figura 14.14).

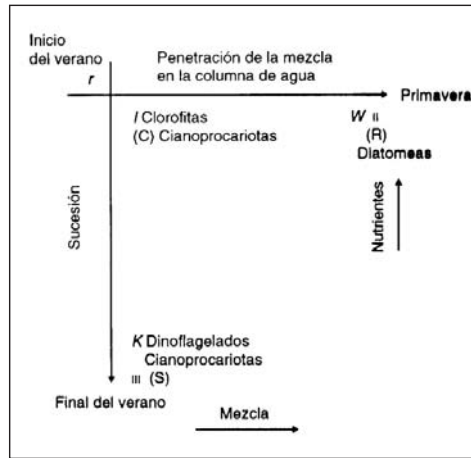


Figura 14.14. Representación esquemática con la sucesión r - K colocada en un eje de disponibilidad de nutrientes decreciente y la mezcla considerada como una variable independientemente selectiva de las especies tolerantes a ella.

Fuente: Reynolds (1988)

Para evitar confusiones de si las especies W debían ser estrategias r o K , Reynolds (1984b) introdujo las siguientes categorías: I para las especies de crecimiento rápido, dimensiones relativamente pequeñas y alto valor de la relación S/V , similares a las especies r y predominantes en zonas templadas en los periodos de estratificación temprana al comienzo del verano; II para las especies W tolerantes a la mezcla, con altos valores de la razón S/V , de dimensiones relativamente grandes y dominantes en primavera; y III para las especies similares a los estrategas K , de crecimiento lento, baja relación S/V , dimensiones grandes, tolerantes a estrés, y dominantes al final del verano cuando todavía está presente la estratificación térmica. Propuso que se cambiaran estas mismas categorías por las estrategias C - R - S , en el sentido propuesto por Grime (1979).

La alta dependencia de la turbulencia de las diatomeas silicificadas no móviles para la suspensión, y de la incorporación de Sílice disuelto las separa como estrategias R . Similarmente, el menor crecimiento de los dinoflagelados grandes (*Peridinium*, *Ceratium* spp.) y su propensión a dominar en ambientes agotados de nutrientes sugiere una estrategia del tipo S seleccionada por la K . Sin embargo, entre las Cyanoprocariota y las Chlorophyta es posible distinguir especies cuyas distribuciones se ajustan tanto a estrategias C (*Synechococcus*, *Chlorella*), estrategias S (*Microcystis*, *Sphaerocystis*), y R (*Oscillatoria* grandes, desmidias spp.). En consecuencia, las adaptaciones ecológicas trascienden evidentemente las fronteras taxonómicas. (Figura. 14.15).

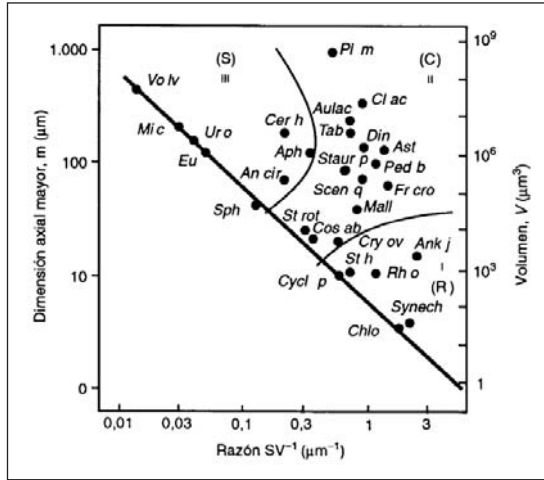


Figura 14.15. Separación del plancton dominante estacional 1. Especies de verano *r*-seleccionadas; 2. Especie tolerantes a la mezcla en los períodos de primavera y de otoño, aproximadamente especies W; III= Especies de verano *K*-seleccionadas.

*An cir.*Anabaena cirinalis; *Ank:* Ankyra judayi; *Aph:* Aphanizomenon flos-aquae; *Ast:* Asterionella formosa; *Aulac:* Aulacoseira granulata; *Cerh:* Ceratium hirundinella; *Chlo:* Chlorella sp.; *Cl ac:* Closterium aciculare; *Cosab:* Cosmarium abbreviatum; *Cry ov:* Cryptomonas ovala; *Cyclp:* Cyclotella pseudoleitigara; *Din:* Dinobryon divergens; *Eu:* Eudoiina unicocca; *Fr cro:* Fragilaria crotonensis; *Mall:* Mallomonas caudata; *Míc:* Microcystis aeruginosa; *Ped b:* Pediaslum boryanum; *Pl m:* Planktothrix mougeolii; *Rho:* Rhodomonas pusilla; *Scen q:* Scenedesmus quadricauda; *Sph:* Sphaerocystis schröeteri; *Staur p:* Staurastrum pingüe; *St h:* Stephanodiscus hantzshii; *St rot:* Stephanodiscus rotula; *Synch:* Synechococcus sp.; *Tab:* Tabellariaftocculosa var. asteronelloides; *Uro:* Uroglena lindii; *Volv:* Volvox áureas.

Fuente: Reynolds (1996).

Estas tres estrategias primarias no son mutuamente excluyentes y deben ser distinguibles en términos del mecanismo funcional que capacita a los organismos a sobrevivir bajo condiciones de disturbio, de estrés o más favorables, lo cual fue expresado por Reynolds (1988a) en una matriz similar a la de Margalef en donde se combinan condiciones de mezcla alta o baja con aquellas de altos o bajos recursos como base para definir las estrategias primarias del fitoplancton bajo la influencia de estas dos fuentes de caracterización y variabilidad ambiental (Figura 14.16).

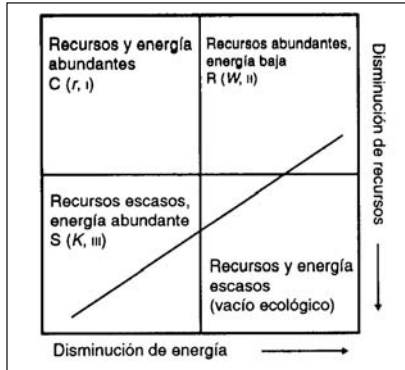


Figura 14.16. Matriz de la relación entre recursos y energía y la respuesta del fitoplancton en términos de estrategias adaptativas.

Fuente: Reynolds (1997).

El modelo describe la dirección de los cambios temporales, si bien las especies dominantes pueden variar entre lagos y años. Es además útil para definir más precisamente los rangos ecológicos de un organismo dado y predecir la composición probable del fitoplancton en un sistema dulceacuícola. Con base en el modelo se deduce que mientras el incremento de la estabilidad hidráulica (disminución de la mezcla) favorece a las especies C o a las S, desfavorece a las especies R; el aumento de la profundidad de la zona de mezcla permite desarrollarse a las especies R, pero desfavorece a los estrategas C. A su vez, el incremento del estrés nutritivo favorece a las especies S, pero perjudica a las C (Figura. 14.17).

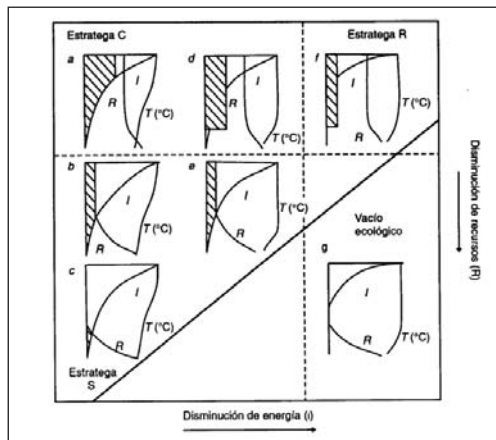


Figura 14.17. Perfiles idealizados de distribución subacuática en la energía (I), temperatura (T) y los recursos (R) y ubicación de las estrategias ecológicas. Compárese con la matriz de la figura 14.12.

Fuente: Reynolds (1997).

Las especies fitoplanctónicas deben entonces estar adaptadas a 1) explotar ambientes saturados por luz y nutrientes, invirtiendo rápidamente en crecimiento y reproducción antes de que otras especies lo hagan (estos son los buenos competidores en el sentido de Grime), 2) operar bajo condiciones de agotamiento severo del suplemento externo de nutrientes esenciales (estos son los tolerantes a estrés), ó 3) tolerar el transporte turbulento frecuente o continuo a través del gradiente de luz (estos son los ruderales o tolerantes a disturbio de Grime).

Características de los estrategas C. Tamaño pequeño; alta razón S/V; alta actividad metabólica sobre un rango amplio de temperaturas, pero son especialmente sensibles a la dosis de luz; mayor capacidad de cosechar luz por el mayor S/V; mayor capacidad de incorporación de nutrientes; mayor tasa de crecimiento, son bastante susceptibles a la herbivoría; y se establecen poco en aguas estabilizadas. Son sensibles a temperaturas altas.

Características de los estrategas S. Son grandes, con razones S/V bajas, una tasa metabólica relativamente baja que es más sensible a la limitación por temperatura que a la reducción de la dosis de luz; bajas tasas de crecimiento in situ, las que son compensadas por resistencia al hundimiento y a la herbivoría, alta capacidad de almacenamiento de nutrientes, y la habilidad potencial de incrementar las poblaciones en crecimiento mediante el reclutamiento de stocks de propágulos de reposo. La no inhibición en presencia de luz fuerte se debe 1) a su menor capacidad para obtener luz por unidad de volumen, cuando comparada con las formas pequeñas, y 2) porque la mayoría de ellos poseen rasgos para protegerse de la fotoinhibición. Por sus tasas de crecimiento y respiración disminuidas prefieren altas temperaturas y toleran estrés de nutrientes; por eso, almacenan nutrientes, explotan partículas orgánicas, tienen respiración baja y, poseen además movilidad.

Características de los estrategas R. Son de tamaño intermedio, pero con morfologías que preservan una razón S/V alta, alta actividad metabólica, y altas de crecimiento potenciales. La mayoría sobreviven a temperaturas reducidas y dosis altas de luz. Generalmente dependen de los altos coeficientes de mezcla turbulenta para compensar las pérdidas por hundimiento pasivo, pero en la mayoría de los casos exceden los rangos de tamaño de las partículas rápidamente ingestadas por el zooplancton filtrador. Son totalmente dependientes de la turbulencia y altamente resistentes al hundimiento, adaptados a 1) muchas perturbaciones físicas, dosis reducidas de luz, temperaturas bajas. Debido a su alta relación S/V, son capaces de explotar óptimamente los nutrientes. Las formas adaptadas a condiciones alternantes entre luz y sombra tienen una alta dependencia lumínica para el crecimiento, pero pueden regular su contenido de clorofila, su tamaño celular y sus depósitos de energía de acuerdo a las condiciones lumínicas.

Determinación de producción primaria

La producción primaria es una medida que indica la tasa de incorporación del carbono inorgánico durante la fotosíntesis por parte del fitoplancton. Dicha medida es útil para determinar los efectos de los contaminantes y los nutrientes en la comunidad acuática.

Dado que se trata de una tasa, puede definirse como la cantidad de biomasa que se forma en un período de tiempo determinado. Si la biomasa se genera por fotosíntesis se habla de producción primaria, la cual puede dividirse en:

- **Producción primada bruta (PPB):** cantidad de biomasa total ganada que incluye las pérdidas ocasionadas principalmente por respiración durante un período de tiempo determinado.
- **Producción primaria neta (PPN):** biomasa menos la pérdida por respiración en un intervalo de tiempo.

Se han usado varios métodos para medir la producción primaria del fitoplancton, entre los que se destacan principalmente el método del oxígeno de Gaarder y Gran (1927) y el método del Carbono 14 de Steeman-Nielsen (1952). Ambos métodos se basan en la medición de la fotosíntesis en un pequeño volumen (100 a 300 ml) de agua, encerrados en frascos que se exponen durante un cierto tiempo a la profundidad, de la cual fue extraída la muestra de agua. Como controles se usan frascos oscuros donde no ocurre la fotosíntesis. Cada uno de ellos tiene ventajas y limitaciones, por lo cual la selección debe hacerse teniendo en cuenta las condiciones particulares del caso (González, 1988).

Método del oxígeno

Se parte de la medición de la concentración inicial (C_1) de oxígeno disuelto. Al final del período de incubación, que según algunos autores debe ser lo más corto posible (entre dos y cuatro horas), se mide la concentración de oxígeno en el frasco oscuro (C_2) y en el frasco claro (C_3). En C_2 debe producirse una disminución con respecto a C_1 , que corresponde al oxígeno consumido por la respiración de los organismos vivos y en C_3 debe obtenerse un aumento correspondiente a la cantidad de oxígeno producido en la fotosíntesis, menos el consumido por la respiración. Restando $C_1 - C_2$ se puede estimar el consumo respiratorio en el tiempo de incubación. La diferencia $C_3 - C_1$ corresponde a la fotosíntesis neta (producción neta) y si a ella se le adiciona la pérdida respiratoria ($C_3 - C_1$) + ($C_1 - C_2$), se obtendrá la fotosíntesis bruta (producción bruta). Los resultados pueden expresarse en miligramos de O_2 $m^{-3} h^{-1}$. Existen diferentes factores y procedimientos para convertir esta unidad a

miligramos de C m⁻³ h⁻¹ (Ramírez, 1991b). Algunos valores obtenidos con este método se citan en la Tabla 14.5.

Tabla 14.5. Valores de producción primaria bruta en algunos sistemas acuáticos lénticos colombianos

Sistema	Pr. Primaria Bruta (mgC m ⁻² h) ⁻¹	Fuente
Laguna del Parque Norte	419.8	Ramírez (datos sin publicar)
Laguna de los Tunjos	10	Gaviria (1991)
Embalse de Chisacá	90	Gaviria (1991)
Embalse La Regadera	112	Arboleda y Ramírez (2002)
Laguna Francisco José de Caldas	119.3	Ramírez y Alcaráz (2002)
Embalse La Salvajina		
Laguna del Parque Norte	359.8	Ramírez (1989, datos no publicados)
Valor medio	185.15	

Fuente: Ramírez y Alcaráz (2002).

El método de O₂ o de las botellas claras y oscuras, tiene como ventaja su simple ejecución, ya que se requieren los mismos reactivos que se utilizan para la determinación de la concentración de oxígeno disuelto, además del equipo de incubación de las botellas. Asimismo, permite la determinación de la producción primaria neta (PPN), la producción primaria bruta (PPB) y la respiración de la comunidad planctónica (R). Con respecto a la respiración, se tiene que aclarar que este método no tiene en cuenta una posible fotorespiración, ya que se considera a la respiración de las algas en la oscuridad como igual a la respiración en la luz. Una de las desventajas que tiene este método es su baja sensibilidad en aguas oligotróficas.

Los sistemas acuáticos como cualquier ser vivo, tienen un flujo de energía o información constante. Los cambios en estos flujos son casi imposibles de medir en los sistemas biológicos, ya que se dan a una escala microscópica (a nivel de partículas elementales). Pero estos flujos de energía son directamente apreciables en propiedades macroscópicas como la diversidad de especies, el espectro de diversidad pigmentaria, las diferentes tasas fotosintéticas (PPB y PPN), la Respiración de la comunidad fitoplanctónica (R), la Biomasa fitoplanctónica (B), la productividad o eficiencia (P/B), y el metabolismo del ecosistema (P/R). Estas variables en conjunto, contribuyen a representar la diversificación, la complejidad, la estabilidad, la madurez relativa, la estructura y la organización de los sistemas (Margalef, 1963; Prigogine, 1983).

El flujo de energía por unidad de biomasa, también llamado coeficiente fotosintético o eficiencia fotosintética (P/B), es una variable útil para medir la productividad. Hipotéticamente, cualquier aumento de este cociente, se relaciona con una disminución de la diversidad. Igualmente, esta razón es aproximadamente proporcional a la entropía e inversamente proporcional a la estabilidad de los sistemas (Brown, 2004). La razón P/R se relaciona con el metabolismo de los productores primarios; valores de $P/R > 1$ corresponden a un metabolismo autótrofo y a sistemas que se comportan como un sumidero de carbono; y valores de $P/R < 1$ se asocian con un metabolismo heterótrofo y sistemas que se comportan como una fuente de CO_2 (Odum, 1969; Margalef, 1978; Duarte y Agustí, 1998; Brown, 2004).

Las tasas fotosintéticas y sus relaciones tienen un ritmo nicotemeral. Se asume que, en horas de la mañana y hasta el mediodía (que son las horas donde se presentan los valores máximos de radiación solar), se registran los valores más altos de las tasas fotosintéticas (PPB y PPN), mientras que, en horas de la tarde y la noche es de esperar que estos valores decrezcan. Este ritmo nicotemeral proporciona información acerca del estado fisiológico, nutricional y metabólico de los productores primarios (Woodland, Astrachan, y Sweeney, 1961; Teixeira y Gaeta, 1991; D'Autilia, Falcucci, Hull, y Parrella, 2004).

Método del Carbono catorce

Es más exacto que el del oxígeno, llegando su sensibilidad a ser entre 50 y 100 veces mayor que la de aquel y está en el orden de $0,1$ a $1,0 \text{ mg de C m}^{-3}\text{día}^{-1}$. Por ello, es un método óptimo para ser usado en sistemas oligotróficos, donde el método del oxígeno tiene desventajas. Requiere métodos más sofisticados y costos mayores que el método antes mencionado. Además, se puede llevar a cabo una diferenciación de los productores primarios por clase de tamaño, se puede determinar la exudación de la materia orgánica disuelta por el fitoplancton, y no requiere un factor de conversión, ya que se mide directamente la formación de Carbono orgánico. Su desventaja es el alto costo de cada experimento y el sofisticado equipo necesario, además de que no se pueden obtener valores de producción primaria bruta ni neta, sino un valor intermedio entre ambas (Strickland y Parsons, 1972; Parsons, Masayuki, y Hargrave, 1984; Pizzolon, 1990).

El método en sí consiste en la fijación *in situ* de CO_2 marcado durante la fotosíntesis. Los frascos experimentales, claros y oscuros, a los que se les agrega una cantidad determinada de bicarbonato marcado, por ejemplo, $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, son resuspendidos en el lago a la misma profundidad de la cual fueron extraídos.

Conocido el contenido total inicial del agua ($[^{12}\text{CO}_2]$) y el ^{14}C incorporado al fitoplancton durante el tiempo de incubación, puede calcularse la producción primaria conforme a la siguiente ecuación:

$$^{14}\text{C fijado} = \frac{(^{14}\text{C, claro dpm}) - (^{14}\text{C, oscuro dpm})}{\text{donde: dpm} = \text{desintegraciones por minuto}}$$

donde: dpm = desintegraciones por minuto

B.A = factor de corrección de volumen del frasco, debido a las diferencias de volumen entre uno y otro frasco

1,06 = factor de discriminación isotópica, ya que el $^{14}\text{CO}_2$ es capturado aproximadamente un 6% más lentamente que el $^{12}\text{CO}_2$

Para obtener la cantidad de radiactividad incorporada al fitoplancton, una vez transcurrido el período de incubación, la muestra se pasa a través de un filtro de membrana, generalmente de $0.45 \mu\text{m}$, con el fin de retener el fitoplancton y luego del tratamiento necesario, se mide su actividad. La producción primaria así calculada se puede convertir a miligramos de Carbono $\text{m}^{-3} \text{h}^{-1}$. Cuando se comparan diferentes lagos, es recomendable convertir la producción primaria en medidas de producción total por metro cuadrado, desde la superficie hasta el nivel de compensación, integrando el perfil por análisis en computador, por planimetría o por el método de los trapecios (González, 1988).

La producción, en términos de Eficiencia Fotosintética como la entiende Margalef (1974, 1983), se denomina *productividad* y representa una variable de entrada que se revierte como biomasa; su valor puede obtenerse a través de la razón P/B, cuyas unidades serán $\text{mgC.mgCl. a}^{-1}\text{h}^{-1}$, es decir, la cantidad de Carbono fijado a partir de X miligramos de clorofila *a* en un tiempo determinado. Esta razón, según Margalef (1974), vale generalmente 3.7 para el plancton, aunque puede tender a 5 y presentar un valor máximo teórico de 25. Como ejemplo, el valor medio encontrado en la laguna del Parque Norte ($2.92 \text{ mgC.mgCl. a}^{-1}\text{h}^{-1}$, coeficiente de variación = 54.7%) se situó cerca del valor mínimo citado por Margalef, superando el valor de 5 solo en uno de 24 muestreos efectuados. Este valor indica una baja eficiencia, debido a que, a pesar de los altos valores de biomasa, la fijación de carbono no es tan alta como cabría esperar. El valor hallado, manifiesta además que valores altos de clorofila no indican necesariamente producción alta; por ello, no debe considerarse a la biomasa como equivalente a la producción. Este valor expresa también que la contribución alóctona es baja, máxime cuando este es un sistema considerado endorreico (Ramírez y Alcaráz, 2002) (Figura. 14.18).

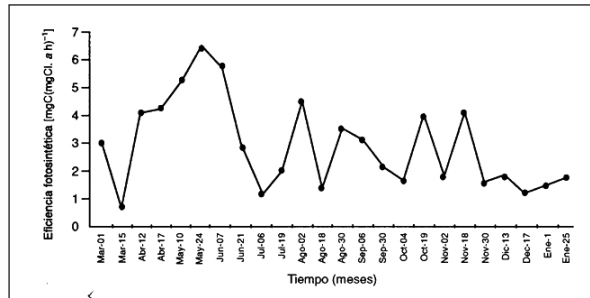


Figura 14.18. Cambios en el tiempo para para la eficiencia fortosintética = razón producción/ biomasa (P/B) en la laguna del Parque Norte, Medellín (Colombia).

Fuente: Ramírez y Alcaráz (2002).

La producción puede relacionarse con la respiración mediante la razón P/R. El resultado de esta razón indica el balance entre fotosíntesis y respiración en la comunidad fitoplanctónica; generalmente se complementa con la razón R/B (respiración/biomasa, la cual se interpreta como una medida de la renovación ecológica del sistema. Para la alguna del Parque Norte se dedujo a partir de los valores de ambas razones (P/R: media = 1.47, coeficiente de variación = 113.9%; R/B: media = 2.57 mgC.mgCl a⁻¹ h⁻¹, coeficiente de variación = 95.4%), que 1) a pesar de la alta respiración, parte de la biomasa presente no se consume, lo que implica la existencia de producción neta disponible para los demás componentes de la cadena trófica y para ser reciclada dentro del sistema; 2) la tasa de renovación de la comunidad por sí misma es baja, y 3) el sistema presenta una baja entropía interior (mostrada por los valores de la razón P/R), indicada por la dominancia del alga verde *Botryococcus braunii* durante todo el tiempo del muestreo, la cual disipa la entropía generada por la mezcla y los nutrientes (Ramírez y Alcaráz, 2002). (Figura 14.19 a y b).

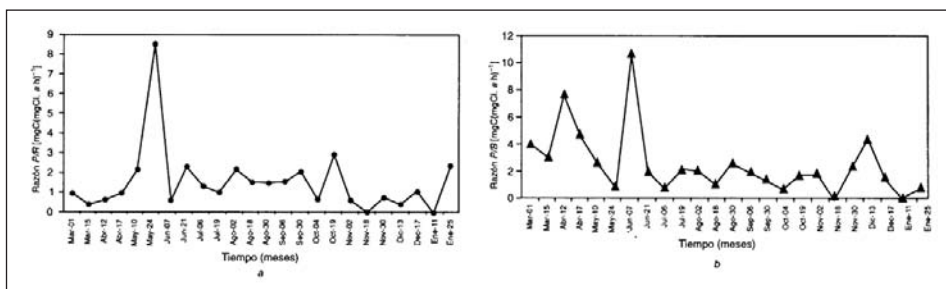


Figura 14.19. a y b. Variación temporal de los valores de la razón Producción/Respiración (P/R) y razón Respiración/Biomasa (R/B) en la laguna del Parque Norte, Medellín (Colombia).

Fuente: Ramírez y Alcaráz (2002).

Determinación de biomasa

Para la medición de la biomasa de la comunidad fitoplanctónica se usan índices que incluyen el peso seco y el peso seco libre de cenizas, el biovolumen, el carbono total y el contenido de clorofila.

Se considera que la determinación de biomasa fitoplanctónica brinda una estimación de la cantidad relativa del total de la materia viva de una especie determinada (*standing crop*). Debido a que la concentración de clorofila varía con las especies y con los factores ambientales y nutricionales, las medidas de clorofila para la determinación de biomasa son consideradas relativamente imprecisas. Algunos autores consideran que la determinación de biomasa fitoplanctónica relacionada con la unidad de superficie o volumen de un lago, es una base ciertamente adecuada para hallar la producción primaria bruta, siempre y cuando se acompañe de otros datos como intensidad de la luz y temperatura (Ramírez, 1991a). Sin embargo, estas conversiones deben ser consideradas con cautela pues, según Margalef (1983), cuando se introdujo el método de medición espectrofotométrico de la clorofila se buscaba un procedimiento rápido para medir biomasa; luego la concentración de clorofila *a* se relacionó con la producción. Pero la clorofila no guarda proporcionalidad estricta ni con la biomasa ni con la producción, pues hay varios factores que afectan la expresión final de la clorofila (como clorofila *a*, clorofila total, luz, concentración de nutrientes, etc.).

Generalmente basta con medir la clorofila *a*, por ser la más abundante e importante. Por lo general, este tipo de clorofila constituye entre el 0,5 y el 2,0% del peso seco algal. La clorofila puede ser medida in vivo fluorométricamente o en extractos de diferentes solventes (in vitro) por fluorometría o espectrofotometría.

En la laguna del Parque Norte, la variación anual de biomasa fitoplanctónica, evaluada mediante la concentración de clorofila *a*, fue baja ($CV = 36.7\%$) y su valor medio fue alto ($139.3 \text{ mgCl.}a \text{ m}^{-3}$), como corresponde a un ecosistema altamente eutrofizado; el menor registro durante el año de estudio (1999) se presentó en agosto 2 de 1999 ($58.3 \text{ mgCl.}a \text{ m}^{-3}$) y el mayor en julio 19 ($204.0 \text{ mgCl.}a \text{ m}^{-3}$) (Ramírez y Alcaráz, 2002) (Figura 14.20 a y b).

Se considera además que la determinación de biomasa fitoplanctónica brinda una estimación de la cantidad relativa del total de la materia viva de una especie determinada (*standing crop*). Debido a que la concentración de clorofila varía con las especies y con los factores ambientales y nutricionales, las medidas de clorofila para la determinación de biomasa son consideradas relativamente imprecisas. Algunos autores creen que la determinación de biomasa fitoplanctónica relacionada

con la unidad de superficie o volumen de un lago, es una base ciertamente adecuada para hallar la producción primaria bruta, siempre y cuando se acompañe de otros datos como intensidad de la luz y temperatura (Ramírez, 1991a). Sin embargo, estas conversiones deben ser consideradas con cautela pues, según Margalef (1983), cuando se introdujo el método de medición espectrofotométrico de la clorofila se buscaba un procedimiento rápido para medir biomasa; luego la concentración de clorofila *a* se relacionó con la producción. Pero la clorofila no guarda proporcionalidad estricta ni con la biomasa ni con la producción, pues hay varios factores que afectan la expresión final de la clorofila (como clorofila *a*, clorofila total, pigmentos degradados, luz, concentración de nutrientes, etc.).

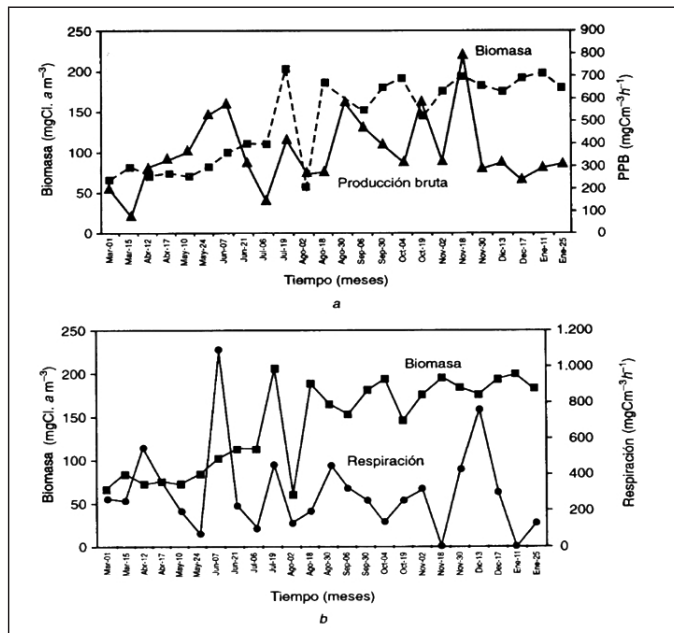


Figura 14.20 a y b. Variación temporal de la biomasa fitoplanctónica en la laguna del Parque Norte (Medellín, Colombia). a. En relación con la producción primaria; b. En relación con la respiración.

Fuente: Ramírez y Alcaráz (2002).

Generalmente basta con medir la clorofila *a*, por ser la más abundante e importante. Este tipo de clorofila constituye entre el 0,5 y el 2,0% del peso seco algal. La clorofila puede ser medida in vivo fluorométricamente o en extractos de diferentes solventes (in vitro) por fluorimetría o espectrofotometría.

La clorofila *a* como variable estimadora de biomasa es comúnmente utilizada para evaluar el estado trófico de los ambientes acuáticos ya que una de las

consecuencias de la eutrofización es el crecimiento masivo de 'algas', lo cual genera problemas ambientales como el suministro de agua potable, corrosión de equipos hidroeléctricos y dificultades en los procesos de tratamiento entre otros (Salas y Martino, 1990). El centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente (CEPIS) convocó en 1981 el análisis de las metodologías para la evaluación de la eutrofización. En este estudio se desarrolló un programa regional de metodologías óptimas para lagos cálidos tropicales debido a las diferencias con los sistemas templados y de ahí se obtuvo el sistema de clasificación de estado trófico utilizando la clorofila *a* como un método eficiente en la evaluación de sistemas en países tropicales (Hernández et al., 2011).

Para estimar la clorofila existen diferentes métodos, procedimientos y modelos matemáticos desarrollados con el objeto de minimizar los errores ocasionados por la presencia de otros pigmentos fotosintéticos y de algunos compuestos químicos en el agua (APHA, 1998; Rivera et al., 2005). La literatura reporta diferentes solventes (acetona, metanol, etanol, entre otros) y procedimientos de extracción (maceración, sonicación, calentamiento y congelamiento), además de la aplicación de ecuaciones que utilizan distintas longitudes de onda (Ramírez, 2002). Así mismo, algunas revisiones detalladas analizan los inconvenientes que ofrecen estos procedimientos en la exactitud de la cuantificación de la clorofila [Rowan, 1989]. Las ecuaciones con las que se estiman los pigmentos por diferentes métodos buscan aumentar la precisión a escala regional y local, dado el gran número de factores que afectan su cálculo. Uno de los métodos disponibles es el desarrollado por ISO código 10260, protocolo probado para el análisis de la calidad del agua desde métodos físicos, químicos y biogeoquímicos. Este método es espectrofotométrico y con respecto a los modelos de regresión la tendencia de los resultados es altamente coherente en contraste con el método fluorométrico (Rivera et al., 2005).

El método para estimar la clorofila comprende los pasos siguientes:

1. *Filtración*: se filtra un volumen conocido de agua (250-1000 ml, según su contenido de fitoplancton) con un filtro de acetato de celulosa o de fibra de vidrio, normalmente de 0,45 μm . La presión no debe exceder las 0,5 atmósferas.
2. *Extracción de la clorofila*: debe hacerse cuando el filtro está aún húmedo. Si no se puede hacer inmediatamente, se colocan los filtros en papel de aluminio, se guardan al oscuro (en un frasco) y se congelan. En dicha extracción se usan generalmente 10 ml de varios solventes (metanol, acetona, cloroformo-metanol o etanol) siendo el más usado la acetona alcalina al 90%, aunque actualmente se impone el uso del etanol caliente al 96% (Sartory y Grobbelaar, 1984). En este último caso, el filtro se deposita en el etanol, el cual se calienta a 75°C

durante cinco minutos. Una vez extraído el pigmento, se decanta el líquido en un tubo de centrífuga a una velocidad entre 2000 y 4000 rpm durante 10 ó 15 min. Con una pipeta se extrae cuidadosamente el sobrenadante y se pasa a una cubeta de espectrofotómetro, la cual normalmente es de un centímetro de paso de luz, que –aunque no es la mejor– es la más común.

3. *Medición espectrofotométrica*: consiste en leer el extracto de clorofila en la cubeta a las longitudes de onda propuestas por la ecuación escogida. Normalmente estas longitudes de onda corresponden a los máximos de absorción para los diferentes pigmentos, siendo los más comunes 665 y 663 nm. Hay que proceder, además, a una lectura a 750 nm para determinar la turbidez y color residuales y sustraer el valor obtenido de cada uno de los otros valores. Como blanco se utiliza el mismo solvente empleado en la extracción. Luego de la primera lectura, se acidifica el extracto con una o dos gotas de ácido clorhídrico u oxálico 1 o 4N, se mezcla y se vuelve a leer tomando un segundo espectro de absorción. Esta acidificación tiene como objetivos 1) eliminar la interferencia de los feopigmentos y 2) expresar por separado los resultados en términos de clorofila *a* activa y feopigmentos. Sin embargo, puede trabajarse sin acidificar el extracto y expresar el resultado solo como pigmentos totales.
4. *Cálculo de la concentración de clorofila*: se hace con base en la fórmula escogida. El resultado se expresa en $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ o $\mu\text{g}\cdot\text{m}^3$.

Las ecuaciones más utilizadas para el cálculo son las siguientes (González, 1988; Ramírez, 1991a)

- a) Parsons y Strickland (1963):
Clorofila *a*: $[11,6(A_{665}) - 0,14(A_{630}) - 1,31(A_{645})] v/VZ$
- b) Talling y Driver (1963):
Clorofila *a*: $11,9(A_{665}) v/VZ$.
- c) SCOR/UNESCO (1966):
Clorofila *a*: $11,64(A_{663}) - 2,16(A_{645}) + 0,10(A_{630}) v/VZ$.
- d) Lorenzen (1967)
Clorofila *a*: $26,73(A_{665o} - A_{665a}) v/VZ$.
Feopigmentos: $[26,73 \{1,7(A_{665a} - A_{665o})\}] v/VZ$.
- e) Wetzel y Likens (1979):
Clorofila *a* = $11,3 (A_{663o} - A_{663a}) v/VZ$.
Feofitinas = $17,86 (A_{663o} - [2.43 (A_{663o} - A_{663a})]) v/VZ$.

Para todas las anteriores ecuaciones:

$$A_{663o} = (A_{663o} - A_{750o}) \text{ sin acidificar el extracto.}$$

$$A_{663a} = (A_{663a} - A_{750a}) \text{ después de acidificar el extracto.}$$

$$A_{665o} = (A_{665o} - A_{750o}) \text{ sin acidificar el extracto.}$$

$$A_{665a} = (A_{665a} - A_{750a}) \text{ después de acidificar el extracto.}$$

v = volumen del extracto (en ml).

V = volumen del agua filtrada (en ml).

Z = longitud del paso de la luz a través de la cubeta (en cm).

Todas las ecuaciones anteriores fueron obtenidas usando como solvente extractor acetona; por lo tanto, no son válidas para otros solventes, pues los coeficientes varían en concordancia con el solvente usado. Además, por la misma consideración, tampoco es posible mezclar solventes ni comparar resultados provenientes de tratamientos con solventes diferentes. Lo importante para tener consistencia en los resultados, es aplicar siempre la misma ecuación y el mismo solvente para un mismo tipo de trabajo o para comparar entre varios de ellos.

Para el análisis de la clorofila también se utiliza el protocolo de extracción B, el cual contempla la utilización de un filtro de fibra de vidrio de 0,45 μm que debe ser congelado (4°C) y protegido de la luz después de la filtración de la muestra en campo. La refrigeración no debe sobrepasar tres días para la extracción en laboratorio. Para la extracción se utiliza como solvente al etanol al 90% (10 ml) calentado a 75 °C durante 5 minutos, y posterior disminución de la temperatura hasta la del ambiente. Luego, se centrifuga a 3000 rpm con el fin de obtener un sobrenadante claro. Finalmente, durante la etapa de medición de absorbancias a 665 y 750 nm sin acidificar y acidificadas con HCl (3M). Se recomienda que la preparación del blanco debe cumplir todos los pasos de la preparación de las muestras problema. La lectura de las mismas después de agregar el HCl verifica la relación ácida 1,7 como es recomendado por el protocolo.

Sartory y Grobbelaar (1984) propusieron usar etanol caliente como solvente extractor y propusieron la siguiente ecuación:

$$\text{Clorofila } a = 29.14(A_{665o} - A_{665a}) v/VZ.$$

$$\text{Fenopigmentos} = 29.14[1.7(A_{665o} - A_{665a}) v]/VZ.$$

Actualmente, la ecología del fitoplancton tradicionalmente incorpora a la parte taxonómica los análisis de clorofilas (a , b y c). Sin embargo, hoy se considera que este enfoque debe ser complementado con análisis de carotenoides. Para una mejor resolución debe usarse epifluorescencia y microscopía electrónica (Lewitus et al., 2005). Este complemento permite obtener un mayor espectro de pigmentos,

considerados como caracteres estratégicos de respuesta del fitoplancton frente a la variación del clima óptico del cuerpo de agua.

Los pigmentos participan en la función fisiológica más importante de un productor primario, la fotosíntesis, base de la vida en la biosfera. Los principales pigmentos de absorción de radiación fotosintéticamente activa incluyen la participación de clorofilas, carotenoides y ficobilinas. De los factores que limitan la producción primaria, en los ecosistemas acuáticos la luz es el más variable. Dependiendo de la profundidad, la transparencia del agua, la turbidez, el color y la intensidad lumínica incidente, entre otros factores, la calidad del espectro que penetra al sistema acuático varía en proporción a las propiedades ópticas del agua. Otros factores como la duración del fotoperiodo, la radiación cercana al medio día, la nubosidad, el cambio de estaciones en el año, la cantidad de sólidos aportados por los afluentes y el patrón de mezcla influyen localmente el régimen lumínico del ambiente acuático (Kirk, 1994).

Sucesión en el fitoplancton

Uno de los conceptos más antiguos y fundamentales en ecología, es el de sucesión ecológica que fue desarrollada para comunidades vegetales terrestres y acuáticas. Tiene su origen a finales del siglo XIX, aunque todavía no se tiene claro quien fue el primero que uso o propuso este término, pero fue Clements (1916) quien estableció una de las primeras definiciones (García-Bedoya et al., 2014).

No obstante, los inconvenientes que representa la aplicación de la teoría sucesional terrestre al desarrollo de las comunidades planctónicas, existen muchos intentos que han llevado a una reconstrucción relativamente exitosa de este proceso en el agua. Margalef (1963), Odum (1969) y otros autores, han tratado de generar principios teóricos generales que puedan predecir paso a paso este fenómeno a nivel espacial y temporal. Pero a la fecha, no ha sido posible formular estos principios, ya que las comunidades tienen puntos de partida diversos y trayectorias sucesionales diferenciadas, haciéndolos impredecibles después del evento catastrófico (Walker, 2005), por lo que algunos de los principios propuestos no son aplicables en ambientes terrestres o acuáticos. Sin embargo, si se han visto algunos patrones y etapas estacionarias características en las cuales se estructura una comunidad vegetal a lo largo de la sucesión. Por ejemplo, es de esperar que la biomasa y la producción incrementen a lo largo de la sucesión, pero con tasas diferentes, lo que supone una disminución del cociente entre producción primaria bruta y biomasa (PPB/B), una mayor riqueza, estratificación y complejidad de especies y niveles tróficos más altos (incremento de las cadenas tróficas) (Margalef, 1968; Odum, 1969; Walker, 2005). No sobra resaltar que este proceso que ocupa en la tierra

cientos de años, en el agua ocurre cientos de veces en un año, lo que posibilita realizar observaciones y experimentos significativos que permiten reconstruir el proceso muchas veces.

Dado que existen diferencias entre las especies fitoplanctónicas en cuanto a sus requerimientos para crecer y sobrevivir, una especie puede llegar a ser dominante debido a que: 1) el sistema tiene inóculos suficientes de este organismo; 2) compete mejor que las demás por los recursos que el ambiente posee lo que permite incrementar su abundancia y 3) el inóculo inicial es lo suficientemente abundante y le permite ganar una ventaja temporal sobre otras especies competidoras.

A pesar de que existen descripciones para la alternancia en la dominancia de especies y que este fenómeno se conoce como sucesión estacional, no existe una explicación que llene todas las expectativas. Una definición aceptada describe la sucesión como los cambios en la abundancia relativa de las especies, es decir, el cambio gradual mediante el cual una población sucede a otra. Es, por tanto, un proceso episódico de desarrollo ordenado de la comunidad que muestra cambios en la estructura de la misma a través del tiempo, una orientación razonable y predecible y un resultado de la modificación del medio físico por la comunidad (Odum, 1972; Lewis, 1978). Würtz y Annala (2010), la definen como el proceso mediante el cual las especies se acumulan sucesivamente y eventualmente también se reemplazan unas a otras cuando el ecosistema en su totalidad está evolucionando hacia un estado de clímax.

Ya que durante el proceso sucesional, se presentan una serie de interacciones o intercambios de materia y energía impulsados por el flujo de energía del entorno al ecosistema, Würtz y Annala (2010) consideran que las etapas sucesionales se ajustan a la segunda ley de la termodinámica. Por tanto, se debe entender a la sucesión ecológica como un proceso físico en la dirección de disminuir la tasa de disipación de energía (Margalef, 1980).

En síntesis, este concepto: 1) trata de explicar el desarrollo de cualquier comunidad después de un evento catastrófico, 2) es un proceso que presenta una tasa de cambio que es fácil de medir, y 3) tiene una dirección que no es tan fácil de determinar.

Se admite que la comunidad controla el proceso sucesional, pero es el medio físico el que maneja el tipo, la velocidad y los límites del mismo. Esta concepción presenta a la sucesión como respuesta a los cambios en la luz, los nutrientes, y las pérdidas por herbivoría, lavado hidráulico, sedimentación y muerte fisiológica a que se ve sometida la comunidad fitoplanctónica. La considera además un proceso de carácter autogénico (Margalef, 1969; 1983; Reynolds, 1997).

Odum (1972) y Margalef (1978, 1983) consideran dos tipos: sucesión primaria, la cual comienza en sustratos totalmente nuevos, y sucesión secundaria que empieza en un sistema existente o parcialmente perturbado. Ambas terminan en un ecosistema estabilizado y presentan fases pionera y de clímax. En los estados pioneros prima la sucesión autogénica, debido a las alternancias en la dominancia de las diferentes especies; las especies de tamaño pequeño, estrategias C caracterizan los estados iniciales y, paulatinamente, son sustituidas por especies de mayor tamaño y más resistentes a disturbios de diferente índole (estrategas S y R). Esos disturbios de carácter alogénico son los que ocasionan cambios en el ambiente, independientemente de la biota establecida y a los que la comunidad debe hacer frente. La perturbación momentánea o temporal puede causar lo que Reynolds (1983a) denomina una reversión, mientras que una perturbación de carácter prolongado puede ocasionar una sustitución. El concepto de sucesión está pues muy ligado al de perturbación.

Un disturbio o perturbación, es en términos generales un cambio en la estructura mínima de un sistema causada por un factor de fuerza reconocible por la respuesta de la comunidad. En 1978, Connell planteó la hipótesis de la perturbación intermedia: el mantenimiento de la diversidad se debe a la intervención de factores que retardan el progreso hacia una condición de estabilidad. De ahí su influencia en la sucesión. La ausencia de perturbación disminuye la diversidad e incrementa las posibilidades de que opere el principio de exclusión competitiva; los disturbios frecuentes e intensos también disminuyen la diversidad, pues tan solo unas pocas especies (las pioneras), estarán adaptadas; y los disturbios de frecuencia e intensidad intermedia aumentan la diversidad (Figura 14.21).

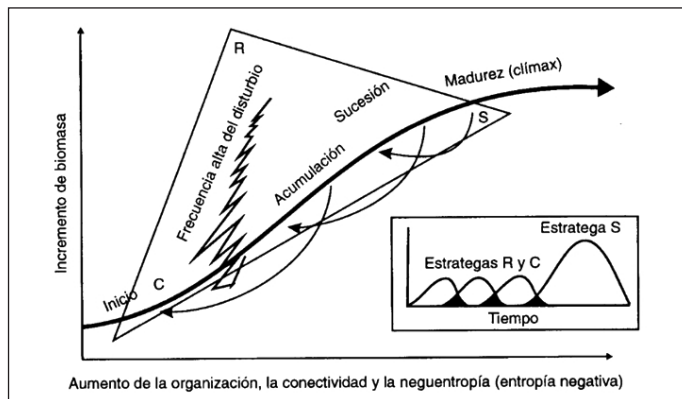


Figura 14.21. Tendencia general de los acontecimientos ocurridos durante la sucesión del fitoplancton en lagos.

Fuente: Reynolds (1997).

Si la perturbación es prolongada e intensa, la comunidad entrará en un estado primitivo de la sucesión, pues constantemente estará siendo ‘borrado’ el avance logrado; por lo tanto, la respuesta de la comunidad se medirá en términos de sustitución y se presentará poca organización, alta productividad y explotación del recurso. Si la perturbación es corta y leve, se presentará un estado avanzado de la sucesión y habrá alta eficiencia, complejidad estructural y conservación del recurso. El devenir de la comunidad y las diferentes etapas que recorre durante el proceso sucesional, así como la alternancia entre los distintos tipos de estrategias, se ilustran en la figura 14.21.

Se dice que una comunidad fitoplanctónica está en estado estable cuando una, dos o tres especies contribuyen con más del 80% de la biomasa total, coexisten por un tiempo suficiente (mayor de 2 semanas), y durante ese tiempo no hay cambios significativos en la biomasa total de la comunidad (Padisak et al., 1993). Esta es una definición acotada en términos de la estructura del ensamble y de la biomasa disponible para la fotosíntesis (*standing crop*). Implica que el ensamble en este estado estable, en el sentido microbiológico, pueda existir únicamente si los factores de crecimiento y los de pérdida están balanceados independientemente del tiempo.

En el fitoplancton es de esperar que en las primeras etapas de la sucesión, después de un evento turbulento que rompa la estabilidad del sistema, la colonización del nuevo ambiente inicie con especies oportunistas o pioneras, de tamaño pequeño, muy básicas en su estructura y función correspondientes a estrategias *C* y que gasten la mayor parte de su energía en reproducirse, por lo que se cree que en estas etapas ha de presentarse una mayor eficiencia fotosintética (PPB/B mayor), mayores tasas metabólicas (PPB/R > 1) y una mayor disipación de la energía. A su vez, también a de hallarse una menor diversidad, cadenas tróficas cortas, y organismos poco eficientes en transformar la energía libre en biomasa, por lo tanto, se encontrará poca biomasa acumulada. Cuando la sucesión continúa avanzando, el ambiente se vuelve más estable, aumentando su propia organización interna sobre la base de una continua y menor disipación de energía, gracias a la dominancia de especies de mayor tamaño, más resistentes a los disturbios y que se ajusta a los estrategias *R* y *S*. En estas etapas avanzadas, el cociente PPB/B disminuye con relación a las etapas tempranas, y el metabolismo se hace menor (PPB/R < 1), ya que estas especies se convierten en “*estructuras disipativas*” que tienen una mayor capacidad de transformar la energía que entra en biomasa e invierten su energía en mantenerse. Igualmente, la diversidad se hace mayor y las cadenas tróficas se tornan más largas (mayor jerarquización), aumentando las interacciones e intercambio de materia y energía (Margalef, 1968; Odum, 1969; Prigogine, 1983;

Würtz y Annala, 2010). Este proceso de auto-organización se detiene, y vuelve a reiniciarse cuando las fluctuaciones son impredecibles o inevitables, esto es, cuando se genere un disturbio de alta frecuencia e intensidad que el sistema no sea capaz de asimilar (Margalef, 1993). Paradójicamente, cuanto más complejo sea el ecosistema o intrincadamente más conectado esté, más energía necesita para mantener todas sus conexiones y será más vulnerable es a las fluctuaciones internas y/o perturbaciones externas (Ferguson, 1985).

El ensamble de perifiton

*¹John Jairo Ramírez-Restrepo, ²Yimmy Montoya-Moreno
y ³Gabriel Roldán-Pérez*

Wetzel (1975) se refiere a la terminología asociada con bacterias y algas adheridas a un sustrato de diferentes formas como confusa y con un número de términos asociados muchos de los cuales son innecesarios. Por ello, se considera que es necesario comenzar este capítulo esclareciendo algunos términos relacionados al perifiton.

En general, puede considerarse que las comunidades algales presentes en el agua dulce pertenecen al fitoplancton y al fitobentos. Esta última comunidad es un término colectivo que incluye a todas las asociaciones algales que no flotan libremente en el agua, es decir, aquellas que están fijas a un sustrato natural o artificial, o que se movilizan sobre el mismo. Está conformado por varias asociaciones algales: 1) el epifiton que crece principalmente sobre plantas macroscópicas, 2) el epizoon, creciendo sobre la superficie de animales, 3) el epilíton, que crece sobre superficies rocosas, 4) el metaperifiton, que agrupa algas que no están adheridas al sustrato, las cuales provienen de poblaciones fitoplanctónicas, epifíticas, epilíticas, epipélicas o epizoicas que se han desprendido de sus respectivos sustratos, y 5) el epipelon, conformado por especies móviles asociadas al sedimento. Dentro de esta última asociación se encontraría el epipsamon, que crece y se moviliza entre los granos de arena que componen los sedimentos (Round, 1965; Wetzel, 1975). La aplicación de estos términos a investigaciones rutinarias de campo no implica ningún problema, pues su definición es bastante clara.

A pesar de su relación cercana con los términos anteriores, para el perifiton no se tiene una definición concreta y en general se tiene la tendencia a considerar

1 Universidad de Antioquia, johnra77@gmail.com

2 Investigador Asociado Grupo de Investigación GEOLIMNA, yimmymontoya3@gmail.com

3 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, grolدان@une.net.co

dentro de él solo a las algas. Etimológicamente el término proviene del prefijo *peri* (alrededor de) y *fiton* (vegetal, planta) refiriéndose entonces a una comunidad que crece alrededor de una planta, sin importar el tamaño de la misma, y muchas veces a su estado de conservación. A pesar de lo limitante de esta significación, Rohl (1939) la entiende como una comunidad que comprende organismos sésiles sobre y alrededor de todo tipo de sustratos. Quizás la palabra alemana “*aufwuchs*” que traduce “crecer sobre”, hubiese sido etimológicamente la más adecuada, pero a falta de un término equivalente en otros idiomas su uso no caló en el lenguaje científico. Otras definiciones para perifiton son las de Ringuelet (1962) que considera que se trata de un conjunto de organismos microscópicos, sueltos o adheridos, localizados sobre superficies libres de vegetales u objetos inanimados sumergidos, formando una cubierta o nata continua o discontinua. Round (1964) indica que perifiton es un término colectivo que no esclarece el hecho de que floras separadas y bien definidas puedan encontrarse sobre sustratos colocados o presentes bajo la superficie del agua; aboga por su definición en función de la clase de sustrato al cual se fija (epifiton, epilíton, etc.). Esta observación cobra fuerza si se considera que a portaobjetos sumergidos se adhieren organismos de hábito claramente planctónico, como por ejemplo *Peridinium*. Whitton (1975), intentando esclarecer un poco más la definición, considera que el perifiton corresponde a todos los tipos de algas creciendo sobre superficies, sea epilíticas o epifíticas, adheridas firme o débilmente. Esta definición implica que organismos que se adhieren temporalmente o accidentalmente al sustrato, como los dinoflagelados, deberían ser considerados como perifíticos. Para resaltar lo inconveniente de la definición, vale la pena considerar que cualquier tipo de sustrato puede permitir la fijación de cualquiera de las asociaciones consideradas por Round (1965) y Wetzel (1975), al igual que de algas y otros organismos planctónicos, pues constituyen trampas y nichos vacíos que facilitan la colonización secundaria. Esta posibilidad está avalada por el concepto de plenitud de las teorías ecológicas de equilibrio.

Aunque se ha concedido amplio énfasis al componente algal de la comunidad perifítica, el término como tal hace referencia tanto a los animales como a los vegetales que viven adheridos a tallos y hojas de plantas acuáticas enraizadas o que se adhieren a otras superficies (Odum, 1983). Debido a lo anterior, autores como Foerster y Schlichting (1965) separan los componentes vegetales, algal y animal denominándolos respectivamente ficoperifiton y zooperifiton.

Wetzel (1983) acota para el perifiton una de las definiciones más usadas: “una comunidad compleja de microorganismos vivos o muertos (algas, bacterias, hongos, animales, detritos orgánicos e inorgánicos) fijados a un sustrato orgánico o inorgánico”. La definición es clara en cuanto a que excluye al bentos; sin embargo,

en ella no queda muy claro lo del metafiton ni lo del tiempo de colonización. Esta última comunidad es similar al pseudoperifiton, al ticoplancton y al pseudoplancton y es necesario resaltar que a ella pertenecen todas las algas que no están claramente asociadas a un sustrato ni son libre-flotantes. Debido a lo anterior, muchos autores se inclinan por términos más amplios como el de comunidades o grupos de algas adheridas (*attached algal communities* o *attached algal assemblages*); y el de biopelículas o *biofilms*.

Un término alternativo de cuño más amplio es el de *biofilm*, biopelícula, biopiel, o película microbiana, acotado por Marshall (1984), quien lo designa como el agregado de microorganismos (bacterias, hongos, algas, protozoos y microcrustáceos) y productos extracelulares asociados a un sustrato cualquiera, bien sea rocas, plásticos u otros tipos. Es entonces el resultado de la colonización, crecimiento y metabolismo celular microbiano organizado sobre superficies no vivas o sobre tejidos (por ejemplo, en el caso de la placa dental). Dadas las características del perifiton, algunos consideran que *biofilm* es un término más entendible que el de perifiton y podría ser su sinónimo. A pesar de ello, otros opinan que el vocablo perifiton se reserve para el complejo organismo constituido por bacterias, hongos, algas y protozoos que crece asociado a las plantas acuáticas embebido en una matriz polisacárida (Lock et al. 1984). La comunidad presente en la biopelícula es una taxocenosis integrada por organismos que se desarrollan en escalas espaciales y temporales diferentes. Con relación a la primera, la comunidad se desarrolla frente a una escala que puede ser considerada micro con relación a la escala macro en que se desenvuelve el sustrato que coloniza. Si éste es de carácter inorgánico e inactivo (por ejemplo, láminas de vidrio), cuya función es suplementar un medio de soporte y adhesión, no es considerado una variable; por tanto, las variables y perturbaciones ambientales serán los atributos fundamentales que posiblemente ayuden a explicar los patrones presentes en la escala micro (Salazar, 1998).

La formación de la biopelícula se lleva a cabo básicamente en tres fases (Gamboa et al., 2003):

1. Colonización: empieza con el reconocimiento de la superficie, el cual se da por la participación de fuerzas químicas que estabilizan la adhesión a nivel molecular. Hasta este momento la adherencia es reversible y se hace irreversible cuando ocurren interacciones selectivas entre las adhesinas (proteínas de adhesión de los microorganismos) y vesículas bacterianas con los receptores específicos en el tejido o en la superficie inerte.
2. Agrupamiento, crecimiento y formación de la matriz extracelular: posterior a la colonización, los organismos se agrupan, se multiplican y forman una

matriz extracelular protectora. Esta matriz está conformada fundamentalmente por materiales microbianos extracelulares, limo, y proteínas del líquido en el que se encuentra inmerso (por ejemplo, las provenientes del carbono orgánico disuelto).

3. Crecimiento de la matriz: el aumento de tamaño de la mismatriz se da al atrapar otros organismos, con lo cual asegura un ambiente rico en nutrientes para permitir la multiplicación y sobrevivencia de los que en ella sobreviven. Además, en esta etapa, el intercambio de señales entre los microorganismos favorece la multiplicación y formación de microcolonias y capas.
4. Podría agregarse una cuarta etapa relacionada con la conformación de redes de interacción como el pastoreo por parte de macroinvertebrados, algunos peces y otros organismos.

Aunque en la presente obra se designan como pertenecientes al perifiton todas aquellas comunidades adheridas a sustratos vegetales, rocas o cualquier tipo de material natural o artificial sumergido, se considera que la propuesta de Round (1965) es lógica y aceptable; es decir, en aras de la precisión, debe definirse la comunidad de acuerdo al sustrato al cual pertenece (epifiton, por ejemplo) y establecer claramente si se estudia el ficoperifiton o el zooperifiton de dicha comunidad.

El perifiton como un componente de los ecosistemas acuáticos

Varios autores que han trabajado con comunidades perifíticas han encontrado que estas desempeñan un papel fundamental en la dinámica de los ecosistemas acuáticos (Chye-Ho, 1979; Wetzel, 1979; 1983; Watanabe, 1985; Moreira da Silva, 1979; Moreno, 1989). Dentro de estos se destacan: a) la producción de metabolitos orgánicos para diversos organismos en la cadena alimenticia; en este sentido contribuyen con cerca del 70 u 80% de la productividad total; b) la alta tasa de reciclaje de nutrientes, dado que en él muchos organismos encuentran abrigo y otros alimentos, como lo hacen numerosos peces; c) el perifiton se ha utilizado como indicador de calidad del agua, y d) el atrapamiento de CO₂ y la producción de oxígeno.

La composición del perifiton en un momento y ambiente dados depende del tipo de sustrato, de su rugosidad y del estado trófico del agua. Las algas crecen pegadas a todo tipo de sustrato, observándose a veces como manchas verdes o parduscas sobre rocas, troncos y objetos artificiales sumergidos en el agua. A veces, cierto tipo de algas filamentosas forman masas flotantes que se extienden como cabelleras en el agua o formando verdaderas marañas entre la vegetación acuática sumergida y flotante (Figura 15.1).



Figura 15.1. Perifiton adherido a sustratos rocosos en una corriente.
Foto: G. Roldán

En una de las investigaciones pioneras en Colombia sobre este ensamble, Moreno (1989), trabajando con sustratos artificiales en tres embalses del oriente antioqueño encontró 105 taxones de perifiton, de los cuales 95 eran algas y los demás eran protozoos, rotíferos y algunas larvas de insectos (Figura 15.2).

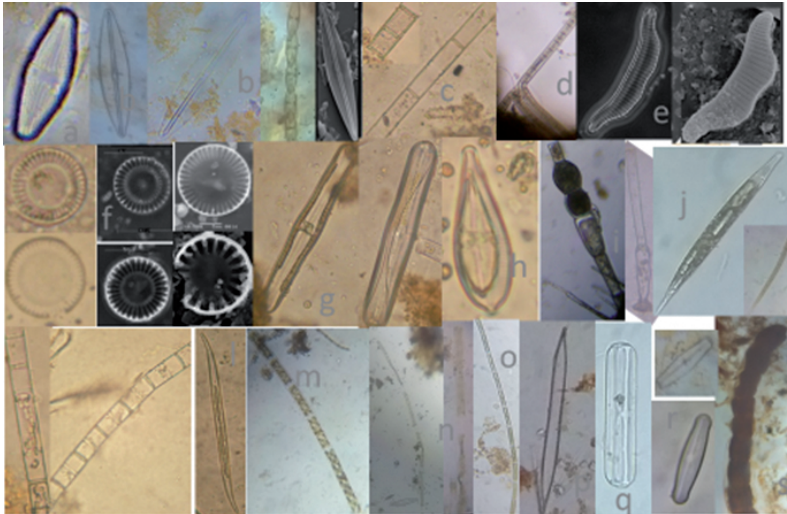


Figura 15.2. Algunos de los organismos mas comunes del perifiton.

a) *Luticola mutica*, b) *Frustulla rhomboides* (imagen microscopio electrónico de barrido-MEB-), c) *Aulacoseira granulata*, d) *Scytonema sp.*, e) *Eunotia camelus* MO y MEB, f) *Cyclotella meneghiniana*, g) *Pinularia sp.*, h) *Gomphonema parvulum*, i) *Oedogonium sp.*, j) *Euglena sp.*, k) *Melosira varians*, l) *Stenopterobia curvula*, m) *Spirogyra sp.*, n) *Mougeotia sp.*, o) *Ulothrix sp.*, p) *Synedra goutaröi*, q) *Seliaphora americana*, r) *Seliaphora pupula*, Chironomidae sp.

Fuente: Fotos Yimmy Montoya-Moreno

Se considera que el perifiton constituye la base alimenticia de muchas especies acuáticas, en especial de algunos peces de importancia económica; por ejemplo, el “bocachico” (*Prochilodus reticulatus magdalenae*) raspa las superficies de las plantas que crecen en las ciénagas, en tanto que el “coroncoro” (*Pseudoancistrus*, *Ancistrus* o *Laciancistrus*) raspa los sustratos rocosos (Moreno, 1989). Estos sustratos son ricos en proteínas, vitaminas y minerales, por lo que su implementación en sustratos artificiales en medios carentes de sustratos naturales, como los embalses, podría incrementar su producción piscícola. Además, el perifiton es la base alimenticia para varios grupos de insectos (*Blephariceridae*, *Ephemeroptera*) y algunas larvas de batracios.

Factores que controlan el desarrollo del perifiton

El desarrollo de las microcomunidades perifíticas es función de los factores que regulan el crecimiento de sus componentes individuales. Dentro de esta compleja macrocomunidad, sus varios componentes (bacterias, levaduras, hongos, protozoos, diatomeas, otros grupos algales diferentes de las diatomeas, y los pequeños invertebrados), son regulados por factores de crecimiento que no tienen igual significado para todos. Los factores usualmente considerados como limitantes, esenciales, o importantes para el desarrollo del perifiton, incluyen el tipo de agua (léntico o lótico), la disponibilidad de luz, la incidencia solar, la transparencia, y la turbidez; el tipo de sustrato (condición del mismo, localización, profundidad, tipo, y disponibilidad); los movimientos del agua, corrientes y velocidad; pH, alcalinidad, y dureza; nutrientes (nitrógeno, fósforo, sílice y carbono); y otros materiales disueltos (por ejemplo, calcio y sulfuro); metales y metales trazas (hierro, cobre, cromo, boro, vanadio y selenio); y otras variables fundamentales como temperatura, salinidad, oxígeno y CO₂ (Hutchinson, 1975; Wetzel, 2000). A continuación, se describen las influencias de las variables más comunes.

Temperatura: es un factor fundamental para el desarrollo de la mayoría de los organismos. Temperaturas cercanas al punto de congelación son tan limitantes para la vida en el agua como también lo son las aguas termales, algunas de las cuales pueden tener 45°C o más grados de temperatura. En las zonas templadas, este factor crea ciclos muy marcados de productividad, siendo mayores durante la primavera, el verano y el otoño, pero muy bajos en el invierno. Durante esta época, las horas de sol son menores y las temperaturas por debajo de los 0°C disminuyen al mínimo la actividad metabólica de los organismos. En el trópico los rangos de temperatura del agua están por encima de los valores limitantes para

el crecimiento, excepto en las zonas más elevadas de las cordilleras en las que el frío recrea condiciones similares a las presentes en sistemas de zonas templadas, o en las planicies inundables de los ríos de baja altitud (Amazonas, costa Pacífica y Atlántica), en donde la alta temperatura predominante durante todo el año y puede llegar a limitar la producción primaria del perifiton.

Gessner (1955), quien trabajó por varios años en el trópico americano, encontró *Hildebrandia* a 2 000 m de altura en las cabeceras del río Orinoco; pero a 3 600 m no fue encontrada, como tampoco a bajas alturas tropicales donde la temperatura excede los 25°C. Como se mencionó en el párrafo anterior, en el trópico, la temperatura no es un factor limitante para la gran mayoría de las especies, a no ser que se trate de aguas termales, de lagos en las partes muy altas de las montañas, donde la temperatura permanece cerca al punto de congelación, o a procesos de contaminación térmica por el vertimiento de aguas de calderas.

Luz: la mayoría de las especies de algas están adaptadas a vivir a una buena intensidad de luz. En zonas templadas, durante el invierno, su desarrollo es mínimo, ya que los lagos se sellan con una capa de hielo, impidiendo el paso de los rayos solares. En el trópico, donde se dispone de más o menos la misma cantidad de luz a lo largo de todo el año (doce horas en promedio), este factor solo podrá ser limitante en las zonas profundas de lagos y embalses, donde no llega la luz, y en orillas de lagos y ríos muy sombreados. En las ciénagas los procesos hidrológicos (aguas bajas-transición-aguas altas) están asociados a cambios en el porcentaje de agua iluminado, lo que se asocia a un incremento en los procesos de colonización y producción (Montoya-Moreno y Aguirre, 2013).

En los embalses tropicales, donde por lo regular la turbiedad es muy alta y, por lo tanto, la visibilidad es baja (2,0 a 4,0 m en promedio), la productividad perifítica se concentrará básicamente en estos primeros metros. Solo algunas pocas especies como *Hildebrandia* pueden encontrarse a considerables profundidades. No obstante, las diatomeas en general parecen no ser afectadas por las variaciones de luz; en cambio, las clorofíceas sí requieren de una buena cantidad de luz para su desarrollo. Esto se explica porque los cloroplastos son capaces de utilizar mejor la longitud de onda roja, mientras que los pigmentos pardos o rojos utilizan mejor la longitud de onda verde; por lo tanto, a mayor profundidad solo podrán vivir mejor adaptadas las algas rojas y pardas. Las algas verdeazules también pueden sobrevivir en zonas profundas gracias a un incremento de ficoeritrina.

Estudios a lo largo de diferentes ríos han demostrado cambios en la estructura de las comunidades de perifiton a medida que se pasa de zonas soleadas a zonas de sombra, provocada principalmente por la vegetación. Otro aspecto relevante, es

el tipo de cobertura vegetal, ya que se han encontrado cambios en la estructura del ensamble perifítico en función del tipo de vegetación dominante en los cauces de los ríos y/o al uso del suelo.

Nutrientes: los fosfatos, los nitratos y el sílice son, sin duda, factores limitantes para el desarrollo de las algas. Es bien conocido el hecho de que ciertas algas, principalmente las clorofíceas, se desarrollan muy bien en zonas cercanas a descargas de aguas negras en ríos, lagos y lagunas. También en estas zonas se desarrollan bien las cianoprocariotas. Es común observar a lo largo de ríos y corrientes masas de algas verdes que se desarrollan sobre vegetación, rocas y troncos caídos, lo que indicaría un índice de contaminación orgánica provocada por descargas de aguas negras o por nutrientes provenientes de campos de cultivo o zonas en vía de erosión.

El perifiton ha sido establecido como un buen indicador de la calidad ecológica del agua debido a la sensibilidad de los organismos que lo componen a los cambios del sistema, y por reaccionar prontamente a las presiones ambientales, lo que permite determinar el estado trófico del agua y dilucidar las posibles causas de este estado (Pinilla, 1998). Los cambios en la biomasa del perifiton han sido utilizados como estimadores indirectos de producción (Power et al., 1985). Una forma de estimar la biomasa de esta comunidad algal es a través del Peso Seco (PS) o del Peso Seco Libre de Cenizas (PSLC); este último, estima la materia orgánica presente en la muestra incluyendo organismos autótrofos y heterótrofos, tanto vivos como muertos e incluso restos de hojas terrestres. Otra forma de estimar dicha biomasa es a partir de la clorofila a, la cual solo hace referencia a los organismos autótrofos (fotosintéticamente activos).

Algunos autores han planteado una forma simple de analizar la respuesta de la biomasa del perifiton a la perturbación considerando que: 1) si la fuente es rica en nutrientes se podría esperar un aumento de la biomasa algal (Stockner y Shortreed, 1978; Freeman, 1986; Wharfe et al, 1984), y 2) si la fuente es rica en sustancias orgánicas, se esperaría un incremento en biomasa fúngica y/o bacteriana. Estos cambios pueden ser estimados mediante el uso del Índice Autotrófico (IA), una razón adimensional calculada como la relación entre el peso seco libre de cenizas en mg.cm^{-2} y la concentración de clorofila a en las mismas unidades. Este *último componente* permite evaluar la proporción algal presente en la biomasa total del perifiton, ya que compara la proporción autotrófica con la masa heterotrófica representada por bacterias, hongos, protozoarios, pequeños animales y restos orgánicos depositados en y en proceso de degradación (Bicudo, 1990). Según Weber (1973) hallar valores de IA superiores a 100 pueden considerarse indicación

de contaminación orgánica. Empero, la Apha et al. (2005) indica que valores del IA entre 50 y 200 implican procesos balanceados de producción y respiración, mientras que superiores a 200 indicarían el aumento en la proporción de organismos heterótrofos no clorofílicos y detritus orgánico lo que puede corresponder a una mala calidad del agua. Collins y Weber (1978) aseguran que valores mayores de 400 indican condiciones de contaminación orgánica. Finalmente, Watson y Gestring (1996), coinciden con Biggs (1996) en que valores de IA alrededor de 250 son más típicos de corrientes enriquecidas con nutrientes inorgánicos, propensos a tener problemas de eutrofización existentes o potenciales. En conclusión, el IA indica si la composición de la comunidad es autotrófica o heterotrófica, o si se presenta un equilibrio estable entre ambas (Lowe y Pan 1996; Pizarro y Alemmani, 2005). Según APHA et al. (2005), el IA, además de determinar el estado trófico del sistema, es útil para caracterizar las etapas de colonización perifítica sobre sustratos.

A nivel nacional, se registran pocos trabajos que apliquen el IA; entre estos figuran los de Castillo en el 2006 en los lagos Yahuaraca y Tarapoto (Amazonas-Colombia), y Palacio (2015) en tres ecosistemas lóticos del oriente antioqueño.

Montoya y Aguirre (2013) hacen un análisis del estado del arte del conocimiento sobre perifiton en Colombia. “En general, se encontró que las diatomeas predominan en el ensamble algal perifítico tanto en los ambientes loticos, como en los embalses y en los sistemas acuáticos de páramos. No obstante, en las ciénagas se equipara la dominancia de las diatomeas con las clorofíceas; incluso en la zona pacífica, en el Chocó, las clorofíceas reemplazan las diatomeas en el dominio del ensamble”.

pH: el pH es uno de los factores que más interviene en el desarrollo del perifiton. Ecosistemas como las turberas, donde el pH puede alcanzar valores hasta de 4,0 o menores debido a la cantidad de ácidos húmicos que allí se producen, son muy poco productivos y el perifiton carece de importancia en estos lugares. Las algas que mejor se desarrollan son las desmidiáceas que son precisamente indicadores de estos ambientes. A pH básicos es donde mejor se desarrollan las comunidades de perifiton, ya que bajo estas condiciones los nutrientes están más disponibles, al igual que los carbonatos y bicarbonatos.

El sustrato: como ya se vio anteriormente, existe cierta tendencia a la preferencia de ciertas comunidades de perifiton por determinados sustratos, ya sea rocas, plantas o lodo. La razón para ello no es suficientemente clara, pero es posible que tenga que ver con la naturaleza química del agua, el grado de rugosidad del sustrato y las estructuras adaptativas de adhesión que poseen los organismos que allí viven. Por ejemplo, el perifiton que se desarrolla en los rápidos de los ríos está

compuesto básicamente por algas que poseen tallos o pedúnculos mucilaginosos que les permiten adherirse fuertemente a las rocas o troncos, para no ser arrastradas por la corriente.

De acuerdo con lo anterior, el perifiton se desarrolla mejor sobre sustratos que le ofrezcan estabilidad y donde la acción de las corrientes sea mínima. Incluso, en algunos casos, el tipo de sustrato más que la intensidad lumínica o los nutrientes es el factor limitante en la producción de esta comunidad. Se ha encontrado mayor producción en rocas que en superficies limosas o arenosas. En este tipo de sustrato predominan las diatomeas y algunas clorofíceas filamentosas.

Al comparar macrófitas emparentadas evolutivamente (*Eichhornia crassipes*, *Eichhornia azurea* y *Eichhornia heterosperma*) se encontraron diferencias en la estructura y composición del ensamble para una misma estación durante el mismo muestreo, lo que podría ser reflejo de variaciones en la relación entre la matriz perifítica y las sustancias segregadas por la planta, además de variaciones en la arquitectura de las raíces.

Movimientos del agua: los movimientos del agua, es decir, velocidad de la corriente, acción del oleaje, corrientes, y circulación (en lagos) afectan el crecimiento y la producción del perifiton. Este efecto puede ser benéfico o inhibidor dependiendo de la fuerza y dirección del movimiento. El movimiento del agua renueva continuamente materiales esenciales y productos metabólicos.

Muchos atribuyen a este factor la mayor producción del perifiton en los sistemas lóticos que en los lénticos. Desde aproximadamente la década de los 50's se estableció que existe una zona definida de agotamiento alrededor de las células, que llega a ser limitante para ellas. El flujo del agua sirve para disminuir esta zona de agotamiento, pues contiene nutrientes esenciales y otros iones que pueden establecerse alrededor de las células y facilitan la fotosíntesis activa y la respiración. Cuando se incrementa la velocidad del agua que baña estas células, disminuye el grueso de la capa de agotamiento (Wetzel, 2000).

La velocidad del agua no solo afecta la producción, sino que también afecta a unos organismos más que otros. De hecho, algunas asociaciones de especies no son afectadas tanto por el movimiento mecánico del agua, sino por el contenido de oxígeno que ella aporta y por sus fluctuaciones. La velocidad afecta también la adhesión de los organismos al sustrato. Bajo condiciones de velocidad moderada a rápida, únicamente las diatomeas que crecen adhiriéndose mediante cojines mucilaginosos o talos del mismo tipo pueden soportar el disturbio que representa esta variable. Por ello, en ríos y sistemas lóticos en general, las agrupaciones

más densas de perifiton se presentan en áreas protegidas, de poca agitación, y a lo largo de las orillas y bancos. Además, las posibilidades de adhesión de las micropoblaciones perifíticas, se ven también afectadas por los movimientos del agua, pues afectan la solubilidad y la disponibilidad de sustancias disueltas como el oxígeno, el dióxido de carbono, y los nutrientes, al igual que la temperatura, la turbidez y la transparencia (Wetzel, 1979).

La alta velocidad de la corriente o la acción del oleaje inhiben el crecimiento del perifiton por su acción de lavado, aunque algunas especies filamentosas de microalgas requieren de estas altas velocidades. Íntimamente asociado a este factor se halla la acción abrasiva y la turbidez causada por las partículas llevadas por el agua cuando la velocidad es alta. El tipo de sustrato complica este efecto, pues cuando el perifiton crece sobre una superficie arenosa es más susceptible de ser lavado, aún a bajas velocidades, que cuando crece sobre un sustrato rocoso y rugoso. Sin embargo, cuando las piedras son pequeñas, son también muy susceptibles a los efectos de la corriente, pues son arrastradas por el fondo del lecho; cuando esto ocurre, muchas de las micropoblaciones perifíticas son dañados parcial o definitivamente. Por el contrario, el perifiton que crece sobre objetos fijos sufre poco este efecto. En áreas de poco flujo, la producción y la biomasa son más altas.

La morfometría del cuerpo de agua: La morfología de las cubetas lacustres tiene un importante efecto en el comportamiento de la mayoría de las variables físicas, químicas y biológicas que en conjunto determinan el metabolismo de un lago (Barbosa y Tundisi 1980, Wetzel 2001). Además, la morfometría, la resuspensión inducida por el viento y por los animales puede llegar a afectar la penetración de la luz, la temperatura del agua, la fotosíntesis, la producción primaria, y la composición y estructura del perifiton presente en un cuerpo de agua (Thomaz et al., 2007). Una investigación efectuada por Moreno-Montoya (2011) en el sistema cenagoso de Ayapel, tuvo como objetivo establecer la influencia de los cambios en el pulso de inundación sobre el ensamble perifítico. Se halló un conjunto de ciénagas y de caños con una morfometría variada que osciló en relación a los cambios en el pulso de inundación y que afectó la dinámica del ensamble ficoperifítico y la estructura del mismo. Una consecuencia de ello fue la alta riqueza de especies encontrada (555 morfoespecies de algas) entre las que las diatomeas y las desmidiáceas mostraron una mayor abundancia representada por 252 morfoespecies (45.4%) y 173 taxones (31,2%), respectivamente.

De otro lado, existen indicios de que las tasas de producción primaria en el perifiton dependen no solo del área del sustrato disponible para la colonización,

sino también de las características del sustrato, las condiciones físicas y químicas del agua y la morfometría del sistema acuático (Mochini-Carlos, 1999).

Métodos de estudio

El estudio del perifiton ha recibido atención desde hace varias décadas (Fritsch, 1931; Godward, 1934; Ruttner, 1975). Wetzel (1983) recopila 41 trabajos presentados durante el primer congreso internacional sobre perifiton realizado en Suecia, de los cuales siete están dedicados a las diferentes metodologías empleadas en su estudio. Estas van desde simples análisis cualitativos hasta estudios de cuño ecológico y análisis con radioisótopos. Además, el estudio de las especies que conforman el perifiton puede abordarse considerando distintas aproximaciones, entre las que figuran: a) morfología: las morfoespecies se pueden clasificar como componentes de alto perfil, es decir, aquellas que poseen estructuras de fijación que les permiten ocupar la parte media y alta de la matriz perifítica –el equivalente al dosel en ecología vegetal–, cuyos integrantes resisten mal los disturbios físicos y prefieren aguas ricas en nutrientes. Los componentes de la porción inferior del perfil, se encuentran en la parte baja de la biopelícula, se consideran equivalentes a las especies del soto bosque, con organismos adaptados a velocidades altas de la corriente y a baja concentración de recursos. Las morfoespecies móviles se consideran libres de limitaciones por recursos y por el estrés de los disturbios (Kelly, 2013); b) tamaño (pequeñas: pioneras, tolerantes y colonizadoras; grandes: mayores requerimientos de nutrientes; c) requerimientos de recursos (alto requerimiento de recursos-sensibles, bajo requerimiento de recursos-tolerantes). d) mecanismos de adhesión al sustrato (pedúnculos, células de fijación, campo de poros, mucilago y no adheridas; e) formas de vida (unicelular, colonial, cenobial, filamentosa); y f) Índices de diversidad funcional (valores altos indican mayor grado de diferenciación de nichos, menor competencia por los recursos y un funcionamiento optimizado del ecosistema).

Diferentes metodologías están ampliamente explicadas en Schwoerbel (1980). Los estudios pueden realizarse sobre sustratos naturales o artificiales. Sumanez et al., (2014) de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Museo de Historia Natural, presentan un detallado estudio sobre métodos de colecta, identificación y análisis de comunidades biológicas: plancton, perifiton, bentos (macroinvertebrados) y necton (peces) en aguas continentales del Perú.

Sustratos naturales

Un método simple de estudio consiste en raspar con la punta de una navaja y en un área conocida (por ejemplo 2 cm²) un sustrato colonizado por perifiton. El material

recolectado se lleva al laboratorio, se identifica y se cuenta. De esta manera se puede determinar el número de individuos por unidad de área, así como también la estructura y composición de la comunidad. El área se puede determinar colocando sobre la superficie del sustrato la boca de un frasco al cual se le ha medido previamente su diámetro. Mediante este método, también se puede determinar la biomasa producida por unidad de área. Un método más realista implica la medición exacta del área de fijación. Con el fin de que la muestra sea lo más representativa posible, se repite el mismo procedimiento en distintos tipos de sustratos (rocas, troncos, cieno) tomando al menos tres réplicas de cada sitio.

A través del estudio de perifiton en una comunidad natural se puede determinar no solo la producción del ecosistema, sino también su estado de eutrofización y los efectos que una fuente de contaminación puede causar en el ecosistema. La razón de esta última aproximación parte del efecto que la contaminación causa en la reducción de las especies sensibles y en la abundancia de especies tolerantes, lo que en definitiva se refleja en la estructura de la comunidad. La principal dificultad con el uso de este método radica en que no se conoce el tiempo de colonización del perifiton muestreado, a menos que se empleen sustratos naturales libres de colonización-rocas o fragmentos de madera tomados fuera del cauce y colocados en el agua para su posterior colonización.

Sustratos artificiales

Numerosos estudios se han realizado con el fin de determinar el proceso de colonización del perifiton en sustratos artificiales. Como sustratos artificiales se han utilizado más frecuentemente láminas de vidrio (raspadas o no), de eternit, de plástico y de madera. Algunos de estos estudios han tenido como objetivo su aplicación a la piscicultura (Moreira da Silva, 1979), la evaluación de la calidad del agua y, en otros casos, la evaluación del potencial de productividad en embalses dedicados a la producción de energía eléctrica (Moreno, 1989)

Una recomendación indispensable a este respecto es que se requieren estudios preliminares para escoger el tipo de sustrato, el número de réplicas, el grado de rugosidad, la posibilidad de remoción del material, localización (en el sedimento, entre las macrófitas o junto a ellas, etc.), posición, sobre todo en el caso de usarse láminas de cualquier tipo (horizontal, vertical u oblicuo) y el tiempo de exposición, además de marcar la cara frontal y lateral de la placa de colonización.

La duración de la exposición del sustrato varía con el tipo de ambiente, la región geográfica, las características del agua, la época del año y, en especial, con el tipo de problema que se pretende resolver. Si el estudio se pregunta por el tiempo

de colonización inicial de la comunidad perifítica, se requieren pocos días y hasta una semana será suficiente. Estudios sucesionales requieren un periodo más largo, dependiendo del tipo de sustrato. Estudios de colonización por bacterias y hongos requieren pocos días, pues estos organismos tienen tiempos de generación muy pequeños y son pioneros en ambientes ricos en materia orgánica. Los estudios referidos a poblaciones animales, como por ejemplo formas juveniles de insectos acuáticos asociadas al perifiton, requieren un periodo de varios meses, pues estos organismos son consumidores de las algas o depredadores de otros organismos perifíticos. Para estudios de biomasa y producción, el tiempo ideal varía entre 30 y 90 días (Schwarzbold, 1990).

Respecto al tiempo de colonización de los sustratos artificiales, hay que considerar que este puede influir en la estructura y composición del perifiton, ya que se puede encontrar predominio heterotrófico de tipo monocapa caracterizado por hongos y amebas o por una matriz autotrófica conformada principalmente por diatomeas sésiles en procesos de colonización tempranos, los cuales pueden ser reemplazados por estructuras multicapa que albergan diferentes estructuras de fijación al sustrato.

En el caso de las réplicas se considera que, por ejemplo, laminas de vidrio tipo portaobjetos colocadas conjuntamente en un contenedor son réplicas una de la otra. Estadísticamente, las réplicas han de ser independientes, por lo que será necesario colocar simultáneamente una ‘copia’ del aparato con el mismo número de láminas y al momento del muestreo, recoger aleatoriamente el mismo número de láminas de cada contenedor.

Equívocas similares suceden respecto a lo que se considera retirada aleatoria de las láminas (igual sucede en los conteos al microscopio cuando se usa la técnica de campos aleatorios). “Escoger” caprichosamente cualquier lámina no cumple las condiciones de aleatoriedad. Se requiere marcar previamente las placas y mediante una tabla de números aleatorios o con la tecla RAM de las calculadoras o cualquier otra técnica recomendada y probada, “escoger” las láminas a ser retiradas. Esta recomendación se basa en que los seres humanos no somos aleatorios, pues tenemos preferencias inconscientes que pueden sesgar los resultados. Adicionalmente, es importante tomar algunas muestras de sustratos naturales para comparar con los resultados de los sustratos artificiales y validar la investigación.

Moreira (1979) trabajó con polietileno como sustrato artificial. En este estudio se encontró que las clorofíceas, las cianofíceas y las diatomeas, fueron los grupos predominantes, correspondiendo un mayor porcentaje a las diatomeas.

En cuanto a los demás componentes del perifiton, dominaron bacterias, hongos, protozoos, rotíferos y microcrustáceos. El autor encontró que peces como la tilapia *Sarotherodon niloticus* se alimentaban del perifiton producido, pero no se incrementaba significativamente la producción. Solo con una fertilización de los estanques se observó una mayor producción de perifiton y, por consiguiente, de peces. El autor concluyó que la producción de peces en estanques alimentados con perifiton, sin abonar el agua, es comparable a la proporcionada por el plancton como alimento natural.

El estudio realizado por Moreno (1989) en tres embalses del oriente antioqueño estableció como objetivo conocer los cambios experimentados en composición, cantidad y biomasa del perifiton a medida que transcurre el tiempo de colonización en sustratos artificiales. El autor utilizó un tipo de muestreador basado en el modelo de Lucey et al. (1987). Cuando el muestreador estuvo sumergido los orificios coinciden para dejar circular el agua, pero cuando se retira para su examen, se cierran para evitar la pérdida de material por rozamiento. Una vez que los sustratos fueron instalados, se tomaron muestras cada 3, 4, 7, 10, 13, 18, 21 y 27 semanas, con el fin de observar el proceso de colonización (Fig. 15.3).

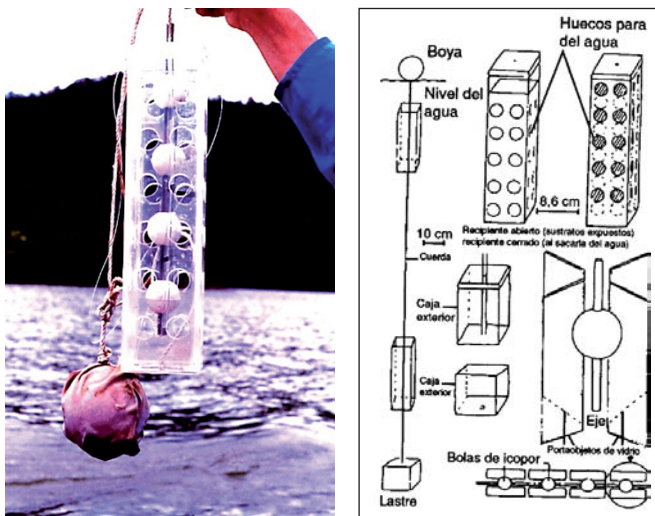


Figura 15.3. Sustrato artificial para perifiton en ecosistemas lénticos: muestreador construido por Moreno (1989) y esquema del muestreador (modificado de Lucey et al., 1987).

Foto: G. Roldán

Los resultados del estudio de Moreno (1989) dieron a conocer algunos de los organismos más comunes presentes en las comunidades del perifiton en embalses de montañas tropicales (Figura 15.4).

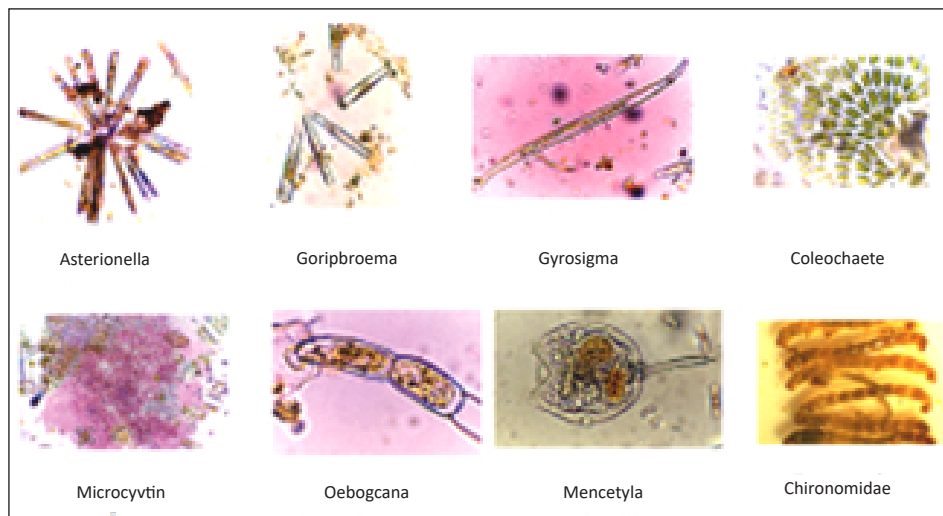


Figura 15.4. Algunos de los organismos más comunes en el perifiton.

Fuente: Moreno (1989).

En la zona litoral de la laguna de Chingaza, ubicada en el parque del mismo nombre, Donato et al. (1996) estudiaron mensualmente durante un año esta comunidad. Como sustrato utilizaron placas acrílicas de 12 x 5.5 cm colocadas verticalmente en pares en varias estaciones de muestreo. Una vez transcurridas dos semanas, fueron removidas y analizadas. Se registraron 62 taxones dentro de los cuales el grupo dominante fueron las diatomeas y las desmidiaceas. Se hallaron variaciones significativas tanto temporales como espaciales. La dinámica de la comunidad estuvo afectada principalmente por los factores pluviosidad y nivel del agua. Los organismos hallados corresponden a aguas altamente oligotróficas, como es característico de sistemas de páramo.

Sierra y Ramírez (2000) utilizaron también láminas de vidrio, rectangulares y lisas como sustrato en la presa del embalse La Fe. Cada una de las placas del conjunto fue colocada verticalmente en un contenedor de acrílico durante dos meses a cuatro profundidades y en dos periodos contrastantes: lluvia y sequía. Se investigaba la magnitud de la variación temporal de los materiales orgánico e inorgánico netos, la biomasa neta y la producción primaria. Para ello, cada semana se colectaba información sobre las variables mencionadas, además de información física y química básica a las profundidades elegidas. El material inorgánico neto, la biomasa neta y la producción solo mostraron diferencias significativas entre muestreos. Los cambios en esta última variable se relacionaron positivamente con los de biomasa. Solo hacia el final del tiempo de exposición de los sustratos

se presentó biomasa vegetal detectable. Posiblemente la cercanía de la estación elegida al sitio de bombeo (pues se trata de un embalse en el cual el agua es impulsada desde una fuente baja utilizando energía hidroeléctrica), además de generar altas tasas de sedimentación, pudo producir un ambiente fluctuante con corrientes internas que incidieron en las pérdidas de biomasa por desprendimiento mecánico y fricción del material particulado sobre las placas. De esta manera, la comunidad perifítica se mantuvo siempre en la fase inicial de colonización por bacterias.

Montoya-Moreno y Ramírez (2007) colocaron láminas de vidrio, rectangulares y lisas (tipo portaobjetos de microscopio) a nivel subsuperficial en dos estaciones de recolección en la zona de ritral del río Medellín. La comunidad dominante encontrada estuvo constituida especialmente por diatomeas (56 % del total) y algas verdes (29 %) indicadoras de las condiciones oligotróficas de esta zona del río. En las diatomeas se registraron 76 morfoespecies, entre las que predominó *Gomphonema subclavatum* var *mexicanum* quien presentó una mayor abundancia del 65.7 % en la estación 1 y una brusca disminución (6.84 %) en la segunda estación de muestreo, lo que podría implicar que esta diatomea se desarrolla mejor en condiciones de mayor caudal, ya que la primera estación tuvo un caudal cuatro veces mayor que la segunda (Montoya-Moreno et al., 2008). Otros grupos algales encontrados correspondieron a cianobacterias y criptofíceas.

Fijación, identificación y conteo del perifiton

Antes de coleccionar el material, deben efectuarse muestreos previos, no solo para escoger las estaciones de muestreo, sino para escoger el método de conteo, el número de réplicas, el área mínima de muestreo, y, si es preciso, la técnica de remoción del material perifítico. Basados en estas visitas previas, se ha concluido que el mejor método de trabajo es *in situ*. Generalmente, este tipo de método debe ser preferido a aquellos que implican la remoción del material o la colocación de sustratos de algún tipo (Bicudo, 1990).

La preservación es función del método de conteo a ser utilizado. La solución fijadora ideal es aquella de fácil obtención y que no altera las estructuras internas ni externas del organismo; esta solución, no existe, pero algunas se acercan más a los requisitos exigidos que otras. Los fijadores usados para el perifiton son, en su mayoría, los mismos que se utilizan para el fitoplancton, esto es: formalina al 3 ó 4% o FAA para conteos en membrana de filtro o cámaras de Sedgwick-Rafter, o KI-I₂ acidificado para conteos en cámaras de sedimentación de Utermohl. Para los conteos *in situ* se ha empleado más la formalina al 3 ó 4%. Sin embargo, se

recomienda, siempre que sea posible, el examen de la muestra fresca para facilitar el reconocimiento de algunas especies que pueden ser perjudicadas por la fijación, como algas muy pequeñas y además frágiles. Se recomienda además prestar atención a las condiciones particulares de cada investigación, pues un método puede ser adecuado para una condición, pero inadecuado para otra (Bicudo, 1990).

Respecto al conteo, puede decirse que no existe uniformidad. Las diferencias se refieren principalmente a si el material va a ser cuantificado *in situ* o removido del sustrato. En el caso del material removido, el conteo se lleva a cabo de la misma manera que en el fitoplancton, es decir, contando en cámaras de Utermohl mediante transectos o mediante campos aleatorios, Se recomienda esta última técnica complementada con la elección de un área mínima obtenida mediante una curva de estabilización. Los resultados del conteo pueden expresarse en términos de densidad numérica o biomasa (por el método del biovolumen usado en el fitoplancton), dependiendo del problema que pretenda resolver la investigación (Bicudo, 1990).

Una exigencia mínima, tanto para el fitoplancton como para el zooplancton y el perifiton, es que el material colectado debe ser bien identificado antes de ser contado debiéndose además dibujar y/o fotografiar los taxones encontrados. De esta manera, las posibles fallas en la identificación podrán ser remediadas por alguien experimentado. Debe evitarse, en la medida de lo posible, copiar dibujos de otros autores, a no ser que sea imposible hacerlo. En el caso del perifiton, un problema adicional, sobre todo en el material proveniente de raspados, es la cantidad de material orgánico presente. Esta dificultad puede atenuarse agregando a las muestras una gota de ácido clorhídrico o de NaOH.

Para el caso de las muestras en las que predominan las diatomeas, se hace necesario un tratamiento especial del material para eliminar la materia orgánica celular y dejar libre el frústulo, lo que favorece el proceso de identificación del organismo para este fin, el método del peróxido de hidrógeno es ampliamente usado y descrito en CEN/TC 230 (2002). Las muestras para microcopia óptica (MO) son montadas en una resina de bajo índice de refracción que facilite la observación de las diatomeas, la más común es el Naprhax® y para la microscopia electrónica de barrido (MEB) se dispone el material en tacos de vidrio que son metalizados con oro-paladio.

Importancia del perifiton en la producción primaria

La investigación de Moreno (1989) permitió evidenciar como se puede incrementar la producción primaria en los embalses mediante el uso de sustratos artificiales. Se

han propuesto los sustratos artificiales ya que los naturales, como la vegetación de orilla, las rocas y el limo, están sujetos a las fluctuaciones del nivel del agua, por lo que la producción en estas condiciones no sería constante. Además, tomaría tiempo la colonización de nuevos sustratos y quedaría sumergido en las profundidades el perifiton ya formado, una vez suba el nivel del agua.

La teoría consiste en que los embalses reciben a través de sus afluentes una determinada carga de nutrientes que el solo fitoplancton no alcanza a disipar. El incremento de sustratos hace que las algas perifíticas utilicen estos nutrientes, incrementando de esta manera la producción sin tener que fertilizar el agua. La fertilización aumentaría la producción, pero crearía más condiciones críticas de anoxia en el fondo, lo que sería incompatible con el uso para el cual fueron diseñados los embalses.

Muchas especies de peces en el trópico son consumidoras de perifiton, por lo que podría incrementarse su producción en los embalses a través de la utilización de los sustratos artificiales como fuente alternativa de alimento.

En medios naturales como ciénagas y planicies inundables, la base alimenticia de muchos peces depende del perifiton. En las ciénagas del centro y norte de Colombia, especies de peces como el bocachico (*Prochilodus reticulatus*) y el coroncoro (*Pseudoancistrus sp.*, *Ancistrus sp.* y *Laciancistrus sp.*) se alimentan de perifiton y constituyen en gran parte, la base alimenticia y económica de miles de personas en la región.

En las épocas de lluvia se inundan las planicies, por lo que la hierba y la vegetación anegada sirven de sustrato para el perifiton. Esta es la época en la cual los peces engordan y maduran sexualmente y cuando llega el verano y baja el nivel de las aguas, migran agua arriba para desovar. Este es un aspecto que aún requiere mucha investigación, ya que los ciclos de vida de las especies que entran en este proceso migratorio es poco conocido. Parte de estas observaciones han sido sustentadas por Victoria y García (1983).

El perifiton como indicador de la calidad del agua

Las comunidades de algas, al igual que las demás comunidades acuáticas, reflejan en alto grado la calidad del medio en el cual viven. Desde hace varios años, algunos autores han propuesto el estudio de las algas como indicadores de la calidad del agua. Patrick (1949, 1950) propuso un sistema de clasificación de corrientes, de acuerdo con el tipo de comunidades que en ellas viven, siendo las algas uno de los grupos principales en esta clasificación. Palmer (1977) esbozó una clasificación de las algas de agua dulce de acuerdo con el tipo de agua donde habitan y su forma

de vida. Así, habla de algas de aguas limpias y de aguas contaminadas; algas que causan sabor y olor en el agua; algas planctónicas de lagos y embalses y algas adheridas a superficies. Dicho autor considera al menos 42 especies de algas que crecen adheridas a sustratos acuáticos. Estas algas pueden ser ramificadas y poseen estructuras especiales para adherirse a la superficie del sustrato sobre el cual crecen. Dentro de las algas filamentosas ramificadas están las algas verdes *Cladophora*, *Pithophora*, *Chaetophora*, *Stigeoclonium*, *Draparnaldia*, *Bulbochaete*, *Chara* y *Nitella*. La especie *Cladophora glomerata* es un alga que crece en corrientes de agua rápida y tiene amplia distribución por todo el mundo. En muchos lagos que presentan sustratos rocosos en sus orillas, el alga *Cladophora* desarrolla extensas masas sobre las superficies. El desarrollo masivo de *Cladophora* también está asociado a contaminación por materia orgánica.

Dentro de las algas filamentosas no ramificadas están *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Microspora* y *Ulothrix*. Algunas diatomeas como *Achnanthes*, *Gomphonema* y *Cymbella* poseen tallos o tubos gelatinosos.

Diferentes estudios sobre la relación del perifiton y la calidad física y química del agua de los ríos concluyen que, al igual que otras comunidades, algunas algas perifíticas se desenvuelven mejor en medios oligotróficos y otras en medios eutróficos.

La contaminación química impide el desarrollo de la mayoría de las algas, siendo las más tolerantes *Oscillatoria* y *Characium*. Por el contrario, algas como *Achnanthes pinnata*, *Ceratoneis arcus*, *Diatoma hiemale*, *Cosmarium*, *Fragillaria*, y *Dictyosphaerium*, se desarrollan bien en medios oligotróficos y oxigenados.

Dentro de las algas que se desarrollan en medios eutrofizados figuran *Navicula cryptocephala*, *N. radiosa*, *N. gracilis*, *Amphora ovalis*, *A. perpusilla*, *Nitzschia hungarica*, *N. acicularis*, *N. palea*, *Melosira varians*, *Microspora*, *Achnanthes lanceolata*, *Gomphonema parvulum*, *Scenedesmus*, *Oedogonium* y *Chlamydomonas*.

Watanabe (1985) lista también algunas algas perifíticas propias de medios alcalinos y bien oxigenados, dentro de las cuales están: *Gomphonema intricatum*, *Cymbella affinis*, *C. minuta*, *Cocconeis placentula*, *Navicula gracillia*, *N. cryptocephala*, *G. olivaceum*, *G. parvulum*, *G. tenellum*, *Amphora perpusilla*, *Achnanthes lanceolata*, *A. minutissima* y *A. delicatula*.

Por último, el mismo autor agrupa en un punto intermedio algas como *Cyclotella meneghiniana*, *Ceratoneis arcus*, *Euglena*, *Gomphonema truncatum*, *Merismopedia*, *Selenastrum*, *Characium*, *Closterium*, *Dictyosphaerium* y *Navícula*.

El método de los indicadores biológicos producirá información más exacta, a medida que se conozcan mejor las especies propias del neotrópico. Sin embargo, las algas son por lo regular muy cosmopolitas, por lo que las algas anteriormente citadas podrían suplir en buena parte la información requerida, mientras se realizan estudios más detallados acerca de las algas en nuestro medio.

El ensamble zooplanctónica

¹Juan Pablo Alvarez -Silva, ²Camilo E. Andrade-Sossa,
³Nelson Aranguren-Riaño, ⁴Santiago Gaviria-Melo,
⁵Lucía Villabona-González,

Generalidades

El zooplancton de aguas continentales está conformado por organismos heterótrofos microscópicos pertenecientes a diferentes categorías taxonómicas y rangos de tamaño (entre 0,02 a 5 mm, generalmente) que tienen en común estar suspendidos y desarrollar la mayor parte del ciclo de vida en la columna de agua, y cuya capacidad de locomoción no les permite nadar en contra de las corrientes (Margalef, 1983; Esteves, 2011). Los principales grupos que lo conforman son protozoos y rotíferos que hacen parte del microzooplancton; y cladóceros y copépodos ciclopoideos, calanóideos y harpacticóideos que constituyen el mesozooplancton. En algunos ecosistemas hacen parte del zooplancton larvas de insectos como las del género *Chaoborus* que son parte del macrozooplancton (Tundisi y Matsumura Tundisi, 2008).

Los rotíferos dominan frecuentemente la riqueza y en muchas ocasiones también la densidad en sistemas del Neotrópico (Ríos Pulgarín et al., 2020). Sus cortos ciclos de vida, su plasticidad alimenticia y su fácil dispersión hacen que la mayoría de sus poblaciones respondan rápidamente a las expresiones del ambiente (biótico y abiótico) y, por tanto, presenten una mayor capacidad de ajuste a los cambios ambientales que caracterizan estos ecosistemas (García-Chicote, 2015). En contraste, los ciclos de vida más complejos y extendidos en el tiempo son comunes a la mayoría de especies del mesozooplancton (cladóceros y copépodos), lo que se refleja en un amplio espectro de diversidad, que varía según factores históricos, locales y regionales

1 Investigador y consultor independiente, jpalvarez@unal.edu.co

2 Universidad del Cauca, ceandrade@unicauca.edu.co

3 Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, nelson.aranguren@uptc.edu.co

4 Universidad de Viena, Austria, santiago.gaviria@gmx.at

5 Universidad Católica de Oriente, svillabona@uco.edu.co

(Aranguren, Guisande y Ospina 2011). Los protozoos pueden llegar a ser dominantes, especialmente en lugares con altas cargas de materia orgánica; no obstante, son los menos estudiados dentro del zooplancton tropical, debido a que sus métodos de recolección, preservación, identificación y conteo requieren técnicas particulares.

Las especies del zooplancton desempeñan un papel importante en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos, por su rol como dinamizadores del flujo de materia y energía desde niveles basales hasta niveles tróficos superiores, tanto por vías consumidoras como recuperadoras (Dejen et al., 2004). Además, se consideran buenos indicadores de cambios físicos, hidrológicos y climáticos, pues su presencia, crecimiento y reproducción dependen de un conjunto de condiciones físicas como la temperatura, la disponibilidad lumínica y la hidrodinámica, así como de procesos químicos del agua como la concentración y distribución de gases disueltos y otros compuestos, y finalmente de condiciones relacionadas con la oferta de alimento (bacterioplancton, fitoplancton, otros organismos del zooplancton o detritus) y la depredación por peces e invertebrados (Tundisi y Matsumura Tundisi, 2008). Estas condiciones y procesos varían de forma regular o aleatoria en espacio y tiempo, con incidencia en la composición, estructura y función del zooplancton. (Figura 16. 1).

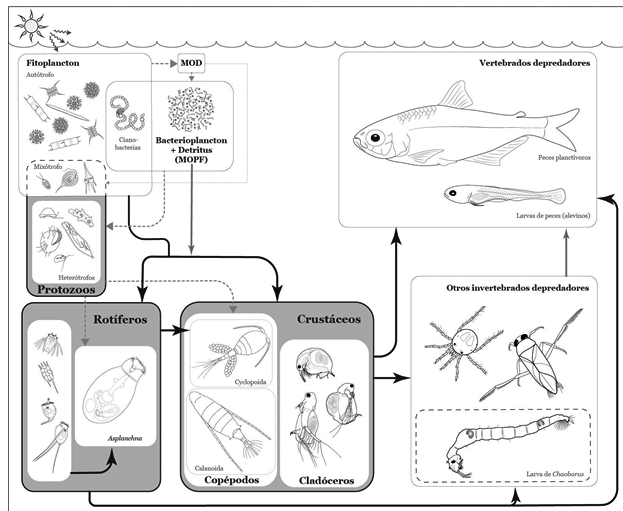


Figura 16.1. Esquema simplificado de la ubicación en la red trófica de los principales grupos de zooplancton (recuadros de fondo gris) en el subsistema limnético de ambientes acuáticos neotropicales. Transferencia de materia orgánica por la ruta de herbivoría desde niveles tróficos inferiores a superiores (flechas negras) y originada en el bucle (*loop*) microbiano (flechas discontinuas en gris). Las flechas continuas en gris indican otros flujos. Los recuadros de línea punteada comprenden organismos también considerados en la comunidad zooplanctónica por distintos autores. MOD: materia orgánica disuelta; MOPF: materia orgánica particulada fina. Las vías de desmineralización de materia orgánica, excreción y transformación de biomasa a detritos, no están representadas para los organismos heterotróficos. Fuente: Álvarez-S., J.P. (2021)

Principales grupos taxonómicos de zooplancton (generalidades)

Una síntesis y comparación entre las características de los grupos principales de zooplancton epicontinental se presenta en la tabla 16.1 y posteriormente se detallan diversos aspectos de cada uno de ellos. (Tabla 16.1)

Tabla 16.1. Comparación entre grupos del zooplancton epicontinental.

Característica	Protozoos	Rotíferos	Cladóceros	Copepodos
Talla aproximada (µm)	2 - 200	40 - 1000	200 - 3000	500-5000
Rango más frecuente, tallas comunes y raras	La mayoría < 100 Pocos hasta 3000	La mayoría <300 Pocos hasta 2000	La mayoría < 2000 Muy pocos hasta 7000	La mayoría <2000 Pocos hasta 10000
Reproducción	Asexual: fisión binaria, fisión múltiple o gemación. Sexual: conjugación.	Partenogénesis cíclica facultativa Reproducción sexual menos frecuente y solo en monogononta	Partenogénesis cíclica facultativa Reproducción sexual menos frecuente	Sexual
Desarrollo	Directo	Directo	Directo	Indirecto: con estados larvarios (nauplio) y copepoditos
Formas de resistencia más usuales	Quistes	Monogononta: huevos de resistencia. Bdelloidea: organismos en estado de dormancia (anhidrobiosis, anabiosis, criptobiosis)	Huevos de resistencia, efitios	Huevos de resistencia Diapausa en copepoditos
Generación (días)	<1	1-7	5-24	7-32
Tendencia más frecuente en estrategias evolutivas	R	R	Transición R-K	K
Métodos de captura de alimento más frecuentes	Difusión, transporte activo o pino cítoas (aprotroficos) Fagocitosis (holozoicos) Filtración (en ciliados)	Sedimentadores micrófagos, usando su corona de cilios y canal oral. Algunos raptoriales utilizando su trofi	Filtradores usando sus apéndices torácicos Algunos, ocasionalmente planctónicos, tienen hábitos raspadores	Cyclopoidea: macrofagos raptoriales. Calanoida: "filtradores activos" (suspensívoros)
Alimento: rango de tamaños más usuales (µm)	0,2-20	1-20	1-50	2 - 200
Tipo de alimento más frecuente	Bacterias, materia orgánica particulada (MOP), otros protozoos, nanofitoplancton	Algas pequeñas principalmente unicelulares (usualmente <25 µm - criptofitas, crisofitas y algunos diatomeas), detritus, protozoos, bacterias, rotíferos	Algas unicelulares y colomales, bacterias	Cyclopoidea: algas, ciliados, rotíferos Calanoida: algas (principalmente clorofitas y diatomeas)
Tasa de filtración	Alta solo en ciliados (únicos que tienen el proceso de filtración)	Muy baja	Alta	Baja
Frecuencia de depredación por invertebrados	Alta	Alta	Moderada	Moderada en estado adulto Alta en estado de larva
Frecuencia de depredación por peces	Muy baja por peces adultos Moderada por larvas de peces	Muy baja por peces adultos Baja por larvas de peces	Moderada por peces adultos Alta por larvas de peces	Baja por peces adultos Moderada por larvas de peces
Ecosistemas donde predominan usualmente	Más abundantes en ambientes eutróficos y con copiosa acumulación de materia orgánica Algunos solo presentes en ambientes oligotróficos	En ambientes mesotróficos y eutróficos, ecosistemas con alta cobertura de vegetación acuática o con gran abundancia de peces planctívoros o de larvas de peces en general	Formas grandes en ambientes oligotróficos y en peces planctívoros o larvas de peces. Formas pequeñas en ambientes mesotróficos y eutróficos o con peces planctívoros o larvas de peces	Calanoides en ambientes oligotróficos Ciclopoides y estados de nauplio, en ambientes mesotróficos y eutróficos

Fuente: Modificada desde Allan (1976), Pourriot y Meibeck (1995), Conde-Porcuna et al., (2004) y Sigee (2005). Con algunos aportes de F. Lansac-Tôha (Comunicación personal, abril del 2021).

Protozoos (protistas heterotróficos)

Caracterización general

Los protozoos son organismos unicelulares simples que, aunque presentan características del reino animal como la movilidad y la fagotrofia, pertenecen

al reino Protista. Algunos además tienen la capacidad de ser mixotróficos (heterótrofos y autótrofos). Su nombre proviene del griego proto: primero y zoo: animal (Georg Goldfuss, 1818) y son uno de los grupos biológicos más antiguos. Es el grupo de menor tamaño (entre 0,02 - 2mm, donde la mayoría de taxones se encuentran cercanos al rango inferior) y con los ciclos de vida más cortos dentro del zooplancton continental. Por otra parte, muchas de sus especies son de vida libre y otras son parásitos de interés en salud pública. Algunas especies forman quistes de resistencia, lo que ha permitido su colonización y éxito reproductivo en una amplia diversidad de ecosistemas y hábitats, incluyendo aquellos que tienen condiciones ambientales extremas. No obstante, algunas especies también pueden tener una distribución limitada. Este grupo es el menos estudiado dentro del zooplancton tropical de vida libre, debido a que sus métodos de recolección, preservación, identificación y conteo son muy diferentes a los de los otros grupos.

Aspectos morfológicos

Los protozoos pueden ser unicelulares y coloniales, según la organización de las células y ovalados, alargados o esféricos, según la forma. Algunas especies están cubiertas por cápsulas protectoras o testas y tienen vacuolas gaseosas y gotas de aceite que facilitan su flotabilidad. Se mueven por medio de flagelos, pseudópodos o cilios. Se clasifican generalmente en tres grandes grupos:

Ameboides: son amorfos, asimétricos o con simetría radial. Poseen extensiones fluidas del cuerpo denominadas pseudópodos, utilizados para moverse y capturar presas. Estos se dividen en amebas desnudas, que pueden desarrollarse como parásitos del hombre u otros animales (ej: *Entamoeba hartmanni*, *Entamoeba coli*, *Entamoeba histolítica*) y en condiciones de vida libre. De estas últimas existen pocos trabajos en el neotrópico (Rojas et al., 2017). También existen las amebas tecadas (tecamebas), cubiertas por una teca compuesta de material endógeno (sílice, carbonato de calcio, proteínas) o exógeno (granos de cuarzo, frústulas de diatomeas) que las protege contra la depredación y las alteraciones ambientales (Figura 16.2 A - C). Estas son las más estudiadas en el neotrópico (Schwind et al., 2013; Sigala et al., 2016), siendo muy diversas en el sedimento y en la vegetación de humedales de la selva tropical (Bobrov et al., 2019), aunque también son componente permanente del plancton tropical en diversos ecosistemas. Particularmente especies de los géneros *Arcella* y *Diffugia* han sido hallados de forma abundante en el plancton, *Trinema* y *Phryganella* dentro de las macrófitas y *Centropyxis* en el sedimento (Lansac-Tôha et al., 2014). En sedimentos de embalses Escobar et al., (2005) reportan *Arcella vulgaris* y *Centropyxis aculeata* como especies dominantes.

Ciliados: son el grupo más numeroso dentro de los protozoos, presentan gran diversidad de formas (ovalados, alargados, de barril) y simetría cercana a la bilateral (Figura 16.2 D - J). Poseen un macro y un micronúcleo de funciones vegetativa y reproductiva respectivamente. Poseen una boca (citostoma) con posición variable y un medio de locomoción rápido como son los cilios, los cuales presentan una estructura interna compleja pero análoga a los flagelos; algunos son sésiles. En sistemas lóticos pueden alcanzar una riqueza entre 20 y 200 especies/litro. Toleran bajas concentraciones de oxígeno e incluso anoxia, por lo que pueden vivir en aguas contaminadas y ricas en materia orgánica (González, 1988). *Coleps*, *Colpoda*, *Paramecium*, *Vorticella* y *Euplotes* se registraron como un componente importante de sistemas lóticos de Cuba (Ymas y Prieto, 2012) y en general en lagunas amazónicas (Pinilla, 2007). Este mismo autor reportó el predominio de ciliados dentro de los protozoos del nanoplancton. Algunos géneros como *Vorticella*, *Paramecium*, *Frontonia*, *Loxodes*, *Spirostomum*, *Stylonichia* y *Euplotes* han sido hallados en simbiosis con algas (Benavides y Espitia, 2005) y *Paramecium* en particular, es consumido frecuentemente por rotíferos (Uyaban-Sandoval, 2018)

Flagelados (mastigóforos): pueden ser redondos, ovoides o alargados y tienen simetría bilateral. Todos poseen uno o varios flagelos que utilizan para la locomoción (Figura 16.2 K - L), que se pueden significativamente del cuerpo y tienen diferentes posiciones dependiendo del género y la especie. Aunque su forma es muy variable, en general presentan una extremidad anterior redondeada y allí se insertan los flagelos. Se dividen en fitoflagelados (presentan cloroplastos y uno o dos flagelos, la mayoría son de vida libre) y zooflagelados (sin cloroplastos, heterótrofos, con uno a ocho flagelos, de vida libre, comensales, simbioses o parásitos). Viven en diversos ambientes lóticos y lénticos, incluso en charcas temporales. Grandes abundancias pueden indicar ambientes con altas cargas de materia orgánica, producto de actividades antrópicas (Reynolds y Descy, 1996). Andramunio (2013) los reporta como primeros colonizadores en el sistema lagunar Yahuaraca, Amazonas. Por otra parte, Mayén-Estrada et al. (2014), documenta para México 146 especies de flagelados propiamente heterótrofos, de las cuales 54 son de vida libre, siendo las del género *Bodo* ubicuas en mayor variedad de hábitat. En el capítulo del fitoplancton se ofrece mayor información de los fitoflagelados.

Ciclos de vida, reproducción, hábitos alimenticios

Se reproducen principalmente por fisión binaria, fisión múltiple o gemación (asexual) y en algunos casos por conjugación (sexual). Algunos alternan la reproducción entre sexual y asexual. Viven aproximadamente una semana, dependiendo de

las condiciones ambientales. Muchos son parásitos, que pueden alternarse entre formas de vida libre y activa (trofozoíto) y formas de resistencia como quistes o esporas para sobrevivir a las condiciones adversas o para la dispersión.

Obtienen la energía mediante heterotrofia, autotrofia y mixotrofia (combinan heterotrofia y autotrofia). Se alimentan de bacterias, otros protozoos, hongos y algas mediante una gran diversidad de modos de nutrición: filtración, omnivoría, detritivoría, depredación e histofagia (se alimentan de tejidos). También existen algunos géneros osmotróficos que se alimentan por pinocitosis u otros mecanismos de transporte de membrana (Adl, 2019). Algunos tienen interacciones importantes con otros organismos que incluyen el comensalismo, el mutualismo y el parasitismo (Alves Moraes et al., 2017).

Origen, composición y diversidad taxonómica

En la actualidad hay unas 80.000 especies de protozoos descritas. Su clasificación ha sido arbitraria, especialmente la de los flagelados, pues muchas especies presentan características del reino animal y vegetal simultáneamente. La clasificación detallada de este grupo se puede consultar en Adl et al., (2019). Muchas morfoespecies de ameboides, flagelados y ciliados son cosmopolitas. En el trópico hay un bajo porcentaje de endemismo de estos grupos (Green, 1994), pero esto es probablemente un artefacto del submuestreo en esta región, particularmente en la subregión amazónica. Por ejemplo, Reczuga et al., (2015) descubrieron la especie *Arcella peruviana*, indicadora de humedad en turberas tropicales. Especies de ameboides tales como *Centropyxis castaneus*, *C. compressa*, *C. deflandriana*, *C. latideflandriana*, *C.cf. ohridensis*, *C. cf. ovoides*, *C. cf. pannosus*, *C. stenodeflandriana*, *Cyclopyxis plana*, *C. profundistoma*, *Apodera vas*, *Argynnia retorta*, *A. spicata*, *Certesella certesi* y *Trachelocorythion pulchellum* fueron consideradas raras por su baja densidad y riqueza en el estudio de Bobrov et al., (2019).

Los géneros reportados comúnmente en ecosistemas acuáticos neotropicales son:

Aspidisca, *Campanella*, *Epistylis*, *Euplotes*, *Glaucoma*, *Stentor*, *Paramecium*, *Tintinnopsis*, *Vorticella* (ciliados), *Arcella*, *Centropyxis*, *Cyclopyxis*, *Diffugia*, *Euglypha*, *Nebela*, *Plagiopyxis* (ameboides), *Entosiphon*, *Etalomonas*, *Euglena*, *Peranema*, *Trachelomona*, *Phacus* (flagelados) (Escobar et al., 2005; Villabona-González et al., 2011; Reczuga et al., 2015; Debastiani et al., 2016; Andramunio-Acero et al., 2018; Bobrov et al., 2019, Lansac-Tôha et al., 2014).

Ubicación en la red trófica

Los protozoos o protozoarios son fundamentales dentro de los ecosistemas tropicales por su papel en la descomposición y remineralización de materia orgánica y nutrientes, en los ciclos biogeoquímicos, la producción primaria (los fotosintéticos) y la transferencia de energía en las redes tróficas, tanto de pastoreo como del consumo de detrito (Parra-García et al., 2020), cambiando la idea de una cadena trófica lineal, en la medida en que el *microbial loop* podía transferir una gran cantidad de energía (10-50% del carbono de la fotosíntesis) a través de la vía alternativa: Carbono Orgánico Disuelto - bacteria – protozoos (Torres-Bejarano, 2013).

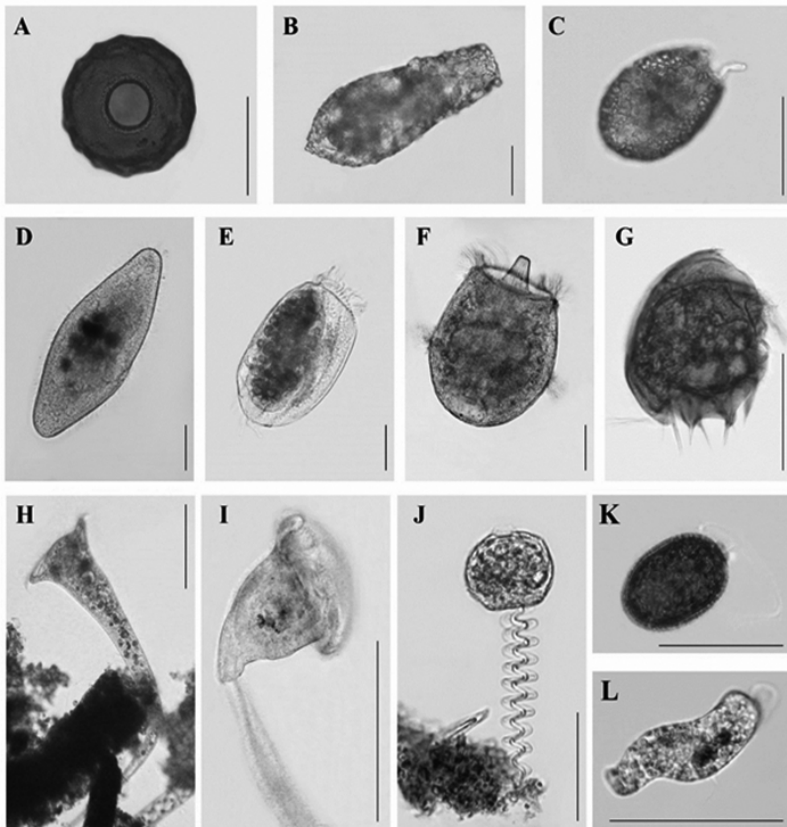


Figura 16.2. Ejemplos de grupos principales de protistas de vida libre. Ameboides (tecados), A – C: *Arcella* sp. (A), *Diffugia* spp. (B y C); Ciliados, D – J: *Paramecium* sp. (D), *Euplotes* sp. (E), *Didinium* sp (F), *Saprodinium* (G), *Stentor* sp. (H), *Vorticella* sp. (I), *Vorticella* sp., espécimen contraído (J); Flagelados, K – L: *Trachelomonas* sp. (K), *Astasia* sp. (L). Barra de escala: 50 μ m. Humedal Jaboque (Bogotá - Colombia).

Fuente: Fotografías: Alvarez-S., J.P. (2004).

Algunos taxones han sido utilizados como bioindicadores (Debastiani et al., 2016; Arrieira et al., 2017), en particular de condiciones polisapróbicas en quebradas tropicales (Aguirre et al., 2008). Consumen la materia orgánica de aguas residuales y las bacterias en los efluentes finales de las aguas tratadas. Son uno de los grupos de hidrobiota que participa en la autodepuración de ecosistemas donde se han alterado fuertemente las condiciones de oxígeno disuelto, de los sulfatos, y de la materia orgánica (Benavides y Espitia, 2005).

Rotíferos

Caracterización general

Son un grupo de invertebrados de pequeño tamaño, eutélicos, triblásticos, bilaterales y blastocelomados, con muy pocas especies alcanzando los 2 mm (la mayoría entre 0,04 a 1 mm), que se distinguen por presentar una corona de cilios y una faringe muscular denominada mástax (Wallace, 2002; Wallace et al., 2006, Brusca et al., 2018). Existen cerca de 2.000 especies (Segers, 2007; Segers, 2013), tienen su mayor diversidad en ecosistemas acuáticos continentales y están también presentes en ambientes semi-terrestres, por ejemplo, asociados a la superficie de suelos húmedos, a musgos o fitotelmata.

Aspectos morfológicos y alimentarios

En los ambientes acuáticos epicontinentales, los rotíferos son muy diversos morfológicamente. Los de la Clase Bdelloidea, de apariencia y movimientos telescópicos, suelen estar más asociados a sedimentos en el bentos, la vegetación acuática o fragmentos sumergidos de las mismas. Los de la Clase Monogononta presentan algunas especies asociadas estrechamente a sustratos, con formas sésiles o coloniales, pero la mayoría son típicamente planctónicas o habitantes del litoral, pueden ser de forma sacciforme, cilíndrica, oval o cuadrangular entre otras, también provistas o no de un pie u otras proyecciones corporales.

Un carácter distintivo del cual se deriva el nombre del grupo, comprende una corona de cilios en la región cefálica, los cuales se mueven metacrónicamente y dan la apariencia de una rueda girando, lo que despierta rápidamente el interés de aquellos que observan por primera vez la vida microscópica presente en los ambientes acuáticos (Figura 16.3 A). Esta corona puede ser simple, como ocurre en la mayoría de especies planctónicas del orden Ploima o disponerse en discos trocales con variado nivel de complejidad, como se presenta en el orden Flosculariaceae, en

el cual muchas especies viven asociadas a sustratos, siendo más sésiles o sedentarias con la capacidad de formar estructuras mucilaginosas o tubulares, si bien otras pueden conformar colonias flotantes (Wallace et al., 2006).

Se distinguen también por la presencia de una faringe mandibular denominada mástax, conformada por una estructura esclerotizada de siete piezas que en conjunto reciben el nombre de trofi (Figura 16.3 D-I), así como por los músculos circundantes que soportan su movimiento. Su diversificación es una de las principales causas del éxito evolutivo de los rotíferos, haciendo viables distintas estrategias de captura y procesamiento del alimento. Tres tipos de trofi, denominados maleado (presente en las familias Brachionidae, Epiphanidae, Lecanidae, Euchlanidae, Lepadellidae, Mytilinidae), maleorramado (Floscularidae, Conochilidae, Hexartridae, Testudinellidae, Trochosphaeridae) y ramado (único en los Bdelloidea) (Fontaneto y De Smet, 2015), están morfológicamente dispuestos para triturar o moler el material conducido a la cavidad oral, que es primero capturado con la ayuda del movimiento de los cilios de la corona. Las suspensiones de alimento que ingieren incluyen algas, bacterias, flagelados heterotróficos y muy pequeños ciliados, en las fracciones de tamaño del pico y nanoplancton (menores a 20 μm). Debido a la variedad de partículas que consumen, participan activamente en las vías de transferencia de materia y energía que se dan por herbivoría e incluso a veces su papel puede ser mayor en la del detritus, influyendo en el *loop* microbiano en los ecosistemas acuáticos (Arndt, 1993, Wallace et al., 2015). En el Neotrópico las especies con estos tipos de trofi, suelen ser más abundantes en la medida que aumenta el estado trófico de los ambientes acuáticos, aunque también en ecosistemas relativamente pobres en nutrientes pero con considerable flujo de energía por vías detríticas, por ejemplo en lagos de aguas negras amazónicas en Colombia (Andrade et al., 2011).

Otros rotíferos poseen un trofi virgado succionador (Trichocercidae, Synchaetidae, Gastropodidae, Notommatidae), con un músculo hipofaríngeo que ayuda a esta función, mientras los unci (plural del uncus) cortan y agujerean el alimento, que en ocasiones consiste principalmente en algas de pequeño tamaño (Wallace et al., 2015). Otros tienen un trofi cardado, que solo se encuentra en la familia Lindiidae, poco frecuentes en ambientes neotropicales, los cuales succionan el alimento mediante el movimiento de sus piezas del trofi y consumen principalmente algas y organismos asociados al detritus (Wallace et al., 2006). Los trofi forcipado e incudado (Figura 16.3 I), son exclusivos de Dicranophoridae y Asplanchnidae respectivamente y corresponden a organismos depredadores, aunque en especies de *Asplanchna* también es frecuente la omnivoría. El trofi

uncinado es exclusivo de Collothecaceae, que son rotíferos sésiles depredadores de organismos pequeños, que capturan con ayuda de una corona modificada a manera de apéndices o haces de setas.

La epidermis de los rotíferos es sincitial y presenta una lámina cuticular intracitoplasmática, que puede ser alta, moderada o escasamente desarrollada, por lo que algunos autores hablan de rotíferos loricados o aloricados (Brusca et al., 2018), formando en los primeros una cutícula más rígida. Allí pueden desarrollarse muy variadas proyecciones, a manera de espinas anteriores y/o posteriores (Figura 16.3 A-C), presentes en géneros frecuentes en los ambientes neotropicales, como *Brachionus*, *Keratella*, *Platyonus* y *Platyias*, las cuales varían en número, forma, disposición y tamaño entre las especies. Su longitud en algunos casos puede cambiar dentro de una misma población, en función de aspectos físicos como la temperatura, que les permite mediante el aumento de la relación superficie volumen disminuir su tasa de hundimiento en aguas más cálidas, pero principalmente estos polimorfismos o variaciones morfológicas se dan como respuesta a la presencia, abundancia y tipo de ciertos depredadores (Zhang et al. 2017).

En géneros planctónicos aloricados también existen, por ejemplo, proyecciones a manera de brazos (*Hexarthra*), cerdas filiformes y alargadas (*Filinia*) o remos con forma de plumas aplanadas (*Polyarthra*), que son muy útiles en su locomoción y flotabilidad (Wallace et al., 2006). En particular en *Polyarthra*, estos apéndices les permiten desplazarse en rápidos saltos, con un promedio de velocidad de escape a depredadores de 35 mm/seg (Wallace et al., 2006), lo que parcialmente puede explicar su alta frecuencia y abundancia en la zona limnética en distintos ecosistemas neotropicales del norte de Suramérica. Esta capacidad de desplazarse sumado su impredecible dirección de fuga, evita la captura por otros rotíferos como *Asplanchna*, que llegan a ser eficientes depredadores de rotíferos loricados de menor movilidad, por ejemplo algunas especies planctónicas de *Keratella* y *Brachionus* (Conde-Porcuna y Sarma, 1995; Chang et al., 2010).

Muchos presentan un pie proyectado desde el cuerpo, a veces retráctil, con dos dedos separados o fusionados y de muy diversa morfología (Figura 16.3 A-B). La presencia, desarrollo y forma de estas estructuras guarda relación con los hábitos de las distintas especies de rotíferos, los microambientes que frecuentan, su actividad y formas de desplazamiento, que les permiten adherirse temporalmente a sustratos o ayudar en la locomoción, junto con contracciones de su cuerpo y movimiento de la corona de cilios.

Ciclos de vida y reproducción

En general tienen tiempos de vida cortos y generacionales entre uno y siete días. Poseen desarrollo directo y presentan partenogénesis facultativa, usual en Monogononta u obligada como en Bdelloidea, en la que no se conocen machos. La reproducción predominante en hembras consiste en un ciclo asexual, amíctico, que origina nuevos individuos partenogenéticos, en la medida que son favorables las condiciones físico-químicas del agua, la oferta de alimento y la presión por interacciones como competencia y depredación. Este ciclo se interrumpe cuando hay algún estrés ambiental, que en ambientes neotropicales suelen estar relacionados con la disminución del nivel del agua o desecación del ecosistema en época de estiaje, concentraciones bajas oxígeno, incremento de depredadores o de sus frecuencias de contacto, entre otros aspectos, lo que conduce a la producción de hembras míticas. A través de meiosis las últimas dan lugar a machos haploides, así como de huevos míticos susceptibles de ser fecundados.

El resultado de la fertilización en esta fase sexual, son huevos de resistencia diploides que tienen una fuerte cubierta protectora (Figura 16.3 J-K), que entran en diapausa hasta que las condiciones ambientales vuelven a ser favorables, cuando eclosionan como hembras amícticas nuevamente (Wallace y Snell, 2010). En Bdelloidea, una opción alternativa a los cambios ambientales bruscos en la humedad es la anhidrobiosis, en la que los organismos entran en etapa latente, luego de perder un gran porcentaje de agua corporal sin que sus células sufran daño importante, y literalmente vuelven a la vida (anabiosis) cuando la humedad en el medio otra vez es favorable (Ricci y Fontaneto, 2009).

Origen, composición y diversidad taxonómica

Los rotíferos incluyen tres grupos claramente definidos (cada uno como un clado monofilético), aunque existe discusión en cuanto a las relaciones entre ellos y la categoría taxonómica a la que pertenecen (José de Paggi et al., 2020): los Seisonacea, que presentan dos ovarios (digonontas) y solo tienen representantes marinos, los Bdelloidea (también digonontas) y los Monogononta. Estos tres grupos se han considerado tradicionalmente como un filo, a la vez relacionados con el filo Acanthocephala por la presencia de lámina intra-citoplasmática en la epidermis, no obstante, el uso de diversos marcadores moleculares no solo también ha evidenciado su relación filogenética (más estrecha con los Seisonacea), sino que ha puesto en el contexto varias hipótesis sobre la evolución de estos cuatro taxones, algunas de las cuales podrían conducir inclusive a que dejen de considerarse filos aparte (Fontaneto y De Smet, 2015). (Figura 16.3)

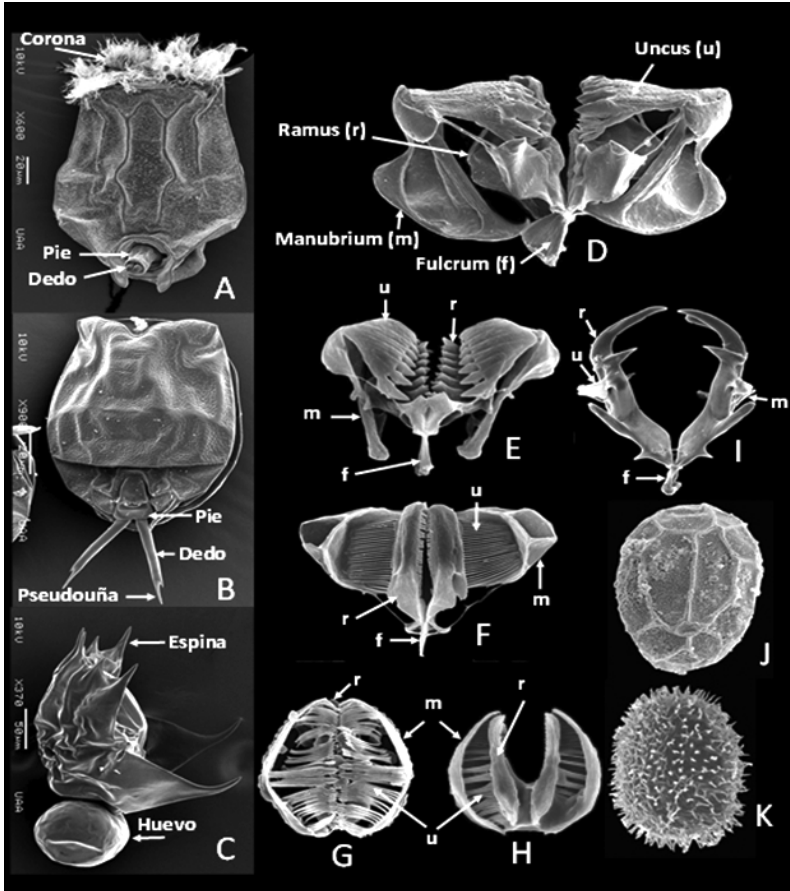


Figura 16.3. Rotíferos: aspectos morfológicos y estructuras de resistencia. A. *Brachionus bidentatus*, B. *Lecane papuana*, C. *Brachionus araceliae*. Algunos tipos de trofi: D. Maleado (*Brachionus*), E. Maleado (*Epiphanes*), F. Maleorramado (*Filinia*), G-H. Ramado (Bdelloidea), I. Incudado (*Asplanchna*). J – K. Huevos de resistencia. Fotografías modificadas con permiso de los autores: Marcelo Silva Briano, Araceli Adabache Ortiz y Gerardo Guerrero Jiménez (Laboratorio de Ecología – Universidad de Aguascalientes, México). Muestras recolectadas en ambientes acuáticos del estado de Aguascalientes, México.

En este texto y por fines prácticos se consideran los Bdelloidea y Monogononta en la categoría de clase, siguiendo a José de Paggi et al. (2020). En conjunto, ambas están representadas por 34 familias y 132 géneros a nivel mundial (Segers, 2007; 2013), de las cuales en el Neotrópico se conocen 30 familias y 94 géneros, con un número aproximado de especies en aguas continentales de 623 en Monogononta y 121 en Bdelloidea (José de Paggi et al., 2020). La región neotropical en su extensión posee amplia variación latitudinal, altitudinal y geomorfológica, que

se traduce en variedad de climas, ecosistemas y tipos de aguas, que inciden diferencialmente sobre la distribución geográfica de las especies de rotíferos. En esta amplia diversidad de ambientes, muchos ecosistemas e incluso algunas cuencas hidrográficas, presentan aún escaso conocimiento sobre su composición o poseen información taxonómica dudosa. Existen revisiones locales de inventario para Jamaica (Koste et al., 1993), Venezuela (Vasquez et al., 1998), Guatemala y Belize (García-Morales y Elias-Gutierrez 2007), Brasil (Garraffoni y Lourenço, 2012), Argentina (Ferrando y Claps, 2016), Ecuador (López et al., 2020) y se proyecta una para Colombia (Andrade et al., en prep.). Además, dos publicaciones sobresalen como referencia ya que lograron reunir en listas de chequeo las especies reportadas para la región neotropical, las cuales datan ya de hace algunas décadas (Koste y José de Paggi, 1982; José de Paggi y Koste, 1995).

Entre los más ampliamente distribuidos y diversificados en aguas dulces neotropicales, se incluyen los géneros *Lecane* (Lecanidae), *Brachionus* y *Keratella* (Brachionidae), y *Trichocerca* (Trichocercidae), la mayoría más ricos en especies en ambientes con desarrollo de vegetación acuática. Otros muy comunes en el plancton pero con menos registros de especies, son *Polyarthra* y *Synchaeta* (Synchaetidae), *Asplanchna* (Asplanchnidae), *Filinia* (Flosculariidae), *Hexarthra* (Hexarthridae), *Conochilus* (Conochilidae), *Epiphanes* (Epiphanidae), *Ascomorpha* (Gastropodidae) y *Testudinella* (Testudinellidae).

Se ha encontrado que organismos de diferentes zonas geográficas o inclusive coexistentes, con morfología aparentemente similar o leves variaciones consideradas inicialmente plasticidad fenotípica, en realidad corresponden a distintas especies (*sibling species*, especies gemelas o especies hermanas) producto de especiación críptica. Estos hallazgos se han logrado con aproximaciones integrativas, que incluyen morfometría geométrica, microscopía electrónica de barrido y técnicas moleculares, como el uso de aloenzimas y posteriormente la variación en distintos marcadores, como los espaciadores internos transcritos nucleares (ITS) o los genes mitocondriales como 16S rRNA y citocromo c oxidasa subunidad 1 (COI), que han permitido reconocer cerca de 43 complejos de especies crípticas de rotíferos a nivel global (Gabaldón et al., 2017).

En el Neotrópico, estos complejos incluyen como ejemplos a *Lecane bulla*, para el cual se hallaron 13 especies crípticas (García-Morales y Domínguez-Domínguez, 2020), así como en el grupo *Brachionus plicatilis* (Gómez y Snell, 1996; Mills et al., 2017; Guerrero- Jiménez et al., 2019). El uso de códigos de barras (COI) en México, también señala evidencias para otras especies de *Lecane*, *Brachionus*, *Ascomorpha*, *Platyias* y *Mytilina* (García-Morales y Elias-Gutierrez, 2013). Es relevante destacar que pese a las grandes similitudes morfológicas entre

especies crípticas (alopátricas y simpátricas), se han identificado variaciones en rasgos ecológicamente relevantes entre ellas, con diferenciación de nicho facilitada por distintas respuestas a las fluctuaciones en el entorno físico y divergencias en las historias de vida y estructura demográfica (Gabaldón et al., 2017; Zhang et al., 2019), sin embargo, la mayoría de los estudios en este tema han sido hechos en zonas diferentes a la región neotropical.

Cladóceros

Caracterización general

Son un grupo de pequeños crustáceos pertenecientes a la clase Branchiopoda, evolutivamente exitosos en la colonización de ambientes epicontinentales, donde han alcanzado su mayor diversificación morfológica y ecológica, por su eficiente modo de reproducción y mecanismos de dispersión, si bien algunos han ocupado secundariamente las aguas oceánicas. En general reciben la denominación de *pulgas de agua*, por el movimiento aparente a manera de saltos que describen muchas especies durante su desplazamiento, habitan en una amplia variedad de ambientes epicontinentales lacustres y palustres (temporales o permanentes), asimismo son más representativos en aquellos de tipo léntico (e.g. lagos, estanques, embalses, etc.). Presentan especies que típicamente habitan la zona pelágica (o limnética) de los cuerpos de agua, aunque una parte importante de su diversidad la constituyen formas litorales asociadas a sustratos sumergidos (e.g. plantas acuáticas) o son habitantes de fondo en intersticios de los sedimentos superficiales, entre sus hábitats más frecuentes.

Su diversidad aún no es bien conocida, Forró et al. (2008), señalaron cerca de 620 especies en aguas continentales (cifra subestimada en dos a cuatro órdenes de magnitud según estos autores), representadas por dos órdenes en la región neotropical (Anomopoda y Ctenopoda) y 186 especies, de las cuales alrededor de la mitad se consideraban fauna endémica. Más recientemente, se listan no menos de 700 especies distribuidas en más de 100 géneros a nivel global (Kotov et al., 2013), el conocimiento de su diversidad y distribución geográfica se encuentra en una etapa de actualización, gracias a estudios morfológicos más detallados y el apoyo de herramientas moleculares (e.g. códigos de barras), no solo en aguas neotropicales sino también en otras regiones del mundo.

Aspectos morfológicos

Los cladóceros se distinguen por su tamaño pequeño, en aquellos órdenes de más amplia distribución (Ctenopoda y Anomopoda), su longitud corporal oscila entre

0.2 y 7 mm, aunque la mayoría de especies no superan los 3 mm (poco más del 90%) (Rizo et al., 2019).

Se caracterizan por una cabeza relativamente corta y bien definida, diferenciable de un caparazón que recubre lateral y dorsalmente lo que resta del cuerpo. Este carece de segmentación visible en comparación con otros crustáceos, por tanto, en la práctica se considera que consta de un tronco, donde están alineados los apéndices torácicos (4 a 6 pares, en general provistos de numerosas sedas), y de una región abdominal que se curva ventralmente llamada postabdomen, que lleva un par de garras terminales y dos cerdas proximales. Poseen un par de antenas natatorias conspicuas, ubicadas a cada lado de la cabeza, segmentadas, regularmente birrámeas (conformadas por una base, una rama interna y otra externa) y dotadas de largas sedas. En la cabeza se distingue además un par de anténulas tubulares con función sensorial, usualmente no segmentadas, más cortas y en posición ventral. Es característico en la parte dorsal del animal, un espacio formado entre el caparazón y el tronco, conocido como cámara de incubación, donde se desarrollan sus huevos (Figura 16.4).

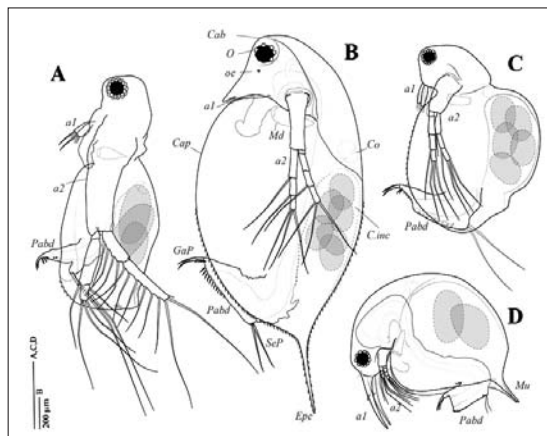


Figura 16.4. Familias de cladóceros frecuentes en el zooplancton. Orden Ctenopoda: (A) Sididae (*Neodiaphanosoma*). Orden Anomopoda: (B) Daphniidae (*Daphnia*), (C) Moinidae (*Moina*), (D) Bosminidae (*Bosmina*). Convenciones: a1, anténula; a2, antena; Cab, cabeza; Cap, caparazón; Pabd: postabdomen; O, ojo compuesto; oc, ocelo; Md, mandíbula; C.inc, cámara incubadora; Co, corazón; GaP, garra postabdominal; SeP, seda postabdominal; Epc, espina posterior del caparazón; Mu, mucrón. Apéndices torácicos no ilustrados.

Fuente: Álvarez-S., J.P. (2021)

Las antenas representan el principal órgano de locomoción en las formas planctónicas, en tanto que, en aquellas asociadas a sustratos, su desplazamiento además de éstas, se complementa con la ayuda del primer par de apéndices torácicos y por el postabdomen, que tiende a ser más grande y ornamentado. Dicho

postabdomen se usa en la limpieza o remoción de materiales en exceso o extraños, que pueden acumularse entre los apéndices torácicos.

Tienen un único ojo compuesto, rodeado por varias lentes hialinas, acompañado habitualmente por una mancha pigmentada accesoria (ocelo). Hacia el límite entre la cabeza y el caparazón bivalvo, se localizan sus piezas bucales (labro con función secretora, mandíbulas, maxílulas y maxilas, las últimas rudimentarias o ausentes), mientras que su sistema digestivo poco diferenciado en su recorrido, se extiende a lo largo del animal y termina en un ano dorsal ubicado en el postabdomen (Figura 4). Los apéndices torácicos, permiten la adquisición, manipulación y concentración de partículas de alimento, estas son conducidas hacia una ranura o surco que recorre el tronco y progresivamente a la parte anterior, donde son procesadas por las mandíbulas antes de entrar a la apertura bucal. La respiración se realiza a través de superficies internas, facilitada por el movimiento continuo de los apéndices torácicos, que producen corrientes de agua al interior del caparazón durante la alimentación.

Poseen un sistema circulatorio abierto, con un corazón simple ubicado en la parte dorsal, con el que se impulsa la hemolinfa a diferentes partes del cuerpo. Los individuos son relativamente translúcidos, tienen un exoesqueleto formado por una cutícula quitinosa, que periódicamente es renovada en la medida que van creciendo hasta cierto límite, produciéndose mudas (exuvias) durante todo su ciclo de vida.

El dimorfismo sexual suele ser suficientemente marcado, los machos además de tener menores tallas que las hembras, poseen anténulas más desarrolladas, especializaciones en el primer par de patas (presencia de ganchos o “clasper”, que les permite sujetar a las hembras), la cámara dorsal del caparazón es reducida, y su postabdomen suele ser más simplificado.

Algunas poblaciones muestran apreciable plasticidad fenotípica, con cambios característicos en su morfología denominados polimorfismos. Si este fenómeno se produce cíclica o estacionalmente, por definición es más apropiada su denominación de ciclomorfosis. En la zona templada están bien documentados ejemplos de dicha variación cíclica en cladóceros planctónicos, la mayoría en especies del género *Daphnia* y *Bosmina* (Dumont y Negrea, 2002). En *Daphnia* se incluyen cambios en el tamaño del cuerpo, en la longitud relativa de la espina posterior del caparazón, es muy particular el alargamiento apical de la cabeza en una punta o en una cresta dorsal, que reciben el nombre de yelmos, así como otras proyecciones cefálicas (dentículos o espinas laterales). En el género *Bosmina* es posible encontrar cambios en la longitud y curvatura de las antenas, así como en la extensión de las espinas postero-ventrales del caparazón (llamadas mucrones).

Se han propuesto diferentes hipótesis acerca de las causas de este fenómeno, uno de los mecanismos que ha recibido más atención es la respuesta defensiva inducida por depredadores (vertebrados e invertebrados), quienes de forma involuntaria liberan sustancias químicas que alertan de su presencia (conocidas como “kairomonas”), por tanto, el desarrollo de estructuras de defensa es una de las múltiples estrategias que pueden tener los organismos frente a la presión selectiva de dichas interacciones (Dumont y Negrea, 2002; Diel et al., 2020).

En aguas neotropicales, la variación polimórfica parece no presentar un marcado componente estacional. Algunos taxones presentes en la región para los cuales se reconoce polimorfismo morfológico son *Daphnia gessneri* (Arcifa, 1976), *D. ambigua* (Benzie, 2005), *Ceriodaphnia* cf. *cornuta* (Zaret, 1972), reconocida como un grupo de especies, especies de *Bosmina* (Elmoor-Loureiro, 1989), así como el cladóceros invasor *D. lumholtzi* (Sorensen y Sterner, 1992). Este último, de procedencia afro-asiática-australiana, fue introducido en Norte América y ya cuenta con registros en Brasil (Simões et al., 2009), Argentina (Kotov y Taylor, 2014) y México (Silva-Briano et al., 2010).

Ciclo de vida y reproducción, hábitos alimentarios

El desarrollo de los cladóceros es directo (no incluye fases larvales), tiene lugar en la cámara incubadora dorsal, e incluye una serie de 3 a 4 estadios (instar), luego a través del proceso de muda los individuos juveniles (neonatos) son liberados, con una morfología prácticamente idéntica a la de los adultos.

La madurez sexual se alcanza en el intervalo de días a semanas y pueden producir decenas de camadas en su ciclo vital. Su esperanza de vida es variable entre especies y por lo general no excede los cuatro o cinco meses (Dumont y Negrea, 2002), naturalmente su longevidad, tasas de crecimiento y reproducción, entre otras características de su historia de vida, guardan estrecha relación con las condiciones de temperatura y alimentación en que se desarrollan estos organismos (Sarma et al., 2005).

Sus poblaciones se conforman casi exclusivamente por hembras, que se reproducen de manera asexual por partenogénesis. En este modo de reproducción las hembras (partenogenéticas) producen huevos diploides (amícticos), a partir de los cuales se desarrolla progenie del mismo sexo. En respuesta a señales ambientales que indican condiciones desfavorables o de deterioro del hábitat (desecamiento, déficit de oxígeno, escasez de alimento, sobrepoblación, o en ambientes con estacionalidad climática marcada, la variación en la temperatura y fotoperiodo, etc.), se da una transición a una fase sexual, donde se estimula la

producción de machos diploides. Estos individuos se ocupan de la fertilización de huevos haploides (míticos) producidos por hembras sexuales (gamogénicas), lo que da origen a la formación de huevos de resistencia, como su mecanismo más generalizado (Dumont y Negrea, 2002).

En los anomópodos se encapsulan uno a dos huevos en una estructura llamada “efipio”, que se caracteriza por una cubierta fuertemente quitinizada y pigmentada que puede conservar parte del caparazón. En los ctenópodos no se forman dicha estructura y los huevos latentes se caracterizan por una protección más simple.

Estas estructuras de resistencia les permiten entrar en una fase de diapausa o latencia, lo que asegura su supervivencia hasta que las condiciones se restablezcan, y constituyen un importante mecanismo para su dispersión en diferentes escalas espaciales y temporales. Este proceso puede encontrarse mediado por agentes como el viento (anemocoria), las corrientes de agua (hidrocoria) y algunos animales (zoocoria), incluido el hombre. Como ejemplos particulares, en estudios en llanuras aluviales de la Argentina se ha identificado el papel de las macrófitas acuáticas, como reservorios y vehículos de dispersión de estas formas latentes, al ser arrastradas durante los pulsos de inundación (Battauz et al., 2017), así como la endozoocoria en peces iliófagos del género *Prochilodus*, que se caracterizan por sus largos desplazamientos (Battauz et al., 2015).

Muchas de estas formas de resistencia pueden no eclosionar sincrónicamente o incluso no encontrar las condiciones apropiadas para hacerlo, por lo cual se acumulan en los sedimentos formando “bancos de huevos”. Allí son preservados como subfósiles junto con otros restos quitinizados disociados (a diferencia de otros grupos zooplanctónicos, cuyos restos se conservan poco), por tanto, constituyen un archivo de cambios históricos y evolución de los ambientes acuáticos en el pasado reciente, con uso potencial en reconstrucciones paleolimnológicas junto con otros indicadores, como se ha aplicado en Centroamérica (Wojewódka et al., 2016). Así mismo, la inducción de la eclosión de estos propágulos latentes, que permanecen viables varios años e incluso décadas en capas superficiales, son de gran utilidad en estudios de diversidad, ya que los datos de emergencia de distintas especies permiten complementar los de la fauna activa obtenidos por técnicas convencionales, entre otras posibles aplicaciones como lo muestra la revisión reciente en Sudamérica de estos estudios (Iglesias et al., 2016).

En general los cladóceros se alimentan indistintamente de todo tipo de partículas pequeñas disponibles en el agua, la mayoría consumen algas, que a la vez son complementadas con bacterias o detritos (Gliwicz, 2004). Su modo de adquisición es complejo, en los diferentes grupos taxonómicos está asociado con

el grado de especialización morfológica y funcional que tienen los apéndices torácicos, que reflejan diferencias en su historia evolutiva y adaptaciones para usar distintos recursos y hábitats en el ambiente acuático. En los ctenópodos, esta serie de apéndices torácicos presenta un patrón morfológico similar (salvo el sexto par) y poseen una función esencialmente filtradora, que posibilita la retención de partículas disponibles en suspensión en el medio, que son tamizadas por un entramado de sedas y pequeñas sétulas. Los anomópodos en comparación, presentan diferenciación morfológica y funcional entre pares de apéndices, algunos pueden estar más especializados para la filtración, como se presenta en distintos organismos planctónicos (e.g. familias Daphnidae y Moinidae), o para el raspado de biopelículas en distintos sustratos como sucede en algunas formas litorales (e.g. Chydoridae y Macrothricidae). Otros anomópodos tienen adaptaciones particulares en sus apéndices y son más especialistas en su dieta, alimentándose de restos de crustáceos en descomposición (*Pseudochydorus*) o de tejidos vivos del cnidario *Hydra* (*Anchistropus*) (Dumont y Negrea, 2002).

Origen, composición y diversidad taxonómica

Su origen en aguas continentales es antiguo. Sin embargo, es incierta la edad aproximada en su diferenciación, ya que el registro fósil es fragmentario y escaso. Se plantea que posiblemente se produjo en el Paleozoico, donde se ha recuperado importante evidencia paleontológica de otros grupos de branquiópodos de mayor tamaño; además en estratos del Mesozoico, donde se reconocen los restos más antiguos de los cladóceros, había ya evidencia de distintos linajes (Van Damme y Kotov, 2016). Se considera que la evolución de distintos depredadores (e.g. peces e invertebrados) y de hábitats disponibles (asociada con la radiación de las plantas acuáticas superiores), influyeron como factores principales en la historia evolutiva y diversificación de los cladóceros en los ambientes acuáticos continentales (Van Damme y Kotov, 2016).

Los cladóceros forman un agrupamiento monofilético entre los branquiópodos, como lo soportan distintos análisis basados en datos morfológicos y/o moleculares (Richter et al., 2007; Olesen, 2009; Schwentner et al., 2018). Su posición taxonómica en el sistema de clasificación, que se encuentra en revisión permanente, es aceptada al nivel de superorden (Cladocera), con cuatro órdenes representados en la fauna actual: Ctenopoda y Anomopoda, distribuidos en casi todos los continentes, y Haplopoda y Onychopoda, cuyas especies de agua dulce son exclusivas de la región Holártica.

En la región neotropical se incluyen representantes de dos familias de ctenópodos y ocho de anomópodos, mientras que en la actualidad este inventario puede reunir

más de 215 especies pertenecientes a 65 géneros. Aparte de aquellas endémicas y descritas en la región, se reconoce un variado número de taxones que se presume poseen amplia distribución, no obstante, varios de ellos posiblemente constituyen grupos de especies emparentadas con escasa diferenciación morfológica y ámbitos geográficos más restringidos, como lo indican estudios basados en estándares morfológicos más detallados y/o marcadores moleculares.

Por ejemplo, para algunos cladóceros planctónicos mencionados muy frecuentemente en el neotrópico que se asumían cosmopolitas, se han revelado patrones de endemismo continental e incluso linajes con divergencia regional, como en los complejos de especies de *Ceriodaphnia* cf. *cornuta* (Elías-Gutiérrez et al., 2008; Sharma y Kotov, 2013) y *Moina* cf. *micrura* (Elías-Gutiérrez et al., 2019), cuyas especies nominales en el sentido estricto, solo se distribuyen respectivamente en las regiones australiana y paleártica occidental. Otro ejemplo se relaciona con el complejo *Daphnia* cf. *obtusa* en Argentina, allí se reconocieron tres linajes distintos, además con amplia divergencia de otras especies norteamericanas pertenecientes al grupo, con el uso de dos marcadores moleculares (Adamowicz et al., 2004).

En este sentido, la información de inventario de los cladóceros en la región neotropical se encuentra en permanente revisión y actualización. Varias especies han sido descritas en las últimas décadas y cada vez es más común un enfoque integrativo para la delimitación de las mismas, de gran utilidad para el conocimiento de su diversidad, así como para la identificación de patrones biogeográficos o filogeográficos más precisos, en la medida que se posibilitan muestreos exhaustivos en distintas localidades y hábitats.

En relación con países de la región neotropical se dispone de varias recopilaciones de inventario, donde puede consultarse mayor información sobre la distribución de distintas especies. El alcance de este capítulo no permite un listado exhaustivo, no obstante, pueden citarse las contribuciones en México, Belize y Guatemala (Elías-Gutiérrez et al., 2006), Venezuela (Zoppi de Roa y López, 2008), Cuba (Elías-Gutiérrez y Varela, 2009), Colombia (Kotov y Fuentes, 2015), Chile (De los Ríos y Kotov, 2015) y Ecuador (López et al., 2018). En Brasil durante las últimas dos décadas ha habido un avance significativo en listas de chequeo regionales, las más recientes corresponden a Zanata et al. (2017); Sousa et al. (2018) y Da Silva et al. (2020).

La zona limnética o de aguas abiertas en los ecosistemas continentales neotropicales, se encuentra representada habitualmente por ensambles de especies propiamente planctónicas, como los anomópodos de las familias

Daphniidae (*Daphnia* y *Ceriodaphnia*), Moinidae (*Moina*) y Bosminidae (*Bosmina* y *Bosminopsis*), así como por los ctenópodos de las familias Sididae (*Neodiaphanosoma* y *Diaphanosoma*) y Holopediidae (*Holopedium*, restringida a la cuenca amazónica en el Neotrópico). Así mismo, puede también incluir especies propias de hábitat litorales, que pueden ser arrastradas y dispersadas pasivamente por las corrientes de agua, por lo cual en el sentido amplio se consideran parte del zooplancton limnético. Además, la presencia de estas formas litorales con mayor frecuencia puede darse en ambientes poco profundos, con amplio desarrollo de bancos de macrófitas acuáticas, predominio de vegetación sumergida y/o influencia periódica de procesos de mezcla y circulación del agua, que permite el acoplamiento entre distintos compartimentos del ecosistema acuático, como por ejemplo sucede en lagunas someras y de planos inundables.

En el hábitat litoral, las especies pueden estar en mayor o menor medida asociadas a plantas acuáticas (fitófilas) o a los sedimentos (bentónicas o epibentónicas). Allí son comunes los anomópodos de las familias Chydoridae y Macrothricidae, que reúnen importante diversidad de especies (con 39 y 8 géneros en aguas neotropicales), así como representantes de los géneros *Simocephalus* (Daphniidae), *Moinodaphnia* (Moinidae), *Ilyocryptus* (de hábito bentónico, Ilyocryptidae), *Acantholeberis* (Acantholeberidae) y *Eurycercus* (Eurycercidae). Entre los ctenópodos, se pueden incluir especies de *Pseudosida*, *Sida*, *Sarsilatona* y *Latonopsis* (Sididae). Los cladóceros en general poseen mayor diversidad taxonómica en esta zona, que en general es más heterogénea en estructura y variedad de sustratos, comparada con el sector de aguas abiertas (Alvarez-S., 2010; Castilho-Noll et al., 2010; Villabona-González et al., 2011).

Algunos géneros como *Scapholeberis* (Daphniidae) y *Dadaya* (Chydoridae) son hiponeustónicos, pueden permanecer bajo la película superficial del agua, adheridos allí mediante adaptaciones en la estructura y ornamentación del borde ventral de las valvas del caparazón. Otras especies de Chydoridae en la región neotropical poseen hábitats muy particulares, por ejemplo, en bosques húmedos asociados a musgos (*Bryospilus repens*) (Frey, 1980) o fitotelmata (*Alona bromelicola*) (Smirnov, 1988), o incluso en pequeños riachuelos (*Kisakiellus aweti*) (Sousa y Elmoor-Loureiro, 2018).

Otras especies son más tolerantes a condiciones salinas como se ha observado en *Daphnia menucoensis* y *Moina eugeniae* en lagunas de ambientes semiáridos de la Pampa Argentina (Battauz et al., 2013), mientras que en ecosistemas estuarinos neotropicales, en periodos de marea alta y entrada limitada de agua dulce, es común la presencia de especies propiamente marinas como *Penilia avirostris* (Sididae) y

Pseudevadne tergestina (Podonidae: Onychopoda) (Álvarez et al., 2006; Sterza y Fernandes, 2006; Márquez-Rojas et al., 2013).

Ambos órdenes de cladóceros presentes en ambientes epicontinentales en la región neotropical, se caracterizan por su papel como consumidores primarios de partículas. En la zona de aguas abiertas es ampliamente reconocida la importancia de las especies filtradoras en el control de las poblaciones de organismos autótrofos en particular, así como de otros microorganismos presentes en el plancton, por tanto, inciden diferencialmente sobre las principales vías de transferencia de materia y energía hacia niveles superiores de la red trófica en el ecosistema.

Los cladóceros como grupo, ecológicamente se asemejan más a los rotíferos, por sus pequeñas dimensiones, rápido desarrollo y ciclos reproductivos (Margalef, 1983). Dado que muchas especies planctónicas exhiben comparativamente mayor talla, esto les posibilita consumir un espectro aún más amplio en tamaño de partículas, por ejemplo, se encuentra alrededor de 1–50 μm de diámetro en especies de *Daphnia* (Gliwicz, 2004). Si bien existe cierto grado de selectividad por tamaño, que en su límite inferior se da por el espacio intersetular de sus apéndices filtradores y el superior por el espaciamiento entre las valvas del caparazón y pares de apéndices, en general no sucede discriminación según otras propiedades del alimento, que extraen indistintamente de suspensiones mixtas que contienen algas usadas como su recurso principal, así como bacterias y detritos (Gliwicz, 2004). Debido a la poca selectividad que en general poseen, en especies planctónicas de mayor talla (e.g. *Daphnia*), también se reconoce el efecto negativo que tiene para sus poblaciones las floraciones de cianobacterias de morfología filamentosa o colonial, frecuentes en ambientes eutróficos, ya que además de producir interferencia mecánica en su aparato filtrador, varias tienen la capacidad de producir metabolitos tóxicos que pueden afectar su fecundidad y supervivencia, con una respuesta variable según la tolerancia de las especies (Ger et al., 2014).

Los cladóceros pueden ser descritos como la presa universal del mundo limnético, el espectro de depredadores que se alimentan de ellos es amplio, e incluye aves, peces (en particular sus estados juveniles), anfibios, insectos (e.g. larvas de *Chaoborus*) turbelarios, ácaros, cnidarios, copépodos y otros crustáceos (Dumont y Negrea, 2002; Esteves et al., 2011), incluso en aguas tropicales hacen parte de los ítem consumidos por la planta acuática carnívora *Utricularia foliosa* (Lentibulariaceae) (Sanabria-Aranda et al., 2006).

Copépodos

Caracterización general

Los copépodos son pequeños crustáceos de tamaño entre 0,3 y 7 mm, pero la mayoría son inferiores a 2 mm. Junto con los nemátodos, se consideran, los metazoos más abundantes del planeta. Han conquistado todos los ambientes acuáticos y se les encuentra también en ambientes semi-terrestres húmedos. Muchos son parásitos en otros metazoos marinos. En ecosistemas continentales, los hay como parásitos de peces (Luque et al., 2013; Gaviria y Aranguren, 2019). Aquellos de vida libre habitantes de las aguas continentales, pertenecen a cuatro órdenes: Gelyelloida, Harpacticoida, Cyclopoida y Calanoida (Figura 16.5). El primero de ellos contiene exclusivamente especies subterráneas y está limitado al Paleártico occidental. Harpacticoida no tiene representantes en el plancton. La mayoría de las especies de Calanoida son planctónicas, y unas pocas viven en charcas. Cyclopoida domina en el bentos y en las aguas subterráneas, y presenta algunas especies de vida planctónica, que forman grandes poblaciones en lagos, ciénagas y embalses.

Aspectos morfológicos

El cuerpo de un copépodo está cubierto por un exoesqueleto, y está dividido en cabeza (cefalosoma), tórax (metasoma) y abdomen (urosoma) (Figura 16.5). Todos los copépodos de agua dulce tienen un solo ojo (central). En la cabeza se insertan los apéndices (siempre en pares) usados en locomoción (primer par de antenas) y alimentación (segundas antenas, mandíbulas, primeras y segundas maxilas y maxilípedos). El tórax está compuesto por cinco segmentos torácicos, cada uno de ellos con un par de apéndices ventrales, usados en locomoción y reproducción. En el primer par de antenas se insertan elementos mecanorreceptores (setas) y quimiorreceptores (estetascos). El abdomen posee pocos segmentos, proximalmente se desarrolla un somita genital, que en la mayoría de hembras corresponde a la fusión de los dos segmentos anteriores del urosoma, mientras que en la parte distal y posterior al segmento anal, se localiza un par de ramas caudales características (denominadas furca), las cuales llevan seis (raramente siete) cerdas de diferente longitud.

Los Calanoida se diferencian de Cyclopoida por la relación de tamaño entre el cefalotórax y el abdomen: en Calanoida el primero es mucho más grande que el segundo. Otro carácter es la longitud de las anténulas: en Calanoida llegan hasta el abdomen (Figura 5) mientras que en Cyclopoida sobrepasan el cefalosoma sin alcanzar el abdomen, excepto en 3 géneros bentónicos y de aguas subterráneas -

Paracyclops, *Diacyclops* y *Graeteriella* - en los cuales las antenas son muy cortas (como en Harpacticoida) y no sobrepasan el cefalosoma. (Figura 16.5)

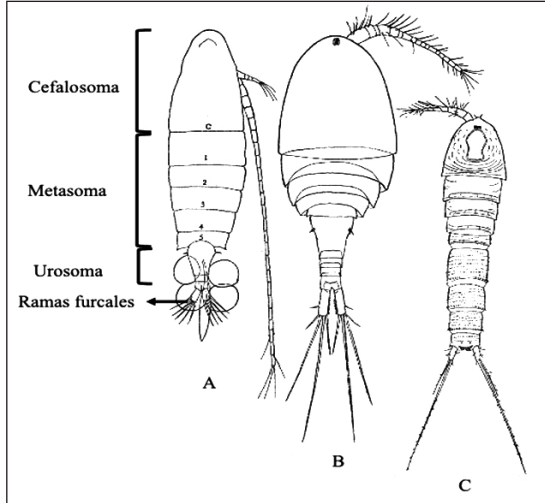


Figura 16.5. Comparación de la forma del cuerpo (hembras) de los 3 órdenes de copépodos de vida libre de las aguas continentales. A. Calanoida, plancton, B. Cyclopoida, plancton, bentos, aguas subterráneas, C. Harpacticoida, bentos, aguas subterráneas, semiterrestre.

Fuente: Esquemas modificado de Dussart (1967).

Ciclos de vida, reproducción, hábitos alimentarios

La longevidad de las especies es muy variada. Mientras que en algunas poblaciones de Cyclopoida (e.g. *Thermocyclops*) es de un mes (hasta 3 meses), en Calanoida puede llegar a ser de un año en lagos fríos del superpáramo (e.g. *Boeckella occidentalis*).

Los sexos son separados en Calanoida y Cyclopoida, y se presenta partenogénesis solamente en algunas especies de Harpacticoida (*Elaphoidella bidens*, *E. grandidieri*). Los machos presentan adaptaciones morfológicas (anténula y quinta pata derecha en Calanoida, ambas anténulas en Cyclopoida) que facilitan sujetar a la hembra durante la cópula, para traspasar las espermatecas por contacto entre los abdómenes (en Cyclopoida) o con ayuda de la quinta pata izquierda (en Calanoida).

El desarrollo ontogénico y crecimiento en Calanoida y Cyclopoida se realiza a través de mudas de la cutícula. Existen seis estados larvarios o nauplios (N1 – N6) y cinco estados juveniles o copepoditos (CI – CV). El dimorfismo sexual se manifiesta en el estado juvenil copepodito V. El animal deja de mudar cuando

alcanza la edad adulta. La fecundación de los huevos es externa, en el receptáculo seminal de la hembra, y los huevos fecundados se depositan en sacos ovígeros (uno en Calanoida, dos en Cyclopoida) adheridos al segmento genital.

Tanto en Cyclopoida como en Harpacticoida, se presenta el fenómeno de diapausa, que es una detención del desarrollo durante el desarrollo ontogenético, motivado por sobrecalentamiento del medio, mínimos niveles de agua o presión depredatoria durante el verano estacional. El animal se enquistaba en estado juvenil en la fase de copepodito IV o V, durante la época caliente (Hutchinson, 1967), y pasa de ser planctónico a bentónico, lo cual ocurre en las zonas templadas y subpolares. En Suramérica, esto se presenta en la zona templada del cono sur. En el trópico, la diapausa se manifiesta en época de verano y disminución del volumen de agua (Esteves, 1988). Al final de la diapausa, los quistes se rompen y el animal regresa a la zona pelágica y continúa su desarrollo (Kiefer, 1978).

Algunas especies de Calanoida que viven en charcas temporales, usan otra estrategia para proteger a la población en épocas con condiciones ambientales extremas, por ejemplo durante la sequía, producen huevos de resistencia que aguantan el desecamiento. Estos se desarrollan cuando regresan las aguas con la inundación, de igual manera como lo hacen los grandes branquiópodos de los grupos Spinicaudata en los Llanos de Colombia (Roessler, 1995) y Venezuela, y Anostraca en las lagunetas costeras y llanuras del Caribe (Gaviria *obs. pers.*).

Calanoida y Cyclopoida representan un grupo dominante (Copepoda) en el zooplancton limnético, y constituyen un eslabón importante en la red trófica en las aguas libres de lagos, embalses, estanques y charcas, y en el ciclo de nutrientes (Esteves, 1988). Según su etapa de desarrollo pueden tener un impacto diferencial sobre los recursos alimenticios, ya que sus formas larvales son principalmente microfiltradoras, mientras que los adultos pueden utilizar espectros mayores de tamaño en su dieta. Las especies de Calanoida son filtradoras y se alimentan selectivamente de algas del fitoplancton. Por su parte, los Cyclopoida tienen alimentación de tipo raptorial (captura selectiva de presas), y son en términos generales omnívoros o carnívoros. A su vez, sirven de alimento a larvas y adultos de peces (Papa y Holynska, 2013), a larvas de algunos insectos anfibióticos (Hutchinson, 1967) y a aves acuáticas (Gaviria, 1993). *Boeckella* es alimento predilecto de los flamings en los salares del altiplano boliviano y peruano, y forman parte de la dieta alimenticia de patos migratorios andinos. La dispersión de las especies de *Boeckella* en las lagunas de la puna y el páramo andinos, se ha logrado por el transporte de huevos de resistencia, adheridos a las plumas o en el tracto digestivo de las aves migratorias (Löffler, 1968).

Algunas especies de Cyclopoida como *Mesocyclops aspericornis* actúan como depredadoras de larvas de mosquito del género *Aedes* (Suárez et al., 1984). Estas últimas son transmisoras del dengue y la malaria. Por esta propiedad alimenticia, la especie se cultiva en tanques en las zonas de posible contagio.

Origen, composición y diversidad taxonómica

Los Calanoida están representados en el Neotrópico por seis familias, Acartidae (*Acartia*), Pseudodiaptomidae (*Pseudodiaptomus*), Temoridae (*Temora*), Lucicutidae (*Lucicutia*), Centropagidae (*Boeckella*, *Neoboeckella*, *Osphranticum*, *Parabroteas*) y Diaptomidae (Dussart y Defaye, 2002; Gaviria y Aranguren, 2019). *Acartia* se presenta en lagunas salobres costeras (Pearse, 1915), mientras que *Pseudodiaptomus* lo hace esporádicamente en el plancton de este mismo hábitat, siendo más que todo un género epibentónico marino (Walter, 1989). *Lucicutia* es un elemento marino que entra accidentalmente a lagunas costeras con la marea (Fuentes-Reinés et al, 2013), al igual que las especies de *Temora*.

Los Centropagidae son una familia típicamente oceánica, no obstante, su diversificación en aguas continentales del hemisferio sur, se plantea relacionada con eventos de colonización a partir de ambientes salobres y estuarinos, que antecedieron a la progresiva fragmentación de Gondwana. Salvo *Osphranticum*, el cual es un género de distribución neártica que se extiende en América Central hasta Panamá, en el Neotrópico la familia se restringe al sur del continente y a lagunas de la Cordillera de Los Andes, como sucede con el género *Boeckella*, cuya distribución más septentrional se presenta en Colombia, en lagunas del páramo de Santa Bárbara en el departamento de Santander (obs. Gaviria. 02.2020). Con ámbito más restringido se encuentra *Parabroteas* en las regiones Patagónica y Sub-Antártica, que a diferencia de otros representantes del orden, se distingue por ser un activo depredador de otros organismos del zooplancton incluidos rotíferos y otros crustáceos (Reissig et al., 2004), mientras que *Neoboeckella*, se distribuye en la región central de Los Andes (Perú y Bolivia).

La familia Diaptomidae es la de mayor diversidad en géneros y especies. Con excepción de *Arctodiaptomus*, que es de origen holártico, los géneros de Diaptomidae en el continente suramericano son endémicos. Uno de ellos (*Prionodiaptomus*) distribuido desde el Perú hasta Colombia, logró atravesar la transgresión terciaria del norte de Panamá, y hoy en día se distribuye hasta México (Suárez-Morales et al. 1996) y el sureste de los Estados Unidos de América (Reid, 2007). Los géneros de Diaptomidae con mayor número de especies en América del Sur son *Notodiaptomus* (36 especies), *Argyrodiaptomus* (12) y *Rhacodiaptomus*

(8). Les siguen *Odontodiaptomus* (3), *Calodiaptomus* (2), *Tumeodiaptomus* (2) y *Prionodiaptomus* (2) (Walter y Boxshall, 2021). Hay un buen número de géneros monoespecíficos (e.g. *Aspinus*, *Austrinodiaptomus*, *Colombodiaptomus*, *Dactylodiaptomus*, *Dasydiaptomus*, *Idiodiaptomus*, *Pectenodiaptomus*). Con pocas excepciones, los diaptómidos se distribuyen en el territorio al oriente o al norte de la Cordillera de Los Andes. Las excepciones son *Tumeodiaptomus* en Chile (Ruiz y Bahamonde, 1989), *Notodiaptomus cannarensis* en el Ecuador (Alonso, 2017), *Colombodiaptomus* y *Notodiaptomus henseni* en Colombia (Gaviria y Aranguren- Riaño, 2019), *Prionodiaptomus* en Colombia y el Perú. En América Central, los géneros son principalmente de origen holártico (*Arctodiaptomus*), neártico (*Mastigodiaptomus*, *Leptodiaptomus*) o limitados a México (*Microdiaptomus*) (Elias-Gutiérrez y Suárez-Morales, 1998). En las Antillas Menores, encontramos *Pectenodiaptomus caperatus* (Dussart y Defaye, 2002). *Arctodiaptomus* tiene un solo representante (*A. dorsalis*) en el norte de América del Sur. Su centro de distribución incluye ambientes subtropicales y tropicales bordeando el Golfo de México y el Mar Caribe, desde el sur de Estados Unidos, a través de Centro América hasta Colombia y Venezuela, además de las Antillas Mayores, con observaciones que sugieren expansión de su ámbito de distribución en América del Norte posiblemente promovidos por la actividad humana (Reid, 2007).

Los Cyclopoida más comunes del plancton neotropical son *Thermocyclops* y *Mesocyclops*. Ambos géneros están ampliamente diversificados en la región, con 9 y 15 especies respectivamente. La especie pantropical *T. decipiens*, parece ser la más común en la América tropical (Gaviria y Aranguren, 2007, Gaviria y Aranguren-Riaño 2019). Con excepción de Costa Rica, la especie *T. crassus* parece no existir en el Neotrópico. Algunos de sus reportes pueden ser errores de identificación y corresponden a *T. decipiens* (Collado et al., 1984; Reid, 1984; Gaviria y Aranguren-Riaño, 2019), o se trata de ejemplares introducidos. Dos especies *T. orghidani* y *T. antillensis* son endémicas de las Antillas, la primera de Cuba y la segunda de Guadeloupe (Dussart y Defaye, 2006). De igual manera, el género *Metacyclops* tiene amplia distribución: *M. mendocinus* se registra en la región neotropical desde Centroamérica hacia el sur del continente, mientras que *M. leptopus*, *M. laticornis* y *M. tredecimus*, parecen encontrarse restringidas a Sudamérica. *M. mendocinus* se señala tolerante a diferentes condiciones ambientales (eurioica), mientras que el grupo de *M. leptopus* incluye taxones localizados en lagos de alta montaña (Reid et al., 1990). *Metacyclops tredecimus* se encuentra al oriente de la Cordillera de Los Andes, con reportes en los Llanos de Colombia y Venezuela, así como en Argentina y Paraguay. Altitudinalmente, las cuatro especies muestran rangos de

distribución relativamente distintos, al menos en Colombia: *M. tredecimus* <300 m.s.n.m., *M. mendocinus* 0 - 2.600 m., *M. laticornis* 2.600 m., *M. leptopus leptopus* 2.700 - 3.500 m. y *M. leptopus totensis* 3.000 - 3.700 m. (Gaviria, 1994; Gaviria y Aranguren-Riaño, 2019). No se han encontrado dos especies del mismo género en el mismo cuerpo de agua (Gaviria, 1988).

Algunas especies del género *Tropocyclops* como *T. prasinus meridionalis*, son habitantes de las aguas libres de lagos y embalses, como ocurre en el Lago Helvetia en Minas Gerais, Brasil. La especie habita en este lago en el metalimnion, mientras que *Thermocyclops minutus* vive en el epilimnion (Okano, 1980). En general, tanto *T. prasinus* como *T. minutus* se consideran buenos indicadores de estado trófico en embalses suramericanos (Perbiche-Neves et al., 2021). Otros géneros que tienen especies en el plancton son *Acanthocyclops*, y esporádicamente *Eucyclops*, *Microcyclops*, *Paracyclops*, *Ectocyclops* y *Macrocyclops*, pero estas son típicamente bentónicas o asociadas al litoral, y se capturan accidentalmente en muestras de plancton realizadas cerca a la orilla, o en lagos y ciénagas pandas. Estos géneros no se consideran en este capítulo.

En lagunas costeras con distintos grados de salinidad, se encuentran además especies planctónicas de los géneros *Halicyclops*, *Neocyclops* y *Oithona*. Información adicional sobre estos géneros se puede consultar en Rocha (1985, 1986), Rocha y Carvalho-Bjornberg (1988), Dussart y Defaye (2006) así como en Gaviria y Aranguren- Riaño (2019).

Códigos de barras y taxonomía integrativa en el zooplancton

A inicios del presente siglo Hebert et al. (2003a) propusieron el uso de una secuencia genética estandarizada para la identificación de especies, implementando la herramienta molecular del código de barras de ADN para reconocer y/o describir nuevas especies. Este código de barras es un sistema basado en cortas secuencias estándar de ADN que, para ser eficientes, deben permitir distinguir la variación que se da entre especies cercanas evolutivamente (interespecífica) de aquella usual dentro de cada una de estas especies y debida a la variabilidad genética intraespecífica (Paz et al., 2011). El método se propuso en principio usando un fragmento de un gen mitocondrial denominado citocromo c oxidasa subunidad 1 (COI) y que está conformado por aproximadamente 650 pares de bases y al tener una alta tasa de cambio en la secuencia, por sustitución de nucleótidos, muestra una señal filogenética y hace posible discriminar entre especies estrechamente relacionadas, como lo son las de un mismo género y las llamadas especies crípticas (Hebert et al., 2003b, Pires y Marinoni, 2010). Las secuencias son depositadas y

están muchas veces disponibles, en plataformas o bases de información genética ampliamente utilizadas como BOLD SYSTEMS y Genbank.

Esta herramienta, aunada a las ya desarrolladas aproximaciones morfológicas usando microscopía óptica y de barrido, dio pie a lo que se conoce como la taxonomía integrativa (Pires y Marinoni, 2010), que ha potenciado el descubrimiento de nuevas especies y dado más evidencia de que en el caso del zooplancton, como ya lo sugería Frey (1982), el cosmopolitismo muchas veces no es real, aún en especies que presentan una reproducción con prevalencia de procesos partenogenéticos y solo algunos períodos con la etapa sexual y estructuras de resistencia y latencia, con aparente fácil dispersión, como es el caso de los cladóceros y los rotíferos.

En particular en el zooplancton, además del uso del código de barras con COI, se han introducido otros tipos de marcadores entre los cuales se encuentran los fragmentos de genes 16s (mitocondrial) y 18s (nuclear), o el espaciador transcrito interno (*ITS-2*) en el ADN ribosómico nuclear (ADNr) y al usarlos en conjunto con herramientas sistemáticas, han permitido no solo hacer indicaciones de tipo taxonómico sino también filogenético y filogeográfico (Kotov et al., 2016; Mills et al., 2017, Bekker et al., 2018, Dumont et al., 2021; Neretina et al., 2021). Cada vez es más evidente que lo que se vislumbraba en general como el futuro de la taxonomía (Padial et al., 2010) es ahora el presente más próspero de ella. Sin embargo, el uso de la taxonomía integrativa con zooplancton no se ha extendido ampliamente en el neotrópico y la mayoría de los trabajos, incluyendo los más recientes, se han realizado principalmente en la zona norte (Elías-Gutiérrez et al., 2019; García-Morales y Domínguez-Domínguez, 2019; Guerrero-Jiménez et al., 2019; Montoliu-Elena et al., 2019; Gutiérrez-Aguirre et al., 2020; Andrade et al., 2020).

Aspectos ecológicos del zooplancton

La ecología de un grupo como el zooplancton, generalmente hace referencia al estudio de procesos de interacción entre los organismos y su entorno físico y biológico, que explican los patrones de distribución y abundancia, así como la variación de estos en el tiempo. Para la adecuada comprensión de estos procesos se deben considerar, entre otros aspectos: la heterogeneidad en las historias de vida de los organismos zooplanctónicos, mencionada en apartes anteriores de este capítulo; la variedad de ambientes acuáticos y de hábitat; diferente grado de plasticidad en las respuestas a las exigencias del ambiente; y el grado de incertidumbre que se incrementa con el nivel de organización ecológico a tratar (población, comunidad, ecosistema). Este contexto será fundamental para generar, orientar y delimitar las preguntas de investigación (Figura 16.6).

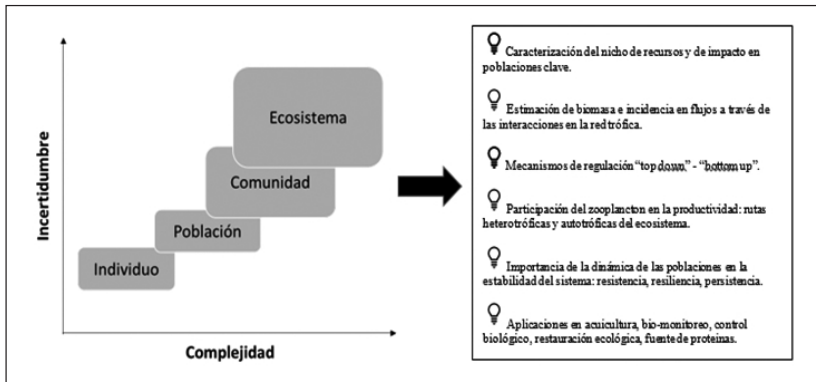


Figura 16.6. Niveles de organización e investigación en zooplancton.

Una de las primeras y llamativas observaciones es la mayor diversificación (filos y especies) del zooplancton marino en comparación al epicontinental. Margalef (1983), lo explica como posible producto de las características efímeras, fluctuantes y más exigentes de los ambientes acuáticos epicontinentales. Sin embargo, esta generalización requiere precisión cuando se considera de forma diferencial cada grupo taxonómico de interés dentro del plancton animal.

En relación con la riqueza de especies, es frecuente encontrar una mayor contribución de los rotíferos con respecto a los crustáceos planctónicos, tendencia que se acentúa en ambientes acuáticos tropicales (Lewis, 1996). Esto se relaciona con la capacidad de colonización de hábitats y de ocupación de diferentes nichos en la columna de agua y la zona litoral (Esteves, 2011). Sin embargo, factores históricos, regionales y locales incidirán en la magnitud y proporcionalidad de la riqueza por grupo, así como en la composición taxonómica de las especies que se expresan en cada ambiente acuático (Tabla 16.2)).

Los procesos que dan origen a los patrones en la distribución geográfica de las especies zooplanctónicas en el Neotrópico son de naturaleza compleja, lo que se explica en la diversidad de nodos y rutas de dispersión, en un contexto de amplia heterogeneidad climática, geológica, geomorfológica y ecosistémica en la región. Por ejemplo en Sudamérica la presencia de Los Andes, junto a la expresión de extensas planicies, algunas inundables según el pulso de grandes ríos y otras con histórica influencia marina, son elementos de gran relevancia para comprender la distribución de distintas especies del zooplancton, lo cual se ha evidenciado especialmente en crustáceos planctónicos (Gaviria 1989; Dumont et al., 2012; Menu-Marque et al., 2000).

Tabla 16.2. Factores históricos, regionales y locales que influyen en la estructura del zooplancton dulceacuícola

Factor	Ejemplo	Aspectos de mayor interés
Histórico	Tiempo	Riqueza
	Matriz geológica	Endemismos
	Origen del ecosistema	Distribución y dispersión de especies
	Latitud	
Regional	Altitud	Composición taxonómica
	Conectividad - corredores	Diversidad Beta
	Vegetación	Umbrales de riqueza
	Patrón y variabilidad del clima	Procesos de colonización y extirpación
	Tipos de suelo y usos	Grupos funcionales de especies
Local	Geomorfología	Grupos y especies dominantes – rasgos funcionales
	Patrón de estratificación y/o mezcla	Dinámica poblacional
	Espesor de la zona fótica	Interacciones biológicas – algas, animales del plancton, peces
	Estabilidad física	Distribución vertical y horizontal
	Acoplamiento con zona litoral y bentónica	Biomasa y producción biológica
	Productividad	Cascadas tróficas
	Presencia de depredadores	Tolerancias fisiológicas
	Usos de suelo en la cuenca	Estabilidad ecosistémica
	Contaminación	

Es conocida la incidencia de factores regionales y locales sobre la riqueza de especies en el zooplancton. Sin embargo, no es posible generalizar las características de estas relaciones y sus mecanismos de acción debido al legado histórico en sus patrones biogeográficos, a diferencias en la forma como operan los distintos filtros ambientales o al desbalance en la cantidad y calidad de información disponible a nivel regional para lograr comprenderlos (Pinto-Coelho et al. 2005). El estado trófico del sistema y la temperatura se han considerado tradicionalmente factores de primer orden para comprender las diferencias en la riqueza de especies en comunidades acuáticas y en el zooplancton estos mecanismos pueden cambiar según el grupo taxonómico. Respecto a la temperatura, una observación frecuente es la mayor representación de cladóceros y copépodos en la región limnética de lagos y embalses fríos localizados a mayor altitud, en contraste con la mayor representación de especies de rotíferos en los lagos y embalses cálidos de zonas bajas. En general la variedad de especies zooplanctónicas tiende a ser mayor en las zonas bajas y cálidas. Acerca del estatus trófico, en algunos casos se puede observar una relación unimodal con indicadores como la concentración de fósforo total (Barnett y Beisner 2007); o una relación directa con la cantidad de clorofila, también usada como indicador (De Los Ríos y Soto 2007).

Otros factores que podrían tener incidencia sobre la riqueza de crustáceos y rotíferos planctónicos que se han explorado en sistemas del Neotrópico son: el tamaño de los lagos, la estabilidad temporal interanual en las condiciones del hábitat y la calidad del recurso alimenticio. Se destaca el éxito en la colonización de los rotíferos en ambientes altamente cambiantes debido a su alta fecundidad, sus cortos ciclos de vida, su plasticidad trófica y su fácil dispersión (Álvarez, 2013; Villabona-González et al., 2011). Por el contrario, es común una relación negativa entre los crustáceos con el grado de estabilidad, opuesto a la relación positiva con la variedad en la calidad del recurso alimenticio medido como riqueza de pigmentos fotosintéticos (Aranguren-Riaño et al. 2011).

En planos de inundación y embalses son también de gran relevancia factores de orden hidrológico (Bonecker et al. 2009). En planos inundables de la región amazónica colombiana y de las cuencas de los ríos Magdalena y San Jorge, durante las fases de aguas altas y sus transiciones, se halló la mayor riqueza de especies, promovido por el incremento de la conectividad en los complejos, además de un efecto positivo del desarrollo de la vegetación acuática en estos periodos (Andrade-Sossa et al., 2011; Álvarez-S 2013; Villabona et al., 2011). Dicha vegetación aumenta la relación superficie/volumen, lo que se traduce en mayor disponibilidad de micro-hábitats con una consecuente baja competencia interespecífica (Lansac-Tôha et al., 2003).

Estas observaciones coinciden con las realizadas en planos inundables de otras latitudes en el Neotrópico, como sistemas asociados al río Paraná, que destacan, además, a los rotíferos como el grupo más representativo en variedad de especies (Bonecker et al. 2009; Simões et al. 2013). Respecto a los embalses, las diferentes condiciones hidro-sedimentológicas que se dan sobre el eje longitudinal promueven la heterogeneidad de hábitat y la consecuente oferta de nichos, lo que favorece la riqueza de taxones. Es esperable que la cantidad y proporción de especies por grupo taxonómico varíe entre las zonas lacustre, de transición y ribereña del embalse, siendo esta última donde por lo general se restringe la colonización de varias poblaciones planctónicas (especialmente de cladóceros y copépodos adultos) por la prevalencia de condiciones del ecosistema lótico como la alta turbulencia y turbidez (Ríos Pulgarín et al., 2020). Esta heterogeneidad también puede estar condicionada por la presencia de palizadas de madera que disminuyen la presión de las perturbaciones al ofrecer una gran disponibilidad de hábitats, refugios y nichos para el zooplancton e incrementan la oferta de recursos alimenticios (Scheffer, et al., 2006; Velásquez-Duque et al., 2021).

En síntesis, de la forma como se dé la interacción entre los factores regionales y locales, se determinará la expresión de la composición y riqueza en un ambiente en

particular (Shurin et al. 2000). Sin embargo, en algunos casos, los factores locales pueden tener mayor incidencia sobre la expresión particular de la composición y riqueza de algunos grupos del zooplancton, especialmente asociados con procesos antropogénicos como transformación de la matriz geológica, de suelos y vegetación de la cuenca, modificación de los patrones hidro-sedimentarios, alteración de condiciones físicas y químicas del agua, contaminación por tóxicos e introducción de especies exóticas, entre otros.

En cuanto a la estructura del zooplancton que integra la composición taxonómica específica, la expresión de tamaños corporales, biomasa y abundancias, es importante resaltar que los mecanismos que operan derivan de la interacción entre los factores regionales y locales (Shurin et al. 2000; Beisner et al. 2006). Sin embargo, la forma y sus efectos dependen de la naturaleza del ecosistema acuático (Tabla 16.3). En embalses y planos de inundación tropicales, factores locales como la calidad de los recursos alimenticios, en el caso de los rotíferos, y el estado trófico, especialmente en cladóceros, juegan un papel fundamental en la expresión diferencial de su estructura (Bonecker et al., 2007; González et al., 2011; Villabona-González et al., 2014; Villabona-González et al., 2015). (Tabla 16.3)

Tabla 16.3. Características del zooplancton según el tipo de ecosistema

	Ríos	Embalses	Lagos
<i>Estructura de la comunidad zooplanctónica</i>	Dominada por formas pequeñas como protozoos, homínidos y juveniles de copépodos. Se pueden observar organismos bentónicos, en ocasiones muy abundantes como quidóridos, harpacticóidos y ostrácodos. Mayor representatividad de la comunidad en los planos inundables.	Variación de la estructura según la zona del embalse en el eje longitudinal. Mayor riqueza y representatividad típica de grupos zooplanctónicos en zona lacustre.	Aporte diferencial de los grandes grupos a la riqueza y dominancia, según origen, geomorfología y metabolismo de los lagos. Incidencia de organismos del zoo-bentos y del litoral según grado de acoplamiento.
<i>Desarrollo de la comunidad zooplanctónica</i>	Bajo grado de desarrollo, ciclos de vida cortos y reactivos. En planos inundables, procesos de colonización y estabilización ajustados a dinámica hidrológica.	Generalmente, el máximo desarrollo se observa en la zona de transición. Mayor grado de persistencia en la zona lacustre.	Relativamente mayor estabilidad y abundancia de grupos eu-planctónicos. Factores hidro-climáticos explican cambios temporales. Heterogeneidad horizontal por corrientes, vientos y parches de vegetación.
<i>Alimentación en el zooplancton</i>	Detritus particulado, fuentes alóctonas predominantes.	Detritus particulado, fracciones de materia orgánica disuelta. En algún grado componentes algales planctónicos.	El fitoplancton es la fuente principal. Evidencia de cascadas tróficas - depredación selectiva por tamaños. Bucle microbiano puede tener alta relevancia según origen y metabolismo del lago.
<i>Producción por zooplancton</i>	Baja e intermitente. Efecto negativo del flujo, turbiedad y baja concentración de oxígeno disuelto.	Baja a moderada. Regulada por cantidad y calidad de oferta de recursos, además del efecto negativo de la turbiedad.	Moderada a alta. Fluctuante según disponibilidad de recursos, metabolismo y depredación.

Modificado de Wetzel (2001).

Dodson et al. (2009), en un estudio sobre la incidencia de factores locales y regionales en la estructura del zooplancton de 52 lagos de zonas templadas, destaca al tamaño de los lagos y el gradiente trófico como factores determinantes,

con agrupamientos de especies y tamaños corporales característicos asociados a un espectro de estos gradientes. En este análisis un mecanismo complementario que puede ser determinante sobre la estructura de las comunidades acuáticas es el disturbio y su régimen (Urban, 2004). Así, la naturaleza del disturbio, junto a la capacidad de ajuste de los organismos zooplanctónicos, determinará no solo la estructura en un momento dado, también incidirá sobre la dinámica de las poblaciones y su expresión en el tiempo. Los diversos grados de tolerancia, las historias de vida y el azar se entrelazan para, en un contexto regional regulado por la capacidad de dispersión (diferencial según el grupo taxonómico), determinar los componentes de la comunidad y su evolución en el corto plazo. Se conoce sobre la mayor incidencia de las fuerzas físicas como reguladoras de las poblaciones en ambientes sujetos a disturbios de alta magnitud y baja frecuencia, es decir poco predecibles, mientras que, bajo disturbios de menor magnitud y mayor frecuencia, ambientes más predecibles, los procesos de interacción biológica son determinantes de la estructura y dinámica de las poblaciones (Sousa, 1984).

Los mecanismos de regulación de las poblaciones desde la base de la estructura trófica (*bottom up*) o desde la parte superior (*top down*) son ejemplo de la importancia de las interacciones biológicas. Estudios en el Neotrópico han hallado una relación directa entre la densidad del zooplancton y el fitoplancton (Osorio-Marín, 2020; Rios-Pulgarín et al., 2020). Las algas más palatables son las de las clases Chlorophyceae, Cryptophyceae y Dinophyceae (Orejuela, 2016;), ya que son muy ricas nutricionalmente en carbohidratos y lípidos; además, no tienen mucílagos, espinas o coraza que puedan atorar los sistemas digestivos del zooplancton. Por otro lado, el detrito puede ser una forma importante de alimento para el zooplancton y en particular para los rotíferos, pues no solo las algas satisfacen todos los requerimientos nutricionales en una comunidad zooplanctónica (Kruk, 2010). El vínculo entre el fitoplancton y el zooplancton es más fuerte en sistemas tropicales con bajo enriquecimiento y se va debilitando a medida que incrementa el estado trófico, cuando el fitoplancton está dominado por componentes que normalmente no son aprovechados directamente por el zooplancton, aumenta la importancia del detrito como recurso alternativo (Gliwicz, 2004; Lampert, 1987).

La relación con los peces es otra interacción de gran relevancia para el zooplancton. Rejas et al. (2005), bajo condiciones controladas en un plano inundable, plantea la forma de operación de estos mecanismos y resalta la relevancia de la actividad de los peces sobre el zooplancton, bien por el potencial efecto en la reducción de las poblaciones de organismos de mayor tamaño por depredación, o por el incremento de la producción primaria al potenciar la circulación de nutrientes usados por las algas con un efecto positivo en las poblaciones de plancton herbívoro.

Un experimento de mesocosmos en lagos andinos con presencia de trucha (*Oncorhynchus mikiss*), evidenció la preferencia de peces juveniles sobre presas de mayor rango de tamaño, como el copépodo calanoideo *Colombodiatomus brandorffi*. La preferencia selectiva sobre zooplancton de diferentes tamaños también incidió en la estructura de tamaños y biomasa del fitoplancton, como un efecto del conocido proceso de cascada trófica (Herrera et al. 2017).

La cuantificación de biomasa a través de medidas de peso seco de diferentes organismos zooplanctónicos constituye una mejor aproximación a la estructura trófica del ecosistema, permite inferir sobre la estructura de un ambiente acuático independiente de la taxonomía, provee una unidad común para evaluar los diferentes grupos de zooplancton en un mismo ecosistema e incluso entre diferentes ambientes (Brito et al 2013) y es una herramienta valiosa para el cálculo de la producción secundaria (Melão y Rocha 2004). En consecuencia, para el estudio de la estructura de la comunidad, la estimación de biomasa es más útil que la densidad, pues mientras grupos muy abundantes como rotíferos y protozoarios frecuentemente tienen una baja representatividad en biomasa los de mayor tamaño y menos numerosos, como copépodos y cladóceros, pueden contribuir de forma muy importante en ella (Bonecker et al. 2007). La estimación de biomasa cobra aún más relevancia si se relaciona con el estado trófico de los cuerpos de agua (Rocha et al. 1995), pues se ha encontrado que generalmente ambientes eutróficos soportan mayores valores que ambientes oligotróficos (González et al. 2011), aunque esto no puede ser generalizado a todos los grupos de zooplancton, ni a todos los ecosistemas acuáticos (Villabona-González et al. 2014).

La heterogeneidad espacial del medio acuático y los cambios temporales en sus condiciones y recursos, son determinantes para comprender patrones de distribución espacial – horizontal y vertical – de las diferentes poblaciones zooplanctónicas. El viento, la morfometría y las corrientes internas son factores relevantes para comprender estos patrones. Se pueden promover zonas de mayor concentración o dilución en la densidad de organismos, con variabilidad en términos de horas. Este efecto está condicionado por eventos de estratificación o mezcla (Rinke et al. 2007, y puede ser modulado por el momento hidroclimático (Roldán y Ramírez 2008). Sobre el eje vertical en la columna de agua durante un ciclo nictermeral se puede evidenciar desplazamiento ascendente o descendente de una fracción del zooplancton, conocido como migración vertical directa (ascendente durante la noche) o inversa (ascendente durante el día), comportamiento asociado con la variación en la concentración de oxígeno disuelto, la temperatura y la densidad de depredadores (Hutchinson 1967; Esteves, 2011). En sistemas con baja transparencia y profundidad, la mayor concentración de organismos se puede hallar próxima al

límite de la zona fótica, donde habría mayor oferta de recurso alimenticio, menor probabilidad de detección por depredadores y suficiente oxigenación, sin que se exprese un proceso migratorio típico (Villabona-González et al. 2007).

Los procesos y mecanismos descritos, confirman la importancia de los organismos del zooplancton en el funcionamiento del ecosistema acuático.

Para comprender con mayor profundidad este rol, es necesario explorar cuánto de este control está determinado por las identidades de las especies presentes, por su número, por la cantidad de roles funcionales diferentes que estas especies representan o por cuáles roles funcionales están representados (Tilman et al. 1997). En el zooplancton estos aspectos se valoran y analizan dentro del contexto de la diversidad funcional (Hébert et al. 2017), para lo cual se usan: rasgos funcionales morfológicos, fisiológicos, comportamentales y de historias de vida (Gomes et al. 2019); expresión de razones isotópicas (Middelburg 2014); descriptores bioquímicos (Guisande 2006), entre otros. Braghin et al. (2021), en un estudio de diversidad funcional con 368 especies de zooplancton en planos inundables del río Paraná, analizaron seis rasgos funcionales (tamaño corporal, selección de hábitat, tipo de alimentación, tipo de reproducción, tiempo de vida y estrategias anti depredadores); mediante descriptores de riqueza, divergencia y equitatividad funcional, establecieron que la expresión de la diversidad funcional del zooplancton fue sensible a procesos hidro-geomorfológicos y a la disponibilidad de alimento. En un pequeño reservorio y con el tiempo de retención hidráulico como variable predictora, se estableció una relación negativa con la riqueza funcional del zooplancton, lo que se explicó como el efecto positivo de la variabilidad temporal en las condiciones del hábitat (transparencia, oxígeno disuelto y nutrientes) y de la productividad del sistema, sobre el espectro funcional de las especies (Barrera-Herrera et al. 2020).

La relevancia del zooplancton en la red trófica, se puede comprender mediante análisis de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$. En planos de inundación del río Amazonas, se estableció que hay un amplio espectro en el uso de recursos, además del fitoplancton, se identifica al perifiton y detrito como fuentes importantes; se describe una significativa variación temporal en estas interacciones (Torres-Bejarano et al. 2014). De esta forma, habría una incidencia clara de las zonas litoral y bentónica en el flujo del carbono al que se integran los organismos zooplanctónicos (Caraballo et al., 2016). Este amplio espectro de diversidad y plasticidad trófica en las poblaciones del zooplancton se ha confirmado en lagos del norte de suramérica mediante la caracterización de aminoácidos, que ha permitido aproximarse a dimensionar el nicho de uso de recursos, grado de solapamiento,

redundancia y variabilidad asociada a los recursos y las condiciones del hábitat (Aranguren et al. 2018).

A pesar de los significativos avances en el conocimiento de la ecología del zooplancton y considerando la gran heterogeneidad de ambientes y la diversidad biológica en el Neotrópico, aún son muchos los retos y preguntas por resolver.

Métodos generales para estudio del zooplancton

Métodos de colecta y preservación

Las condiciones del muestreo (sitios, frecuencia, volumen recolectado) dependerán del objetivo de estudio y del ecosistema seleccionado. Los métodos más comunes incluyen un muestreo cualitativo previo mediante arrastres verticales y horizontales, con redes de plancton de 20 μm de diámetro de poro, si se quiere capturar los organismos más pequeños del microzooplancton (protozoos), 45 o 50 μm para capturar rotíferos y larvas de copépodos y de 80 a 150 μm si solo se va a capturar meso y macrozooplancton. También son muy eficientes las trampas de luz (Montes-Ortiz y Elías-Gutiérrez, 2018), con las que se capturan muchos organismos aún de las especies raras en el ecosistema, siendo efectivas para crustáceos, pero no tanto para rotíferos. En el caso de protozoos usualmente hay que tomar muestras vivas de manera directa, pues muchos de ellos se deterioran con las redes y no resisten los fijadores.

El muestreo cuantitativo se realiza recolectando volúmenes determinados de agua, a profundidades definidas, considerando la migración vertical y la profundidad de la capa fótica y luego filtrando por una red de 45 o 50 μm , para retener desde organismos pequeños, como algunos protozoos ciliados, protozoos tecados, rotíferos y nauplios de copépodos, hasta organismos más grandes como cladóceros y copépodos adultos. El volumen de agua a filtrar puede variar según el nivel trófico del sistema, prefiriéndose tomar muestras de al menos 20 o 30L por cada profundidad, especialmente en ambientes oligo o mesotróficos, si se desea asegurar capturar la diversidad de todo el zooplancton presente en el lugar, aunque esto puede también definirse usando curvas de diversidad acumulada. Se utilizan principalmente los siguientes equipos (Baird et al., 2017; Suthers et al., 2019):

1. Tubos muestreadores, de volúmenes pequeños y usados principalmente para protozoos y a poca profundidad.
2. Botellas de diversos volúmenes de capacidad (usualmente entre 2 y 8L), horizontales tipo van Dorn y verticales tipo Niskin y Ruttner, que son prácticas en ambientes poco profundos, pero solo son eficientes para capturar organismos de pequeño tamaño y menor capacidad de huida, como

protozoos y rotíferos. 3. Trampas Schindler-Patalas, de volúmenes usuales entre 10 y 30L, apropiadas para capturar, además de protozoos y rotíferos, organismos de mayor capacidad de escape, como cladóceros y copépodos. 4. Bombas de succión, si se requiere muestrear un mayor volumen de agua o recolectar bajo la vegetación acuática flotante o entre la vegetación sumergida. 5. Redes de arrastre acondicionadas con un flujómetro, para calcular el volumen filtrado. También, como las tipo Nansen, que se pueden cerrar luego de hacer arrastres verticales en determinadas profundidades y antes de ser retiradas del agua.

El zooplancton para análisis moleculares es preservado usando exclusivamente alcohol al 96% (Montes-Ortiz y Elías-Gutiérrez, 2018). Para los demás fines, los organismos son frecuentemente conservados en formaldehído al 4% (v/v, concentración final) y en ocasiones en alcohol al 70% (Azevedo, et al., 2012) o en solución transaue (seis partes de agua, tres de alcohol al 96% y una de formol al 90%). Previo a esto, los organismos se pueden narcotizar con agua carbonatada o mentol para disminuir su contracción y distorsión, especialmente en rotíferos aloricados. En muestras con mucho material suspendido se puede teñir con rosa de bengala al 0,04% (Baird et al., 2017). Se recomienda recolectar de forma paralela una muestra cualitativa de zooplancton vivo y transportarla al laboratorio, sin fijador, en una nevera refrigerada, con el fin de adelantar parte de la taxonomía. Los ciliados y los rotíferos aloricados no se pueden identificar en muestras preservadas, ya que pierden su forma original y se comprimen, lo que conlleva al ocultamiento de estructuras importantes en la taxonomía.

Códigos de barras: Se propone además, no solo hacer arrastres verticales y horizontales con redes de plancton, sino también usar trampas de luz en muestreos nocturnos, que hacen más eficiente la captura de un gran número de individuos, hasta de las especies raras, para tener suficiente material requerido en la taxonomía integrativa (Montes-Ortiz y Elías-Gutiérrez, 2018).

Se han propuesto protocolos mejorados, para acelerar la implementación de líneas de referencia de códigos de barras para el zooplancton de agua dulce en la región y la optimización de la calidad de las muestras. Entre estos se sugiere que para asegurar la preservación adecuada del material genético tan pronto se recolecten los organismos, se use un filtro para su lavado con alcohol frío (al 96%), con el fin de extraer el agua y luego se fijen las muestras con este mismo alcohol. Las muestras se deben mantener permanentemente refrigeradas en campo y tan pronto sea posible colocarlas a -18°C durante al menos dos semanas, antes de empezar a trabajar con los especímenes (Elías-Gutiérrez et al., 2018).

La implementación de plataformas y creación de líneas base de referencia genética, taxonómica y molecular confiables, ha permitido la implementación de técnicas para estudiar y monitorear la diversidad del zooplancton dulceacuícola con ADN ambiental (eDNA) y *metabarcoding*, que tienen gran desarrollo en otras regiones (Weigand et al., 2019; Yang y Zhang, 2020; Yang et al., 2017), pero a pesar de su gran utilidad, aún no se han consolidado en el Neotrópico, ya que solo para México se han hecho avances importantes (Elías-Gutiérrez et al., 2018).

Métodos de laboratorio

Identificación taxonómica

Inicialmente se revisan las muestras cualitativas con el fin de hacer las determinaciones taxonómicas, elaborar el listado y tomar fotografías. Los métodos taxonómicos dependen de cada grupo e implican con frecuencia realizar disecciones, en el caso de copépodos y cladóceros en un medio de glicerina diluida o en polivinil lactofenol y la extracción del trofi utilizando hipoclorito en el caso de rotíferos. Para la identificación taxonómica se utilizan claves específicas para cada grupo taxonómico, entre las cuales se destacan las siguientes:

Protozoos: Foissner y Berger (1996), Tsyganov et al., (2016), Küppers et al. (2020).

Rotíferos: Ruttner-Kolisko (1974), Kosté (1978); Kosté y Shield (1987); Shield y Kosté (1992); De Smet y Pourriot (1995), Nogrady et al., (1995), De Smet (1996), Nogrady y Segers (2002), Segers (2007), Joko (2011), José de Paggi et al., (2020).

Cladóceros: Korovchinsky (1992), Smirnov (1992), Paggi (1995), Smirnov (1996), Elmoor-Loureiro (1997), Elmoor-Loureiro et al., (2004), Orlova-Bienkowskaja (2001), Benzie (2005), Kotov y Štifter (2006), Elías, et al. (2008), Perbiche-Neves (2015)

Copépodos: Sendacz y Kubo (1982), Reid (1985), Bayly (1992), Suárez-Morales, et al. (1996), Gaviria (2000), Gaviria y Aranguren (2003), Ueda y Reid (2003), Suárez-Morales et al. (2020).

Estimación de la densidad

De acuerdo con Baird et al., (2017) cuando la abundancia es menor a 200 individuos/litro se debe contar la muestra completa. Si la abundancia es mayor, se extraen y se cuentan submuestras sucesivas, teniendo precaución de homogenizar

eficientemente la muestra antes de cada extracción, mezclando muy bien o realizando un burbujeo con una pipeta (José de Paggi y Paggi, 1995). El volumen de estas alícuotas dependerá del tamaño de los organismos y puede estar usualmente entre 1 y 5 mL. Para el microzooplancton o para todos los grupos, si la muestra está muy concentrada, se puede contar en una cámara Sedgwick-Rafter usando un microscopio compuesto a un aumento 20x. Para el meso y macrozooplancton, los individuos se pueden contar en una cámara abierta, tipo Bogorov, de 5 a 10 mL, mediante un estereoscopio a un aumento entre 20-40x. También se puede realizar el conteo en microscopio invertido, dejando sedimentar la alícuota por 10-15 minutos, en una cámara tipo Utermöhl; la ventaja de este método es que se puede contar todo el zooplancton, utilizando aumento de 20x, pero pasando a 40x, cada vez que se requiera detallar algún organismo o estructura y se puede además introducir, con mucho cuidado, alguna aguja o estilite para voltear algún organismo que no se observe adecuadamente.

Las densidades se reportan en ind/L, para lo cual es necesario conocer: 1. El volumen de agua filtrada en campo expresado en litros y cuyos organismos fueron concentrados en el recipiente en el cual se preservó la muestra. 2. El volumen de la muestra en ml. 3. El número de organismos totales de cada taxón que fueron contados, sumando las alícuotas contadas. 4. El volumen de la submuestra analizada (suma de las alícuotas en ml).

Estimación de la biomasa

Para determinar la biomasa de organismos del zooplancton se seleccionan aleatoriamente treinta individuos de cada especie (o menos si la abundancia en la muestra no lo permite). La estimación de biovolumen de los rotíferos se calcula con base en las fórmulas geométricas más semejantes a la forma del cuerpo de cada especie, según lo propuesto por Ruttner-Kolisko (1977). A partir de los datos del bio-volumen, se obtendrá el peso seco ($PS_{\mu g}$) siguiendo a Rossa et al., (2007); considerando que $10^6 \mu m^3$ equivalen a $1 \mu g$ de peso húmedo (Bottrell et al., 1976) y el peso seco corresponde al 10% del peso húmedo (Pace y Orcutt, 1981), excepto para organismos de cuerpo muy blando como *Asplanchna* y *Epiphanes* (3,9% de peso húmedo) (Dumont et al., 1975).

La biomasa de microcrustáceos se estima a partir del método del peso seco (Dumont et al., 1975; Blettler y Bonecker, 2006) y el intervalo entre clases de tamaño de acuerdo con las recomendaciones de Bird y Praire (1985). El peso seco de las especies que no sean pesadas se puede extrapolar en ecuaciones de regresión longitud-peso seco más apropiadas según la especie y en lo posible propuestas para

sistemas tropicales (Dumont et al. (1975); Culver et al. (1985); King y Greenwood (1992); Castilho y Arcifa (2007); Monroy-González, 2008; Azevedo et al. (2012); Brito et al. (2013), Villabona-González (2015).

También se puede expresar la biomasa como microgramos de Carbono (C(μ g)) como un 48% del peso seco para rotíferos (Rossa et al., 2007) y como un 44% del peso seco para los grupos de artrópodos (King y Greenwood, 1992).

Enlaces de Interés

Rotifer World Catalog: (<http://rotifera.hausdernatur.at/>). Base de conocimiento de alcance global con acceso a nomenclatura, taxonomía y clasificación de rotíferos, colecciones de historia natural, distribución geográfica, datos ambientales y bibliografía especies, géneros y familias actualmente aceptadas.

Rotifera in la Encyclopedia of Life (EOL): Imágenes y algunos aspectos de distribución <http://eol.org/pages/6851/overview>

Los Rotifera SEM-trophi website: Por Diego Fontaneto y Giulio Melone. Fotografías electrónicas de barrido del trofi de numerosas especies de rotíferos.

http://www.rotifera.hausdernatur.at/Rotifer_data/trophi/

An annotated checklist of the Rotifera: <http://fada.biodiversity.be/group/show/4>. Versión online de la lista de rotíferos de Segers (2007) en Zootaxa.

Rotifer image galleries by Michael Plewka: <http://www.plingfactory.de/index.html>. Colección de imágenes de rotíferos.

Cladóceros do Brasil: (<https://cladocera.wordpress.com/links/>). Página con información de características, distribución y comentarios de las especies de Chydoridae y Eurycercidae reportadas para Brasil.

Cladocera do Brasil: (<https://cladoceradoBrasil.wordpress.com/>). Página con datos básicos sobre la identificación de familias de cladóceros que se dan en Brasil y métodos de estudio. También ofrece un glosario ilustrado de características de interés taxonómico.

Freshwater Animal Diversity Assessment – FADA: (<http://fada.biodiversity.be/>). Es una red informal de investigadores especializados en biodiversidad acuática.

Global Biodiversity Information Facility (GBIF): (<https://www.gbif.org/>). Red internacional que permite acceder a una base de datos de todos los grupos de organismos. Para Colombia: <https://www.gbif.org/es/country/CO/summary>

Sinbiota: (<https://sinbiota.biota.org.br/>). Sistema de Información Ambiental Biota proporciona la lista de especies y otra información sobre la encuesta realizada en el proyecto Biota / Fapesp, en Brasil.

World Register of Marine Species (WoRMS): (<http://www.marinespecies.org/>). Incluye también información de cladóceros y copépodos (<http://www.marinespecies.org/copepoda/>) continentales.

Barcode of Life Data System (BOLD): (<https://www.boldsystems.org/>). Base de datos en línea que permite adicionar y usar los datos de código de barras de ADN.

GenBank: (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Base de datos de secuencias genéticas, una colección anotada de las secuencias de ADN disponibles públicamente.

Plantas acuáticas

¹Mario Alberto Quijano-Abril, ²José Andrés Posada-García,
³Daniela Salazar-Suaza, ⁴Gabriel Roldán-Pérez

Actualmente los estudios sobre la diversidad de plantas acuáticas en el neotrópico presentan grandes vacíos de conocimiento en diversos aspectos de su taxonomía, fenología y ecología (Velázquez, 1994, Rial, 2013). El concepto de planta acuática ha sido abordado desde diversos enfoques por diferentes autores (Warming 1909, Arber 1920, Weaver y Clements 1929, Braun-Blanquet 1932, Raunkiaer 1934, Sculthorpe 1967, Rial, 2001). Algunas de estas definiciones hacen referencia a especies donde todo su ciclo de vida requiere estar en el medio acuático, mientras que otras son más amplias en sus postulados, incluyendo aquellas que puedan tener adaptaciones para estar por un periodo de tiempo en este medio.

Velásquez (1994) define como planta acuática a aquella que permanece y tolera largos períodos de inmersión (al menos el sistema radical), e incluye formas taloides, herbáceas o leñosas, arraigadas, flotantes o sumergidas, creciendo en agua, en suelos saturados o cubiertos de agua. Sin embargo, asumir este concepto no es sencillo en especies que presentan ecofases diferentes (Cook 1990). Esta dificultad se da especialmente en llanuras del neotrópico (Rial, 2003), debido a que muchas especies presentan plasticidad fenotípica que les permite adaptarse a condiciones de inundaciones y sequías alternantes.

Las plantas acuáticas, en términos generales, son todos aquellos organismos vegetales que permanecen o toleran prolongados períodos de inmersión (al menos su sistema radical), desarrollando fases de su ciclo de vida bajo estas condiciones. Estas pueden incluir formas taloides, así como vasculares de tipo herbáceo y/o

¹ Universidad Católica de Oriente, maquijano@uco.edu.co

² Investigador Independiente, joseaposadagarcia@gmail.com

³ Universidad Católica de Oriente daniela.salazars@udea.edu.co

⁴ Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, grolدان@une.net.co

leñoso. Pueden estar arraigadas a suelos saturados o cubiertos de agua, o en algunos casos flotar en el medio acuático. Asimismo, este tipo de organismos pueden estar total o parcialmente sumergidos (Velásquez, 1994). Algunas de estas plantas pueden presentar cambios morfológicos visibles en su estructura corporal, que les permiten adaptarse a la dinámica ambiental, persistiendo a pesar de las drásticas fluctuaciones del nivel del agua (Rial, 2003; Rial 2014). Es importante referenciar que los estudios ecológicos de este tipo de vegetación están representados en su mayoría en sistemas lénticos (lagos, lagunas, ciénagas, zonas anegadas, embalses) y ocasionalmente en sistemas lóticos (caños, riachuelos, ríos). Normalmente, lagos muy eutrofizados con litorales poco profundos son los medios más adecuados para el desarrollo de extensas zonas de vegetación acuática. A su vez, los lugares de esta naturaleza son propicios para el desarrollo de una gran variedad de macroinvertebrados, zooplancton, perifiton y peces.

El Neotrópico es la región biogeográfica que alberga la mayor cantidad de especies de plantas acuáticas en el mundo (Chambers et al., 2008), dada la disponibilidad de radiación solar a lo largo de todo el año, la riqueza de especies en esta región es mayor, comparada con otras zonas del planeta. Diversos autores han resaltado la importancia de este componente biótico dentro de la Limnología, debido a que son la base de la cadena trófica de los ecosistemas acuáticos, así mismo garantizan la reproducción, alimentación e interacción de muchos organismos. Adicional a esto, poseen capacidades filtradoras y sirven como indicadoras del tipo de hábitat (Fernández et al, 2015). Se considera por lo tanto relevante ampliar el conocimiento de este importante componente biótico, teniendo en cuenta su plasticidad ecológica, expresada en diversas formas, fenotipos y ecofases, donde se ha evidenciado que algunas especies de plantas acuáticas pueden cambiar por completo su morfología dependiendo del ciclo anual hidrológico, dichas características son llamadas ecofenos de una misma especie (Neiff et al. 2004, Rial 2009) y pueden generar confusiones a la hora de su identificación.

Clases ecológicas y bioformas de las plantas acuáticas

Las macrófitas no corresponden a un grupo monofilético, pues su definición está basada en una característica la cual ha evolucionado de manera independiente en diferentes linajes de plantas propiamente dichas (Algas, Bryophyta, Pteridophyta y Spermatophyta). Algunos autores discuten la utilidad, practicidad y coherencia de este término y proponen su prescripción, ya que el término *macrófita* puede ser inexacto al no tener en cuenta la estructura y posición taxonómica de la planta (Raspopov, 1978). Sin embargo, el término hace referencia a las plantas verdes que

pueden observarse sin magnificación, y se ha usado en la literatura hidrobotánica como sinónimo de “higher aquatic plants” (Rial 2001). Algunos autores incluyen dentro del grupo de las macrófitas a linajes de algas macroscópicas, las cuales se encuentran frecuentemente en ambientes acuáticos y pueden ser a su vez indicadoras de diferente tipo de procesos fisicoquímicos.

Schmidt-Mumm (1988) diferenció 5 grandes grupos de macrófitas, que se mencionan a continuación:

Pleustófitos: reúne las macrófitas errantes emergidas (Acropleustófitos) y sumergidas (Mesopleustófitos), sin raíces o con raíces colgando en el agua.

Hyphydata: aquellas plantas enraizadas al sedimento, con todas o casi todas las hojas sumergidas, excepto la flor o inflorescencia.

Ephydata: macrófitas enraizadas al sedimento, con hojas flotantes parcialmente en contacto con la atmósfera.

Helófitos: plantas enraizadas al sedimento, con la mayor parte de la estructura vegetativa por encima del agua.

Haptófitos: macrófitas que viven en aguas de corrientes veloces, especialmente en cascadas y raudales, adheridas a un sustrato con rizoides o raíces modificadas para tal fin.

Autores como Raunkier (1934), Cook (1990) y Velázquez (1994) también reconocen diversas clases ecológicas para las plantas acuáticas, las cuales comprenden la **vegetación hidrófita**, cuyos órganos crecen exclusivamente en el agua, su cuerpo vegetativo es simplificado y dominan las formas herbáceas. **Vegetación helófita** que comprende a las plantas arraigadas emergentes que agrupan formas de vegetación terrestre, arbustiva y herbácea dependiendo de la tolerancia a las condiciones anaeróbicas. Finalmente, **vegetación haptófita** que comprende a las plantas reófitas, es decir, aquellas plantas que crecen adheridas a las rocas.

En cuanto a las bioformas o hábitos de crecimiento, se resalta la clasificación de Sculthorpe (1967) adaptada por Rial (2009, 2014), la cual, comprende 4 hábitos de crecimiento de la vegetación acuática, entre ellas se encuentran las sumergidas, las flotantes libres, las arraigadas flotantes y las emergentes

Plantas sumergidas

Comprende la vegetación acuática que yace debajo de la superficie del agua. Se encuentran arraigadas al sustrato por medio de un sistema radical o por órganos

especializados adheridas al fondo o a un sustrato rocoso. Las plantas sumergidas completan todo su ciclo biológico dentro del agua, pero en el caso de algunas espermatofitas, las flores pueden salir a la superficie. Ejemplos de familias que representan estas plantas son: Callitrichaceae, Ceratophyllaceae, Haloragaceae, Hydrocharitaceae, Podostemaceae y Potamogetonaceae. En este grupo se incluyen también las carófitas *Chara* spp. y *Nitella* spp., debido a que están fijas al sustrato y presentan estructuras vegetativas y reproductivas que las asemejan a plantas vasculares sumergidas (Figura 17.1 f).

Plantas flotantes libres

Las plantas flotantes son aquellas cuyas hojas y tallos flotan sobre la superficie del agua, mientras que sus raíces se encuentran sumergidas. Este tipo de plantas toman los nutrientes directamente del agua a través de la pared celular o mediante un bien desarrollado sistema radicular, dependiendo del tipo de planta. Una de las familias más representativas es Lemnaceae, que presenta los siguientes géneros: *Lemna* (ej. lenteja de agua), *Spirodela*, *Wolffiella* y *Wolffia*. En esta categoría se incluye a la planta invasora *Eichhornia crassipes* (buchón de agua), a *Pistia stratiotes* (lechuga de agua) y a las especies de *Salvinia* y *Azolla* (Figura 17.1 d y e).

Plantas arraigadas flotantes

Las hojas de estas especies flotan sobre la superficie del agua, pero sus raíces están ancladas al sustrato. Algunas especies adicionalmente generan hojas sumergidas. Dentro de las especies relevantes en el neotrópico se encuentra *Nymphaea odorata* (“lirio de agua fragante”), la cual, es una planta acuática de amplia distribución mundial y *Victoria amazónica*, con distribución restringida a la Amazonía, ambas pertenecientes a la familia Nymphaeaceae. (Figura 17.1 c). Otros géneros que presentan estas características son: *Hydrocleis*, *Nymphoides*, *Sagittaria*, entre otras.

Plantas emergentes

Estas plantas se caracterizan por poseer las raíces adheridas al sustrato por debajo de la columna de agua, mientras que sus tallos, hojas y órganos reproductivos son aéreos. Las plantas acuáticas de hábito emergente más comunes en el Neotrópico pertenecen a las familias: Poaceae, Cyperaceae, Onagraceae, Typhaceae y Juncaceae (Figura 17.1 a, b, h y i).

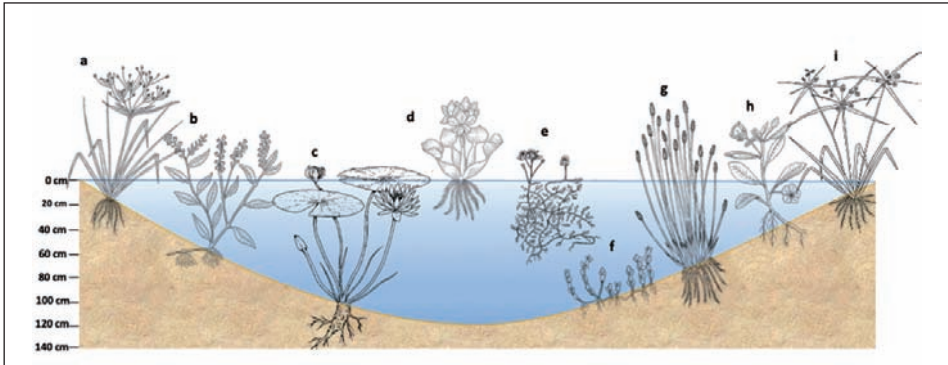


Figura 17.1. Perfil ecológico y bioformas de la vegetación acuática

Fuente: Daniela Salazar Suaza y Mario Alberto Quijano Abril (2020).

Aspectos morfológicos de las plantas acuáticas

El desarrollo de las macrófitas en el medio acuático ha significado para ellas adquirir una serie de adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas que les ha permitido sobrevivir en este tipo de ambientes (Mohan, 1991; Scremin, 2009). Estas plantas tienen la capacidad de soportar zonas inundadas de forma temporal o permanente, superando problemáticas como anoxia de órganos, dificultad para realizar fotosíntesis y acumulación de fitotoxinas (Junk, et al., 1989; Junk y Piedade, 1997; Armstrong, et al. 1991; Jackson y Colmer, 2005; Santana, et al. 2019). Sin duda las adaptaciones más visibles en las plantas acuáticas están asociadas con la epidermis, el almacenamiento de gases y el soporte corporal (Sculthorpe, 1985). Entre las principales características se podrían enumerar: reducción en la producción de cutina en las células epidérmicas, lo cual se traduce en la disminución de la capa de cutícula a nivel de tallos y hojas, la presencia de aerénquima en gran parte de los órganos del individuo, con el objetivo de permitir el almacenamiento de gases así como flotabilidad y el desarrollo de raíces adventicias para la absorción y en algunos casos el sostén (Weaver y Clements, 1929; Thomaz y Bini, 2003; Scremin-Dias, et al. 2011).

Morfología de las hojas

En la vegetación acuática encontramos diversos tipos de hojas dependiendo del hábito de crecimiento de la planta. En primer lugar, están las hojas que flotan en la superficie del agua, manteniendo contacto con la atmósfera y con el agua al mismo tiempo. En segundo lugar, existen las hojas adaptadas completamente a la vida en el agua, sin tener contacto directo con la atmósfera y viviendo completamente

sumergidas y, en tercer lugar, están las hojas adaptadas por completo a la vida atmosférica, sin tener contacto directo con el agua, mientras que, la raíz y una parte del tallo se encuentran sumergidos (Foerste, 1882; Clements, 1907).

En relación con las hojas flotantes, se encuentran adaptaciones como presencia de estomas generalmente en la epidermis superior que no tiene contacto con el agua, láminas de textura fuerte y coriácea que permiten resistir el movimiento del agua, forma generalmente circular, peltada, con margen entero y largos peciolos. El parénquima en empalizada de la hoja está mucho menos desarrollado que el parénquima esponjoso, el cual, está lleno de enormes cámaras de aire (Cronk y Fennessy, 2001; Catian y Scremin-Días, 2013).

Las hojas sumergidas, se dividen principalmente en dos grupos: las que presentan una lámina delgada en forma de cinta, o, a veces ancha, y aquellos en los que la lámina de la hoja está finamente subdividida, ya sea por fenestración o disección. Ambos tipos de hoja presentan una relación de superficie/volumen mayor que una hoja de una planta terrestre, estas características se consideran adaptaciones para obtener un adecuado suministro de gases en solución bajo el agua (Arber, 1920; Weaver y Clements, 1929; Wetzel, 1982). La presencia de fenestraciones en especies de la familia Podostemaceae, ha sido resaltada por algunos autores, ya que permite reducir la superficie de contacto con el agua y ofrecen poca resistencia mecánica a la corriente; lo que les ha permitido colonizar arroyos, quebradas y ríos (Sculthorpe, 1967, Cook y Rutishauser, 2007).

Finalmente, el grupo de las plantas emergentes cuyas hojas no tienen contacto con el agua, se caracteriza por una variedad mucho mayor de rasgos morfológicos, algunos no diferenciados de la mayoría de las plantas terrestres. Con respecto al tamaño podemos encontrar desde hojas pequeñas casi imperceptibles, como en el caso de especies del género *Eleocharis*, hasta láminas foliares amplias como en *Montrichardia arborescens* (Baksh y Richards, 2006; Lopes et al., 2016). Viviendo esencialmente el mismo entorno, las hojas de plantas emergentes muestran características estructurales similares, relacionados con la solución de problemas ligados al sostén mecánico. Entre ellas figuran la acumulación y disposición de tejidos como el colénquima y esclerénquima, así como la presencia de elementos vasculares del xilema fuertemente lignificados (Cook et al., 1974).

La aparición de dos o más tipos diferentes de hojas en un individuo (heterofilia), es una característica en algunas plantas acuáticas, lo cual, ha atraído durante mucho tiempo el interés de los botánicos. Estos cambios en la morfología foliar se relacionan con los cambios del medio en el que se encuentran (Correll y Correll, 1972). Algunas especies como *Proserpinaca palustris*, cuando sube el

nivel del agua, producen un tipo de hoja delgada, sumergida, con subdivisiones y sin estomas, mientras que, cuando el nivel de agua baja, la lámina se engrosa, produce estomas y se convierte en una hoja entera (Weaver y Clements, 1929; Fassett, 2006) Las hojas sumergidas bajo el agua y las hojas aéreas en contacto con la atmósfera generalmente difieren en la anatomía interna y en los caracteres de la epidermis, a su vez, muestran diferencias externas evidentes. (Figura 17.2).



Figura 17.2. heterofilia en *Proserpinaca palustris* a) época de lluvia b) época de sequía
Fuente: Daniela Salazar Suaza (2018).

Morfología de los tallos

Los tallos de las plantas acuáticas sumergidas se caracterizan generalmente por ser delgados, alargados y ramificados, revestidos de hojas y a menudo con producción de raíces en los nudos. Su ramificación tiende a ser simpodial, debido al alto peso específico del agua y la necesidad de poder soportar el peso de las ramas (Arber, 1920; Sculthorpe 1967, Cook et al., 1974).

Las plantas acuáticas sumergidas y algunas emergentes, con frecuencia crecen activamente de forma apical, perdiendo paulatinamente sus hojas basales. En esta área basal algunos autores han reportado la presencia de una gran cantidad de organismos microscópicos como hongos, algas y zooplancton (Esteves, 1988). En los tallos, el xilema tiende a reducirse, mientras que la lignificación suele ser muy pobre o nula.

En algunos casos particulares como en especies de la familia Podostemaceae, los tallos no son fácilmente reconocibles, por lo cual, su cuerpo vegetativo se ha reducido a un talo rastrero, adherido a rocas, exhibiendo similaridad con algunas macroalgas y hasta briófitos (Warming, 1881; Rutishauser, 1997).

En cuanto a los tallos de plantas acuáticas flotantes enraizadas y flotantes libres, encontramos tallos con un eje reducido, acompañado de hojas largas como es el

caso de *Pistia stratiotes* y *Eichornia crassipes*, mientras que, las plantas acuáticas arraigadas flotantes como las de la familia Nymphaeacea, aseguran que sus hojas lleguen a la superficie mediante largos peciolo que varían en longitud dependiendo de la profundidad del agua y aumentan la flexibilidad de la planta para evitar el daño de las hojas peltadas (Correll y Correll, 1972; Richards et al., 2011).

Por otro lado, la vegetación acuática emergente, debe asimilar el hecho de poseer una parte bajo el agua, mientras que la otra parte emerge. La zona del tallo que se encuentra sumergida debe tolerar ambientes deficientes de oxígeno, por lo que en algunos casos se desarrollan tejidos secundarios para el almacenamiento de aire (aerénquima). Las plantas emergentes, a menudo son llamadas también anfibias, ya que tienen la plasticidad ecológica de adaptarse a los cambios estacionales de los ambientes donde habitan (Esteves, 1998; Scremin-Dias et al., 1999; Rodrigues y Irgang 2001; Kaplan, 2002). En época de lluvia, el nivel del agua sube y la porción de la planta que se encuentre sumergida va a ser mayor, por tal motivo, esta tiende a cambiar en forma, tamaño y desarrollo de varios tejidos, teniendo en cuenta, la disminución en la intensidad de la luz y la reducción del suministro de oxígeno. Mientras que, en época de sequía, la mayor parte de la planta va a emerger y no va a estar en contacto con el agua, por lo que se empiezan a desarrollar estructuras similares a las de una planta terrestre al tener contacto directo con la atmósfera. Esta capacidad de producir una combinación del fenotipo dependiendo del ambiente, consistió en una ventaja adaptativa para este grupo de plantas, donde desarrollan un cambio estructural y ecológico de transición gradual entre vegetación terrestre y acuática. (Sculthorpe, 1967; Baas et al., 1983; Ridge, 1987; Rial, 2001; Boschilia et al., 2006).

Morfología de las raíces

La presencia de aerénquima en las raíces de las plantas acuáticas ha sido bien documentada por varios autores (Arber, 1920; Sifton, 1945; Sculthorpe, 1967; Justin y Armstrong, 1987; Laan et al., 1989). Se ha demostrado que el aerénquima permite la respiración aeróbica del sistema radicular en un medio anóxico (Armstrong, 1979; Laan et al., 1989). Sin embargo, las raíces de algunas de las plantas acuáticas más especializadas son extremadamente reducidas, y en algunos casos completamente ausentes (Arber, 1920; McDougall, 1941), este es el caso de especies flotantes libres como *Utricularia gibba*.

Las especies enraizadas al sustrato anaeróbico generan raíces numerosas y extendidas, ya que deben soportar inconvenientes con el anclaje al sustrato al tratarse muchas veces de grava suelta, arena o limo, y deben desarrollar un sistema de

ramificación más avanzado (Sculthorpe, 1967). La mayoría de las raíces de plantas acuáticas enraizadas flotantes y emergentes desarrollan abundantes pelos que surgen generalmente de células epidérmicas, mientras que las especies sumergidas, desarrollan raíces fibrosas que se originan en los nudos y, en algunos casos, pueden formar zarcillos para ayudar al anclaje (Armstrong, 1991). En las especies flotantes libres, las raíces que cuelgan sobre la superficie del agua cumplen una función de preservar la estabilidad, y se ha evidenciado que, en algunos géneros de plantas flotantes, sus raíces generan clorofila en las células corticales, por lo que se cree que realizan fotosíntesis a través de la raíz. A su vez, se han realizado estudios que evidencian la presencia de hongos micorrízicos arbusculares en algunas especies de macrófitas (Sharma 1998; de Marins et al., 2009).

La plasticidad de las raíces de plantas acuáticas es ciertamente una característica muy marcada, ya que se ha perdido en cierto sentido la capacidad de absorción y han asumido y desarrollado otras funciones muy distintas a las de sus antepasados terrestres. Esto se debe al hecho de que la absorción ya no es realizada únicamente por la raíz, sino también por toda la superficie del tallo y la hoja en el caso de las especies sumergidas, por lo que el anclaje o la estabilidad son las funciones más reconocidas en esta estructura, y muchas plantas acuáticas invierten gran cantidad de recursos formando raíces laterales, pelos radicales o raíces adventicias que representan muchas veces más del 50% de la biomasa de la planta (Wetzel, 1982).

Metabolismo en las plantas acuáticas

Dióxido de carbono, oxígeno y nutrientes esenciales

La asimilación del dióxido de carbono (CO_2) es fundamental para el desarrollo en todas las plantas. Por lo general este gas se obtiene del aire, para ser utilizado en el proceso de la fotosíntesis. A pesar de que muchas plantas acuáticas pueden absorber el CO_2 de la atmósfera, este gas en el agua es limitante para dicho proceso y para el crecimiento, debido a la alta resistencia a la difusión en el agua (Madsen y Jensen, 1991). Sin embargo, aquellas plantas que están completamente sumergidas han desarrollado diferentes mecanismos donde pueden asimilar y descarboxilar los iones bicarbonato (Iversen et al., 2019).

Las angiospermas sumergidas poseen el metabolismo fotosintético del tipo C_3 -Calvin con altas tasas de fotorrespiración. El CO_2 proveniente de la respiración mitocondrial, la fotorrespiración y en parte el CO_2 de los sedimentos, aumenta el dióxido de carbono y/o el bicarbonato asimilado del agua. Parte del CO_2 proveniente de la respiración también es acumulado en los tejidos aerenquimatosos y usado

eficientemente durante la fotosíntesis. Asimismo, parte del oxígeno producido durante la fotosíntesis, o que es tomado por las partes aéreas de las plantas, se mueve hacia el tejido radicular esponjoso. Este le sirve a la planta de protección contra gases tóxicos que se forman en medios anaeróbicos. Por lo general se acepta que la extensa red de espacios internos (cavidades) en las plantas acuáticas, representa una adaptación a su medio y sirve esencialmente para transportar O_2 hasta las raíces y rizomas enterrados (Dacey, 1980).

La invasión, colonización y establecimiento en los ambientes acuáticos ha sucedido múltiples veces en la evolución de las plantas, desde los briofitos a las angiospermas. Estos procesos han llevado al desarrollo de diversos fenotipos y rasgos funcionales, los cuales están ligados con aspectos fisiológicos para una óptima adaptación (Niklas, 1997; Graham et al., 2000). Los requisitos de los entornos nuevos llevaron al establecimiento de diferencias morfológicas y fisiológicas entre las partes del cuerpo de la planta. Muchas de estas características han sido desarrolladas de manera convergente por diferentes linajes de plantas (Arber, 1920).

Uno de los requerimientos fisiológicos más importantes para una planta que habite el medio acuático, es el transporte y almacenamiento del oxígeno, especialmente en ambientes hipóxicos. Los órganos sumergidos pueden adquirir O_2 a través de estructuras especializadas y a diferencia de las especies sensibles y tolerantes a las inundaciones, la vegetación de los humedales está bien adaptada para crecer durante períodos prolongados en suelos saturados de agua, incluso cuando los brotes están parcialmente sumergidos, crecen vigorosamente y no muestran signos de estrés.

En muchas plantas de humedales, como por ejemplo *Oryza sativa*, las células están separadas por espacios prominentes llenos de gas, que forman un tejido llamado aerénquima, este puede desarrollarse en hojas, tallos y raíces independientemente de los estímulos ambientales. Sin embargo, en algunas plantas no necesariamente acuáticas, incluidas helechos y angiospermas, la deficiencia de oxígeno induce la formación de aerénquima en la base del tallo y en las raíces de nuevo desarrollo (Evert, 2006).

Independientemente del hábitat de una planta, por lo general un gran volumen del cuerpo vegetal está ocupado por un sistema de espacios intercelulares de aire, que son esenciales para la aireación de los tejidos internos. Los espacios intercelulares son más característicos de tejidos maduros y también se extienden a los tejidos meristemáticos, donde las células que se dividen respiran intensamente. Los espacios intercelulares más comunes se desarrollan por separación de paredes

primarias contiguas a través de la lámina media (Esau 1975, 1977). No obstante, en plantas acuáticas estos espacios tienden a ser mucho más grandes. Trabajos como el de Seago et al. (2005), han examinado de manera detallada las diferencias entre tres patrones generales de origen y organización del aerénquima en órganos tan importantes como la raíz, y su grado de información en la sistemática de plantas con flores. Estos autores señalan que existe un tipo básico de organización del aerénquima en la corteza de las raíces en angiospermas. Este es un tipo de parénquima expansible en forma de panal, fundamental para el éxito de las primeras plantas con flores encontradas en ambientes de humedales.

La formación de tejido aerenquimático obedece a procesos metabólicos ligados a senescencia y muerte celular programada (Greenberg, 1996; Drew y Morgan, 2000). Fenómenos como la hipoxia común en ambientes acuáticos desencadena la síntesis hormonal del etileno, el cual induce la muerte de células de parénquima cortical. Este proceso ocurre de forma natural en las raíces, tallos y hojas de diferentes linajes de plantas (He et al., 1996). La presencia de aerénquima continuo aumenta la difusión del aire de las hojas a las raíces y permite a las plantas de humedales y de zonas anegadas mantener los niveles de oxígeno suficientes para apoyar la respiración. El exceso de oxígeno que no se consume por las células que respiran a menudo se difunde desde las raíces a la atmósfera (Arber, 1920; Esau 1975, 1977). El etileno provoca la muerte y la desintegración de las células de la corteza de la raíz. Los espacios que estas celdas ocuparon anteriormente proporcionan los vacíos llenos de gas que facilitan el movimiento de O_2 (He et al., 1996).

La muerte celular señalada por etileno es muy selectiva. Las células que no están destinadas a morir en la raíz no se ven afectadas. Se cree que un aumento en la concentración de Ca^{2+} en el citosol forma parte de la vía de transducción de señales de etileno que conduce a la muerte celular. Las sustancias químicas que elevan la concentración de Ca^{2+} citosólico promueven la muerte celular en condiciones no inductoras; a la inversa, las sustancias químicas que reducen la concentración citosólica de Ca^{2+} bloquean la muerte celular (He et al., 1996; Huang 1997; Evert 2006).

Las plantas acuáticas enraizadas toman los nutrientes de los sedimentos; pero las flotantes los toman simplemente del agua. La mayoría de las macrófitas enraizadas obtienen sus nutrientes del agua intersticial de los sedimentos, donde la concentración de éstos es mayor que en el agua. Sin embargo, cuando el medio está muy eutrofizado, la mayoría de los nutrientes son tomados directamente del agua.

Los nutrientes son elementos esenciales para el desarrollo y buen funcionamiento de cualquier planta, sea terrestre o acuática, estos elementos se dividen en macronutrientes y micronutrientes (oligoelementos). Existe una gran variación entre los macronutrientes con respecto a cómo muchas plantas lo necesitan. Así, entre el 95% y el 99,5% del peso fresco de los tejidos de las plantas está formado por estos macronutrientes, carbono, hidrógeno y oxígeno (Jones, 1979). Sin embargo, Los micronutrientes no son menos importantes para el éxito en el crecimiento de las plantas y solo difieren en las cantidades requeridas (trazas) por cada especie (Riemer, 1984).

La disponibilidad de algunos nutrientes en especial elementos como el nitrógeno y el fósforo juegan un papel importante en el control de la abundancia y el desarrollo de las plantas acuáticas (Sculthorpe, 1967; Abernethy, 1994; Carr y Chambers, 1998). Estos pueden ser tomados del sedimento y luego ser liberados al agua. Estas plantas atrapan partículas finas orgánicas e inorgánicas, mejorando la mineralización de la materia orgánica a través de la oxidación de los sedimentos, permitiendo así la liberación de fósforo a través de condiciones reductoras, y, aumentando el pH y la temperatura (Thiebaut, 2008).

La falta de ciertos elementos puede causar el deterioro e incluso la muerte de la vegetación y su exceso puede causar el rápido crecimiento de algunas especies, acumulando una gran cantidad de biomasa, que, al descomponerse, liberan a su vez numerosos iones que son de nuevo utilizados para producir más biomasa. Este fenómeno de alta productividad es uno de los que más altera la estabilidad de lagos y embalses, creando condiciones de anoxia en las partes profundas de estos ecosistemas y fomenta una rápida colmatación de los mismos.

Luz, temperatura, presión y velocidad del agua como factores limitantes

Particularmente para las hidrófitas sumergidas, la incidencia de la luz solar en la columna del agua constituye uno de los factores limitantes en su distribución batimétrica, especialmente cuando se trata de sistemas acuáticos que presentan un gradiente de profundidad (Ramos et al, 2004). Así, la cantidad de radiación que puede ser aprovechada fotosintéticamente por las plantas depende de una serie de factores como la transparencia, la turbidez y los sólidos suspendidos totales (Hutchinson, 1975; Wetzel, 1975).

Se ha observado que los efectos inhibidores de la intensidad de la luz sobre el fitoplancton no son los mismos que para la vegetación acuática. Muchas plantas sumergidas presentan variaciones morfológicas diferentes con relación a la intensidad lumínica. Así, por ejemplo, las plantas que están adaptadas a

lugares sombreados tienen sus hojas finamente divididas a manera de filamentos. En cambio, plantas que están más expuestas al sol, tienen hojas más amplias y lobuladas. Se ha observado igualmente, que plantas adaptadas a la sombra son más sensibles a los rayos ultravioleta, que aquellas que viven expuestas a la luz.

En cuanto a la temperatura, el aumento global que se ha evidenciado en los últimos años, puede generar una serie de efectos adversos en la biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos. Diversos estudios han mostrado cambios en el metabolismo y en las respuestas fisiológicas, relacionadas a cambios en temperatura, lo cual altera directamente la productividad primaria en relación con los nutrientes existentes en el medio, favorece el proceso de descomposición y genera desequilibrio en los ecosistemas (Boyer, 1982; Mckee et al., 2002; Casagrande et al., 2011; Velthuis et al., 2018).

En las zonas tropicales, la temperatura como factor ambiental dentro de la columna del agua presenta menores fluctuaciones a lo largo del año con respecto al aire, no obstante, en ambientes someros como lagunas, ciénagas o charcas, es posible registrar cambios diarios de varios grados centígrados de diferencia (Ramos et al. 2004). Estos cambios pueden afectar procesos físicos y químicos en el agua que determinan el desarrollo de algunas de estas plantas que están adaptados a estas variaciones de temperatura. Así, por ejemplo, *Myriophyllum spicatum* se desarrolla mejor en la superficie del agua, mientras que *Vallisneria americana* lo hace mejor cerca al sedimento. La temperatura óptima de fotosíntesis para ambas especies es de 33 °C, sin embargo, a 10 °C la tasa de fotosíntesis de *M. spicatum* es casi el doble de *V. americana* (Nichols y Shaw, 1986; Korschgen y Green, 1988).

En cuanto a la presión, se ha encontrado que ciertas especies de plantas sumergidas detienen abruptamente su crecimiento, cuando son sometidas a aumento de presión hidrostática. Las hojas se vuelven más cortas, los tallos más delgados, se reducen los espacios lagunares en los tejidos esponjosos y se inhibe el crecimiento de las raíces adventicias. Un aumento de presión de 0,5 atmósferas, equivalente aproximadamente a 5 m de profundidad, provoca alargamiento en los internodos, un efecto similar al provocado por la baja intensidad de luz. Un aumento de presión hidrostática también inhibe el florecimiento de ciertas plantas que requieren producir flores aéreas que se polinizan por el viento. Las algas *Chara* y *Nitella* que no poseen sistemas gaseosos intercelulares, no parecen sufrir efectos por las diferencias de presiones (Kalin y Smith, 2007).

La mayoría de las plantas acuáticas están restringidas a ambientes leníticos, ya que las especies de hábitos flotantes no pueden establecerse en zonas con altas corrientes. Mientras que, en ambientes lóticos con mayores velocidades

de agua, pueden encontrarse en mayor medida especies haptófitas (adheridas a rocas) como es el caso de briofitos y algunos grupos de angiospermas acuáticas de la familia Podostemaceae y Lythraceae. En zonas con poca profundidad y corrientes moderadas, se pueden encontrar especies sumergidas de la familia Potamogetonaceae, Hydrocharitaceae y Mayacaceae. Así mismo, en la zona litoral de algunos ríos o quebradas, con poca velocidad de la corriente, y, dependiendo de la inclinación de la pendiente, logran establecerse algunas especies enraizadas emergentes, también llamadas helófitas, las cuales dependen en gran medida de la incidencia de luz presente en el ecosistema (Riemer, 1984; Becerra et al, 2020).

Reproducción de las plantas acuáticas

Al igual que en las plantas terrestres, se pueden reconocer dos categorías generales de reproducción en la vegetación acuática: reproducción asexual y sexual.

Reproducción asexual

Las plantas acuáticas poseen células totipotenciales permitiéndoles convertir casi cualquier fragmento de su organismo en un propágulo vegetativo. Se ha sugerido que este tipo de reproducción se favorece en circunstancias donde la reproducción sexual es infructuosa (Grace, 1992). A su vez, se sugiere que el carácter totipotencial de las células y órganos de este tipo de vegetación aumenta en gran medida la posibilidad de que las partes vegetativas se conviertan en propágulos a causa de la eliminación del estrés hídrico (Li, 2014). Los factores abióticos como las olas, las fuertes corrientes de agua y el viento, y, los factores bióticos como la herbivoría, pueden generar en muchos casos el rompimiento de fragmentos en plantas acuáticas, dada la reducción de tejido de sostén en la mayoría de ellas (Sculthorpe, 1967). Estos fragmentos desprendidos sobreviven entre temporadas como propágulos clonales inactivos, hasta que encuentran el medio óptimo para producir nuevas raíces y brotes que pueden dar lugar a una nueva planta (Langeland y Sutton 1980; Eckert et al., 2016).

A diferencia de las especies terrestres, las plantas acuáticas usualmente tienen más de un propágulo vegetativo especializado, donde múltiples órganos específicos permiten la reproducción vegetativa. Entre ellos se encuentran incluidos cormos, rizomas, estolones, tubérculos y turiones (Sculthorpe, 1967; Hutchinson, 1975; Grace, 1993; Van Vierssen, 1993; Philbrick y Les, 1996). Algunos de estos métodos de reproducción clonal utilizados por las especies más acuáticas (como la fragmentación) son altamente efectivos y, al mismo tiempo, económicos, lo que

sugiere que existe un valor selectivo mejorado para tales modos de reproducción (Barrat-Segretain y Bornette, 2000).

Reproducción sexual

El hábitat acuático trae consigo una serie de retos adaptativos para la reproducción sexual, entre los cuales figuran, una amplia diversidad de diseños florales, nuevos mecanismos de polinización como la hidrofilia, así como diseños en el cuerpo del grano de polen, para su movimiento óptimo en el agua (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967; Cook, 1988; Philbrick, 1988; Zhang et al., 2012).

La reproducción sexual en plantas acuáticas es un proceso complejo donde pueden influir diferentes factores, tanto de la planta, como en el medio en que habita. Este tipo de reproducción involucra la diferenciación de botones florales, formación de flores, polinización, desarrollo de semillas y frutos, así como la ruptura de la latencia para una posterior germinación (Li, 2014).

Se han evidenciado adaptaciones morfológicas y fisiológicas para permitir el éxito en este tipo de reproducción, como la disposición en espiral para sostener el eje de la inflorescencia sobre el agua, ramas especializadas con órganos flotantes que rodean el eje de la inflorescencia y lo mantienen erguido (Arber 1920), formación de burbujas de aire en la flor cuando el nivel del agua sube creando el cierre de la flor para proteger a los estigmas de humedecerse (Cook y Lönd 1982), entre otras. Estas flores aéreas pueden ser polinizadas por el viento o algunos insectos. Sin embargo, otras especies optan por la creación de flores cleistógamas, es decir, flores especializadas a estar bajo el agua, donde los capullos nunca se abren y a menudo la polinización se produce en una burbuja de aire formada en el perianto (Arber 1920; Cook et al., 1984; Cook 1990; Sculthorpe 1967).

Es probable que la flexibilidad de los sistemas reproductivos en la mayoría de las plantas acuáticas sea de importancia adaptativa para este tipo de ambientes, que a menudo se caracterizan por una fuerte heterogeneidad espacial y temporal (Eckert et al., 2016), se sugiere que la reproducción asexual en plantas acuáticas puede ser una garantía para el mantenimiento de la población, mientras que la reproducción sexual puede considerarse una inversión de lujo, responsable de la restauración de la población de eventos extremos y en una escala de tiempo evolutiva (Li, 2014).

Productividad primaria y biomasa

En las regiones tropicales, los factores más determinantes en la variación de la productividad son las estaciones de lluvia y sequía, y, las variaciones en el nivel

del agua. Este último factor es de gran importancia para los ecosistemas lacustres como presas, lagos que tienen comunicación con ríos y humedales. Así mismo, la variación en la biomasa de las comunidades de macrófitas acuáticas a menudo se percibe solo mediante métodos muy sensibles, asimismo el nacimiento, crecimiento y muerte de los individuos ocurre en un proceso continuo durante todo el año (Junk, 1970; Esteves, 1998).

Los estudios sobre biomasa y productividad primaria de plantas acuáticas son escasos, comparados con las comunidades de fitoplancton. En parte debido a las dificultades metodológicas para determinar estos dos aspectos. Varios estudios en diferentes partes del mundo, han demostrado alta productividad primaria de macrófitas acuáticas (Wetzel, 1964; Menezes et al., 1993). Asimismo, estos fenómenos de rápido crecimiento y colonización están bien documentados para algunas especies, ya que comúnmente se evidencian aumentos de cobertura de este tipo de vegetación en cortos periodos de tiempo (Pouil et al., 2019).

Este rápido crecimiento puede llevar a deducir que todas las especies de macrófitas acuáticas tienen una productividad primaria alta, sin embargo, autores como Westlake (1963), afirman que dichas evaluaciones puramente cualitativas no evidencian que algunas comunidades de plantas acuáticas flotantes y la mayoría de las sumergidas son de hecho poco productivas (Sculthorpe, 1967). Se ha calculado que la productividad de la vegetación emergente es de 1.500 y 4.500 g.cm² año⁻¹ y la de las plantas sumergidas entre 50 y 1000 g.cm² año⁻¹. La productividad primaria de especies de hábitos flotantes no ha sido muy bien documentada, sin embargo, se ha estimado que la especie tropical invasora *E. crassipes* genera una productividad de 11 a 30 m.t/ha al año (Franceschini et al., 2010). A modo de comparación, la productividad del fitoplancton se ha calculado entre 50 y 450 g.cm² año⁻¹ (Arboleda y Ramírez, 2002; Contreras et al., 2005)

La productividad de las plantas acuáticas se ha evaluado tradicionalmente a través de la biomasa producida y en algunos casos mediante la tasa fotosintética, muchas de estas plantas son perennes y su producción se va a ver afectada con cada época o estación de producción. Las raíces y los rizomas de las plantas sumergidas poseen menos biomasa que las de las flotantes y menos aún que las de las emergentes, es importante anotar que la pérdida de biomasa en las macrófitas acuáticas por consumo animal es por lo regular muy bajo (entre 0,5 y 8,0%) (Wetzel, 1982). Igualmente, su tejido vegetal es bastante resistente a la descomposición microbiana.

Algunos de los factores responsables de esta alta productividad en las plantas acuáticas emergentes son: la eficiencia de reproducción vegetativa en la mayoría de

las especies; la ventaja de poder en algunos casos tomar los nutrientes tanto a través de las hojas como de las raíces; la presencia de tejidos lignificados para el sostén y en algunos casos como en Equisetos, Gramíneas y Ciperáceas, la acumulación de silicio en la pared de células epidérmicas. Asimismo, la morfología foliar facilita que algunas especies puedan vivir en lugares sombreados o bien iluminados, sumado a estos factores la baja palatabilidad, la cual puede deberse a la generación de metabolitos secundarios en la fisiología de algunas especies.

Por su parte, la productividad más baja en las plantas sumergidas está relacionada con el bajo desarrollo del sistema radicular, la menor disponibilidad de luz y la mayor exposición a la herbivoría, especialmente por larvas que perforan y viven dentro de sus tallos. Los puntos de perforación debilitan los tallos, que se rompen fácilmente, controlando de esta manera su crecimiento.

Productividad de la vegetación acuática en regiones tropicales

La productividad de las plantas acuáticas en el trópico es continua, a diferencia de las de zonas templadas que están sujetas al cambio de estaciones. Sin embargo, se ha observado que la productividad en las regiones tropicales está influenciada por las estaciones de lluvia y sequía. Este fenómeno es más evidente en los embalses que están sujetos a fuertes fluctuaciones de nivel debido a una variación estacional tropical. Este fenómeno fue demostrado por Menezes (1984), trabajando en la represa Do Lobo, Brasil, quien observó una fuerte reducción, hasta de un 90% en la macrófita *Nymphoides indica* en las épocas de baja del nivel.

Los pocos estudios tropicales sobre productividad de macrófitas han demostrado que la mayor parte se debe a las gramíneas acuáticas. Junk (1970) describe la alta productividad de este tipo de plantas, donde se destaca la especie *Paspalum repens* como una de las especies más abundante en la región amazónica, encontrando valores de productividad de peso seco hasta $600\text{ g m}^{-2}\text{d}^{-1}$ durante la temporada de crecimiento. Así mismo, los resultados de las muestras de biomasa de la lenteja de agua (*Lemna gibba*) en la bahía de la ciudad de Puno (Perú), presentaron entre 6.000 t a 10.800 t de biomasa en un área de 200 ha, con rangos de variación en las diferentes épocas climáticas por influencia de precipitaciones pluviales y vientos (Canales-Gutiérrez, 2010). Asimismo, otras especies como *Utricularia breviscapa* presentan una productividad máxima de solo 2,57 g de peso seco por metro cuadrado y por día (Menezes, 1984; Ikusima, 1978; Junk, 1970).

Algunas especies de helechos acuáticos flotantes presentes en las zonas tropicales como las del género *Azolla*, son consideradas las macrófitas flotantes de mayor importancia económica en el mundo, ya que pueden generar hasta 30 t

de peso seco por hectárea al año, generando altos contenidos de proteína (15-40% de su peso seco; Brouwer et al., 2018; Slembrouck et al., 2018). Lo que puede ser una alternativa valiosa para la industria alimenticia en sistemas de acuicultura y estanques (Pouil et al., 2019).

Estudios realizados por Westlake (1963) demostraron cómo la productividad de plantas acuáticas sumergidas y emergentes era un poco más del doble en regiones tropicales que en regiones templadas. En términos generales, al comparar la productividad entre las macrófitas acuáticas, el perifiton y el fitoplancton, se ha encontrado que ésta es mayor en las macrófitas, le sigue el perifiton y por último está el fitoplancton.

Descomposición de la biomasa y reciclaje de nutrientes

Los componentes orgánicos de una planta acuática determinada pueden reciclarse muy lenta o muy rápidamente dependiendo de las condiciones ambientales, este tipo de plantas son capaces de liberar nutrientes mucho más rápido que las plantas terrestres y son capaces de reducir considerablemente el tiempo de regeneración mineral (Mitschel, 1974).

Como se vio anteriormente, solo una cantidad muy pequeña de la biomasa de las macrófitas se convierte en *pasto* de los herbívoros. Es de esperar por lo tanto que un 80% o más de la biomasa entre en el proceso de descomposición, por lo que se estima que en ella está atrapada una gran cantidad de nutrientes.

Estos nutrientes son liberados al medio a través de procesos de disolución o de descomposición. Según Esteves y Barbieri (1983) los principales pasos son los siguientes: la primera fase se distingue por un intenso proceso de liberación de fracciones solubles, compuestas principalmente por carbohidratos, compuestos aromáticos, fosfato soluble, potasio y otros minerales; en la segunda fase ocurre una colonización de la materia por los microorganismos, los cuales realizan sobre ella un proceso de rompimiento enzimático de moléculas; y en la tercera fase ocurre un proceso de consumo por parte de los organismos detritívoros. Estos ingieren el detrito colonizado, parte del cual, es transformado en biomasa animal y parte excretado en forma de heces. Estas están compuestas de celulosa, lignina y hemicelulosa, las cuales son atacadas de nuevo por hongos y bacterias, hasta completarse un proceso de degradación total de la materia. Posiblemente solo queden algunas sustancias de difícil degradación, como lignina, que entra, por tiempo indefinido, a hacer parte del sedimento.

El anterior proceso de descomposición de la materia orgánica implica la producción de una gran cantidad de nutrientes, que necesariamente participarán

de nuevo en un proceso de producción de nueva materia orgánica. Este hecho ha llevado a varios autores a investigar la suerte de estos nutrientes, encontrando que la mayoría hacen parte de nuevo de la biomasa y que en el agua existen cantidades relativamente pequeñas de nutrientes en estado libre (Esteves, 1979b; Menezes, 1984). Comparativamente es algo similar a lo que sucede en la selva húmeda tropical, donde la mayoría de los nutrientes permanecen atrapados en la biomasa, por el rápido reciclaje de los mismos.

Plantas acuáticas invasoras

Las plantas acuáticas están relacionadas con la calidad de los ecosistemas y a su vez con la salud tanto positiva como negativa de las poblaciones animales y humanas, pues además de actuar como albergue y/o alimento de una gran cantidad de organismos (insectos, moluscos, peces, anfibios, mamíferos y aves), pueden ser depuradoras de altas concentraciones de metales pesados. Además, contribuyen significativamente con la producción primaria, jugando un papel importante en la cadena trófica de los ecosistemas donde habitan. Las alteraciones de los ambientes acuáticos por excesivas cargas de nutrientes asociadas a las actividades humanas, hacen que algunas especies de plantas acuáticas puedan crecer y colonizar rápidamente gran cantidad de áreas. Este rápido crecimiento es debido a diferentes rasgos funcionales que permiten su fácil adaptabilidad, así como su potencial para competir en diferentes ambientes.

Muchos países del mundo presentan en sus cuerpos de agua fuertes procesos de deterioro por diversos factores como la urbanización, ganadería, agricultura, minería, explotación petrolera y otras formas de intervención en el sistema. Este efecto se ve acrecentado en estuarios, lagos, lagunas, ciénagas y embalses, que por escorrentía reciben altos contenidos de nutrientes, alterando los procesos físicoquímicos y tróficos del sistema acuático. Este tipo de cambios en las condiciones normales del medio afectan la calidad del agua, acrecentando con ello los riesgos de invasión por plantas acuáticas (Moutou y Pastoret, 2010).

Se puede definir como especie invasora al organismo que incrementa su distribución y frecuencia más allá de los rangos naturales y poblacionales, alterando y afectando la estructura y función de los ecosistemas (Richardson et al., 2000). El Convenio RAMSAR (2002) retomó este concepto y enfatizó que las especies exóticas que se tornan invasoras, representan una de las amenazas principales para las características ecológicas y las especies nativas de los humedales en todo el mundo. Dichas invasiones pueden provocar daños difíciles de reparar en el ecosistema, así como conflictos sociales y económicos de gran consideración.

Fenómenos tan comunes en la actualidad como el cambio climático podrían influir en la llegada y crecimiento de estas especies en ambientes intervenidos, así como conservados. Estos fenómenos también podrían propiciar que algunas especies nativas comunes en estos ecosistemas se conviertan en especies invasoras (Díaz-Espinosa et al., 2012). Trabajos como el propuesto por Quijano-Abril et al., (2019), han destacado las importantes interacciones que estas especies han desarrollado en corto tiempo con especies propias del ecosistema, las cuales influyen de manera importante en su reproducción y dispersión.

Lowe et al. (2004) publicaron las 100 especies exóticas invasoras más dañinas del mundo y entre ellas catalogó a la especie flotante *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms., como la planta acuática que más ha generado problemas a nivel mundial. La estrategia de *E. crassipes* cuando entra en un sistema con condiciones de alta carga de nutrientes, es presentar un crecimiento rápido, por medio de brotes laterales que nacen en la base del tallo y una vez crece, estas se separan de la planta madre y se repite el proceso, teniendo con ello un crecimiento exponencial, pudiendo duplicar su población hasta en 12 días, formando grandes aglomeraciones flotantes (Lowe et al., 2004). Además de tener esta estrategia, presenta un sistema radicular muy efectivo en la absorción de nutrientes con respecto a otras plantas acuáticas, con una longitud entre 10 y 30 cm (Bock 1969, Verdejo et al., 2006), en algunos casos de lagos o embalses hipertróficos pueden llegar a una longitud mayor en su sistema radicular. (Figura 17.3)



Figura 17.3. Aspecto general de estolones y tamaño de *Eichhornia crassipes*.
Fuente: José A. Posada (2004).

Rial (2013) indica que esta especie puede ser considerada dentro de su área natural de distribución, o al menos podría ser estimada como naturalizada y su cobertura, en estado natural de crecimiento, forma parte del equilibrio ecológico en el medio acuático donde habita (Velásquez 1994).

Se han hecho varias publicaciones sobre el tema de especies invasoras en el neotrópico (Bonilla-Barbosa y Santamaría, 2013; Latini et al., 2016; Quijano-Abril et al., 2016), Cárdenas-López et al., (2011) mediante la herramienta de análisis de riesgo de establecimiento e invasión I3N, realizaron una propuesta de clasificación para Colombia, donde se establecieron 12 especies de plantas acuáticas con alto riesgo invasivo, considerando a *Eichhornia crassipes* como la especie de mayor riesgo entre todas las plantas acuáticas mencionadas (Tabla 17.1).

Tabla 17.1. Plantas acuáticas con alto riesgo de invasión en Colombia.

Familia	Especie	Nombre vulgar	Clasificación de riesgo (I3N)
Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i>	Buchón de agua	8,07
Hydrocharitaceae	<i>Egeria densa</i>	Elodea	6,97
Thypaceae	<i>Typha angustifolia</i>	Enea	6,97
Araceae	<i>Pistia stratiotes</i>	Lechuga de agua	6,34
Poaceae	<i>Urochloa brizantha</i>	Braquiaria	6,06
Poaceae	<i>Urochloa decumbens</i>	Braquiaria	6,06
Araceae	<i>Lemna aequinoctialis</i>	Lenteja de agua	5,93
Araceae	<i>Spirodela intermedia</i>	Lenteja de agua	5,93
Poaceae	<i>Imperata brasiliensis</i>	Imperata verde	5,70
Salviniaceae	<i>Salvinia molesta</i>	Oreja de ratón	5,69
Hydrocharitaceae	<i>Limnobium laevigatum</i>	Trébol acuático	5,24
Salviniaceae	<i>Azolla filiculoides</i>	Helecho de agua	5,20

Tomado de: Cárdenas-López et al., 2011

La problemática de invasiones por este tipo de vegetación también ha sido registrada en un amplio rango altitudinal en sistemas artificiales como embalses y lagunas, algunos con destinación para el tratamiento de aguas para el consumo y/o generación hidroeléctrica. En embalses y represas de zonas altas (superiores a 2000 msnm), se han registrado invasiones por *Egeria densa* (Salazar y Díez de Arango, 1987; Carrillo et al., 2006), *Eichhornia crassipes* (Bustamante-Sanint, 2010) y *Miryophyllum aquaticum* (Durán-Suárez et al., 2011). Asimismo, para este tipo de sistemas en zonas bajas (inferiores a los 2000 msnm), se ha encontrado una dominancia de *E. crassipes* (Arteaga et al., 2010).

Autores como Pozo-García et al. (2018) muestran que algunas especies que no han sido consideradas necesariamente como invasoras, por su alta dominancia y cobertura, podrían serlo potencialmente, entre ellas figuran: *Eichhornia azurea*, *Luziola subintegra*, *Hymenachne amplexicaulis*, *Ipomoea aquatica*, *Lemna aequinoctialis*, *Ludwigia helminthorrhiza*, *Mimosa pigra*, *Oxycarium cubense*, *Pistia stratiotes* y *Salvinia auriculata*.

Diferentes rasgos funcionales podrían favorecer el potencial invasivo de una planta acuática. Entidades a nivel mundial que se encargan de monitorear este tipo de especies (CABI- USDA y ISSG), destacan entre otras características: el rápido crecimiento, reproducción clonal activa, floraciones constantes, ciclos de vida largos, presencia de semillas o propágulos viables por más de un año, ausencia de enemigos naturales y adaptabilidad a diferentes ambientes.

La invasión por plantas acuáticas conlleva a una serie de problemas ecosistémicos como desoxigenación, disminución en la tasa fotosintética en las especies sumergidas, incremento de la colmatación por descomposición de la vegetación muerta, dificultad en procesos de pesca y obstrucción en vías fluviales. Estas especies han generado pérdidas millonarias en diversos cuerpos de agua y embalses del mundo, incrementando sustancialmente los costos de manejo y control en la producción de energía y de potabilización. Además, algunos macroinvertebrados asociados a sus raíces son vectores de diferentes enfermedades, aumentando la factibilidad en la propagación de enfermedades en animales y humanos (Posada-García, 2016).

Otro factor importante que está relacionado con la salud de los ecosistemas, es la comprobada efectividad que tienen las plantas acuáticas como bioacumuladoras de metales pesados. La ingesta por parte de invertebrados y/o vertebrados, ya sea de forma natural, así como la utilización de plantas acuáticas como recurso alimenticio de ganado vacuno, porcino y en la piscicultura, facilita la transferencia de los contaminantes almacenados, poniendo en riesgo la diversidad y la salud, incluso en poblaciones humanas (Estévez, 2002; Ponce et al., 2004; Febrero-Toussaint et al. 2005 y Rodríguez-Reyes et al., 2011). El problema de bioacumulación de metales pesados en peces, que son los principales receptores de los contaminantes disueltos en el agua, es bastante grave, pues esta comunidad es consumida por aves, mamíferos y humanos, acrecentando de esta manera el problema (INS y ERIA, 2015). Así, estos efectos cada vez son más comunes en países del Neotrópico, teniendo en cuenta el incremento en las actividades mineras (Olivero y Johnson, 2002).

Biota asociada a las raíces de las plantas acuáticas

El sistema radicular de muchas plantas acuáticas ofrece ambientes que favorecen el desarrollo y la diversidad de gran cantidad de organismos, debido a que la complejidad de hábitats que forma, propicia el establecimiento y las interacciones de numerosos grupos (Poi de Neiff, 2003; Facelli-Fernández y Zilli, 2019). Además, las raíces de las macrófitas constituyen el sustrato de bacterias y algas perifíticas, de

las cuales se alimentan diferentes comunidades animales, entre las que se destacan el zooplancton, los macroinvertebrados y los peces. En el neotrópico, los estudios sobre la asociación entre las plantas acuáticas y otros organismos se han realizado especialmente en lagunas, lagos, ciénagas y embalses.

Algas perifíticas

Entre los grupos de algas más frecuentemente asociados a las raíces de la vegetación acuática se encuentran Bacillariophyta (diatomeas), Chlorophyta (algas verdes) y Desmidiaceae (desmidiáceas). Generalmente, la mayor abundancia y diversidad de algas asociadas a macrófitas, en sistemas con diferentes grados y tipos de contaminación, corresponde a las diatomeas, debido a que presentan estructuras especializadas que les permiten fijarse a los sustratos con facilidad, y a su rapidez para colonizar sustratos en corto tiempo. Las algas verdes se encuentran más comúnmente asociadas a plantas de sistemas con alta carga orgánica (Montoya-Moreno y Aguirre-Ramírez, 2011 y 2013; De La Hoz-Barrientos y Osorio-Ávila, 2016) y las desmidiáceas presentan mayor proporción entre la vegetación de sistemas oligotróficos (Coesel, 1982). Lozano-Peña et al. (2019) indican que la composición de las algas perifíticas está estrechamente relacionada con la cobertura y la diversidad de la vegetación litoral.

No obstante, los ensambles de algas perifíticas asociados a raíces de macrófitas pueden presentar baja densidad y/o baja diversidad, lo que puede obedecer, entre otras razones, a que la intensa radiación solar puede ser inhibitoria para el crecimiento algal, dado que las plantas se ubican en la zona de mayor absorción lumínica, donde la luz puede llegar a ser muy superior a la requerida para obtener la tasa máxima de fotosíntesis (Powles, 1984; Richmond, 1986). Además, a la competencia de las algas por sustrato, nutrientes y disponibilidad de luz; así como a procesos de senescencia de la vegetación o por sombra, debido a la acumulación de vegetación flotante en la superficie, que puede generar disminución en la productividad del perifiton (Azim y Azaeda, 2005).

Zooplancton

La riqueza y densidad de este grupo biológico es favorecida por la presencia de macrófitas acuáticas, ya que les proporciona mayor diversidad de alimento y micro-hábitats (Carvalho 1983; Jeppesen et al., 1998; Genkai-Kato, M. 2007). Para sistema de aguas lentas, Lansac-Tôha et al. (2003) y Villabona-González et al. (2011) reportaron que algunas especies de cladóceros de las familias Chydoridae y Macrothricidae y rotíferos de la familia Lecanidae, mostraron preferencia por las

raíces de *Eichornia azurea*, debido a la abundante oferta de detritus que genera la descomposición de estas plantas (Rossa et al., 2001).

En sistemas de llanuras aluviales de Argentina, donde las macrófitas son uno de los grupos bióticos más representativos, entre el zooplancton asociado a sus raíces, los rotíferos fueron el grupo más representativo, seguido por cladóceros y copépodos (Battauz, et al., 2017). En general, en las zonas litorales, las plantas acuáticas albergan una abundante densidad y diversidad de rotíferos (Pejler, 1995; Duggan, 2001). Cabe resaltar que el zooplancton es estudiado principalmente en sistemas leníticos en aguas abiertas, subestimando las poblaciones que se encuentran asociadas a la vegetación acuática.

Macroinvertebrados acuáticos

La multiplicidad de hábitats propiciados por las raíces de las plantas acuáticas, favorece el desarrollo de macroinvertebrados asociados, los cuales, generalmente, presentan alta abundancia, diversidad y biomasa en estos ambientes, y exhiben complejas interacciones funcionales. Entre los macroinvertebrados acuáticos, los artrópodos y, específicamente, los insectos (clase Insecta), son el grupo de mayor contribución a la composición y abundancia en la mayoría de los casos, siendo los órdenes Coleoptera, Diptera, Hemiptera y Odonata los más representativos en estas asociaciones (Jaramillo, 2003; Perea-Saavedra et al., 2011; Martínez-Rodríguez y Pinilla 2014). Otros grupos que pueden llegar a ser dominantes entre las raíces de las macrófitas son los moluscos (como Planorbidae y Thiaridae), los microcrustáceos (Branchiopoda) y los anélidos (Poi de Neiff, y Carignan, 1997; Pegado-Albilio et al., 2006; Marçal y Callil, 2008; Rivera-Usme et al., 2013; Copatti et al., 2013; Rúa-García, 2015; Murillo-Montoya, et al., 2018, Poi et al., 2020)

Entre los grupos funcionales, según el hábito alimenticio, Rivera-Usme et al. (2013) encontraron seis grupos dietarios asociados a macrófitas (detritívoro, fragmentador, raspador colector, filtrador y depredador), siendo los detritívoros el de mayor abundancia, debido a la alta disponibilidad de materia orgánica. Además, Facelli-Fernández y Zilli (2019) encontraron relaciones directas de la complejidad de hábitat generada por las macrófitas, con la riqueza y biomasa de los grupos de mayor especificidad por el sustrato vegetal (trituradores, raspadores y herbívoros). (Tabla 17.2).

Tabla 17.2. Lista de algunas familias comunes de macroinvertebrados acuáticos asociadas a las raíces de macrófitas acuáticas.

Phylum	Familia
Annelida	Glossiphoniidae, Naididae, Tubificidae.
Mollusca	Ampullariidae, Ancyliidae, Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae, Sphaeriidae, Thiaridae.
	Ancyliidae, Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae.
Arthropoda	C. Arachnida: Hdrachnidae.
	C. Entognatha: Isotomidae, Sminthuridae.
	C. Insecta:
	<i>Ephemeroptera</i> : Baetidae, Caenidae.
	<i>Odonata</i> : Aeshnidae, Coenagrionidae, Libellulidae.
	<i>Hemiptera</i> : Belostomatidae, Gerridae, Mesoveliidae, Micronectidae, Naucoridae, Nepidae, Notonectidae, Pleidae.
	<i>Coleoptera</i> : Chrysomelidae, Curculionidae, Dytiscidae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Lampyridae, Luthrochidae, Noteridae, Scirtidae, Staphylinidae.
	<i>Lepidoptera</i> : Crambidae, Pyralidae.
	<i>Trichoptera</i> : Hydroptilidae, Polycentropodidae.
	<i>Diptera</i> : Ceratopogonidae, Chironomidae, Culicidae, Ephydriidae, Muscidae, Sciomyzidae, Tabanidae, Tipulidae.
	C. Ostracoda: Cypridae.
	C. Branchiopoda: Cyclestheriidae.
	C. Malacostraca: Hyallellidae, Palaemonidae, Trichodactylidae.

Peces

La asociación entre peces y macrófitas acuáticas obedece principalmente a la alta disponibilidad de alimento que ofrecen las plantas; sin embargo, es necesario evaluar las interacciones según la dieta de las especies ícticas, así como su relación con los diversos microhábitats que genera la vegetación (Henderson y Hamilton, 1995; Sánchez-Botero y Araújo-Lima, 2001; Petry et al., 2003).

En el seguimiento de dos especies ícticas amazónicas (*Synbranchus marmoratus* y *Cichlasoma amazonarum*), Magalhães et al. (2015) encontró que los ítems alimenticios más ingeridos por ambas especies fueron insectos (Hemiptera y Odonata) capturados en bancos de macrófitas acuáticas y, que estos bancos, son el hábitat de numerosos peces de la Amazonia Central, desde las etapas larvales y juveniles hasta la edad adulta. Además, Braga et al. (2008) y Montenegro et

al. (2011) indicaron que la dieta de *S. marmoratus* está compuesta por una alta variedad de artrópodos asociados a las raíces de las macrófitas acuáticas.

Como alimento directo, y más allá de la mera asociación con el sistema radicular, Santos (1981) y Mérona y Rankin-de-Mérona (2004), indican que los peces juveniles de diferentes especies (entre ellas *Schizodon fasciatus* y *Rhytiodus microlepis*) ingieren hojas de macrófitas y otras, como *Colossoma macropomum* consumen hojas y semillas de pastos acuáticos (Goulding y Carvalho, 1982; Silva et al., 2000) o plantas flotantes como *Pistia stratiotes* (Goulding, 1980).

Control del crecimiento de las plantas acuáticas

Cuando las macrófitas se desarrollan en lagos, embalses o canales sin ningún control, causan una serie de problemas de difícil y costosa solución. Entre estos problemas se pueden mencionar los siguientes: dificultades en la navegación, muerte de peces, bloqueo a los canales de irrigación y desarrollo de mosquitos transmisores de enfermedades como la malaria. En el caso de las centrales hidroeléctricas, el problema es grave y enormemente costoso, si se tiene en cuenta que un crecimiento excesivo de macrófitas crea condiciones anóxicas en el embalse. En esta situación se forman hierro disuelto y ácido sulfhídrico, que son los principales causantes de corrosión a nivel de los túneles de presión y turbinas.

Para enfrentar estos problemas, se han desarrollado una serie de métodos de control que van desde la remoción física hasta el control químico. Sin embargo, se deben tener en consideración: *a.* que la remoción sea parcial dependiendo del tipo de uso que se le desea dar al agua y *b.* asegurar que el método no implique riesgos ni para el hombre, ni para el ambiente, debido a que algunos métodos de control pueden causar daños ecológicos irreversibles.

Se han empleado básicamente cinco métodos para el control de la vegetación acuática: manual, mecánico, biológico, químico y preventivo.

Control manual. Consiste en remover manualmente o mediante rastrillos toda la vegetación. Esta actividad se desarrolla principalmente en lagos pequeños, pues en grandes lagos o embalses esta labor es inviable.

Control mecánico. Radica en extraer la vegetación con la ayuda de grandes rastrillos provistos de cuchillas cortantes y arrastrados por un bote. De esta manera, se logra un control efectivo en áreas de tamaño mediano donde la densidad de la vegetación sea moderada. Para áreas y volúmenes muy grandes se han diseñado grandes segadoras, similares a las utilizadas para campos de cultivo y, aunque es muy eficiente en la remoción, tiene limitantes, pues solo “limpia” vegetación flotante,

no sirve en ambientes de poca profundidad y su manejo y mantenimiento es muy costoso. En vista de eso, uno de los métodos de control mecánico más utilizados es el uso de retroexcavadoras, aunque su efectividad es menor (Figura 17.4).



Figura 17.4. Control mecánico de plantas acuáticas a. por cosechadora en laguna de Fúquene (Cundinamarca) y b. retroexcavadora en el Embalse Porce II (Colombia).

Fuente: Fotos G. Roldán (1992).

Control químico. El uso de herbicidas y alguicidas es actualmente uno de los más extendidos y efectivos para el control de algas y vegetación acuática. Estos pueden proporcionar una solución más duradera, tomar menos tiempo para su aplicación y resultar más económicos; sin embargo, pueden ocasionar gran daño al medio ambiente, debido a su baja selectividad, pues no se restringe a un macrófito acuático específico, sino a toda la biota acuática e incluso terrestre asociada a los cuerpos de agua. Aunque varias casas comerciales aseguran que estas sustancias químicas son cada vez más inocuas para la vida animal, se debe tener mucha precaución, especialmente cuando se trata de agua para el consumo humano o lugares de recreación, por esto, su uso debe ser restringido y aun prohibido.

Control biológico. Este tipo de control sería ideal, desde el punto de vista ambiental, debido a que se inserta en la dinámica natural del ecosistema (Esteves, 1998). Se han ensayado con relativo éxito métodos de control tales como: peces herbívoros, enfermedades para las plantas y competencia intraespecífica.

Entre los peces utilizados se encuentran la carpa herbívora (*Ctenopharyngodon idella*) y la tilapia herbívora (*Tilapia rendalli*) las cuales han demostrado mucha efectividad en países asiáticos. En la represa de La Fe (Colombia), invadida por *Egeria densa*, Díaz et al. (1985) utilizó *Tilapia rendalli* para el control, pero no obtuvo éxito dado que los peces consumían solo los tallos tiernos, dejando una gran cantidad de biomasa representada por tallos viejos y endurecidos.

Algunas limitaciones para el control mediante peces herbívoros es que pueden ser selectivos con las plantas; por ejemplo, las tilapias y las carpas solo controlan

la especie *Myriophyllum brasiliense*, cuando no tienen otras plantas disponibles para alimentarse (Esteves, 1988). Además, para garantizar la supervivencia de los peces, la invasión por macrófitas no debe haber causado desoxigenación en el cuerpo de agua.

Varios insectos han sido utilizados para controlar la especie *Eichhornia crassipes* (Bennet, 1984), siendo los escarabajos (gorgojos) *Neochetina bruchi* y *N. eichhorniae* con los que más se ha experimentado; sin embargo, en pocos casos se ha demostrado el éxito de su control (Deloach y Cordo, 1983). En los Estados Unidos y México se han utilizado algunos insectos del orden Coleoptera (*Agasicles hygrophila*), los cuales han controlado con éxito la macrófita *Alternanthera phyloxeroides*. Otros insectos como *Paulinia acuminata* (Orthoptera) y *Cyrtobagous singularis* (Coleoptera), también han sido utilizados para el control de *Salvinia* spp. En el Brasil se ha probado con éxito el caracol *Pomacea caniculata* en la planta *Egeria densa* (Buckingham et al, 1983; Center, 1982) y la polilla *Samoedes albiguttalis* en plantas jóvenes de *Eichhornia crassipes* (Deloach y Cordo, 1978).

La eficiencia del control con insectos depende de un programa integrado con otros métodos (Cofrancesco et al., 1985). En general, la poca garantía del control mediante insectos, se debe a que en la mayoría de los casos estos tienen ciclos biológicos relativamente largos, comparados con las tasas de crecimiento de las plantas invasoras (Perkins, 1978).

Experimentalmente, también se han utilizado hongos como potenciales agentes de biocontrol sobre *Eichhornia crassipes*, por mencionar algunos *Cercospora piaropi* (= *C. rodmanii*), *Acremonium zonatum* y *Alternaria eichhorniae* (Conway y Freeman, 1977; Martínez y Charudattan, 1998; Martínez y Gutiérrez, 2001; Shabana, 1997). Sin embargo, la efectividad de los hongos se incrementa cuando se combina con insectos que también afecten a la planta (Charudattan, 1996; Freeman y Charaduttan, 1984).

El método de la infestación de las plantas acuáticas con bacterias y virus, aún está en experimentación y no se conocen resultados concretos al respecto. En cuanto a la introducción de especies foráneas, bien sea herbívoras o de otras plantas que compitan por el mismo nicho, es un método poco recomendable debido a las implicaciones y los riesgos ecológicos a largo plazo.

Control preventivo

El primer paso y el más efectivo para prevenir la invasión por vegetación acuática es la inspección periódica de las áreas donde puedan aparecer poblaciones incipientes de especies con alto potencial de invasión y así, establece alertas y mecanismos

inmediatos para su temprana erradicación, utilizando cualquiera de los controles antes mencionados o combinando varios tipos de control.

Uno de los métodos de prevención es la preparación del terreno, cubriéndolo con cascajo y piedras, para reducir o evitar la posibilidad de enraizamiento y desarrollo de especies invasoras. En el caso de embalses para centrales hidroeléctricas o para consumo humano, lo más recomendable es cortar y remover toda la vegetación antes de inundar el área. Además, como estrategia preventiva, deben erradicarse manualmente las plantas que vayan apareciendo, antes que el problema sea grave, pues de otra forma, la descomposición de la vegetación será una fuente permanente de nutrientes y creará condiciones anóxicas en el embalse. También deben controlarse las entradas de agua contaminada y restringirse el uso de la tierra en un perímetro de, por lo menos, 200 m de la orilla.

Dado que la mayor parte de las macrófitas acuáticas se desarrollan cerca de las orillas, bajar el nivel de los embalses periódicamente en unos pocos metros, es un método efectivo para controlar el avance de la vegetación acuática. En el trópico, las épocas de sequía disminuyen el nivel del agua de manera natural, autocontrolando el desarrollo de las macrófitas. Además, las compuertas de fondo en los embalses facilitan la liberación periódica de las aguas anóxicas, lo que ayuda a la renovación del sistema y a controlar el avance de la eutrofización; sin embargo, esto representa un alto riesgo de mortalidad de peces aguas abajo y de salud para la comunidad. Se recomienda que estas aguas deben ser desviadas a lagunas artificiales construidas para tal fin.

Varias experiencias realizadas en lagos y embalses en Colombia demostraron que la combinación de la remoción manual y mecánica es la mejor alternativa en casos de invasión. Además, la utilización controlada de macrófitas como barreras filtradoras en las entradas de los embalses, realizando remociones periódicas, mejoran sustancialmente las condiciones de estos cuerpos de agua. Por esta razón, en condiciones normales, no se debe eliminar la totalidad de las macrófitas acuáticas en un ecosistema lacustre, con el fin de mantener un soporte para la fauna acuática y servir como biofiltro. Sin embargo, se debe tener mucho cuidado con el material recolectado para que no se vuelva otro problema ambiental o de salubridad y se pueda aprovechar, por ejemplo, para la producción de biogás y/o compost, con lo cual se compensa en gran parte el costo del control.

Los macroinvertebrados acuáticos

¹Gabriel Roldán Pérez

El término macroinvertebrados agrupa todos aquellos organismos que se pueden observar a simple vista; o sea, en términos generales, todos aquellos que tienen tamaños superiores a los 0,5 mm de largo. Dentro de esta categoría están los poríferos, los hidozoos, los turbelarios, los oligoquetos, los hirudíneos, los insectos, los arácnidos, los crustáceos, los gastrópodos y los bivalvos.

El conocimiento de los macroinvertebrados acuáticos en las zonas templadas es ampliamente conocido a través de los textos de Usinger (1956), Edmonson (1959), Hynes (1974), Merrit y Cummins (1978, 1996), Pennak (1978), Wesenberg-Lund (1980) y McCafferty (1981).

Hacer una revisión de los trabajos que se han realizado en el campo de los macroinvertebrados acuáticos sería muy extensa y se saldría de los propósitos de este libro. embargo, no se pueden dejar de mencionar algunos trabajos de Flint (1967, 1978a, 1991, Hogue (1971, 1989 y 1990) y Mathis y Hogue (1986); Peters y Edmunds (1972); Nieser (1970); Spangler (1966c). Hurlbert (1981) discute en detalle el estado de conocimiento en que se encuentran los diferentes grupos de macroinvertebrados en Suramérica. Deben destacarse los trabajos de Domínguez y Fernández (2009), Springer (2010), Cornejo (2017, 2019) y Arana (2021), entre muchos más.

En el campo ecológico, no pueden dejar de mencionarse los trabajos de Illies (1961, 1963, 1964, 1969), los de Fittkau (1964, 1967, 1977) y los de Sioli (1950, 1964, 1984), los cuales constituyen piezas maestras de la Limnología neotropical. Roldán (1988) publicó una guía para la identificación de los macroinvertebrados más comunes en el departamento de Antioquia (Colombia), pero se ha probado que éste puede ser extrapolado en un gran número de regiones neotropicales con características climáticas similares. Roldán (2003) publica la guía para la boindicación de la calidad del agua mediante el uso de los macroinvertebrados acuáticos.

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. grolدان@une.net.co

El hábitat acuático

El hábitat acuático se refiere a las características de los lugares en los cuales viven los distintos grupos de macroinvertebrados. Así, unos viven enterrados en el sustrato; otros sobre él, adheridos a rocas, piedras y restos de vegetación; otros prefieren las orillas de ríos y lagos donde viven adheridos a la vegetación ribereña; unos nadan sobre la superficie del agua, en tanto que otros se desempeñan muy bien como nadadores al igual que los peces; unos prefieren corrientes rápidas y otros, lentas; y por último, unos prefieren fondos lodosos, en cambio otros fondos arenosos o pedregosos.

El hábitat *lótico* se refiere a las aguas corrientes, como los que ofrecen los ríos, riachuelos y quebradas. La fauna de macroinvertebrados en una corriente es muy diferente a la que se encuentra en zonas de rápido, a la de remansos y a la de las orillas.

Las corrientes poseen unas zonas llamadas de *erosión* en las cuales la velocidad del agua es lo suficientemente fuerte para arrastrar partículas en suspensión. Esta zona se caracteriza por rápidos formados por rocas, piedras y arena. En estos lugares se encuentra, por lo regular, una fauna diversa, con adaptaciones estructurales como ventosas y ganchos para resistir la velocidad de la corriente.

En las corrientes también existen las zonas de *deposición* o *acumulación* en las cuales la velocidad del agua es muy lenta y los materiales que llevan en suspensión se precipitan fácilmente formando sustratos fangosos y arenosos. Por lo regular, en estas zonas la diversidad de especies es menor, pero unas pocas especies pueden alcanzar números elevados.

Por otro lado, los hábitats *lénticos* son aquellos de aguas quietas o estancadas como lagos, charcas y represas. Por lo regular, la zona “litoral” presenta abundante vegetación acuática, lo que favorece el desarrollo de un gran número de especies de macroinvertebrados acuáticos.

La zona “limnética” es la zona de aguas abiertas y solo unas pocas especies flotadoras pueden vivir allí.

La zona “profunda” de los lagos, por lo general, está desprovista de luz y el oxígeno existente es poco, lo que limita el número de especies en estos ambientes, alcanzando a menudo un alto número de individuos por área.

Tipos de hábitat acuáticos

La fauna de macroinvertebrados recibe diferentes nombres de acuerdo con que vivan en el fondo, naden o floten en la superficie.

El término *bentos* o *fauna béntica* se refiere a todos aquellos organismos que viven en el fondo de lagos y ríos adheridos a sustratos tales como rocas, piedras, plantas acuáticas o residuos vegetales, o enterrados en el sustrato. Por ejemplo, debajo de rocas, troncos y residuos vegetales es común encontrar una gran variedad de efemerópteros, tricópteros, coleópteros, plecópteros, dípteros y megalópteros. Algunos están adheridos al sustrato a través de ventosas como los blefaricéridos y sanguijuelas; otros mediante ganchos y uñas, como es el caso de la mayoría de los insectos y otros están pegados a las rocas mediante sustancias de secreción como muchos tricópteros constructores de casas (glososomátidos y helicopsíquidos). Algunas ninfas de efemerópteros como eutiplocidos y polimitárcidos hacen túneles en el fondo de sustratos blandos. Ciertas larvas de odonatos, especialmente zigópteros se adhieren mediante sus uñas a la vegetación sumergida. Los turbelarios (planarias) de cuerpos muy aplanados, simplemente se pegan a la superficie del sustrato, ofreciendo de esta manera poca resistencia al paso del agua. (Figura 18.1).

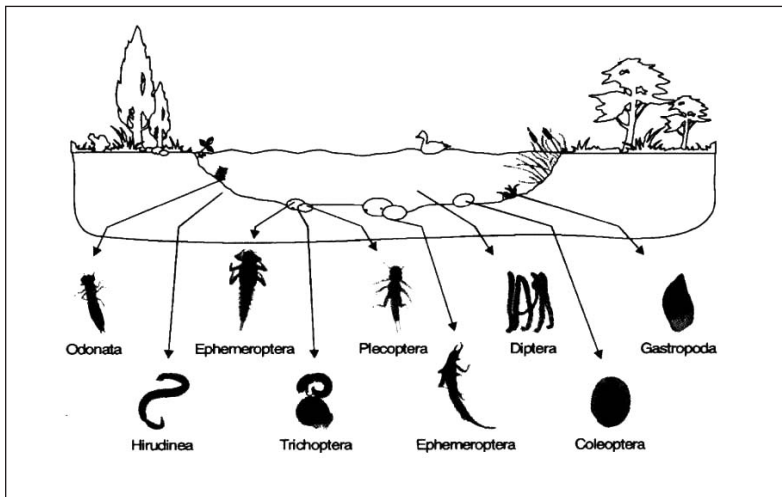


Figura 18.1. Macroinvertebrados representantes de la fauna béntica.

Fuente: Roldán (2003).

El término *neuston* se refiere a los organismos que viven en la superficie del agua caminando, patinando o brincando. Sus uñas, sus patas y su exoesqueleto en general están recubiertos por una especie de cera que los hace impermeables al agua; así que en vez de hundirse más bien “doblan” la superficie del agua; dentro de este tipo de organismos se encuentran los gérridos y los mesovélidos (Fig. 18.2).

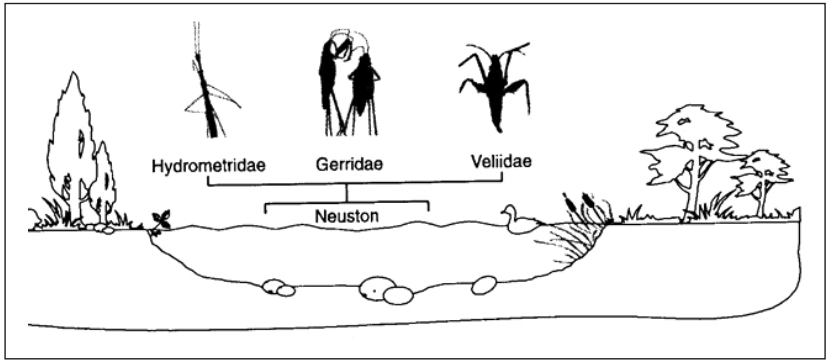


Figura 18.2. Macroinvertebrados representantes del neuston en un lago.

Fuente: Roldán (2003).

Bajo el término *neuston* se agrupan todos aquellos organismos que nadan activamente en el agua, de la misma forma que lo hacen los peces. Dentro de estos organismos se encuentran efemerópteros de la familia Baetidae; hemípteros de las familias Corixidae y Notonectidae y coleópteros de las familias Dytiscidae, Gyrinidae e Hydrophilidae (Fig. 18.3).

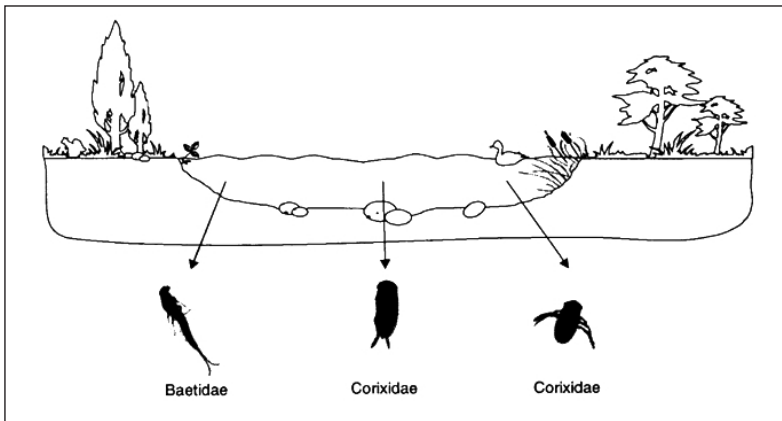


Figura 18.3. Macroinvertebrados representantes del neuston.

Fuente: Roldán (2003).

Paso de la vida acuática a la terrestre

Muchos macroinvertebrados tales como los hidrozooos, turbelarios, anélidos y moluscos, entre otros, pasan toda su vida como acuáticos; pero otros, como es el caso de un gran número de insectos, pasan su vida larvaria en el agua y su estado adulto como terrestres y voladores.

La transición de la vida acuática a la vida terrestre implica en estos insectos el paso por una serie de etapas de metamorfosis (huevo, larva, pupa e imago), cada una de las cuales debe poseer una serie de adaptaciones estructurales y funcionales que garanticen su subsistencia. No todos los insectos pasan por los cuatro estadios de huevo, larva, pupa e imago. Algunos no poseen la etapa de pupa y otros producen individuos a partir de huevos que se semejan a imagos desde un principio, adquiriendo su estado adulto a través de mudas sucesivas.

El término *emergencia* se aplica a la transformación de la larva o pupa a adulto. En este proceso, los insectos nadan hasta encontrar un objeto expuesto (roca o planta) por un tiempo de duración variable antes de transformarse en adultos. Otros insectos nadan hacia la superficie del agua, ayudados a veces por burbujas de aire, donde una vez en contacto con la atmósfera, se transforman en adultos voladores.

Los insectos voladores deben a su vez retornar al ambiente acuático para depositar sus huevos y empezar el ciclo de nuevo. Algunos insectos ovopositan en la superficie del agua cuando vuelan o mientras posan momentáneamente sobre ella. Otros penetran dentro del agua y hacen túneles donde depositan sus huevos. Algunos lo hacen sobre la vegetación emergente o flotante y otros sobre la tierra húmeda de las orillas. Una vez los huevos han quedado en un ambiente apropiado eclosionan dando origen a nuevos individuos. Un caso especial es el de ciertos belostómidos cuyas hembras depositan sus huevos sobre el dorso de los machos.

La duración de los ciclos de vida de los insectos acuáticos varía mucho en los diferentes grupos. En las zonas templadas, estos ciclos están por lo regular sincronizados con las estaciones, coincidiendo la primavera y el verano con la principal emergencia, su declinación en el otoño y su recesión en el invierno. En los trópicos, en cambio, donde las temperaturas sufren poca variación, se observa una continua emergencia de insectos a lo largo del año, siendo permanente en unos grupos y por espacios de tiempo en otros. Wolf et al. (1989) estudiaron la emergencia de insectos acuáticos en tres pisos altitudinales en el departamento de Antioquia (Colombia), encontrando cómo ciertas familias de dípteros y tricópteros emergen a lo largo de todo el año, en tanto que otros como plecópteros, odonatos y efemerópteros, lo hacían solo en ciertas épocas. En el trópico, los períodos de lluvia y sequía son los que más influyen en la emergencia de ciertos grupos de insectos, aunque todavía no se pueden establecer patrones, por la falta de más estudios confirmativos.

El estado de *reposo* se puede definir como aquel estado en el cual el insecto no está realizando actividades de movilidad o desarrollo aparentes. Es un período de adaptación a condiciones climáticas o ambientales adversas, especialmente en los

países de zonas templadas donde la temperatura alcanza valores extremos. Como esta situación no ocurre en el trópico, otros factores (quizás los períodos de lluvia y sequía) son los que hacen que algunos insectos pasen por este estado.

Por otro lado, los períodos de *estivación* corresponden a un estado de reposo o quietud, como una adaptación a los períodos de sequía o a altas temperaturas. Tanto los huevos como ciertas larvas de insectos pasan por períodos de estivación como un mecanismo de supervivencia. En el trópico, este fenómeno es corriente en lugares donde en las épocas de verano se pueden llegar a secar las charcas y lagos poco profundos.

Adaptaciones a la respiración en el agua

Los celenterados, platelmintos, anélidos, crustáceos y muchos moluscos viven permanentemente en el agua, por lo que el intercambio gaseoso lo hacen, por lo regular, a través de la epidermis. En cambio, los insectos acuáticos, por la diversidad de hábitat que ocupan y por pasar por diferentes estados de desarrollo, requieren de una gran variedad de adaptaciones estructurales para tomar el oxígeno, bien sea del aire o del agua directamente.

Los insectos acuáticos que toman el oxígeno del aire reciben el nombre de *aeroplneusticos*. Estos poseen espiráculos funcionales, por lo que pueden encontrarse en una gran variedad de hábitat acuáticos. Algunos se mantienen en contacto por largos períodos de tiempo con la interfase aire-agua a través de *tubos* o *sifones* respiratorios como las larvas de mosquito (*Culex*, *Aedes*) o como los sirfidos (*Erístalis*) (Fig. 18.4).

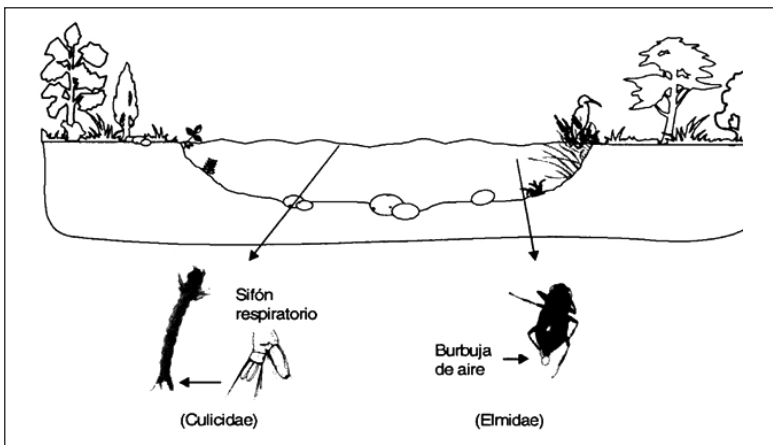


Figura 18.4. Adaptaciones de los macroinvertebrados acuáticos a la respiración aeroplneustica. Fuente: Roldán (2003).

Otros insectos, en cambio, viven dentro del agua por lo que deben nadar hasta la superficie para tomar periódicamente el oxígeno del aire. Para ello, ciertos coleópteros (Dytiscidae) tienen la propiedad de formar una burbuja de aire debajo de los élitros que les sirve de reserva mientras están sumergidos (Fig. 18.4). Otros coleópteros y lepidópteros poseen espiráculos ensanchados que les sirven de cámara para almacenar aire.

Ciertos hemípteros y coleópteros están cubiertos por escamas o pelos microscópicos los cuales no se humedecen, por lo que mantienen secos los espiráculos, permitiendo de esta manera mantener una reserva extra de aire. Este tipo de adaptación morfológica recibe el nombre de *plastron*. Algunos efemerópteros como ciertos polimitárcidos (*Campsurus*) pueden vivir dentro de tallos de plantas acuáticas de donde toman el oxígeno requerido para su respiración. Este tipo de adaptación se conoce como *respiración endofítica*.

Por otro lado, existe un grupo de insectos que toman el oxígeno directamente del agua, por lo que reciben el nombre de *hidroprnéuticos*. La mayoría no poseen espiráculos funcionales, por lo que su distribución está limitada a hábitat de aguas bien oxigenadas. La mayoría de los insectos hidroprnéuticos realizan el intercambio gaseoso directamente a través de la piel, lo que se denomina respiración *cutánea*. Dentro de éstos están gran número de efemerópteros, plecópteros, odonatos, dípteros, coleópteros y lepidópteros, entre otros. Esta adaptación se presenta en formas muy inmaduras.

Otros insectos, como los efemerópteros, tienen unas prolongaciones laminares en el abdomen llamadas *agallas*, las cuales les sirven para aumentar la superficie respiratoria de su cuerpo. Los plecópteros también tienen estas prolongaciones (en este caso filamentosas) en el tórax y los zigópteros (Odonata) laminares, en su extremo caudal. Se ha encontrado que este tipo de estructuras es más desarrollado en organismos que viven en medios donde hay déficit de oxígeno y menos desarrollado en aguas bien oxigenadas. Por ejemplo, los efemerópteros *Campylocia* y *Campsurus* que viven enterrados en el fondo, poseen unas de las agallas más desarrolladas de los insectos acuáticos (Fig. 18.5).

Algunos insectos acuáticos como las pulpas de *Simulium*, poseen espiráculos funcionales con prolongaciones torácicas ramificadas llamadas *agallas espiraculares* que les sirven para una respiración aeroprnéutica en caso de que el medio comience a secarse (Fig. 18.5).

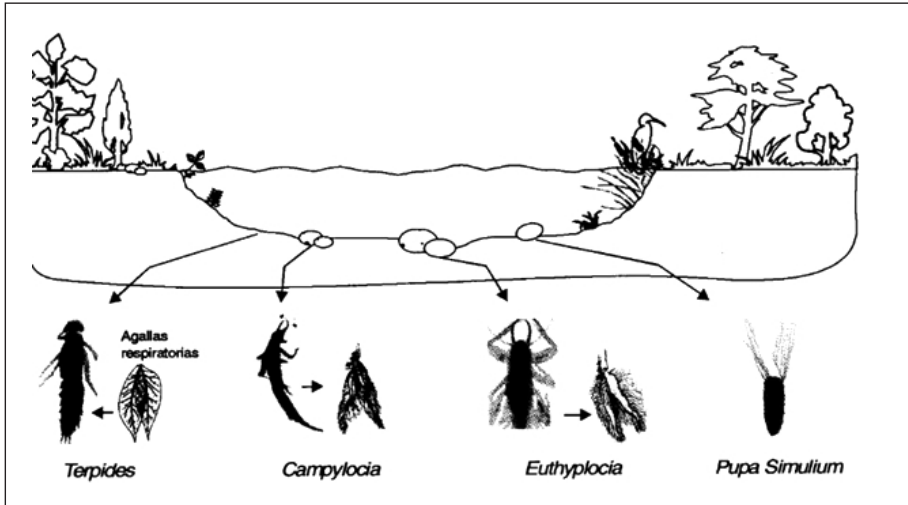


Figura 18.5. Adaptaciones de los macroinvertebrados acuáticos a la respiración hidropnéstica. Fuente: Roldán (2003).

Regulación osmótica

La osmorregulación se refiere al mantenimiento de concentraciones específicas de sales o iones en el interior de las células. En los procesos metabólicos se pierden sales que deben reemplazarse, por lo tanto, la concentración de sales en el medio acuático donde viven las larvas, juega un papel importante en el establecimiento del equilibrio osmótico. Este proceso se torna a veces crítico para los insectos acuáticos que viven en medios de muy baja concentración salina o por el contrario, de muy alta.

En el caso de baja concentración salina, se favorece el paso del agua hacia el insecto y la salida de iones del organismo hacia el medio. Este tipo de osmoregulación recibe el nombre de *hiperosmótica*. La remoción del exceso de agua se lleva a cabo mediante la excreción de orina diluida, en tanto que los iones se reabsorben en parte a nivel del intestino y el recto.

Existen varios mecanismos a través de los cuales este proceso osmótico se puede llevar a cabo. Uno de ellos es el llamado de las *células de cloruro*, las cuales tienen como función la toma de iones del agua. En los efemerópteros, estas células son especialmente abundantes en las agallas, pero también las pueden tener en otras partes del cuerpo. El mecanismo de funcionamiento es básicamente el siguiente: el número de células de cloruro aumenta cuando disminuye la concentración salina, y al contrario, disminuye, cuando aumenta la concentración de sales en el medio.

En otros insectos como dípteros, tricópteros y odonatos se presentan, ya no células, sino parches de tejidos denominados *epitelio de cloruro*, el cual desempeña básicamente las mismas funciones que las células de cloruro. Los epitelios de cloruro están situados en ciertos dípteros cerca a la apertura anal; en los odonatos en una cámara rectal y en los tricópteros se localizan en los segmentos abdominales.

En los culícidos y simúlidos se presentan en el extremo posterior del cuerpo unas prolongaciones llamadas *papilas*, las cuales aumentan y disminuyen de tamaño con el aumento y disminución de sales en el agua. Funcionan, pues, básicamente como lo hacen las células de cloruro.

Otros insectos como algunos coleópteros, resuelven el problema de osmorregulación, tomando agua y consiguientemente, excretando mucha orina diluida.

Cuando los insectos viven en medios salinos, se favorece la salida del agua del cuerpo y la toma de iones. Este tipo de osmorregulación se conoce como *regulación hipoosmótica*. En este tipo de regulación, los insectos toman el agua del medio concentrada de sales y durante el proceso de excreción reabsorben agua y excretan orina altamente concentrada. Varias especies de hemípteros y dípteros pueden vivir en medios salinos, gracias a este tipo de adaptación.

Adaptaciones alimenticias

Existe una gran diversidad de hábitos alimenticios en los macroinvertebrados acuáticos. Unos son carnívoros, otros herbívoros, otros detritívoros y otros omnívoros. El alimento puede ser microscópico conformado en este caso por algas, bacterias, hongos, protozoos, rotíferos y microcrustáceos, entre otros. Quienes se alimentan de este tipo de organismos se denominan *micróvoros*. El alimento macroscópico está representado por celenterados, platelmintos, anélidos, insectos, crustáceos y moluscos, dentro de los animales; y por plantas acuáticas, dentro de los vegetales. Quienes se alimentan de animales o plantas mayores se denominan *macróvoros*.

Animales *herbívoros* son aquellos que se alimentan de vegetales exclusivamente. Algunas larvas de tricópteros constructoras de casas o refugios y varios lepidópteros se alimentan de tejidos vasculares y algas filamentosas. Algunos coleópteros de las familias Hydrophilidae, Chrysomelidae y Curculionidae también se alimentan de algas y tejidos vegetales. Muchos tricópteros, constructores de redes y quironómidos se alimentan fundamentalmente de organismos microscópicos (micróvoros).

Muchos otros insectos se alimentan de diatomeas y algas incrustadas en troncos y rocas (perifiton). Dentro de esta categoría se tienen gran variedad de efemerópteros, tricópteros, algunos hemípteros, lepidópteros y algunos dípteros.

Los animales carnívoros se alimentan de otros animales, celenterados, turbelarios y gran variedad de insectos pertenecen a esta categoría. Los carnívoros que atacan la presa y la devoran de inmediato se les denomina *depredadores*. Los que atacan individuos de la misma especie reciben el nombre de *caníbales*.

Algunos insectos como los odonatos, están equipados con poderosos labios con los cuales sujetan la presa y luego la devoran (Fig. 18.6). Las larvas de odonatos, inclusive, llegan a devorar peces similares a su tamaño. Los hemípteros tienen sus partes bucales modificadas en un largo pico (rostro) que utilizan para succionar los fluidos del cuerpo de su presa. Los megalópteros están provistos de fuertes mandíbulas masticadoras que los hace muy carnívoros y también caníbales. Dentro de los efemerópteros, dípteros, coleópteros y plecópteros también se encuentran numerosos representantes que son carnívoros. Varias especies de hirudíneos son chupadoras de sangre, por lo que se les considera también dentro de esta categoría. (Fig. 18.6).



Figura 18.6. *Microthyrxa* sp (Odonata) devorando larvas Mosquito (*Culex*).

Fuente: Herrera (1989).

Los *detritívoros* se alimentan de detritos tanto de origen vegetal como animal, aprovechando al mismo tiempo los hongos y bacterias que en ellos se encuentran. Larvas de plecópteros y tricópteros pertenecen a esta categoría.

Biogeografía y ecología de los insectos acuáticos neotropicales

Illies (1969), basado en sus trabajos realizados en Suramérica, hace referencia a dos grandes grupos de insectos acuáticos: los adaptados a *aguas frías* y los adaptados a *aguas calientes*.

Los adaptados a aguas frías viven en ríos y corrientes de montaña (“ritrón”) como por ejemplo, varios efemerópteros, plecópteros y algunos tricópteros, coleópteros y dípteros. Sus larvas presentan ciertas adaptaciones a medios con alto contenido de oxígeno, lo cual se demuestra por la presencia de agallas muy reducidas o aun ausentes.

Los adaptados a aguas calientes viven en ríos y corrientes de las partes bajas neotropicales (“potamón”), como en las cuencas del Amazonas, el Orinoco y el Putumayo. La característica de estos biotopos es la temperatura estable y alta a lo largo de todo el año. El oxígeno sufre aquí fuertes fluctuaciones, lo que restringe la vida para numerosos organismos. Como mecanismo de compensación, los insectos del potamón poseen por lo regular agallas respiratorias más grandes, aplanadas y ramificadas, lo que ofrece una mayor superficie para la toma del oxígeno. Varios efemerópteros como Euthyplocidae Polymitarcidae y Leptophlebiidae, algunos odonatos y algunos dípteros pertenecen a esta categoría.

Con relación al origen geográfico, se distinguen dos tipos de insectos: a) Los *paleoantárticos* antiguos habitantes de lo que antes era una sola región comprendida por Suramérica, Australia, Nueva Zelandia y Antártida; y b) los *neoárticos*, que a finales del terciario invadieron los ecosistemas neotropicales provenientes del norte. Al comparar las biocenosis de Suramérica y Europa se observa una gran diferencia a nivel de especies. Trabajos de otros autores refuerzan la teoría de la deriva continental, basados en el estudio de la estructura de las comunidades de insectos acuáticos (Edmunds, 1972)

Principales grupos de macroinvertebrados acuáticos

Los principales grupos de invertebrados acuáticos más frecuentes en ríos y lagos son los poríferos, celenterados, platelmintos, nemátodos, moluscos, anélidos, crustáceos e insectos.

A continuación se hace un breve comentario de cada uno de ellos acerca de su taxonomía, ecología y distribución en el neotrópico. Para mayor información véase Vanzolini (1964), Hurlbert (1981) y Roldán (1988).

Phylum Porifera

A este phylum pertenecen las esponjas. La gran mayoría de los poríferos son marinos, pero unos pocos individuos son de agua dulce. El tamaño de las esponjas es muy variable, dependiendo de la especie, de la edad y del hábitat. Algunas pueden tener solo unos milímetros y otras hasta 25 o 30 cm. Viven tanto en aguas

lénticas como lólicas y resisten poco la contaminación. Debido a su tamaño y a su forma de vida sésil, que parecen más bien incrustaciones en las rocas y sustratos, son organismos que pasan desapercibidos para la mayoría de los estudiosos de la fauna béntica.

En Suramérica, los poríferos han sido bien estudiados en Argentina, Chile y Brasil; en el resto de los países neotropicales su conocimiento es prácticamente inexistente. Ezcurra de Drago (1977) habla de doce géneros y treinta especies de poríferos para Suramérica, principalmente para Argentina y Brasil. La familia más cosmopolita es Spongillidae con los géneros *Spongilla*, *Uruguayia* y *Ephydatia*. Para Colombia aún no existen estudios de poríferos, pero se sabe que son abundantes en nuestros lagos y ríos.

Phylum Coelenterata

A este grupo pertenecen las hidras de agua dulce cuyo tamaño varía entre los 2,0 y 25,0 mm de longitud. Son organismos carnívoros cuya dieta alimenticia incluye cladoceros, copépodos, insectos y anélidos. Sus principales enemigos son los turbelarios, los crustáceos e insectos acuáticos.

Las hidras son habitantes típicos de litorales y aguas corrientes poco profundas; viven adheridas a la vegetación y a troncos, pero también se les encuentra flotando en lagunas y embalses. Las hidras son características de aguas limpias. Para el neotrópico se han reportado los géneros *Hydra*, *Microhydra* y *Chlorohydra*, pertenecientes a la familia Hydridae.

Phylum Platyhelminthes

Los turbelarios constituyen la clase de los platelmintos cuyas formas son predominantemente de vida libre. Al orden Tricladida pertenecen las planarias, organismos ampliamente distribuidos en nuestro medio. Las planarias son organismos de cuerpo alargado y plano y pueden alcanzar tamaños hasta de 30 mm.

Los tricládidos viven por lo regular debajo de piedras, troncos, ramas, hojas, en aguas poco profundas, tanto lénticas como lólicas. La mayoría viven en aguas bien oxigenadas, pero algunas especies pueden resistir altos grados de contaminación orgánica. Pérez y Roldán (1978) reportan la presencia de turbelarios en números elevados en el río Rionegro (Antioquia) en zonas de alta contaminación orgánica.

Las planarias son carnívoras, pero también se alimentan de animales muertos. Sus principales enemigos son los insectos acuáticos de hábitos depredadores como los nemátodos, los anélidos y algunos crustáceos.

Para el neotrópico se han reportado cerca de diecisiete especies de planarias, la mayoría del género *Dugesia* (familia Planariidae), considerándose ésta la de mayor distribución en nuestro medio.

Phylum Nematomorpha

Debido a su forma filamentosa similar a un cabello, se les conoce con el nombre de “gusanos crin de caballo” (*horse hair worms*). Dada su apariencia filamentosa, es frecuente confundirlos con fibras vegetales como zarcillos, por lo que solo personas experimentadas pueden reconocerlos a simple vista. Para el neotrópico se han reportado diecinueve especies, la mayoría de ellas pertenecientes a la familia Chordodidae, géneros *Chordodes*, *Neochordodes* y *Pseudocordode*.

Phylum Mollusca

Los moluscos se dividen en dos grupos: los gastrópodos y los bivalvos.

Clase Gastropoda: los gastrópodos llamados comúnmente caracoles, poseen una concha enrollada en espiral y su tamaño puede variar entre 2,0 y 70,0 mm.

Los gastrópodos viven por lo regular en aguas abundantes en carbonato de calcio (aunque hay excepciones), necesario para la construcción de su concha. Por lo general, están asociados a lugares con mucha vegetación acuática y materia orgánica en descomposición. Abundan en aguas quietas y poco profundas.

Los gastrópodos son muy cosmopolitas. Para el neotrópico se han reportado como de amplia distribución las familias Thiaridae, género *Neritina*; Ampullariidae, géneros *Melanoides*, *Pomacea* y *Marisa*, *Melanoides* y *Pomacea*; Hydrobiidae, géneros (por determinar); Melaniidae, género *Pachychillus*; Chilinnidae, género *Chilina*; Lymnaeidae, género *Lymnaea*; Physidae, género *Physa*; Ancyliidae, género *Ferrissia* y Planorbidae, géneros *Drepanotrema* y *Helisoma*. Soler (1983) reporta para la Sabana de Bogotá las especies *Biomphalaria canonica*, *Lymnaea bogotensis* y *Physa marmorata*.

Los gastrópodos viven en medios de alta dureza y alcalinidad y con abundante materia orgánica en descomposición; se desarrollan por dentro de miles de orillas de lagos y ríos y en plantas de tratamiento de aguas negras.

Clase Bivalvia: los bivalvos tienen un tamaño que varía entre los 2,0 y los 180,0 mm de longitud. Viven tanto en aguas lóxicas como lénticas. Es frecuente encontrar bivalvos enterrados en el sustrato o fijados a la vegetación acuática. En general, viven en aguas limpias o poco contaminadas.

En el neotrópico están ampliamente distribuidos, siendo más conocidas las siguientes familias Hyriidae, géneros *Prisodon*, *Castallia*, *Diplodon* y *Díplodontites*; Mycetopodidae, géneros *Anodontites*, *Mycetopoda* y *Fossula*; Corbiculidae, género *Corbicuta* y Pisidiidae, géneros *Byssanodonta* y *Eupera*. Laverde (1982) reporta para Colombia, dentro de la familia Unionidae, los siguientes géneros y especies: *Acostea rivolii*, *Anodontites trapezialis*, *Mycetopoda siligiosa*, *Castallia ecarinata*, *Muscullium* sp., *Diplodontites cookeii*, *Polymesoda placens* y *Triptodon jamauchicensis*.

Phylum Annelida

A este phylum pertenecen las clases Oligochaeta e Hirudinea, que se consideran verdaderamente de agua dulce

Clase Olígochaeta: los *oligoquetos* acuáticos tienen la misma estructura que los terrestres. Su tamaño varía entre 1,0 y 30,0 mm. Su alimentación consiste de algas filamentosas, diatomeas y detritos animales y vegetales. Viven por lo general en aguas con mucha materia orgánica en descomposición y concentraciones bajas de oxígeno, por lo que se les considera indicadores de contaminación.

Para el neotrópico se han reportado nueve familias y cerca de 48 géneros. A pesar de ello, para el trópico como tal, es poco lo que se conoce, dada la difícil taxonomía que presenta este grupo. La familia mejor conocida es la Tubificidae dado el enorme desarrollo que algunos de sus géneros como *Tubifex*, alcanza en aguas extremadamente contaminadas. Se han reportado hasta cerca de 40 000 individuos por metro cuadrado (Roldán et al, 1973). Los géneros más representativos en el neotrópico son: *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, *L. claparedeanus*, *Bothrioneurum* sp., *Branchiura sowerbyi*, *Dero* sp. y *Aulophorus* sp. Gaviria (1993).

Los tubificidos forman tubos en el sustrato fangoso a través de los cuales sacan su cuerpo y lo baten como en búsqueda de aireación del medio.

Clase Hirudinea: los *hírudíneos* están representados por las sanguijuelas cuyo tamaño varía entre los 5,0 y 45,0 mm de longitud. Su cuerpo es aplanado y se caracteriza por poseer una ventosa anterior y otra posterior, las cuales utilizan para fijarse fuertemente al sustrato y para su desplazamiento.

Las sanguijuelas viven por lo regular en aguas quietas, en charcas, lagunas, embalses y en orillas de ríos de poco movimiento, adheridas a vegetación, troncos y prácticamente todo tipo de sustrato que encuentren a su alrededor. Toleran bajas concentraciones de oxígeno, por lo que se les encuentra en gran número en lugares afectados por contaminación orgánica y en zonas de ríos en vías de recuperación.

Las sanguijuelas presentan una amplia distribución y en el neotrópico se han reportado desde el nivel del mar hasta el lago Titicaca.

Los hirudíneos suramericanos están representados en dos órdenes, siete familias y alrededor de diecisiete géneros, siendo la familia Glossiphoniidae y sus géneros *Dacnobdella*, *Hellodella* y *Oligobdella* los más representativos.

Phylum Arthropoda

Representa el grupo más abundante de macroinvertebrados acuáticos. A este phylum pertenecen tres grandes clases a saber: Crustacea, Insecta y Arachnoidea.

Clase Crustacea: los crustáceos comprenden un grupo grande y diversificado en las aguas dulces. Gran parte de ellos son microscópicos como los cladoceros y los copépodos, por lo que en el presente libro son tratados dentro del zooplancton. Desde el punto de vista de los macroinvertebrados, solo se consideran importantes en aguas continentales los órdenes Amphipoda y Decapoda.

Los *amphípodos* comprenden varios subórdenes dentro de los cuales está Gammaridea. A este suborden pertenece la familia Hyalellidae, género *Hyalella*, muy común en los ecosistemas acuáticos tropicales. A veces se encuentran cientos de miles de estos organismos en quebradas u orillas de lagos enriquecidos con materia orgánica. Este organismo es muy similar a *Gammarus*, pero este género posiblemente no se encuentre en aguas dulces tropicales.

A los *decápodos*, por su parte, pertenecen los cangrejos y camarones de río. Las familias más representativas en el neotrópico son: Palaemonidae con el género *Macrobrachium* y Atyidae, género *Atya*, dentro de los camarones. La familia Tricodactylidae con el género *Valdivia* y *Pseudothelphusidae*, género *Hypobolocera* dentro de los cangrejos.

Por su tamaño, el género *Macrobrachium* está siendo utilizado intensamente para acuicultura. Este género vive en aguas cálidas tropicales limpias y es muy sensible a la contaminación orgánica o industrial.

Clase Insecta: bajo esta clase se agrupan nueve órdenes de insectos los cuales incluyen familias acuáticas que constituyen la fauna más representativa de lagos y ríos.

Hablar en términos de números de familias y de géneros sería imposible y excedería totalmente el propósito de este libro. Roldán (1988) cita solo para Antioquia un mínimo de setenta familias y cerca de 150 géneros ampliamente dispersos y extendidos en todas las corrientes y lagunas de esta región. Por lo tanto,

a continuación solo se describirán algunos de los géneros más representativos en nuestro medio.

Orden Ephemeroptera: reciben este nombre debido a que muchos poseen una vida corta o *efímera*, ya que mientras su estado larvario puede durar varios meses en el agua, su estado adulto solo dura unas pocas horas, lo suficiente para encontrar una hembra y fecundarla.

Los efemerópteros viven por lo regular en aguas corrientes, limpias y bien oxigenadas, aunque algunas pocas especies pueden resistir moderados grados de contaminación orgánica. Los géneros más representativos para el neotrópico son *Baetis*, *Baetodes*, *Dactylobaetis*, *Lachlania*, *Thraulodes*, *Leptohyphes*, *Tricotithodes*, *Euthyplocia* y *Compsurus*.

Orden Odonata: los odonatos llamados también libélulas o “caballitos del diablo” son insectos hemimetábolos, cuyo período larval en el agua puede variar de pocos a muchos meses. Los odonatos viven en pozos, pantanos, márgenes de lagos y corrientes lentas o poco profundas rodeadas por lo regular de abundante vegetación acuática sumergida o emergente.

De cerca de veintiséis familias existentes, cuatro son exclusivamente neotropicales (Pseudostigmatidae, Polythoridae, Perilestidae y Heliocharitidae). La familia Libellulidae es la de más amplia dispersión siendo sus géneros más representativos: *Dythemis*, *Erythemis*, *Erythrodiplax*, *Myathyría*, *Micrathyría*, *Orthemis*, *Brechmorhoga*, *Perithemis* y *Pantala*. Otras familias comunes son: Gomphidae, Aeshnidae, Calopterygidae, Coenagrionidae y Lestidae (género *Lestes*). Los odonatos son en general grandes depredadores. Se encuentran en aguas oligomesotróficas, propias de ecosistemas lénticos o de poca corriente, pero son poco resistentes a fuentes de contaminación orgánica.

Orden Plecoptera: los plecópteros son un grupo pequeño y poco diversificado en el trópico. Las ninfas de los plecópteros viven en aguas rápidas, limpias y bien oxigenadas, debajo de piedras, troncos, ramas y hojas. Los plecópteros son prácticamente cosmopolitas. En el neotrópico, la familia predominante es Perlidae con el género dominante *Anacroneuría*.

Orden Neuroptera (Megaloptera): constituye un grupo de insectos poco diversificado. Comprende dos familias: Corydalidae y Sialidae. Corydalidae es la familia de más amplia distribución en el neotrópico. El género *Corydalus* representa una de las larvas de insecto de mayor tamaño que se encuentra en el agua pudiendo alcanzar tamaños hasta de 7,0 cm de longitud.

Viven en corrientes limpias, debajo de piedras, troncos y vegetación sumergida. Son grandes depredadores y los pescadores lo utilizan a menudo como carnada.

Orden Hemiptera: los hemípteros, llamados también “chinchas de agua”, se caracterizan por poseer las partes bucales modificadas en un “pico” chupador, lo que los hace supremamente depredadores de otros insectos acuáticos.

Los hemípteros viven en remansos de los ríos y en ecosistemas lénticos con abundante vegetación. En general, comparten el mismo hábitat de los odonatos y tienen las mismas exigencias ecológicas. Algunos hemípteros resisten altas concentraciones de salinidad, por lo que es frecuente encontrarlos en lagunas costeras y estuarios.

En el neotrópico son muy comunes las familias: Belostomatidae, géneros *Belostoma* y *Lethocerus*; Naucoridae, géneros *Limnocois* y *Ambrysus*; Gerridae, géneros *Eurygerris*, *Trepobates* y *Limnogonus*; Veliidae, género *Rhagovelia*, Mesovellidae, género *Mesovelia*, Notonectidae, género *Buenoa* Corixidae, género *Centrocorisa*.

Orden Coleoptera: constituyen uno de los órdenes más grandes y complejos. Se caracterizan porque muchos representantes viven en el agua tanto en la forma larval como en estado adulto.

Para el medio tropical se han reportado cerca de diecisiete familias, de las cuales las más comunes son: Dytiscidae, géneros *Rhantus* y *Thermonectus*; Gyrinidae, género *Andogyrus*; Elmidae, géneros *Disersus*, *Cylloepus*, *Microcylloepus*, *Macrelmis*, *Heterelmis* y *Elsianus*; Psephenidae, género *Psephenops*; Limnichidae, género *Eulimnichus* y Lutrochidae, género *Lutrochus*.

Orden Trichoptera: los tricópteros son insectos holometábolos, es decir, hacen metamorfosis completa. Viven en todo tipo de hábitat lóticos y lénticos, pero donde alcanzan la mayor diversidad es en los lóticos fríos.

Una de las características más llamativas de los tricópteros es la capacidad para construir “casas” o “refugios” de formas variadas, a partir de residuos vegetales y gránulos de arena o pequeñas piedrecillas. Estos refugios pueden ser fijos o portátiles y en ambos casos les sirven de protección y búsqueda de alimento.

La mayoría de los tricópteros viven en aguas corrientes, limpias y oxigenadas, debajo de piedras, troncos y material vegetal acumulado. Algunas especies viven en aguas quietas y remansos de ríos y quebradas.

Los tricópteros constituyen un grupo muy abundante en el trópico americano. Las familias y géneros más comunes son los siguientes: Calamoceratidae, género *Phylloicus*; Glossosomatidae, géneros *Protoptila* y *Mortoniella*; Helicopsychidae, género *Helicopsyche*; Hydropsychidae, géneros *Leptonema* y *Smicridea*;

Leptoceridae, géneros *Atanatolica*, *Nectopsyche*, *Triplectides* y *Grumichella*; Hydrobiosidae, género *Atopsyche* y Odontoceridae, género *Marilia*.

Orden Lepidoptera: los lepidópteros viven en aguas muy oxigenadas de curso rápido, bajo telas sedosas tejidas sobre superficies de rocas sumergidas y se alimentan de algas. Algunos viven adheridos a plantas acuáticas.

Los lepidópteros acuáticos constituyen un grupo relativamente pequeño de insectos en el neotrópico, y aún muy desconocido. Solo se ha reportado la familia Pyralidae y los géneros *Petrophila* y *Parapoynx* como los de más amplia distribución.

Orden Diptera: los dípteros constituyen uno de los órdenes de insectos más complejos, más abundantes y más ampliamente distribuidos en el mundo. Los dípteros son insectos holometábolos y su ciclo de vida es muy variable, dependiendo de las especies; puede ser de semanas en unos y hasta de cerca de un año en otros.

Viven en hábitat muy variados; se encuentran en ríos, arroyos, lagos, embalses, brácteas de bromeliáceas y demás plantas que acumulan agua, en orificios de troncos viejos y aun en las costas marinas. Unos, como los simúlidos, viven en aguas muy limpias y oxigenadas. En cambio los quironómidos, por ejemplo, viven en aguas muy contaminadas.

Para el neotrópico se han reportado alrededor de veinte familias, de las cuales las más comunes son: Psychodidae, género *Maruina*; Tipulidae, géneros *Tipula*, *Limonia* y *Hexatoma*; Blephariceridae, géneros *Limonicola*, *Paltostoma*, *Kelloggina* y *Edwardsina*; Culicidae, géneros *Anopheles*, *Culex* y *Aedes*; Ceratopogonidae, géneros *Culicoides*, *Probezzia* y *Stilobezzia*; Chironomidae, género *Chironomus*; Simuliidae, género *Simulium*; Tabanidae, géneros *Tabanus* y *Chrysops* y Muscidae, géneros *Lispe* y *Limnophora*.

Clase Arachnoidea: dentro de esta clase se encuentran los llamados “ácaros de agua” (Hidracarina) que son los arachnoideos verdaderamente acuáticos. Su tamaño es muy variable, sus rangos pueden estar entre 0,4 y 3,0 mm.

Los ácaros acuáticos ocurren en la mayoría de los hábitat dulceacuícolas. Más comúnmente se encuentran en arroyos, lagos, pantanos, zonas de salpique de cascadas, en brácteas de plantas epifitas y aun en aguas termales.

Los ácaros acuáticos son muy cosmopolitas. En el neotrópico su distribución es generalizada en todos los hábitat, pero su conocimiento taxonómico es muy pobre. Se han reportado cerca de doce familias para el neotrópico.

Productividad

Herrera (1989) y Torrente (1989), estudiando la depredación de larvas de mosquito por insectos acuáticos y por peces, encontraron una mayor producción de larvas de mosquitos unas pocas semanas después de iniciada la época de lluvias y una consiguiente disminución provocada por la depredación y por la llegada del próximo periodo de sequía.

La productividad debida a la fauna de macroinvertebrados acuáticos se incrementa aparentemente con la eutroficación de lagos, embalses y ríos. Ecosistemas oligotróficos se caracterizan por presentar una alta diversidad de especies, pero un bajo número de individuos por especie. La productividad es baja por la escasez de nutrientes y por una activa depredación entre las diversas especies. En cambio, en medios eutroficados, el número de especies es bajo, pero el número de individuos por especie es alto, favorecido por la abundancia de nutrientes y la escasez de depredadores. Bajo estas condiciones, es frecuente encontrar altas densidades de quironómidos, moluscos y tubificidos en medios extremadamente eutroficados.

La biomasa producida por los macroinvertebrados acuáticos está también asociada al tamaño de los individuos. Así por ejemplo, un río donde abunda el crustáceo *Macrobrachium* la biomasa total de invertebrados estará en este caso representada en más de un 90% por esta sola especie.

Un caso muy especial que debe considerarse es el de las aguas del sistema amazónico, pobres en nutrientes, supremamente ricas en peces. Aquí debe entenderse que el principal ítem alimenticio lo constituye el material animal y vegetal alóctono, por lo que los macroinvertebrados acuáticos estarían jugando aquí un papel secundario.

Fittkau et al. (1975) trabajando en algunos lagos amazónicos encontró que tanto la biomasa como la diversidad de especies de macrobentos estaba fuertemente influenciada por la variación del nivel del agua. Así, durante el período de aguas bajas se observaba un gran aumento en la biomasa y por el contrario, una disminución durante la época de inundaciones. Según este autor, el aporte de sedimentos en la época de lluvias y las bajas de oxígeno eran los principales factores que causaban una disminución de biomasa durante la época de lluvias. Así mismo, estos estudios mostraron que los valores de biomasa eran menores en los ríos de aguas negras que en los de aguas blancas. La diversidad también mostró ser menor en los ríos de aguas negras.

Papel de la comunidad béntica en la dinámica de los nutrientes

Como ya se ha visto anteriormente, la materia orgánica que se va depositando en el fondo de lagos y ríos, entra en un proceso de descomposición durante el cual se liberan los nutrientes, los cuales deben regresar al cuerpo de agua para continuar así el ciclo de productividad. En este paso, los organismos bénticos juegan un papel importante en la remoción de estos nutrientes. Muchos organismos que viven sobre el fondo o enterrados en él como oligoquetos, tubificidos, quironómidos y algunos efemerópteros, en su proceso de movimiento para buscar alimento, oxígeno y protección remueven los sedimentos, ayudando de esta manera a liberar los nutrientes allí atrapados.

La magnitud de este poder de remoción depende básicamente del tamaño de los organismos, de la diversidad de sus poblaciones, de su actividad y de la capacidad de penetrar en el sedimento.

La capacidad de abrir túneles en el fondo que tienen algunos organismos bénticos, ofrece la ventaja de airear los sedimentos y, por lo tanto, acelerar la descomposición de la materia orgánica. Son funciones similares a las que ejecutan las lombrices de tierra al remover y airear la tierra en los campos de cultivo.

Métodos de recolección y estudio de los macroinvertebrados acuáticos

Para la recolección y estudio de los macroinvertebrados acuáticos existen varios métodos dependiendo del tipo de sustrato y del tipo de estudio, si es cualitativo o cuantitativo.

Sustratos pedregosos: si se trata de corrientes con *sustratos pedregosos* el método más utilizado es el de red de pantalla. Esta consiste en una red de malla metálica o plástica como la usada para construir mosquiteros. Su tamaño es de aproximadamente 1,0 m² sujeta a cada lado por dos palos de 1,5 m de longitud (Fig. 18.7). Una persona coloca la malla sobre el fondo del río y otra remueve el fondo en contra de la corriente. De esta manera, las larvas removidas del sustrato quedan atrapadas en la malla. En este tipo de hábitat también es muy útil levantar con la mano piedras y troncos y con una pinza tomar los organismos a ellos adheridos. Este método es cualitativo, es decir, solo se determina la diversidad de especies, pero no su abundancia por unidad de área. Sin embargo, este método es muy útil, puesto que brinda información acerca de la calidad del ecosistema. Una alta diversidad de especies es un síntoma de buena calidad del ecosistema, por el contrario, una baja diversidad es signo de un deterioro del hábitat o de una condición natural del mismo.

Si se desean tomar muestras cuantitativas en sustratos pedregosos, se utiliza para ello la “red surber” (Fig. 18.7). Esta consiste de un marco metálico de 900 cm² al cual está unida una red de forma cónica y tejido muy fino (menor de 0,5 mm). El marco metálico se coloca sobre el fondo, en contra de la corriente y se remueve con la mano el área demarcada. Las larvas removidas quedan automáticamente atrapadas en la red. Este método permite conocer el número de individuos por unidad de área o su biomasa, si se desea. Así se puede comparar la productividad de un mismo río en diferentes tramos o de varios ríos entre sí.

Sustratos fangosos: los lagos y los remansos de los ríos son por lo regular de naturaleza fangosa y blanda. Este tipo de hábitat es por lo general rico en materia orgánica en descomposición, por lo que a menudo pueden ocurrir bajas de oxígeno restringiendo la vida a solo unas pocas especies. Es conveniente muestrear estos fondos con la ayuda de una draga, siendo la Ekman la más usada (Fig. 18.7). Esta draga toma muestras de fondo de un área de 625 cm². El fango se lava en un cernidor de menos de 0,5 cm de diámetro y las larvas se llevan luego al laboratorio para su identificación y conteo. Esta constituye una muestra cuantitativa, puesto que se puede conocer el número de organismos y su biomasa total por unidad de área. (Fig. 18.7).

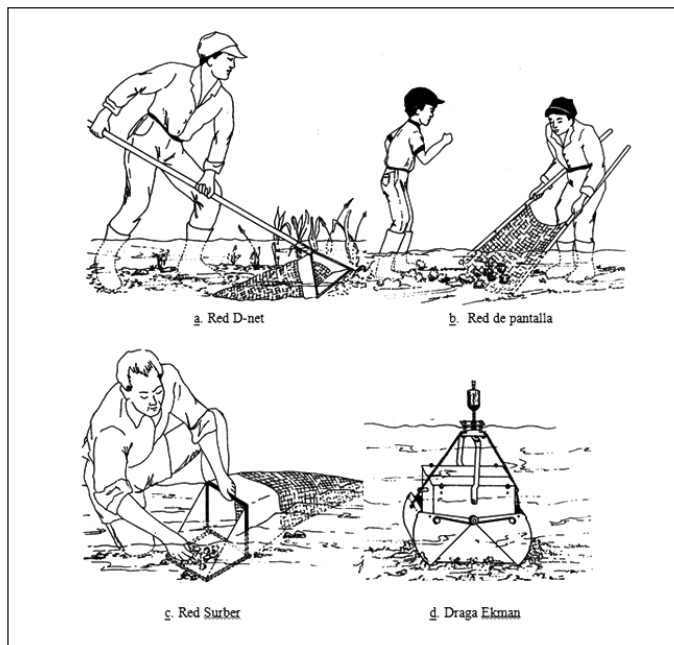


Figura 18.7. Métodos activos para la recolección de macroinvertebrados acuáticos.
Fuente: Roldán (1988).

Orillas con vegetación: los bancos de las corrientes y sus orillas con vegetación, son por lo regular muy ricos en fauna de macroinvertebrados. Allí viven especialmente numerosas larvas de odonatos, hemípteros, moluscos y crustáceos. Tomar muestras cuantitativas aquí es muy difícil, por ello, lo más utilizado es el muestreo cualitativo con una red de mano tipo “D-net” o triangular (Fig. 18.7). Con la ayuda de esta red se remueven las orillas y la vegetación, atrapando de esta forma las larvas allí existentes. Se podría hacer una muestra semicuantitativa, demarcando un área de barrido, por ejemplo de 2,0 m de longitud. El material recolectado en esta área se cuenta y se pesa para determinar su biomasa.

También existen métodos “pasivos” de recolección de macroinvertebrados acuáticos. Uno de ellos consiste en colocar en una canasta de alambre o plástico varias piedras y sumergirla en el agua por unas cuatro semanas, al cabo de las cuales se observan en el laboratorio los organismos que la han colonizado. El método podría ser cuantitativo si se calcula el área cubierta por las piedras sumergidas (Fig. 18.8).

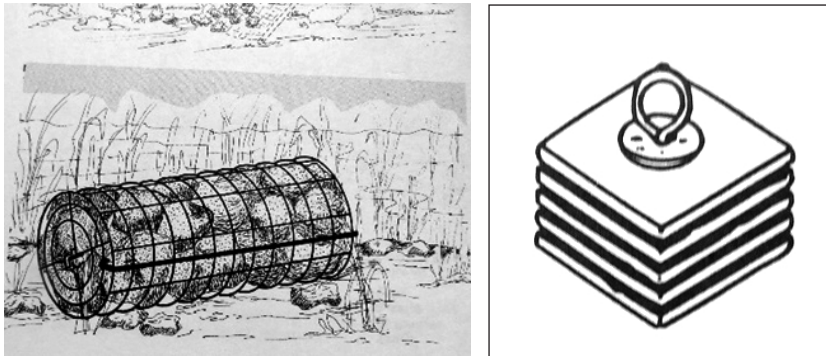


Figura 18.8. Recolección de macroinvertebrados por métodos pasivos: A. Canasta llena con piedras, B. Placas de madera superpuestas.

Fuente: Roldán (1988).

También existe el método de las placas de madera de área conocida y colocadas sobre un eje a 1,0 cm de distancia cada una (Fig. 18.8). Estas se sumergen y se espera su colonización por las larvas por un espacio de un mes aproximadamente. Este método también es cuantitativo. Para mayores detalles véase McCafferty (1981), Merrit and Cummins (1978, 1996) y Roldán (1999, 2003).

Emergencia de los insectos acuáticos

La productividad de las aguas representada principalmente por la fauna béntica, depende de la estacionalidad de reproducción de las especies y del estado trófico del ecosistema. Especies que tienen más de una generación por año como es el caso de la

mayoría de los dípteros, representan una importancia mayor como ítem alimenticio para las especies carnívoras, que aquellas que solo tienen una generación anual. Sobre este aspecto aún se conoce muy poco en el trópico americano. Wolf et al., (1989) estudiando la emergencia de insectos acuáticos en tres pisos altitudinales en el departamento de Antioquia encontraron en general, una emergencia permanente a lo largo de todo el año en varias familias de dípteros (Ephydriidae, Psychodidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Chironomidae y Tipulidae, entre otras); en cambio, la mayoría de los efemerópteros, tricópteros, plecópteros, lepidópteros y odonatos, lo hacían solo en ciertas épocas del año. Esto implica que las especies depredadoras deban cambiar sus hábitos alimenticios a lo largo del año de acuerdo con el tipo de presa presente y que ciertas especies (principalmente de dípteros), aumenten considerablemente sus poblaciones durante la época de emergencia de sus depredadores. (Figura 18.9)

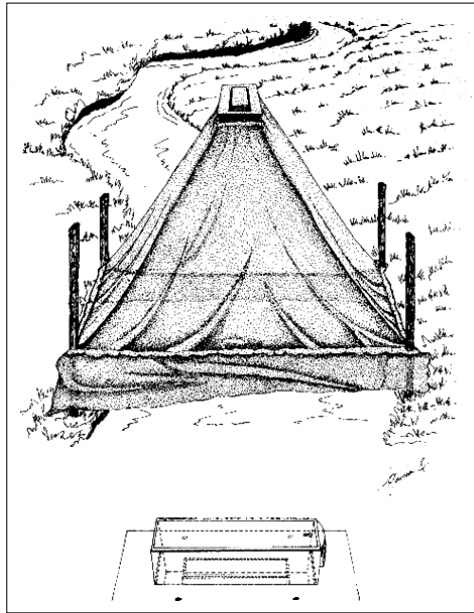


Figura 18.9. Montaje sobre una quebrada para el estudio de la emergencia de los insectos acuáticos.

Fuente: Wolf et al. (1989).

Los macroinvertebrados acuáticos y su uso como bioindicadores de la calidad del agua

El uso de los macroinvertebrados como indicadores de calidad del agua se basa en el hecho de que dichos organismos ocupan un hábitat a cuyas exigencias ambientales

están adaptados. Cualquier cambio en las condiciones ambientales se reflejará, por lo tanto, en las estructuras de las comunidades que allí habitan.

Un río que ha sufrido los efectos de la contaminación es el mejor ejemplo para ilustrar los cambios que se suceden en las estructuras de las comunidades, las cuales cambian de complejas y diversas con organismos propios de aguas limpias, a simples y de baja diversidad con organismos propios de aguas contaminadas. La cantidad de oxígeno disuelto, el grado de acidez o basicidad (pH), la temperatura, la cantidad de iones disueltos (conductividad) son a menudo los parámetros a los cuales son más sensibles los organismos. Dichos parámetros varían fácilmente por efectos de la contaminación industrial y doméstica.

De lo mucho que se conozca de la ecología de los organismos, depende el grado de confianza que éstos ofrezcan en la evaluación de un ecosistema acuático. Se puede hablar simplemente a nivel de grandes grupos, como por ejemplo, decir que en términos generales los efemerópteros, plecópteros y tricópteros son indicadores de aguas limpias y que los anélidos y ciertos dípteros (quironómidos) son indicadores de aguas contaminadas. Pero si se quiere ser más preciso, debe hablarse a nivel de familia, de género y mejor aún de especie, pues no todos los efemerópteros son igualmente indicadores de aguas claras, ni todos los anélidos de aguas contaminadas.

Hynes (1974) y Warren (1971) abordan extensamente este tema y sientan las bases para el estudio de la fauna acuática en general como indicadora de la calidad del agua. El principio es relativamente simple: bajo condiciones adversas, los organismos se adaptan o perecen, por lo tanto, el tipo de comunidad que se encuentre en un ecosistema dado, debe reflejar las condiciones ambientales que allí están prevaleciendo. Roldán (1988) presenta una guía para el estudio de los macroinvertebrados de Antioquia, pero en buena parte aplicable a medios neotropicales similares. Allí se dan los fundamentos para la clasificación de los ecosistemas acuáticos de América Tropical, basados en organismos propios de esta región.

Bases de la bioindicación

En los últimos años el concepto de calidad de las aguas ha ido cambiando rápidamente de un enfoque puramente fisicoquímico a otro que integre todos los componentes del ecosistema. Recientemente el Parlamento Europeo mediante la Directiva Marco COM-97 ha aceptado el término “*estado ecológico*” como una medida de la calidad de las aguas. Para el desarrollo de este concepto se propone la Cuenca Hidrográfica como unidad de estudio. La determinación del estado ecológico de cada cuenca hidrográfica deberá realizarse de acuerdo con

unas condiciones de referencia que deberán compararse con los datos de los diferentes ecosistemas acuáticos de la cuenca de características similares (ríos, lagos, embalses , etc) (Prat y Munné, 1999). La norma europea citada, establece como factores esenciales para determinación del estado ecológico de las aguas, las *comunidades de organismos* como indicadores de del estado ecológico de los diferentes ecosistemas acuáticos. Esta variable deberá ir acompañada de las mediciones fisicoquímicas correspondientes, al igual que una descripción del estado en el cual se encuentran las respectivas riberas. Basados en la consideración anterior, se propone iniciar el estudio del estado ecológico de las cuencas de los Andes colombianos, utilizando los macroinvertebrados como bioindicadores de la calidad del agua.

Se considera que un organismo es un buen indicador de calidad del agua, cuando este se encuentra invariablemente en un ecosistema de características definidas y cuando su población es porcentualmente superior o ligeramente similar al resto de los organismos con los que comparte el mismo habitat. Así, por ejemplo, en ríos de montaña de aguas frías, transparentes, oligotróficas y bien oxigenadas, se espera encontrar poblaciones dominantes de efemerópteros, tricópteros y plecópteros; pero también se espera encontrar en bajas proporciones odonatos, hemípteros, dípteros, neurópteros, ácaros, crustáceos y otros grupos menores. (Figura 18.10)

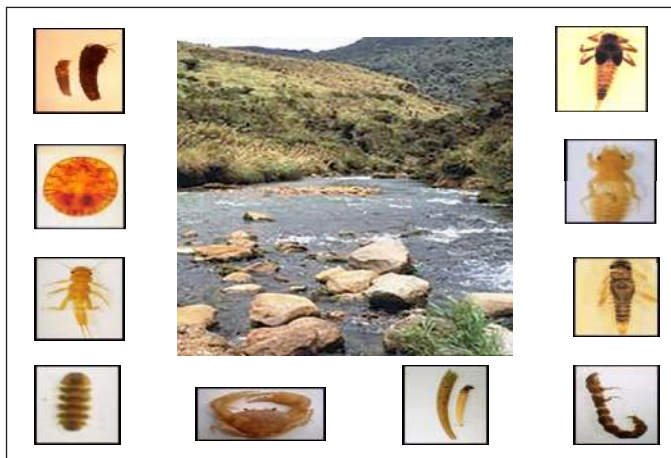


Figura 18.10. Macroinvertebrados indicadores de agua limpias.

Fuente: Roldán (2003).

Por el contrario en ríos y quebradas que están siendo contaminadas con materia orgánica, de aguas turbias, con poco oxígeno y eutroficadas, se espera encontrar poblaciones dominantes de oligoquetos, quironómidos y ciertos moluscos; pero ocasionalmente pueden presentarse algunos pocos individuos que se consideran

indicadores de aguas limpias. En situaciones intermedias, o sea en aguas que comienzan a mostrar síntomas de contaminación, o por el contrario, que comienzan a recuperarse, es común encontrar poblaciones dominantes de turbelarios, hirudíneos, ciertos moluscos, quironómidos y oligoquetos, mezclados en menor proporción con ciertos efemerópteros y tricópteros (Roldán, 1992, 1999, 2003) (Figura. 18.11, 18.12 y 18.13).



Figura 18.11. Macroinvertebrados de aguas medianamente contaminadas. Fuente: Roldán (2003).

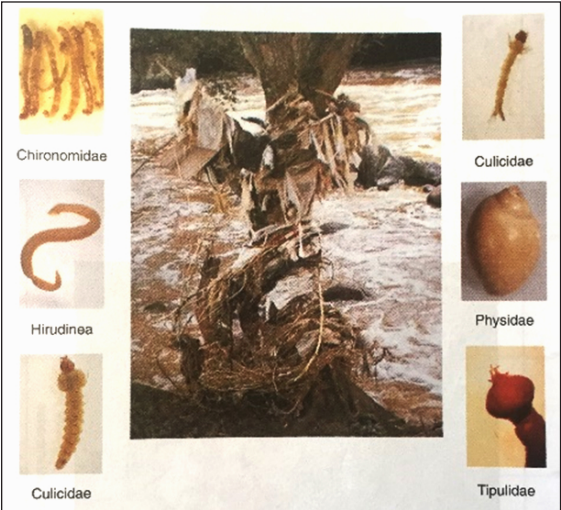


Figura 18.12. Macroinvertebrados de aguas muy contaminadas. Fuente: Roldán (2003).



Figura 18.13. Macroinvertebrados de aguas críticamente contaminada.

Fuente: Roldán (2003).

El estado de conocimiento que se tiene en Colombia y en general en el neotrópico de la fauna de macroinvertebrados acuáticos, aún no permite llegar a un refinamiento del sistema de evaluación, como sí se tiene en los Estados Unidos y en Europa, donde se dispone de claves hasta el nivel de género y especie para la mayor parte de la fauna existente en estos países.

El método BMWP/Col

El Biological Monitoring Working Party (BMWP) fue establecido en Inglaterra en 1970, como un método simple y rápido para evaluar la calidad del agua usando los macroinvertebrados como bioindicadores. Las razones para ello fueron básicamente económicas y del tiempo que se requiere invertir. El método solo requiere llegar hasta nivel de familia y los datos son cualitativos (presencia / ausencia). El puntaje va de 1 a 10 de acuerdo con la tolerancia de los diferentes grupos a la contaminación orgánica (Tabla 18.1).

Tabla 18.1. Puntaje de las familias de macroinvertebrados acuáticos para el índice BMWP/ Col.

Familias	Puntajes
Anomalopsychidae, Atriplectididae, Blepharoceridae, Calamoceratidae, Ptilodactylidae, Chordodidae, Gomphidae, Hidridae, Lampyridae, Lymnessiidae, Odontoceridae, Oligoneuriidae, Perlidae, Polythoridae, Psephenidae	10
Ampullariidae, Dytiscidae, Ephemeridae, Euthyplociidae, Gyrinidae, Hydrobiosidae, Leptophlebiidae, Philopotamidae, Polycentropodidae, Xiphocentronidae.	9
Gerridae, Hebridae, Helicopsychidae, Hydrobiidae, Leptoceridae, Lestidae, Palaemonidae, Pleidae, Pseudothelpusidae, Saldidae, Simuliidae, Veliidae.	8
Baetidae, Caenidae, Calopterygidae, Coenagrionidae, Corixidae, Dixidae, Dryopidae, Glossosomatidae, Hyalellidae, Hydroptilidae, Hydropsychidae, Leptohyphidae, Naucoridae, Notonectidae, Planariidae, Psychodidae, Scirtidae.	7

Familias	Puntajes
Aeshnidae, Ancyliidae, Corydalidae, Elmidae, Libellulidae, Limnichidae, Lutrochidae, Megapodagrionidae, Sialidae, Staphylinidae.	6
Belostomatidae, Gelastocoridae, Hydropsychidae, Mesoveliidae, Nepidae, Planorbiidae, Pyralidae, Tabanidae, Thiaridae	5
Chrysomelidae, Stratiomyidae, Haliplidae, Empididae, Dolycopodidae, Sphaeridae, Lymnaeidae, Hydraenidae, Hydrometridae, Noteridae.	4
Ceratopogonidae, Glossiphoniidae, Cyclobdellidae, Hydrophilidae, Physidae, Tipulidae.	3
Culicidae, Chironomidae, Muscidae, Sciomyzidae,	2
Tubificidae	1

Fuente: Roldán (2003).

Las familias más sensibles como Perilidae y Oligoneuridae, reciben un puntaje de 10; en cambio las más tolerantes a la contaminación, por ej: Tubificidae recibe una puntuación de 1 (Armitage y petos, 1992). La suma de los puntajes de todas las familias da el puntaje total BMWP. El puntaje promedio por taxón conocido como ASPT (Average Score per Taxon) esto es, el puntaje total BMWP dividido por el número de los taxa es un índice particularmente valioso para la evaluación del sitio. Los valores ASPT van de 0 a 10; un valor bajo de ASPT asociado a un puntaje bajo de BMWP indicará condiciones graves de contaminación. Basados en el conocimiento que actualmente se tiene en Colombia de los diferentes grupos de macroinvertebrados hasta el nivel de Familia, *se propone utilizar el método BMWP/Col como una primera aproximación para evaluar los ecosistemas acuáticos de Colombia* (Roldán, 2003). Zúñiga de Cardozo et al (1997) fueron los primeros quienes hicieron una adaptación de este método para algunas cuencas del Valle del Cauca, Colombia.

Mapas de calidad de agua

La tabla 18.2 muestra las cinco clases de calidad del agua resultantes de sumar la puntuación obtenida por las familias encontradas en un ecosistema determinado. El total de los puntos se designan como valores BMWP/Col. De acuerdo con el puntaje obtenido en cada situación, se califican las distintas clases de agua, asignándoles a cada una de ellas un color determinado. Este color es el que se usa luego para marcar los ríos y corrientes en el mapa de la región estudiada. (Tabla 18.2 y Figura 18.14).

Tabla 18.2. Clases de calidad de agua, valores BMWP/Col, significado y colores para las representaciones cartográficas.

Clase	Calidad	BMWP/ Col	Significado	Color
I	Buena	>150 101-120	Aguas limpias a limpias	Azul
II	Aceptable	61-100	Aguas poco contaminadas	Verde
III	Dudosa	36-60	Aguas moderadamente contaminadas	Amarillo
IV	Crítica	16-35	Aguas muy contaminadas	Naranja
V	Muy crítica	< 15	Aguas fuertemente contaminadas	Rojo

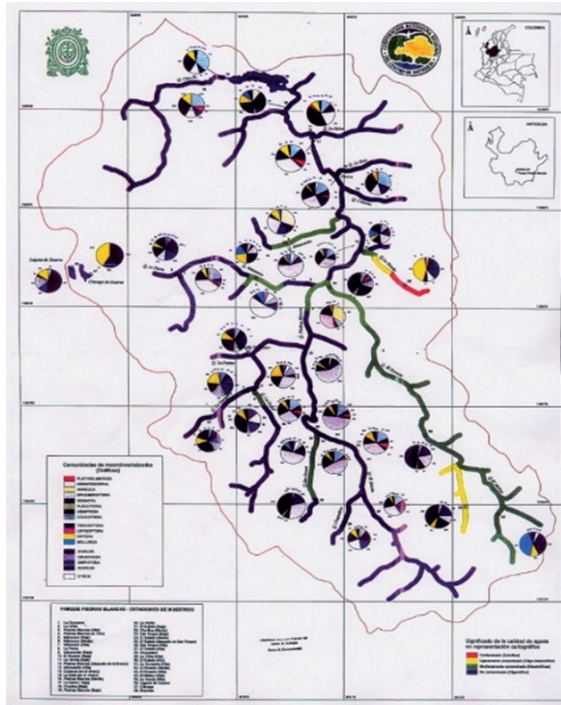


Figura 18.14. Mapa de calidad de aguas Parque Natural Piedras Blancas Santa Elena, Medellín.
Fuente: Roldán, Posada y Gutiérrez (2001).

CAPÍTULO 19

La comunidad íctica

¹María Isabel Ríos-Pulgarín

Aspectos bioecológicos de los peces de agua dulce

Los peces continentales viven en casi cualquier hábitat, desde los estuarios con aguas salobres y mareas recurrentes, hasta lagos de alta montaña como el Titicaca, a más de 3800msnm; Desde cascadas y rápidos hasta lagos profundos. El rango de tolerancia a las condiciones de salinidad, pH, temperatura y oxígeno es amplio en muchas especies, pero también hay numerosas especializaciones y adaptaciones especiales, particularmente frente a la desoxigenación, que es uno de los problemas más comunes en los ecosistemas inundables como las ciénagas o los lagos de varzea en el Amazonas. Así mismo, los peces presentan una serie de características morfológicas relevantes para aprovechar los hábitats en los que viven; por ello, su forma esta naturalmente adaptada a su ambiente, presentando formas aplanadas en los peces de hábitos bentónicos, fusiformes en los reófilos (que navegan en la corriente) o muy comprimidas en los que viven en la vegetación (Helfman et al, 2009). El tamaño también esta relacionado con el hábitat y la oferta de recursos, de manera que en pequeñas microcuencas de cabecera de orden 1 y 2 los tamaños son pequeños respecto a los grandes peces de los ríos de orden 3 o superior, en especial en sistemas productivos como las extensas planicies inundables de las tierras bajas (Jiménez et al, 2020)

La presencia o mayor desarrollo de aletas y vejigas de gas o la posición de la boca o los ojos también está directamente relacionada uso del hábitat. Por citar algunos ejemplos, la vejiga natatoria (vejiga de gas) es un saco lleno de aire ubicado entre el tubo digestivo y los riñones, que es común en la mayoría de los grupos porque les permite moverse verticalmente en la columna de agua, pero en grupos como rayas (Elasmobranquios) está ausente para facilitar su permanencia en el

¹ Universidad Católica de Oriente, mrrios@uco.edu.co

fondo. Así mismo, los ojos de estos y otros peces bentónicos, se ubican dorsalmente mientras la boca tiene una posición ventral. En los ambientes de alto torrente en ríos de bajo orden, los peces presentan adaptaciones como ventosas orales, vejigas natatorias reducidas y aletas pectorales fuertes (Maldonado-Ocampo et al 2005), que les permiten permanecer en estos ambientes aferrándose a los sustratos duros o escondiéndose en pequeñas cuevas para evadir la corriente. En contraste con bocas terminales o superiores en los hábitats que presentan flujo laminar o son lacustres. Por su puesto, aspectos estructurales de la boca, como tamaño y tipo de dientes, están igualmente relacionados con los hábitos tróficos.

Efectos de variables físicas y químicas del agua

En cuanto a la química del agua, algunas variables como oxígeno, pH, salinidad, temperatura y sólidos en suspensión son de especial importancia para los peces. En cuanto al oxígeno, la gran mayoría de los peces toman el oxígeno del agua a través del sistema branquial, constituido por numerosos filamentos epiteliales densamente irrigados. Pero como se mencionó anteriormente, dada la gran variabilidad en la disponibilidad de oxígeno en los ambientes de agua dulce, muchas especies han desarrollado adaptaciones para contrarrestar su déficit. Entre las más comunes están los órganos complementarios para la respiración aérea, en ecosistemas que presentan hipoxia o anoxia recurrente debido al aislamiento, estancamiento y alta temperatura durante el periodo seco. Algunos de estas adaptaciones incluyen vejigas natatorias modificadas o porciones del tracto digestivo o la boca, que son irrigadas por numerosos vasos sanguíneos y se distienden para hacer contacto con la interfase agua-aire, una capa de pocos milímetros de profundidad, pero bien oxigenada (Riggs, 1979, Dorn, 1983). Dado que esta estrategia implica la permanencia de los peces en la superficie, constituye un indicador de hipoxia en el ecosistema. Pero también existen unas pocas especies, como el pez pulmonado del Amazonas (*Lepidosiren paradoxa*) o la anguila eléctrica (*Electrophorus electricus*), cuya respiración aérea es obligada, aun cuando el ecosistema tenga altas concentraciones de oxígeno.

Aunque la mayoría de los peces continentales se restringen a aguas dulces o salobres, se han encontrado unas pocas especies en ecosistemas de lagos hipersalinos de hasta 100ppm o en ecosistemas tan oligotróficos como 0.01 partes por mil (Cala-Cala, 2019). Los peces que pueden tolerar solo pequeños cambios en la concentración de soluto de su ambiente externo se conocen como estenohalina, mientras que aquellos con la capacidad de osmorregular en una amplia gama de las salinidades ambientales son eurihalinas (Helfman et al., 2009).

Contrario a los peces de agua salada, los peces de agua dulce producen copiosas cantidades de orina altamente diluida para compensar el ingreso pasivo de agua que se difunde a través de todas las membranas semipermeables. Aunque la mayoría de los desechos se excretan por vía renal, las branquias cumplen una función especial en la osmorregulación dado que participan de la excreción de desechos nitrogenados como amoníaco (NH_3) y su catión amonio (NH_4^+), los cuales son altamente tóxicos y tienen que excretarse diluidos (Perry et al. 2003). Adicionalmente, las branquias poseen células especializadas, ricas en mitocondrias denominadas “ionorreguladoras o células de cloruro”, las cuales bombean activamente iones de sodio y cloruro entre el pez y el medio acuático (Marshall y Grosell 2006). Ello permite que varias especies eurihalinas sean capaces de desplazarse entre aguas con alta y baja concentración de sales, invirtiendo el bombeo de iones. Como ocurre con las especies que migran entre el río y el mar o aquellas que visitan los estuarios desde alguno de estos dos ambientes. Dado que peces activos, con mayores demandas metabólicas, generalmente tienen áreas de superficie branquial más grandes (Roberts 1975), eventualmente durante el intercambio oxígeno se puede experimentar estrés osmótico por el intercambio simultáneo de agua y iones.

El pH, se relaciona directamente con los mecanismos de osmorregulación antes descritos, ya que las células ricas en mitocondrias están relacionadas con el intercambio de iones de hidrógeno y de bicarbonato. Además, valores de pH bajos suelen provocar la precipitación de algunos metales en las branquias (por afinidad iónica) y por tanto afectan el sistema respiratorio (Alabaster y Lloyd, 1980; Palacio, 2007). Por otro lado, se ha demostrado que los efectos de los tóxicos endógenos como el amoníaco dependen del grado de disociación, que está controlado principalmente por el pH y la temperatura del agua (Palacio, 2007, Ríos-Pulgarín et al., 2016).

En cuanto a la temperatura, las aguas tropicales son las más favorables para los peces porque aceleran el metabolismo, pero unas pocas especies se han adaptado a condiciones extremas como las aguas heladas de las lagunas de páramo. No obstante, a medida que las temperaturas se incrementan, también se pierde oxígeno, por lo tanto, las aguas muy calientes causan efectos negativos sobre los peces.

Hábitos y estrategias

Los hábitos tróficos de los peces son muy variados, e incluyen planctófagos, carnívoros, omnívoros, herbívoros y detritívoros (comedores de *detritus*: material orgánico fragmentado y *biofilm*: película biológica sobre los sustratos), así como numerosas especializaciones. Por ello pueden construir redes complejas de transferencia de energía y materia en el ecosistema acuático (Figura 19.1).

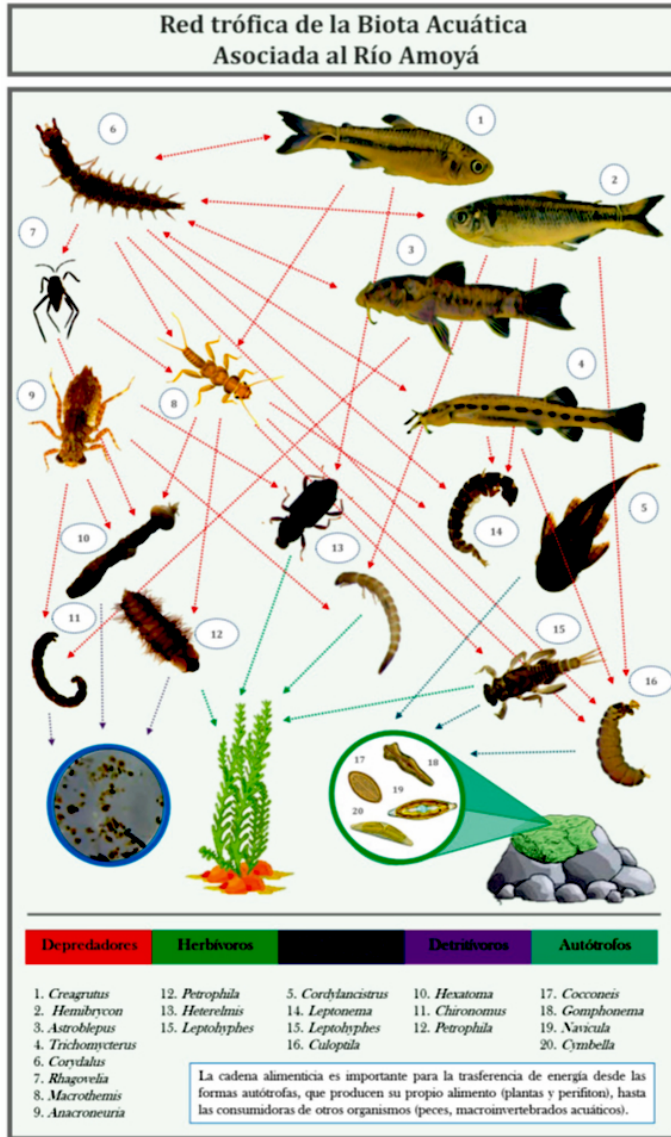


Figura 19.1. Representación de una red trófica en un río andino.

Fuente: Reinoso-Flórez et al.(2019).

Cómo se mencionó anteriormente, la forma y posición de la boca y los dientes suele asociarse con sus hábitos (Figura 19.2 2). Bocas ventrales y dientes como cerdas sugieren hábitos bentónicos y son comunes en organismos raspadores como las familias Loricaridae, Astroblépidae y Trichomicteridae (Maldonado-Ocampo et al., 2005, Conde-Saldaña et al., 2017). Bocas dorsales sugieren el consumo de

material alóctono (frutas, semillas, insectos terrestres) o del neuston en la superficie del agua, como en la familia poecílidae (*Gypus*), ampliamente usada para el control biológico de zancudos. Mientras que una boca terminal es propia de organismos omnívoros o depredadores que se alimentan en toda la columna de agua. De hecho, la dieta omnívora es muy común y sugiere hábitos generalistas para aprovechar la disponibilidad estacional de recursos autóctonos, derivados de la productividad del sistema y recursos alóctonos que suelen incrementarse en el periodo de lluvias. Además, la alimentación de los peces varía a lo largo del ciclo de vida, ya que los estadios larvales son planctófagos y a medida que crecen cambian el tamaño de sus presas y desarrollan la dentición propia de cada hábito (Prieto y Atencio, 2008). Algunas de las especializaciones mas notables se encuentran en los carnívoros, cuyos métodos de captura van desde filtradores que usan sus agallas hasta la creación de un vacío de succión en muchos bagres y osteoglosiformes como el pirarucú amazónico. (Figura 19.2)

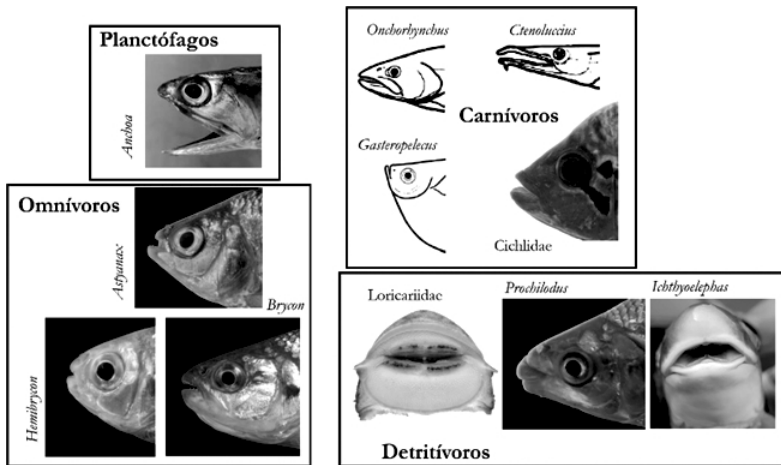


Figura 19.2. Imágenes del tipo de boca presente en los diferentes gremios tróficos en que se estructuran los ensamblajes de peces en el río Magdalena. (Fotografías de Juan Guillermo Ospina).

Fuente: Jiménez et al. (2020).

Los hábitos reproductivos de los peces son los más variables y complejos de todos los vertebrados. Si bien tienen sexo separado y desarrollo directo, se presenta tanto fecundación interna como externa, oviparismo como ovoviviparismo, con y sin cuidado parental. La estrategia dependerá del tamaño y el ciclo de vida de la especie. De manera que se encuentran diferentes estrategias de acuerdo con el tiempo de vida, la fecundidad y la inversión energética en el cuidado para garantizar la supervivencia de la descendencia (Jiménez et al., 2020)

Adicionalmente las estrategias reproductivas de muchas especies incluyen a la migración colectiva buscando áreas de desove. Tanto las especies que realizan estas migraciones como las variables ambientales que controlan el proceso serán detallados en el capítulo pesca y acuicultura. También se pueden observar que muchas especies presentan migraciones locales de corta distancia al interior de un ecosistema o en ecosistemas próximos, por ejemplo, hacia vegetación inundada, tanto con fines reproductivos como de alimentación (Zapata y Usma, 2013)

Los ciclos de vida son variables entre las especies y pueden morir poco tiempo después de periodo reproductivo (semelpariedad), como la mayoría de los diádromos (que migran entre el mar y el río), o tener varios ciclos de reproducción a lo largo de su vida (iteropariedad) (Helfman et al., 2009). El tipo de reproducción y los requerimientos para ella son un factor decisivo en el uso del hábitat por parte de los peces. Si sus desovas ocurren en nidos de grava estarán asociados a los ríos de lechos rocosos poco profundos y bien oxigenados, mientras que se depositan sus huevos en vegetación, estarán asociados a las márgenes del río o ecosistemas lacustres con abundancia de macrófitas. La vegetación y las palizadas que se acumulan por aporte del bosque ripario son hábitats indispensables para los peces, porque ofrecen refugio a los estadios juveniles y especies de talla pequeña. Pero para las especies migratorias también es indispensable la conectividad entre los ecosistemas a lo largo de la cuenca, que permitan tanto el ascenso de los adultos para desovar en las cabeceras de los ríos, como la deriva de las larvas hacía las zonas de crecimiento en las planicies de inundación (Jiménez et al, 2010).

Un último aspecto reproductivo a considerar, es que muchas especies pueden usar descargas hormonales para cambiar de sexo a lo largo de su vida para garantizar las proporciones sexuales en la población (Helfman et al., 2009). Esta fascinante estrategia lamentablemente les hace altamente vulnerables a la concentración de hormonas o cualquier contaminante estrogénico en el agua, tales como PBAs o anticonceptivos.

Patrones de diversidad de los peces neotropicales

Los peces son el grupo de vertebrados más diverso que existe, con mas de 34.401 especies (Nelson , 2016), de los cuales 6025 son especies neotropicales según el Chek list de Reis et al., (2003). No obstante, Cala-Cala (2019) estima que, dado que se describen entre 19 y 24 especies nuevas por año, la riqueza de especies neotropicales podría situarse en 8000 especies. Mas aun considerando una probable subestimación en cuencas de gran extensión como el Amazonas y el Orinoco.

Esta gran diversidad es el resultado de diferentes eventos paleoclimáticos y paleogeográficos que han ocurrido en los últimos 100 millones de años. Entre ellos cabe destacar dos de gran importancia. El primero, los cambios en el nivel del mar, dado que los periodos de incursión marina en los sistemas de agua dulce del continente favorecieron la creación de extensos hábitats lacustres y conexiones entre las cuencas, promoviendo la dispersión y el intercambio entre los ríos. Pero adicionalmente, el mar trajo consigo muchas especies que se adentraron en los ríos y terminaron adaptándose a la vida dulceacuícola, como las rayas (*Potamotrygonidae*), corvinas (*Sciaenidae*) o bagres de la familia *Doradidae*. El segundo proceso es el levantamiento de la cordillera de los andes, que separó varias cuencas importantes y reorientó el sentido del flujo de las cuencas más grandes del neotrópico (Orinoco, Amazonas y Paraná) (Lundber et al., 1998; Cala-Cala, 2007)

Estos eventos generaron procesos de conexión y de aislamiento entre ecosistemas, pero también dieron lugar a una gran variedad de hábitats en el paisaje regional, tales como arroyos y lagunas de montaña, ríos caudalosos, cavernas, oasis, caños, ciénagas y estuarios. En función del gradiente altitudinal se encuentran diferentes pisos térmicos, cuencas con pendientes y geomorfologías diferentes, régimen de precipitación diferenciados en los numerosos valles, bien por efecto de la latitud o de sombra orográfica. Estas características que se reflejan en corrientes con coberturas vegetales y calidad fisicoquímica diferenciados.

En este escenario evolucionaron numerosas especies de peces, más aun al norte del Ecuador y en las cuencas del Amazonas y el Orinoco, donde prevalecen las condiciones de alta humedad y una red de drenaje más densa. Actualmente se pueden reconocer algunos patrones en esa riqueza de especies. El primero, un gradiente altitudinal con máxima diversidad en los hábitats con menor elevación (Jaramillo et al. 2010; Anderson y Maldonado-Ocampo, 2011; Carvajal-Quintero et al., 2015; Barletta et al., 2010; De la Barra et al. 2016; Herrera et al., 2019) el cual es atribuible a la disminución en la oferta y diversidad de hábitat, así como el incremento en la variabilidad de condiciones ambientales como temperatura, el oxígeno disuelto o la velocidad del agua (Jiménez et al., 2020) (Figura 19.3).

Un segundo patrón es la relación especies /área, en la cual el tamaño y orden de la corriente crece proporcionalmente con la diversidad y un tercer patrón en la relación especie /río, en donde los tributarios menores suelen aislarse entre sí favoreciendo el alto grado de endemismos en los ríos de montaña neotropicales, respecto a las zonas bajas donde la mayor conectividad incrementa la riqueza total, pero disminuye el recambio de especies (Jiménez et al., 2020).

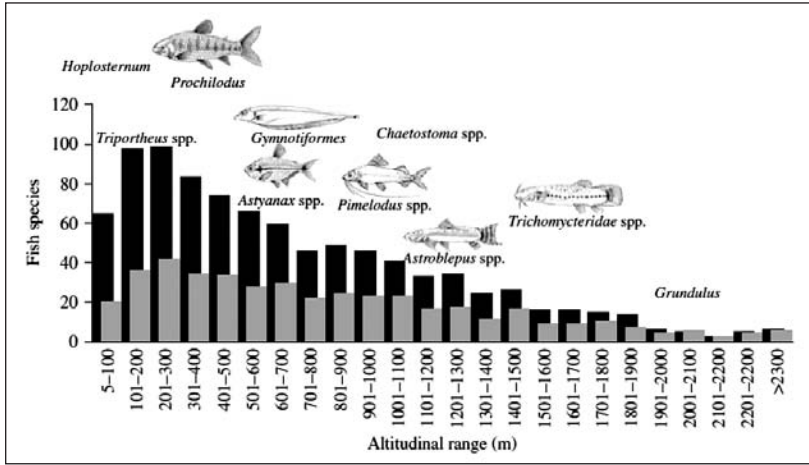


Figura 19.3. Abundancia de peces (barras grises) y porcentaje de endemismos (barras negras) en el gradiente altitudinal de la cuenca Magdalena -Cauca.
Fuente: Jiménez et al. (2016).

Regionalmente hay particularidades que vale la pena mencionar, como una mayor diversidad en la amazonia occidental (cabeceras de los ríos) que la oriental, un comportamiento directamente asociado con la historia geológica de la cuenca y la prevalencia de ríos de aguas blanca de los andes, mucho más productivos (Oberdorff, et al., 2019). Otra particularidad importante es la interacción entre los ecosistemas. La oferta de recursos alóctonos en ecosistemas con un bosque ripario denso o en un lago dendrítico incrementarán la riqueza y densidad de especies, respecto a ecosistemas con menor interacción. Un buen ejemplo son las ciénagas en la cuenca media y baja del río Magdalena, donde varios autores han encontrado que la riqueza está relacionada principalmente con la conectividad con el río, el área del espejo de agua y el desarrollo de la línea de costa (Ríos-Pulgarín et al., 2007). Por último, vale la pena mencionar los embalses como hábitat para los peces. Ya que los andes tropicales son una de las regiones de mayor importancia para la generación hidroeléctrica por su gran oferta hídrica, lo que ha implicado la construcción de numerosos embalses que se han constituido en un nuevo ecosistema para los peces.

Peces y Embalses

Los peces que habitan los embalses proceden de la fauna fluvial autóctona, de manera que varían taxonómicamente entre regiones, tanto por la biogeografía como por la posición del embalse en el gradiente altitudinal (orden de la cuenca). Inicialmente surgen de la comunidad original del río pero empobrecida, dominada

por especies plásticas, generalistas y familias preadaptadas a condiciones lacustres que son las primeras en colonizar el nuevo ecosistema, ya que la pérdida de flujo unidireccional limita a los peces reófilos (Angostinho et al. 2007). Pero a medida que pasa el tiempo cambia la composición y estructura íctica. Suelen establecerse exitosamente las especies sedentarias, que tiene cuidado parental y que desovan en vegetación, que puede llegar a ser abundante. Muchas de ellas cumplen todo su ciclo de vida en el embalse y se reproducen sin efecto estacional (Godinho, 2010, Londoño-Velásquez et al., 2018). En la mayoría de los casos, domina las especies introducidas con fines de repoblamiento, acuicultura y fomento pesquero.

Diversos estudios en cuencas suramericanas han definido que la riqueza de especies de peces dentro de un embalse se reduce con la edad de formación (Agostinho et al., 2010; USCO-Emgesa, 2020). En términos de distribución espacial, la mayoría de los peces se quedan cerca de la región litoral, la cola de afluentes y en aguas poco profundas, más corrientosas, productivas y/o con oferta de hábitat (Álvarez et al., 2018). Las aguas pelágicas y profundas son poco utilizadas y el rendimiento pesquero es inferior al natural los lagos, especialmente en el caso de embalses profundos y oligotróficos.

En la cola, el embalse tiene menor profundidad, la pendiente del litoral es reducida y la fluctuación del nivel del agua está asociada con el aporte del río. Estas condiciones favorecen el crecimiento de plantas acuáticas (pe. *Eichornia crassipes*) y con ello la oferta de alimento, en particular para larvas y peces juveniles (Figura 4). Por su puesto, la distribución obedecerá a la oferta trófica, no obstante, esta zona podría actuar como área de alimentación y crecimiento, “equivalente a las ciénagas”, en las cuencas fragmentadas longitudinalmente. La persistencia de la comunidad aguas debajo de los embalses obedece principalmente a la presencia de ecosistemas como lagos someros y afluentes no regulados de caudal importante (similar o mayor a la del río embalsado) que ofrecen hábitat para los peces y amortiguan la regulación del caudal que hace el embalse. Esto es muy importante en la recuperación de la riqueza de especies, tal y como se observó en el río La Miel (Caldas Colombia), una vez confluye con el río Samaná (Jiménez-Segura et al., 2014). Figura 19.4)

Pese a todas estas consideraciones el embalse causa limitaciones importantes a la movilidad de la ictiofauna, en especial de las especies migradores, que no solo ven interrumpido el ascenso de los adultos a las zonas de desove, sino también la deriva de huevos y larvas de las especies aguas arriba de la presa, que ven comprometida la viabilidad de los embriones que llegan a la cola antes de tener la habilidad de nadar (Atencio-García et al., 2007).

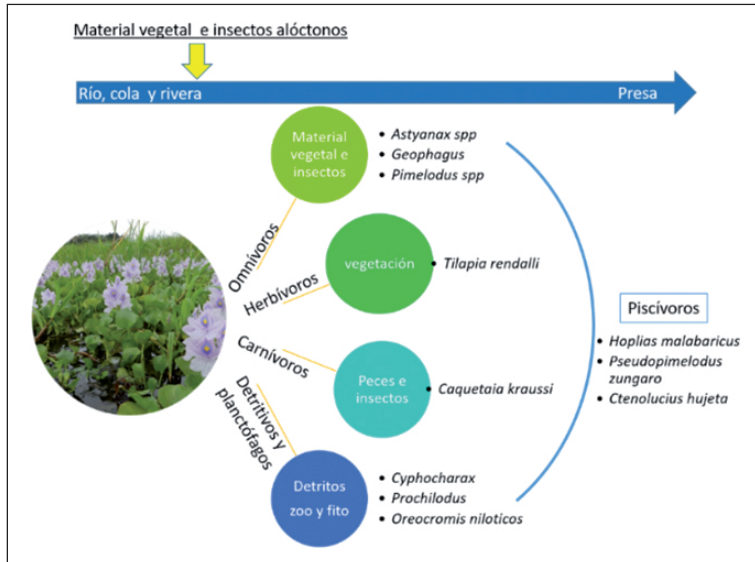


Figura 19.4. Distribución de especies ícticas en un embalse tropical suramericano.

Fuente: Elaboración María Isabel Ríos Pulgarón (2019).

Aunque se han buscado estrategias para disminuir el impacto de esta interrupción en la conectividad mediante métodos como las escaleras, ascensores o esclusas, la mayoría de estos métodos no ha sido exitosos, ya que originalmente fueron diseñado para salmónidos, de manera que no atienden los requerimientos de migraciones que involucran varias especies con diferentes características. Por otro lado, estos métodos no son funcionales en presas que superan los 25 m. como ha sido documentado en Argentina, Brasil, Uruguay y Venezuela (Champutiz-Tapia, 2013). En estos escenarios, se prefiere la implementación de ríos artificiales, cuando la topografía lo permite, o las medidas de repoblamiento. En este último caso, se busca liberar individuos juveniles de las especies que se han perdido en el ecosistema, pero es posible reproducir en cautiverio. Es un método valioso para recuperar las poblaciones, pero no está exento de riesgo, debido por ejemplo a la necesidad de garantizar la sanidad, la variabilidad genética y la supervivencia (Atencio-García et al., 2013). Los detalles de este método pueden ser consultados en el capítulo 21 pesca y acuicultura.

Principales grupos de peces neotropicales

Los Othophysi, del superorden Ostariophysy, son el grupo más importante de peces de agua dulce suramericanos. Los Characiformes con 14 familias, los siluriformes con 15 familias y los gymnotiformes con 5 familias, son los grupos dominantes. Pero

también hay 4 familias de peces no Ostariophysii: Lepidosireniadae, Osteoglossidae, polycentridae y Percichthyidae (percas) (Cala-Cala, 2019). Así como rayas de agua dulce (elasmobranquios del orden rajiformes) y varias especies introducidas que son habitantes comunes de las cuencas suramericanas, principalmente perciformes de la familia Cichlidae como las tilapias

Los Characiformes están presentes en América y África y constituyen la mayor riqueza de especies de agua dulce en Suramérica (Reis et al., 2003). Los Siluriformes son cosmopolitas y el segundo orden más diverso en la región neotropical. Ambos grupos son exitosos debido a su variedad de adaptaciones fisiológicas y morfológicas a todo tipo de hábitat, en especial los Siluriformes, cuyos rangos de talla van desde menos de 1 cm de longitud hasta los 3 m y 250 kg de peso. Se distribuyen desde las altas montañas a más de 3000 m de altitud hasta los estuarios de los grandes ríos en el Pacífico y Atlántico (Zapata y Usma, 2013). En la figura 5 se presentan algunas especies representativas de los grupos mencionados. (Figura 19.5)



a. *Prochilodus magdalenae*



b. *Argopleura* sp



c. *Hypostomus hondae*



d. *Geophagus steindachneri*



e. *Xiphophorus helleri*

Figura 19.5. Registro fotográfico de especies de Characiformes (a y b), Siluriformes (c), Perciformes (d), Cyprinodontiforme (e).

Fuente: Grupo de investigación en Limnología y recurso hídricos, Universidad Católica de Oriente.

Visión general de las amenazas sobre los peces continentales

Existen muchas amenazas sobre la comunidad íctica, las más conocidas asociadas a la sobreexplotación pesquera (Graig et al., 2016) y la pérdida o fragmentación de hábitat (Angarita et al., 2018). Dado que dicha perdida de hábitat, así como la introducción de especies invasoras suelen estar asociadas a los embalses, se hará mención especial de éstos, pero es importante tener presente que la acuicultura, que frecuentemente trata de compensar la pérdida de recurso pesquero, implica otros impactos adicionales como la invasión de especies o la contaminación orgánica y farmacológica de los ecosistemas. Por ello, tanto los impactos asociados a la sobreexplotación pesquera como los derivados de la acuicultura serán abordados en el (Capítulo 21: Pesca y acuicultura).

Respecto a los impactos de los embalses, uno de los primeros es que promueven la homogenización taxonómica y la pérdida diversidad beta en relación con los ríos, debido a que favorecen las especies introducidas (en ecosistemas lacustres (Scott and Hemfman (2001; Clavero y Hermoso, 2011). En la figura 19.6. Se observa como ocurre ese cambio gradual en composición después de la intervención. (Figura 19.6)

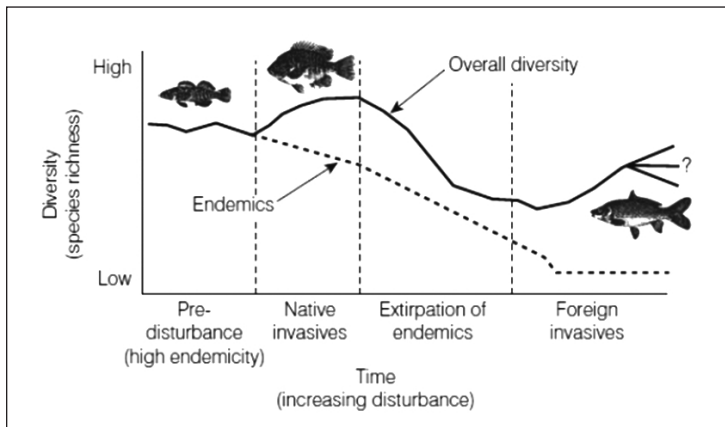


Figura 19.6. Cambios progresivos en la riqueza de especies de peces y el nivel de endemismos, debido al disturbio causado por la introducción de especies invasoras.

Fuente: Scott and Hemfman (2001).

Además de afectar la composición de especies, los embalses también tienen un importante impacto a nivel del hábitat lótico aguas debajo de las presas, debido a la retención de materiales, que cambia la dinámica en las zonas inundables y reduce la conectividad con las cabeceras en términos de nutrientes y sedimentos (Angarita et al., 2018). Pero probablemente el impacto más conocido es el efecto de barrera

que fragmenta las poblaciones, afectando particularmente a los peces migratorios (Carvajal-Quintero et al. 2017, Grill et al., 2019).

Todos estos efectos son causa de especial preocupación en la cuenca amazónica, donde hay más de 142 represas existentes o en construcción y 160 represas propuestas para los ríos que drenan de los andes a la Amazonía (Anderson et al., 2018) y la relación agua-peces-sedimentos- selva se ve gravemente amenazada (Figura 19.7)

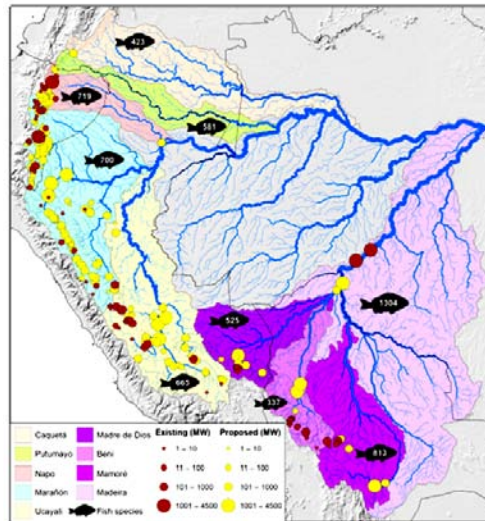


Figura 19.7. Fragmentación de la conectividad entre los andes y la planicie amazónica debido a la presencia de embalses. Las presas existentes se presentan en rojo y las proyectadas en amarillo. La riqueza de especies estimada en cada cuenca se representan en la silueta de los peces.

Fuente: Anderson et al (2018).

Pese al enorme impacto de los embalses, los impactos cambios locales en el uso del suelo, no son menos importantes. Entre ellos los derivados de la deforestación que restringe el acceso de la vegetación al cauce, causando la pérdida de palizadas. Paradójicamente, los embalses han contribuido indirectamente a la recuperación en la estructura a nivel de mesohábitat de muchos ríos aguas arriba de la presa, debido a la restauración y conservación y acceso restringido de los bosques en el área de influencia.

Otros promotores de pérdida de hábitat, son los procesos de dragado y de canalización, que eliminan el lecho rocoso de los ríos. Ambos procesos son responsables de la pérdida de las especies de peces bentónicos y de muchas especies migratorias o residentes que usan lecho como áreas de desove.

Por último, la problemática más compleja es probablemente la contaminación, debido a que con frecuencia se presentan varias amenazas simultáneamente, tanto de fuentes orgánicas como industriales, en forma puntual o difusa. Si bien los efectos negativos de la contaminación como eutrofización, desoxigenación y bioacumulación son ampliamente conocidos, en los últimos tiempos han ganado importancia los contaminantes emergentes como microplásticos y disruptores hormonales, que afectan significativamente a los peces en su fisiología.

La sensibilidad hormonal que le permite a muchas especies cambiar de sexo o modificar sus hábitos reproductivos, es responsable de una importante feminización de las poblaciones de muchas especies, debido a contaminantes sintéticos persistentes como El Bisfenol-A (BPA). Muchas sustancias, incluyendo los microplásticos contribuyen en la liberación de estos contaminantes; pero además, los microplásticos crean problemas de malnutrición en los peces juveniles de hábitos planctófagos, que pueden confundir estos fragmentos con alimento.

En conclusión, las amenazas sobre la ictiofauna, como sobre todo el ecosistema acuático, son complejas y requiriendo así mismos de miradas más integrales e interdisciplinarias

Métodos de estudio

Estudiar la ictiofauna de zonas tropicales presenta algunos retos importantes, la gran diversidad en si misma es una dificultad, en especial por la gran convergencia adaptativa en la morfología, que dificulta la identificación taxonómica. Pero también por la falta de estacionalidad en el crecimiento, fácilmente diferenciable en otolitos o escamas, como si ocurre en los peces de zonas templadas. Ello dificulta establecer la edad de los peces tropicales, además, muchas especies pueden reproducirse durante todo el año, lo que dificulta el rastreo de tasas de crecimiento a partir de progresiones de modo de frecuencia de talla (Cala-Cala, 2017). No obstante, los estudios ictiológicos tienen algunos principios básicos que se enuncian a continuación.

Métodos de captura

El método de captura está limitado por la profundidad y el tipo de ecosistema, así como la presencia de vegetación o palizadas. Incluye trasmallos de monofilamento separados por ojo de maya, atarraya de 1cm y 6 cm, trampas con cebo, pesca con vara, arpón y electropesca. (Figura 19.9)



Atarraya



Electropesca



Trasmayo o red Agallera



Red de ictioplancton

Figura 19.9. Métodos de captura.

Fuentes: Grupo de investigación en Limnología y recursos hídricos, Universidad Católica de Oriente y Craig, John F. (2016).

También debe considerarse cómo y cuándo muestrear, lo cual depende del objetivo del estudio. Es recomendable las horas crepusculares, pero dependerá de los hábitos de cada especie. Los muestreos deben acompañar el ciclo hidrológico si se desea caracterizar la estructura de la comunidad, la cual puede variar estacionalmente. Estos estudios de diversidad deben ser acompañados por proceso de preservación de las muestras en formol al 6% y posteriormente una identificación taxonómica rigurosos, que generalmente requieren claves especializadas y ayuda de estereomicroscopio para verificar caracteres morfológicos como dientes o número de escamas. Pero recientemente los avances en morfometría geométrica y genética molecular han aportado significativamente para resolver las dificultades de la taxonomía convencional. En el primer caso, mediante el uso de fotografías y Software especializado como Ipez (Guisande et al., 2010). En el segundo caso mediante el análisis de ADN de fragmento de tejidos preservadas en alcohol. La genética además es útil en estudios de filogenia y evolución y una valiosa herramienta para establecer el aislamiento reproductivo de las poblaciones fragmentadas. Otros

avances importantes relacionados con estudios moleculares son los relativos al uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Una herramienta de gran utilidad para definir, por ejemplo, ecosistemas estratégicos por su oferta autótrofa (basada en carbono), establecer el nivel trófico de las especies mediante el porcentaje de isótopos de nitrógeno en las diferentes especies, variaciones en la amplitud del nicho trófico de las especies, entre otros (Jackson et al., 2012). De manera que proveen más información que la disección y extracción de contenidos estomacales, que frecuentemente son difíciles de identificar debido al proceso de digestión.

Si el interés es hacer estudios reproductivos el muestreo debe acompañar los ciclos reproductivos de la especie. Esto se usa tanto en el caso de los estudios poblacionales como de especies migratorias e implica hacer estudios de ictioplancton. Los cuales son necesarios para el manejo pesquero y para cualquier estudio poblacional de una especie. Se usan para establecer áreas de desova, viabilidad de los huevos, ciclos reproductivos de las especies y para monitorear el éxito de los repoblamientos. Estos estudios incluyen identificación de las áreas de desove, medición de distancia y tiempo de recorrido durante el desove de cada especie, identificando el estado de desarrollo de la larva. Para ello se realizan capturas en los sitios someros y próximos a las orillas previamente identificados, mediante redes cónicas de zooplancton, con ojo de malla de 0.5 mm, durante los meses de reproducción y deriva. Pero los estudios reproductivos suelen requerir parámetros demográficos como la fecundidad, de manera que se extraen las gónadas por disección para realizar conteos de huevos y análisis histológicos.

Son muchas las preguntas que nos podemos hacer sobre la comunidad íctica, e igualmente diversas las técnicas para responderlas. Actualmente dichas preguntas deben focalizarse en comprender las complejas interacciones ecológicas en un mundo cambiante, de manera que tengamos elementos para proponer e implementar medidas de gestión y conservación de manera oportuna.

SECCIÓN IV

Uso y manejo de los ecosistemas acuáticos

La contaminación del agua

¹Gabriel Roldán Pérez

La contaminación de los recursos hídricos se refiere al vertimiento de componentes químicos o de otra naturaleza en una cantidad superior a la situación natural. Esta alteración en la calidad del agua, que se traduce en la existencia de sustancias como los microbios, los metales pesados o los sedimentos, hace que su consumo tenga efectos dañinos sobre la salud y el medio ambiente. La calidad del agua se refiere a su aptitud para los usos beneficiosos a que se ha venido dedicando en el pasado, esto es, para la bebida del hombre y de los animales, para el soporte de una vida sana, para el riego de cultivos y para la recreación. Un contaminante puede ser de origen *inerte* como plomo, mercurio, detergente; o de origen *vivo*, como el ocasionado por microorganismos provenientes de desechos domésticos.

Desde el punto de vista *ecológico*, la calidad del agua tiene una connotación un poco diferente a la requerida para usos domésticos, agrícolas o industriales. La calidad del agua de un ecosistema acuático natural puede ser muy diversa; ciertos ecosistemas, a pesar de tener concentraciones elevadas de sales, durezas y alcalinidades y valores de pH muy ácidos o muy básicos, pueden tener comunidades estables y adaptadas a vivir en dichos medios. En estos casos, la calidad del agua depende fundamentalmente de los aportes naturales dados por las lluvias y por la naturaleza geoquímica del terreno.

A menudo se utilizan indistintamente los términos *contaminación* y *polución* para indicar el deterioro de la calidad de un cuerpo de agua. Branco (1984) hace una diferencia entre estos dos términos que es conveniente aclarar. La palabra *polución* proviene del latín *polluere* que significa manchar, ensuciar. En cambio, la palabra *contaminación*, proveniente del latín *contaminare* que significa mezclar, infectar, ensuciar, manchar. En la literatura médica, infectar por contacto es muy

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. groidan@une.net.co

usado; en este sentido, contaminar se refiere al *contagio* a través del agua y no a los aspectos dinámicos y ecológicos de la polución.

De acuerdo con Branco (1984), la palabra *contaminación* se refiere a la simple transmisión de elementos por el agua, compuestos o microorganismos que pueden perjudicar la salud del hombre o de los animales. En este caso, el agua desempeña el papel de vehículo del agente contaminante y no de ambiente ecológico alterado; en otras palabras la calidad del agua puede ser alterada sin que el ecosistema como tal sea perturbado. En cambio, la palabra *polución* se refiere más a los efectos ecológicos, que implican transformaciones del medio ambiente de forma tal, que éste se tornaría inapropiado para el desarrollo normal de las poblaciones acuáticas. A menudo, tales cambios no interfieren con la calidad del agua para consumo humano o de animales. Por ejemplo, una reducción de oxígeno disuelto en el agua, puede no tener efectos para el uso doméstico, pero sí graves consecuencias para el mantenimiento de las comunidades acuáticas. En vista de que en latinoamérica está más extendido el uso de la palabra contaminación, se seguirá usando en el presente libro.

Historia de la contaminación

La preocupación por el suministro de agua potable y recolección de aguas residuales alcanzaron niveles muy avanzados en los imperios mesopotámicos de Asia y Babilonia. En minas descubiertas cerca de Bagdad se han encontrado evidencias de letrinas y alcantarillas que datan desde 2 500 años antes de Cristo.

La civilización prehelénica en la isla de Creta (3 000 a 1 000 años antes de Cristo) transportaba agua bajo presión y recolectaba sus desechos mediante sistemas de alcantarillas. Parte de estos sistemas aún operan en el lugar. Las llamadas cloacas romanas fueron diseñadas principalmente para canalizar agua superficial y subterránea; eran igualmente conocidas por su diseño arquitectónico. En Londres en 1815, Boston en 1833 y París en 1880 se dictaron leyes respecto a la disposición de aguas negras. (Figura 20.1).



Figura 20.1 Cloaca romana por donde se canalizaban las aguas residuales

Fuente: (www.es.wikipedia.org/wiki)

A pesar de estos intentos por sanear las aguas, el acelerado desarrollo industrial y agrícola a fines del siglo pasado y principios y mediados del presente y la explosión demográfica de las últimas décadas, agravó de tal manera el problema, que los países más industrializados han comenzado a desarrollar soluciones prácticas para el control de la contaminación. Ríos como el Rin en Alemania, el Sena en Francia y el Támesis en Inglaterra, son un ejemplo de cómo un ecosistema puede ser recuperado ecológicamente.

Fuentes de la contaminación acuática

Las principales fuentes de la contaminación acuática son las industrias, la agricultura y los desechos domésticos. Hynes (1974) describe varios ejemplos de lo que pudiera llamarse *contaminación natural*. Dicho autor cuenta que un río en Inglaterra apareció contaminado con una sustancia tóxica proveniente de cierto tipo de abetos y cedros. La descomposición natural de la materia orgánica, acumulada en exceso, causa cambios drásticos en la concentración de oxígeno y valores de pH que pueden ser a veces mortales para los peces. El arrastre de sedimentos por fuertes crecientes enturbia el agua y destruye hábitat que sirven de desove y refugio para muchos organismos.

Pero es la contaminación provocada por el hombre la que está poniendo en peligro la vida en el agua por el exceso de carga orgánica que agota el oxígeno y la presencia de sustancias tóxicas y metales pesados. Por otro lado, la agricultura moderna se ha convertido en una de las más graves amenazas para la vida en el agua y para la salud humana. Millones de kilómetros cuadrados de cultivos son a diario rociados en el mundo con todo tipo de sustancias tóxicas a base de fósforo, cloro, arsénico y mercurio, algunas de las cuales se acumulan, en último término en las cadenas alimenticias, poniendo en peligro la salud del hombre incluyendo graves malformaciones genéticas.

Igualmente, el uso masivo de abonos para fertilizar los terrenos de cultivo está causando graves problemas de eutrofización en lagos, embalses y ríos. Como consecuencia de ello, proliferan las algas y las malezas acuáticas, lo que a su vez provoca cambios drásticos en la fisicoquímica del agua (Figura 20.2).

Recientemente se ha dado mucha importancia a los contaminantes emergentes, sustancias de residuos farmacológicos como antibióticos, esteroides, anticonceptivos y muchos más consumen las personas y que llegan finalmente a las corrientes de agua. Las plantas de tratamiento de aguas residuales aún tienen grandes dificultades para solucionar este problema.

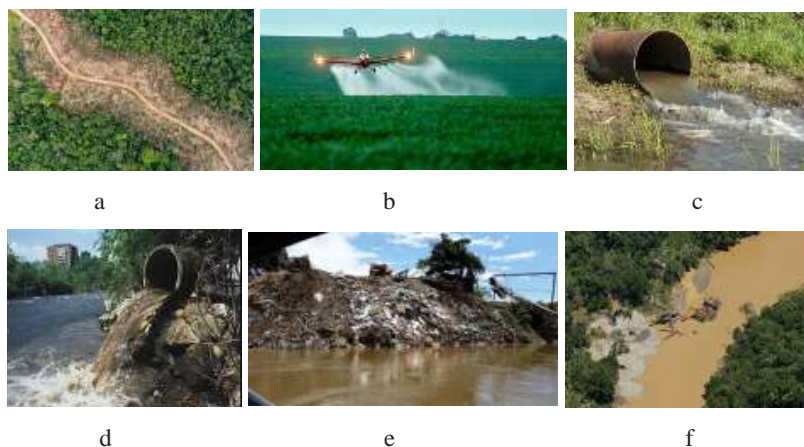


Figura 20.2. Diferentes fuentes de contaminación del agua.

Fuente: a) *Deforestación*: [www:contaminación+por+deforestación+en+colombia+imágenes+yo=contaminación+por+deforestación+en+Colombia](http://www.contaminación+por+deforestación+en+colombia+imágenes+yo=contaminación+por+deforestación+en+Colombia), b) *Pesticidas*: www:Google.com/search?q=contaminación+pesticidas+en+Colombia, c) *Doméstica*: www:contaminación+doméstica+en+Colombia+imágenes+yo=contaminación+doméstica+en+Colombia, d) *Industrial*: www:contaminación+industrial+en+colombie, e) *basuras*: www:contaminación+por+basuras+en+colombia+imágenes, f) *minería*: www:B3n+por+minería+en+colombia+im%C3%A1genes+rlz.

Tipos de contaminantes

Varias son las clases de sustancias que pueden llegar a contaminar el agua. Unas pueden causar turbiedad, otras disminuir el oxígeno disuelto, provocar cambios de pH, ser tóxicas, aumentar la salinidad y otras incrementar la temperatura del agua.

Sólidos en suspensión: provienen de la erosión de los suelos, actividades mineras, agrícolas e industriales. Estas sustancias enturbian el agua disminuyendo la actividad fotosintética, causan daño a branquias y agallas de los organismos acuáticos y perturban los lugares de desove y refugio.

Sustancias tóxicas: ante todo, debe diferenciarse la acción de un tóxico para una persona o animal que ocasionalmente lo ingiere agua y la acción para aquellos organismos que viven en ella en contacto permanente contacto. El fenómeno de la bioacumulación o magnificación de los contaminantes es ya bien conocido. Algunas sustancias como el dicloro difenil tricloroetano (DDT) pueden estar en el agua en concentraciones no tóxicas para consumo, pero sí pueden estarlo en peces o aves acuáticas que sirven de alimento para el hombre. Dicha sustancia se va acumulando cada vez más en niveles tróficos superiores, hasta el punto que en un pez puede ser cientos de veces superior a la del agua.

El problema más grave se concentra en aquellas sustancias recalcitrantes o resistentes a la descomposición microbiana, cuyo poder acumulativo en el agua y en los organismos pone en peligro la estabilidad del ecosistema y la vida animal y humana. Dentro de éstos se encuentran los *metales pesados*, extremadamente tóxicos. La tabla 19.1 muestra los principales procesos industriales en los cuales se utilizan los metales pesados. El *zinc*, por ejemplo, puede causar la muerte a peces en concentraciones aún inferiores a 1 mg l⁻¹. El zinc y el cobre en el agua provocan un proceso fisicoquímico de coagulación de la mucosidad en la región branquial de los peces, lo que puede incrementarse por un alto grado de turbulencia en el agua (Branco, 1984). La presencia del Zn y el Cu en el agua proviene normalmente de compuestos usados en la agricultura para el control de hongos y plagas animales, y también de la actividad industrial. (Tabla 19.1)

Tabla 19.1 Procesos industriales en los cuales se utilizan los metales pesados

Proceso industrial	Cd	Cr	Cu	Fe	Hg	Mn	Pb	Ni	Sn	Zn
Papel		X	X		X		X	X		X
Petroquímica	X	X		X	X		X		X	X
Soda cáustica	X	X		X	X		X		X	X
Fertilizantes	X	X	X	X	X	X	X	X		X
Refinería	X	X	X	X			X	X		X
Metalurgia	X	X	X	X	X		X	X	X	X
Metales diferentes al Fe		X	X		X		X			X
Industria automotriz y aviones	X	X	X		X			X		
Vidrio, cemento y asbesto		X								
Textiles		X								
Industria del cuero		X								
Planta vapor (calderas)		X								

Fuente: Förstner y Müller (1974).

El *plomo* es otro contaminante acumulativo en los organismos acuáticos y en el hombre causa la enfermedad conocida como “saturnismo”. Su presencia en el agua se debe a actividades industriales, principalmente fábricas de baterías y materiales eléctricos.

El *mercurio* es uno de los metales pesados que mayor preocupación está causando en el mundo por su acción extremadamente tóxica para los organismos y el hombre. El mercurio en forma metálica y sus sales minerales se consideran poco tóxicas, pero en compuestos orgánicos, como por ejemplo los metilados, su acción se torna extremadamente tóxica para el hombre como último consumidor

de pescados y mariscos que tienen la propiedad de acumularlo en sus tejidos. Este fue el caso de la bahía de Minamata en el Japón cuando en 1956 se descubrió un envenenamiento masivo por mercurio de personas y animales domésticos.

El mercurio metálico en los sedimentos es atacado por bacterias provocando una reacción de metilación para formar “metil mercurio” y luego “dietil mercurio”. La reacción es la siguiente:



El dietilmercurio $(\text{CH}_3)_2 \text{Hg}$ es un compuesto muy volátil, por lo que gran parte escapa a la atmósfera, pero el metilmercurio queda en el agua, incorporándose rápidamente en los organismos, provocando un efecto acumulativo creciente en las cadenas tróficas. En el caso Minamata (río Agano) se comprobó que mientras la concentración de Hg en el agua era de 0,1 ppm, en las algas era de 10 ppm y en los peces de 40 ppm. Por lo tanto, cuando se tenga sospechas de contaminación por mercurio, los análisis valederos deben realizarse en los últimos eslabones de las cadenas alimenticias y no en el agua o sedimentos.

Casos graves de contaminación se presentaron en la bahía de Cartagena (Colombia), pero el grado y gravedad del problema no fue suficientemente conocido. Actualmente en Colombia la minería de tipo aluvial usa grandes cantidades de mercurio para rescatar el oro de los sedimentos. Investigaciones realizadas por el en la Facultad de Ingeniería Universidad de Antioquia identificaron del impacto ambiental ocasionado por el mercurio para una adecuada gestión ambiental de la explotación de oro tradicional en el corregimiento de Providencia en San Roque, Antioquia (Machado et al, 2010). (Figura 20.3)



Figura 20.3. La minería de tipo aluvial usa grandes cantidades de mercurio para rescatar el oro de los sedimentos.

www.source=univytbm=ischyq=mineria+mercurio+colombia+imagenesysa)

Problemas similares de contaminación por mercurio se presentan en varios tributarios del Amazonas, causados por los mineros de oro, llamados *garimpeiros* (UPNE, 2014). Compuestos de mercurio son usados en la agricultura, producción de soda cáustica, productos farmacéuticos, pinturas, catalizadores y explosivos, entre otros.

A partir de la Segunda Guerra Mundial comenzó a utilizarse el DDT (dicloro difenil tricloroetano) como agente insecticida, primero para uso doméstico y luego a gran escala en la agricultura y el control de la malaria. Con el tiempo se comprobó que su uso repetido originaba poblaciones de insectos resistentes a esta sustancia y además, tenía efectos acumulativos en las cadenas tróficas.

En la agricultura, el hombre también ha desarrollado los *herbicidas*, sustancias que tienen la propiedad de erradicar las malezas de los cultivos. Su acción es semejante a la de las hormonas vegetales naturales de crecimiento, salvo que en vez de estar localizadas en las regiones apicales, están distribuidas en todas las células, provocando una reproducción desordenada de las mismas e inhibiendo el crecimiento apical. Los herbicidas más ampliamente conocidos son el 2,4D, 2,4,5T, amidas, carbamatos, fenoles, alifáticos y otros.

Se ha comprobado que los insectos, moluscos y crustáceos mueren cuando se ponen en contacto con concentraciones de 0,1 a 3,3 mg l⁻¹ de 2,4,D y 2,4,5T y los peces son sensibles a concentraciones de 0,5 mg l⁻¹ de 2,4,D. Se conocen también, efectos teratogénicos en humanos por datos obtenidos en habitantes de Vietnam afectados por las sustancias defoliadoras usadas durante la guerra.

Actividades mineras: la minería de carbón también puede causar graves problemas de contaminación en los ecosistemas acuáticos. Casos estudiados en Inglaterra, Estados Unidos y Brasil han comprobado este hecho (Branco, 1984). El problema se origina por una alta presencia de piritita (sulfuros de hierro, FeS₂) en el carbón, la cual se descompone en presencia del oxígeno del aire, formando ácido sulfúrico y compuestos de hierro, contaminando los suelos y el agua. Las reacciones que ocurren son las siguientes:



El ácido sulfúrico baja el pH del agua hasta niveles tóxicos. El hierro por su parte, pasa de ferroso a férrico, formando con el carbón costras duras y gruesas que dañan y destruyen el hábitat de la fauna béntica y afectan la visión de los peces. Este hecho se ha comprobado en los ríos de Santa Catarina (Brasil), (Branco, 1984).

Detergentes: los detergentes, debido a su composición química (son agentes activos y reforzadores) tienen la propiedad de limpiar con mayor rapidez y ser más

eficientes en aguas con alto contenido de Ca^{++} y Mg^{++} reemplazando en gran parte el jabón tradicional.

Los detergentes más comunes son el ABS (alquil benceno sulfonato) y LAS (alquil benceno sulfonato lineal). Se ha demostrado que los detergentes tipo ABS, debido a sus cadenas de hidrocarburos ramificadas, son poco biodegradables, por lo que su acción perdura por semanas y aún meses en el agua. Estos compuestos bajan la tensión superficial del agua, por lo que ejercen un efecto deoxigenador y contribuyen además, a la eutrofización debido al contenido de fosfatos incorporados en su molécula como agente reforzante. Los detergentes se convierten en agentes recalcitrantes en el tratamiento biológico de aguas residuales y domésticas.

Sales: las sales son el producto de la neutralización ácido-base, procedimiento frecuente en la industria. Un aumento de sales en los ecosistemas acuáticos trae como consecuencia problemas de osmorregulación de los organismos, pudiendo llegar a eliminar a los menos tolerantes. Por lo regular, un medio salino presenta poblaciones con baja diversidad de especies pero alto número de individuos por especie.

Radiactividad: la generación de energía nuclear, las pruebas atómicas y el uso de sustancias radiactivas en la medicina y bioquímica, son una fuente de elementos radiactivos en el ambiente, los cuales causan daños genéticos y somáticos irreparables en los seres vivos. El ^{90}Sr por ejemplo, producto de la fusión del uranio, se comporta como el calcio entrando al organismo a través de las cadenas alimenticias. De la misma manera, el yodo y el fósforo radiactivos, de uso común como trazadores en hospitales y laboratorios, pueden llegar al agua y concentrarse en los tejidos de invertebrados y peces e incorporarlos finalmente en el hombre.

Contaminación térmica: la mayor parte de los organismos acuáticos son de tipo *poiquilotermo*, es decir, que su temperatura interna no es autoregulada como sucede en las aves y mamíferos, por lo que ésta puede variar de acuerdo con la temperatura ambiental. Por lo tanto, en estos organismos la velocidad de sus reacciones metabólicas depende de la temperatura del agua en la cual se encuentran sumergidos. La elevación de la temperatura dentro de estos límites, acelera sus mecanismos de respiración, nutrición, reproducción y movimiento general, en tanto que una baja de temperatura tiene efecto contrario.

Las aguas tropicales se caracterizan por conservar una temperatura más o menos constante a lo largo del año, por lo que cualquier variación en la misma, podría ser fatal para muchos organismos. Un incremento de temperatura hace que se escape más oxígeno del agua y favorece, además, un mayor consumo por parte de la materia orgánica que se está descomponiendo.

La toxicidad de ciertas sustancias en el agua, como el cianuro, se duplica cuando la temperatura del agua se eleva de 8,0 a 18,0°C. Los límites medios de letalidad también se alteran. Así, por ejemplo, la dosis letal de endrin para la carpa es de 0,14 mg l⁻¹ en 48 horas entre 7,0 y 8,0 °C y disminuye a 0,005 mg l⁻¹ cuando la temperatura asciende a 27 o 28°C (Branco, 1984).

La contaminación térmica es frecuente hoy día en cercanías a plantas nucleares, termoeléctricas y refinerías, donde se requiere de altos volúmenes de agua para enfriamiento de maquinaria.

Contaminación por derrames de petróleo: en Colombia son frecuentes los actos terroristas efectuados sobre las redes de conducción de petróleo. Estos derrames han afectado gravemente la fauna acuática y el suministro de agua potable para la población. (Figura 20.4).



ecocolombia. Com

Figura 20.4. Derrames de petróleo en Colombia, un problema de calidad de agua para la población y destrucción irreparable para los ecosistemas acuáticos.

Fuente: (www.source=univytbm=ischyq=derrames+de+petroleo+imagenesysa)

Efectos de la contaminación acuática

Los contaminantes, ya sean orgánicos o inorgánicos, provocan en los ecosistemas acuáticos una serie de modificaciones fisicoquímicas en el agua, que repercuten en la composición y distribución de las comunidades.

Aspectos químicos y bioquímicos

La *biodegradabilidad* se refiere a la capacidad que tienen los microorganismos acuáticos para descomponer y mineralizar la materia orgánica. Para que una

sustancia química pueda ser biodegradada se requiere que sus moléculas posean un gran contenido de energía potencial en sus enlaces de carbono (como es el caso de los compuestos orgánicos) y que el organismo *descomponedor* disponga de las enzimas necesarias para romper los enlaces químicos que almacenan dicha energía. Pero no todos los microorganismos rompen todos los enlaces, ni todas las sustancias son igualmente biodegradables.

La biodegradación es una ley natural, a través de la cual la materia orgánica animal y vegetal debe finalmente ser mineralizada, para que estos compuestos simples sean utilizados en la síntesis de nueva materia viva y por lo tanto, de origen a nuevos organismos.

Muchas sustancias sintéticas producidas por el hombre en las últimas décadas no son biodegradables o lo son muy lentamente, ya que en la naturaleza no existían microorganismos adaptados para romper los enlaces de estos nuevos compuestos. Infortunadamente, muchas de estas sustancias utilizadas en la industria y la agricultura, llegan finalmente al agua donde se acumulan por largos períodos de tiempo, produciendo efectos tóxicos, o acumulándose algunas de ellas en los tejidos de los organismos cuando sus niveles de concentración no son tóxicos.

La descomposición de la materia orgánica a gran escala en el agua causa notables desequilibrios en el ecosistema, originados en primer término por el consumo de oxígeno que puede ser de tal magnitud, que el medio se convierte en un ambiente anaeróbico. Bajo estas condiciones se forman compuestos intermedios como NH_4^+ , CH_4 y H_2S , sustancias tóxicas los organismos.

Debido a que la cantidad de materia orgánica presente en el agua debe ser degradada utilizándose una cantidad equivalente de oxígeno, los químicos se han ideado una manera de medir esta materia orgánica a través del consumo de oxígeno en un tiempo dado. Esta medida se conoce como *demanda bioquímica de oxígeno* (DBO), la cual consiste en medir el oxígeno de una muestra de agua y dejar otra muestra similar incubando por cinco días, al cabo de los cuales se le mide el oxígeno. La diferencia de las dos mediciones, equivale al oxígeno gastado o lo que es lo mismo, a la cantidad de materia orgánica oxidada. Por lo tanto, los valores de DBO se expresan en mg l^{-1} .

Con el fin de estimar la cantidad de contaminación que producen algunas industrias en comparación con los desechos domésticos de una población, se elaboran patrones de equivalencia de comparación y poblacional. (Tabla 20.2)

Tabla 20.2 Patrones de comparación entre la contaminación producida por algunas industrias y la contaminación que produciría una población equivalente.

Industria	Patrón de comparación	Equivalente poblacional
Productos lácteos sin preparar queso	1000 l leche	30 - 80
Productos lácteos preparando queso	1000 l leche	100 - 250
Matadero	1 bovino o 3 cerdos	70 - 200
Ingenio de azúcar	1 ton de remolacha	30 - 250
Ingenio azúcar con producción de alcohol	1 ton caña	300 - 450
Cervecería	1000 l cerveza	300 - 2000
Destilería	1000 l cereales	1500 - 2000
Almidón	1 ton maíz o trigo	800 - 1000
Tenería (cutiembres)	1 ton pieles	1000 - 4000
Lavado de lana	1 ton lana	2000 - 5000
Blanqueo de tejidos	1 ton tejidos	250 - 350
Tintorería	1 ton tintas	2000 - 3500
Celulosa	1 ton sulfito	4000 - 6000
Pulpa	1 ton madera	50 - 80
Papel	1 ton papel	100 - 300
Lavanderías	1 ton ropa	370 - 1000
Almidón de yuca	1 ton yuca	200 - 300

Así por ejemplo, la contaminación producida por el procesamiento de 1000 litros de leche, equivaldría a la contaminación producida por una población entre 30 a 80 personas.

Nutrientes y eulrofización: como producto de la descomposición aeróbica de la materia orgánica, se forman en último término dióxido de carbono, agua y sales minerales de las cuales las más importantes como nutrientes son los nitratos y fosfatos.

Se quiere enfatizar aquí que el fenómeno de eutrofización está íntimamente ligado a estos dos iones. El enriquecimiento del medio por nitrógeno y fósforo, provoca un crecimiento excesivo de algas y plantas acuáticas, las cuales, debido a su gran actividad fotosintética durante el día y respiratoria durante la noche, provocan cambios fisicoquímicos profundos, con fuertes oscilaciones de oxígeno y pH en los ciclos día-noche.

El manejo y uso de fertilizantes y las prácticas de deforestación y quema en los países tropicales, contribuye en gran parte a la eutrofización de los ecosistemas

acuáticos. La falta de tratamiento de las aguas domésticas e industriales es otro aspecto que reviste proporciones catastróficas en todos los ríos que atraviesan la mayoría de las ciudades y poblaciones en América latina.

Las principales consecuencias ecológicas de la eutrofización en lagos radican en la excesiva proliferación de algas y macrofitas, las cuales exceden la capacidad de herbivoría de los invertebrados y los peces. Al morir este exceso de algas y plantas, éstas van al fondo donde el problema de consumo de oxígeno se agrava cada vez más.

La acumulación de esta materia orgánica sumada a los sedimentos de origen alóctono que llegan al lago o embalse, provocan una colmatación progresiva hasta hacer desaparecer el ecosistema. Todo lago tiende a desaparecer con el tiempo, pero la acción del hombre puede acelerar este proceso a través de la eutrofización. Los problemas de eutrofización en lagos y embalses colombianos son tratados por Roldán (1978, 2002) y Asprilla et al, (1998), Roldán y Ruiz (2001). (Figuras. 20.5 y 20.6).

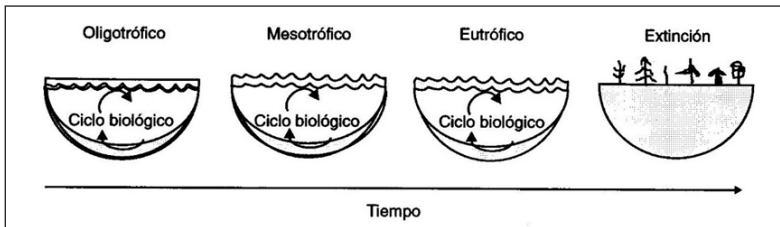


Figura 20.5. Evolución natural de un lago hasta la extinción pasando por varios estados de eutrofización.

Fuente: Sawyer (1966).

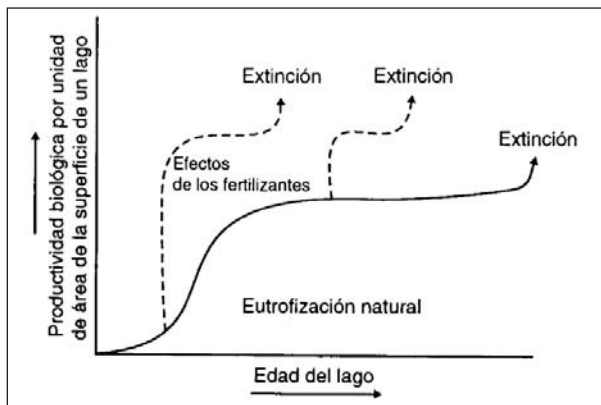


Figura 20.6. Comparación entre la eutrofización natural y la inducida por el hombre.

Fuente: Sawyer (1966).

Aspectos biológicos

Las especies que viven en un medio determinado están *adaptadas* a las condiciones ambientales propias de ese medio, y cualquier alteración de uno o varios de sus factores, significa la desaparición de una o varias especies.

La presencia de una comunidad, o conjunto de poblaciones en un medio dado, no es un producto del azar. Cada individuo desempeña un papel determinado y cada uno afecta y es afectado por otros individuos y por las condiciones ambientales.

Cuando a un ecosistema acuático llega una fuente de contaminación, las condiciones fisicoquímicas del agua cambian y para muchas especies la única alternativa es sobrevivir o morir. La desaparición de especies en un ecosistema significa la pérdida de eslabones en la trama alimenticia, lo que trae como consecuencia el aumento en número de algunas poblaciones, bien sea por falta de depredadores, por la disponibilidad de más alimento o por una combinación de ambos. El resultado final es una simplificación de las comunidades, con un aumento de individuos en las poblaciones que han tenido la capacidad de adaptarse o sobrevivir a las nuevas condiciones.

Conviene distinguir aquí, entre adaptación biológica y adaptación ecológica. La primera se refiere al resultado de un proceso evolutivo a través de miles o millones de años; toda la morfología y fisiología del organismo están hechas o acopladas para vivir en un medio de características ambientales definidas. En cambio, la adaptación ecológica se refiere más bien a la capacidad que un individuo tiene para resistir ciertos cambios naturales o provocados por el hombre. Los individuos con un amplio rango de tolerancia reciben el nombre de organismos *eurí* (ejemplo: euritermos, eurihalinos); en cambio, los que poseen poca capacidad de adaptación reciben el nombre de organismos tipo *estenó* que quiere decir estrecho.

Los efectos biológicos de la contaminación se miden a través del cambio que experimentan las comunidades a medida que reciben descargas de desechos de diferente orden. Hynes (1974) discute estos cambios y los representa gráficamente mostrando su sucesión a lo largo de una corriente. Así, por ejemplo, una fuente de contaminación puede provocar una disminución del oxígeno disuelto y un aumento de amoníaco y fósforo en el agua. Bajo estas condiciones se desarrollan altas poblaciones de hongos, bacterias, protozoos tubificidos. A medida que el medio comienza a recuperarse, aumenta el oxígeno, disminuyen los nitratos, el amoníaco y los fosfatos y comienzan a aparecer poblaciones de algas verdes y una fauna diversa de macroinvertebrados (Figura. 20.7).

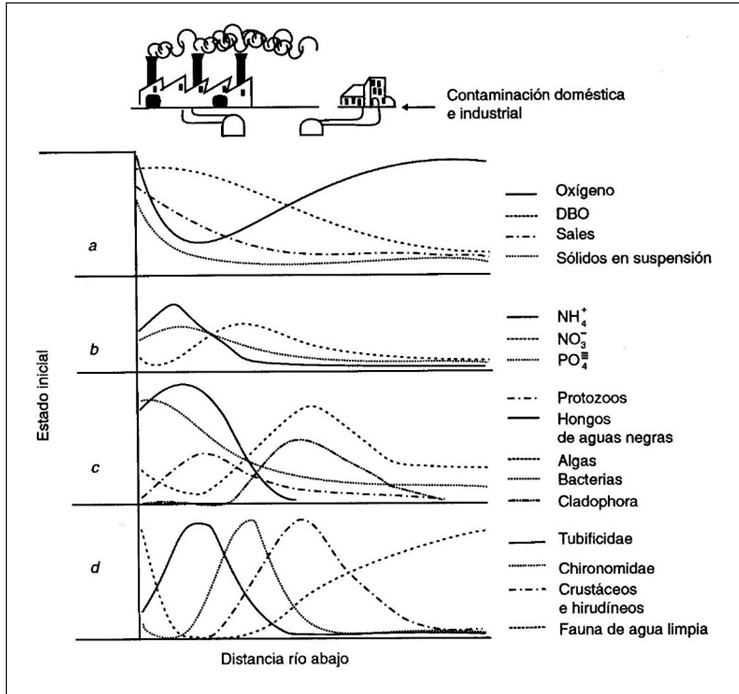


Figura 20.7. Efectos de la contaminación sobre los parámetros fisicoquímicos y las comunidades acuáticas.

Fuente: Hynes (1974).

Roldán et al. (1973) encontraron en el río Medellín cambios drásticos en la estructura de las comunidades bénticas pasando éstas de 14 géneros en el tramo del río relativamente limpio a uno solo (*Tubifex* sp.) en el tramo más contaminado. Nótese cómo la estructura de la comunidad aumenta cuando el río comienza a recuperarse. Matthias y Moreno (1983) corroboraron de nuevo esta situación.

No es solo un cambio en la estructura de las comunidades lo que indica una perturbación en el ecosistema, sino también el tipo de organismos encontrados. Así, por ejemplo, un predominio de efemerópteros, tricópteros, plecópteros, megalópteros, dípteros (*Simuliidae*) y la mayoría de los coleópteros, hemípteros y odonatos, indican buena calidad ecológica del ecosistema. En cambio, un predominio de oligoquetos, hirudíneos, dípteros (ciertos *Chironomidae*) y moluscos, indican un fuerte deterioro en el ecosistema.

Es importante anotar, que no es solo la presencia de un individuo, sino también la proporción en que éste se encuentre representado en la comunidad, lo que tiene valor en la evaluación de la calidad del agua.

Uso de algunos índices en el estudio de las comunidades acuáticas

El enfoque de la diversidad

Un índice matemático es la expresión cuantitativa dada por un valor numérico que equivale a una condición ecológica determinada. Así, por ejemplo, Shannon-Weaver (1949) basados en la teoría de la información, desarrollaron la siguiente fórmula para determinar el índice de diversidad de especies de una comunidad determinada.

$$H' = -\sum_{i=1} (n_i/n) \ln (n_i/n)$$

donde: H' = índice de diversidad

n_i = número de individuos por especie en una muestra de una población.

n = número total de individuos en una muestra de población.

\ln = logaritmo natural

La ventaja de este índice es que es independiente del tamaño de la muestra. Los valores obtenidos van de 0,0 a 5,0. Valores de 0,0 a 1,5 indican aguas muy contaminadas; de 1,5 a 3,0, medianamente contaminadas, y de 3,0 a 5,0 aguas muy limpias. Así, por ejemplo, si se tienen tres comunidades con cien individuos y cinco especies cada una, pero con diferente número de individuos por especie, se obtendrán índices completamente diferentes, a pesar de que las comunidades son aparentemente iguales. (Tabla 20.3).

Tabla 20.3 Representación de los índices de diversidad en tres comunidades con el mismo número de especies y el mismo número de individuos por especie, pero con una composición estructural diferente:

<i>Comunidad</i>	n_1	n_2	n_3	n_4	n_5	N	S	H'
A	20	20	20	20	20	100	5	2,32
B	40	30	15	10	5	100	5	1,39
C	96	1	1	1	1	100	5	0,22

Fuente: Shannon y Weaver (1949).

Existen otros índices de diversidad como el de Simpson (1949) y el de Margalef (1951), pero al igual que los anteriores tienen para nuestro medio el limitante del uso de los organismos a nivel de especie. Claro que si se pueden diferenciar las especies (por ej: sp.1, sp.2, sp.3....) se pueden usar estas fórmulas para obtener resultados de manera aproximada.

Índice de diversidad de Simpson (1949)

$$I = - \frac{\sum n_i (n_i - 1)}{n (n - 1)}$$

Donde:

n_i = número de individuos por especie

n = número de individuos

Índice de diversidad de Margalef (1951):

$$I = \frac{S - 1}{\log n}$$

Donde:

S = número de especies

n = número de individuos

$\log n$ = logaritmo natural

El enfoque biótico

Incluye los aspectos esenciales de la saprobiedad, combinando una medida cuantitativa de diversidad de especies con la información cualitativa sobre la sensibilidad ecológica de taxones de individuos en una expresión numérica simple.

Índice biótico de Beck (1955):

$$I = 2S_i - 2S_1$$

Donde:

S_i = número de especies intolerantes

S_1 = número de especies tolerantes a la ción (rara vez excede de 10)

Índice de *Pantle y Buck (1955)*: proponen un índice basado en el grado de saprobiedad de Liebmann (1951).

$$I = \frac{\sum sh}{\sum h}$$

Donde:

s = grado de saprobiedad
(oligo = 1, poli = 4)

h = abundancia (rara: 1, frecuente: 3, abundante: 5)

Kothé (1962) propone un índice basado en el número de especies aguas arriba y aguas abajo después de la descarga. También se conoce como déficit de especies o pérdida de especies.

$$I = \frac{Su - Sd}{Su} \times 100$$

Donde:

Su = número de especies aguas arriba

Sd = número de especies abajo de la descarga

Beck (1955) propuso el *índice biótico* que es una relación matemática definida en función del número de especies de macroinvertebrados, clasificados según el grado de tolerancia a la contaminación de origen orgánico. La fórmula se expresa como sigue

$$I = 2 (n \text{ clase I}) + (n \text{ clase II})$$

donde:

I = índice biótico

n = número de especies

clase I = organismos poco tolerantes a la contaminación

clase II = organismos que soportan una contaminación moderada

Esta fórmula da valores que van de 0,0 a 40. El valor más bajo que se puede aceptar como indicador de agua limpia es de 10; aguas muy contaminadas tendrán valores de 0,0 y moderadamente contaminadas van de 1,0 a 6,0. Los valores para aguas limpias de hábitat más o menos homogéneos varían entre 4,0 y 9,0.

Cualquier índice tiene su utilidad y valor de acuerdo al criterio con que se use y al conocimiento que se tenga de la fauna local.

Otros índices a menudo utilizados en ecología son el de *uniformidad* (J') el de *dominancia* (C). El índice de uniformidad está determinado por el índice de diversidad (H') dividido por el logaritmo (\log_2) del número total de especies (S):

$$J' = \frac{H'}{\log_2 S}$$

Es una medida de diversidad estandarizada cuyos valores van entre 0 y 1, donde 0 significa dominancia alta y diversidad baja i 1 diversidad máxima.

El uso de los índices como expresiones matemáticas es simple, pero su valor como *indicador ecológico*, depende del grado conocimiento que se tengan de las especies que hacen parte de las comunidades acuáticas.

El enfoque saprobio

Kolkwitz y Marsson (1908, 1909) designaron en Alemania el término saprobio (del griego: descompuesto, rancio) para referirse a la capacidad que tenían ciertos

organismos de vivir en determinados niveles de contaminación. Distinguieron tres niveles de autopurificación o saprobiedad:

- Zona *polisaprobía*: predominantemente de procesos reductivos.
- Zona *mesosaprobía*: parcialmente reductiva con procesos predominantemente oxidativos.
- Zona *oligosaprobía*: exclusivamente procesos oxidativos.

Posteriormente estos mismos autores dividieron la zona mesosapróbica en *alfamesosapróbica* para referirse a muy alta contaminación y *betamesosapróbica* para mediana contaminación. Luego añadieron un quinto nivel que llamaron *cataróbica*, para referirse a guas muy limpias. Haciendo uso de cerca de 800 plantas y animales saprobiontes, desarrollaron el *sistema sapróbico* de clasificación, así:

- Altamente contaminado = zona *polisaprobía*
- Muy contaminado = zona *alfamesosaprobía*
- Moderadamente contaminado = zona *betamesosaprobía*
- Poco contaminado = zona *oligosaprobía*
- Sin contaminación = zona *cataróbica*

Kolkowitz (1935, 1950) hizo una revisión del sistema saprobio definiendo varios niveles sapróbicos, así: reducción química, oxidación incipiente, oxidación predominante y oxidación total. Finalmente introdujo otros niveles intermedios:

- Polisapróbico / alfamesosapróbico
- Alfamesosapróbico / betamesosapróbico
- Beta mesosapróbico / oligosapróbico

Liebmann (1962) empleó el sistema sapróbico añadiendo cerca de 260 especies más. Seleccionó también especies indicadoras de ácido sulfhídrico H₂S e introdujo además, los análisis de oxígeno disuelto, porcentaje de saturación y demanda bioquímica (DBO₅).

Al igual que otros sistemas de bioindicación, el sistema sapróbico se desarrolló para dar un índice numérico, conocido como índice sapróbico. Actualmente en Alemania se utiliza ampliamente el sistema sapróbico como una metodología para evaluar la calidad del agua de todo el país. Cada cinco años se actualizan los mapas de calidad del agua de cada región.

En el sistema saprobio se utilizan todos los organismos acuáticos, desde los hongos y las algas hasta los vertebrados como indicadores de calidad de agua. También se tienen en cuenta algunos aspectos fisicoquímicos como la DBO₅, el

amonio $\text{NH}_4\text{-N}$ y el oxígeno disuelto. Igualmente se incluye el “índice sapróbico” el cual es un valor que va de 1.0 a 4.0 y se obtiene mediante la ecuación señalada a continuación:

$$S = \frac{\sum_{i=1}^n S_i \times A_i \times G_i}{\sum_{i=1}^n A_i \times G_i}$$

Donde:
 S = índice sapróbico
 i = número de orden de taxones
 S = valor de saprobiedad de los taxones
 A = abundancia de los taxones
 G = peso indicativo de los taxones
 n = número de taxones

La *ventaja* del sistema sapróbico es que incluye gran variedad de taxones y es aplicable a todo tipo de ríos. La *desventaja* es que los bioindicadores deben emplearse a nivel de especie y en el neotrópico, esta información aún no está disponible.

Sládecěk (1973) presenta una amplia discusión sobre el sistema saprobio, basándose en el hecho de que si bien éste no es perfecto, por no llegar a una cuantificación adecuada del problema, es el único que hasta ahora se aproxima más a la clasificación de los ecosistemas acuáticos de acuerdo con su nivel trófico. Muchas ciencias, según dicho autor, aún distan mucho de disponer de metodologías óptimas de trabajo, pero la lucha por perfeccionarlas cada día, hace que sobre ellas se edifiquen teorías y leyes que permiten avanzar cada vez más en el conocimiento.

El sistema es complejo, pero el principio es simple: si un organismo vive en un medio determinado y tolera sus rangos de variación, éste se convierte en un indicador de las características de dicho medio.

Varias definiciones se han dado sobre el sistema saprobio, todas encaminadas a destacar el hecho de que el factor primario de la *saprobiedad* está relacionado con la cantidad y la intensidad de la descomposición de la materia orgánica. En otras palabras, *saprobiedad* es igual a tasa de descomposición.

Sládecěk (1973) resume este concepto así: “dentro de la bioactividad de un cuerpo de agua, la saprobiedad es la suma total de todos los procesos metabólicos que son la antítesis de la producción primaria; es por lo tanto, la suma de todos los procesos que acompañan la pérdida de energía potencial. En combinación con el componente biogénico y el oxígeno, se determina el nivel de saprobiedad de un cuerpo de agua, el cual se puede obtener a través de la medición del metabolismo y análisis de las comunidades presentes”.

Patrick (1949, 1950) propuso organizar las plantas y los animales en siete grupos y las zonas de río fueron clasificadas como: limpia, semilimpia, contaminada y muy contaminada. La tabla 20.4 muestra la forma como opera dicho sistema. Obviamente la validez del mismo depende del grado de conocimiento que el investigador tenga de la fauna y flora presentes en una comunidad determinada. (Tabla 20.4)

Tabla 20.4. Método de clasificación de calidad de aguas.

A. Clasificación de los organismos en grupos.	
<i>Grupo</i>	<i>Organismos</i>
1	Algas verdeazules, algunas algas verdes, algunos rotíferos.
2	Oligoquetos, hirudíneos, caracoles pulmonados.
3	Protozoos.
4	Diatomeas, algas rojas, la mayoría de algas verdes.
5	La mayoría de rotíferos, almejas, caracoles prosobranquios, tricládidos.
6	Todos los insectos y crustáceos.
7	Todos los peces.
B. Método para determinar las condiciones de la corriente.	
Calidad agua Resultados	
<i>Limpia</i>	Grupos 4, 6 y 7 conteniendo cada uno más del 50% del número de especies encontrado en este grupo en 9 estaciones típicamente limpias.
<i>Semilimpia</i>	a) Grupos 6 y 7 (uno o ambos) menos del 50% y grupos 1 y 2 menos del 100%; o b) grupos 6 o 7 menos del 50% y grupos 1, 2 y 4 100%, o Grupo 4 conteniendo excepcionalmente un gran número de individuos.
<i>Contaminado</i>	a) Grupos 6 y 7 (uno o ambos) ausentes; grupos 1 y 2, 50% o más; o b) Grupos 6 y 7 presentes, pero en menos del 50% y grupos 1 y 2 100%; Muy contaminado Grupos 6 y 7 ausentes y grupo 4 menos del 50%. Grupo 3 más del 50%.

Fuente: Patrick (1949, 1950).

En resumen, el estado de sprobidad de un cuerpo de agua se puede definir con base en las características fisicoquímicas del mismo y el tipo de flora y fauna presentes en él. Pero lo más importante es tener un conocimiento profundo de la taxonomía de las especies y de su rango de tolerancia, ya que de ello depende en último término su confiabilidad.

Sistemas de tratamiento y depuración de aguas

En la naturaleza, los desechos producidos por plantas y animales son descompuestos por los microorganismos, mineralizados y utilizados de nuevo por las plantas para construir nueva materia viva.

El hombre primitivo produjo, y aún hoy las pequeñas comunidades rurales, una cantidad de desechos orgánicos tan pequeña, que la naturaleza es capaz de mineralizarla sin que ello signifique una sobrecarga para el sistema.

Con el crecimiento desmesurado de la población y su concentración en de los centros urbanos, la industrialización y la agricultura mecanizada, los ríos y los lagos perdieron su capacidad de autopurificación.

El problema de la contaminación de los ecosistemas acuáticos ha obligado al hombre a desarrollar sistemas de tratamiento de sus aguas industriales y domésticas, con el fin de recuperar la vida en dichos ecosistemas.

Tratamiento biológico

Se aplica solo a desechos que son biodegradables. Básicamente se trata de un proceso de descomposición acelerada de la materia orgánica por acción de hongos y bacterias acuáticas. Para dicho tratamiento se utilizan desde simples lagunas o zanjas de oxidación, hasta sistemas complejos de plantas mecanizadas, que aseguran una depuración de mayores volúmenes de agua en menor tiempo. Dentro de estas últimas están las plantas de lodos activados.

Planta de lodos activados: Consta de un tanque de igualación o almacenamiento de aguas residuales y dispone además de un volumen adicional para aguas lluvias. El agua pasa luego por una cámara de cribado, donde quedan retenidos sólidos mayores como papeles, plásticos y similares. Por bombeo, el agua pasa luego a tanques desarenadores donde se retienen partículas hasta de 0,2 mm. Hasta aquí el proceso es mecánico y recibe el nombre de *tratamiento primario*.

El *tratamiento secundario* es de carácter biológico y para él se utiliza el proceso de los lodos activados. En él, una masa de microorganismos (hongos y bacterias) aclimatada previamente, ataca la materia orgánica y la consume. Como este proceso es aeróbico, se requiere de un suministro extra de oxígeno que es proporcionado por aireadores mecánicos. Bajo estas condiciones, los organismos se reproducen de tal forma, que se pueden pasar a un tanque de clarificación en donde se sedimentan. En este proceso se puede remover hasta un 80 o 90% de la materia orgánica.

Debido a que en los tanques de lodos activados hay que mantener una buena cantidad de microorganismos para que realicen el consumo de la materia orgánica, parte de los lodos sedimentados en los clarificadores secundarios se retornan al sistema por medio de bombeo.

El agua proveniente de los clarificadores se desinfecta con cloro si fuere necesario, vertiéndose finalmente a los afluentes más cercanos.

Los lodos extraídos de los clarificadores secundarios y que no son retornados al sistema como *semilla de microorganismos*, se someten a un proceso de secado que dura de días a semanas, dependiendo del clima. Estos lodos secos se pueden utilizar luego como acondicionadores de terreno y abono para cultivos. (Figura 20.8)

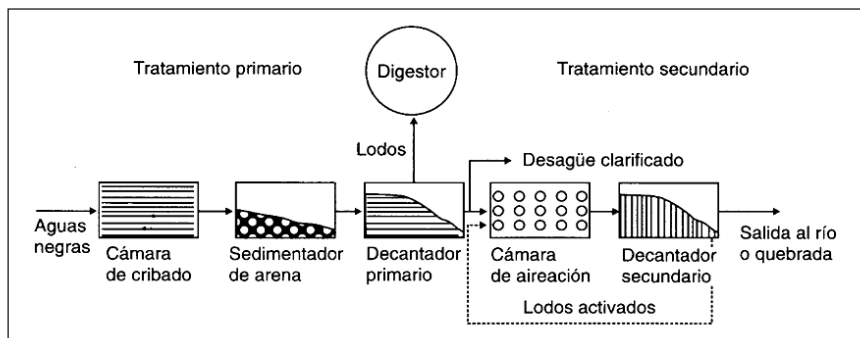


Figura 20.8. Planta de tratamiento de aguas residuales por lodos activados.

Fuente: Branco (1984).

En el tratamiento biológico, la biomasa puede permanecer dispersa en el medio líquido como ocurre en las *lagunas de estabilización* o quedar fijada a un soporte físico como cascajo en los llamados *lechos de contacto* o *filtros biológicos*, o formar *flóculos* en suspensión como sucede en el sistema de lodos activados.

En todas las ciudades de América Latina existen plantas de tratamiento con tecnologías modernas, pero las existentes no son suficientes ni eficientes para garantizar un completo tratamiento de sus desechos. En Medellín se ha inaugurado una moderna planta tratará 84 % de las aguas residuales de una ciudad de aproximadamente 3'000.000 de habitantes. Es considerada la más grande de su tipo en el país y una de las más modernas de América Latina por la avanzada tecnología que emplea, como el sistema de secado térmico para el tratamiento de los biosólidos, que pueden ser aprovechados para la agricultura, la recuperación de los suelos, como materia prima para la construcción y como combustible de bajo poder calórico. Esta planta, comenzó a operar de manera parcial desde el 2 de noviembre de 2019, con dos de sus cuatro líneas, con lo que trataron 3 m³ de caudal por segundo.

Para mayor información consultar la la siguiente página: (<https://www.eltiempo.com/colombia/medellin/inauguran-en-bello-la-planta-de-tratamiento-de-aguas-residuales-mas-grande-del-pais-370824>). (Figura 20.9)



Portafolio.co

Figura 20.9. Planta de tratamiento de aguas residuales Agua Claras situada en Bello para servicio de Medellín y municipios cercanos. (04 de junio 2019).

(www.ysource=univytm=ischyq=planta+tratamiento+aguas+residuales+bello+imag)

En años recientes el tratamiento de las aguas residuales se ha desarrollado con tecnologías más avanzadas y que permiten inclusive, recuperarlas hasta ser potabilizadas. La figura 20.10 muestra la planta de tratamiento de aguas residuales de Irvine, California, que potabiliza las aguas para una población de 300.000 habitantes mediante tecnologías de ultrafiltración y ósmosis inversa (Figura 20.10).



A



B



C



D

Figura 20.10. Tratamiento de aguas residuales y potabilización. A) ultrafiltración, B) ósmosis inversa C) Agua sin tratar, tratada y potable, D) agua para consumir. (Planta de tratamiento de aguas residuales, Irvin, California)

Fotos: G. Roldán.

Otros tipos de tratamiento

Los procesos de tratamiento de lodos activados y filtros biológicos son muy eficientes, pero su instalación y funcionamiento son por lo regular muy costosos. Es por ello que se ha ideado otros métodos, que si bien no son tan rápidos y eficientes, significan una buena solución para pequeñas poblaciones y núcleos urbanos en los países latinoamericanos, donde todavía se dispone de amplios terrenos, y lo mejor, de una buena cantidad de energía solar durante todo el año.

Lagunas de estabilización

Son llamadas también de *oxidación*. El principio consiste en que el oxígeno requerido para la oxidación de la materia orgánica es suministrado por la actividad fotosintética de las algas, por lo que también se les denomina “lagunas de fotosíntesis” (Branco, 1984). Este sistema fue ideado desde principios del siglo, pero solo comenzó a tener auge a partir de la década del cincuenta.

Una laguna de oxidación o de fotosíntesis requiere de grandes áreas, ya que el período de retención del agua es largo (más o menos dos semanas) para que haya tiempo suficiente para la acción descomponedora de los microorganismos. Como la base del proceso es la fotosíntesis, su profundidad no puede ser mayor de 1,5 m, para que los rayos del sol puedan penetrar en toda la columna de agua.

Las aguas que van a ser tratadas deben sufrir un proceso previo de decantación, para facilitar la actividad de descomposición microbiana en las lagunas propiamente dichas. Allí la materia orgánica es transformada en dióxido de carbono, sales minerales y agua. El dióxido de carbono y las sales proporcionan la base para el desarrollo masivo de algas, las cuales producen el oxígeno necesario para la oxidación de materia orgánica, continuándose así definitivamente el proceso. La base del proceso es mantener el sistema trabajando activamente en un ciclo *fotosíntesis-respiración*.

El efluente final de las lagunas tiene un color verdoso por la gran cantidad de algas que contiene. Este podría ser utilizado para regadío en agricultura o vertido a lagunas artificiales, aprovechando depresiones del terreno. Allí, el proceso de remoción de nutrientes podría continuarse con vegetación acuática y crearse ambientes propicios para cultivo de peces y refugio de aves acuáticas.

Las plantas acuáticas en el control de la contaminación

Debido a la capacidad que poseen las plantas acuáticas para asimilar y retener contaminantes, se han utilizado desde hace varias décadas como filtros biológicos

para efluentes industriales y aguas residuales domésticas. Roldán y Álvarez, (2002) discuten la utilización de estanques o lagunas donde se vierten las aguas industriales y se siembra luego en éstas jacintos o buchón de agua (*Eichhornia crassipes*). Estas plantas tienen la propiedad de extraer los contaminantes del agua, transformarlos metabólicamente y almacenarlos a través de su extenso raigambre (Figura 20.11).



Figura 20.11. Esquema de canales sembrados con *Eichhornia crassipes* (buchón de agua) para el tratamiento de aguas residuales industriales.

Fuente: Roldán y Álvarez (2002).

Fotos: G. Roldán

Mediante procesos industriales también se pueden recobrar gran cantidad de materias primas como plata, mercurio, níquel, cadmio y otros, a través de un procesamiento adecuado de las plantas que los han absorbido.

Si las plantas no poseen sustancias tóxicas, éstas pueden utilizarse para una gran variedad de usos, como acondicionadores de terrenos de cultivo, alimento para animales y aún para alimento humano. También, estas plantas se pueden fermentar y producir biogas, obteniéndose rendimientos hasta del 0,34 m³ de biogas por kilo de plantas desecadas (González y Forero, 2021).

La figura 20.19 muestra el complejo que podría establecerse alrededor de fábricas y poblados, donde las aguas podrían ser depuradas por plantas acuáticas y

sus subproductos utilizados como abonos, biogas, recuperación de materias primas y aun alimento para animales. Son muchas las industrias y poblaciones alrededor del mundo que están utilizando esta tecnología como un medio para depurar las aguas de desecho, constituyéndose en un mecanismo barato, de fácil manejo y aun rentable (Figura 20.12).

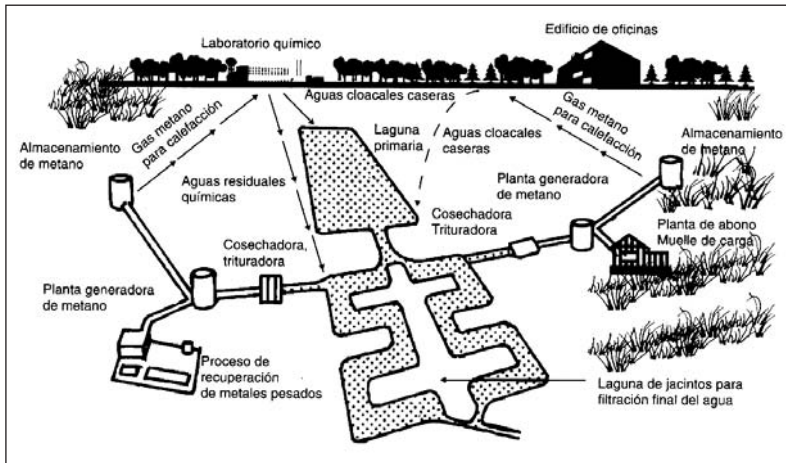


Figura 20.12. Sistema de depuración de aguas industriales y domésticas mediante la utilización del jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*).

Fuente: Josef (1976).

Algunos valores de remoción de metales pesados obtenidos por científicos de la NASA (Joseph, 1976) por hectárea de jacintos en 24 horas son los siguientes: plomo, 212 g; mercurio, 200 g; cadmio, 300 g; cobalto, 340,8 g; níquel, 300 g; plata, 263,4 g y estroncio, 326,8 g. También los científicos pusieron a prueba la remoción de fenoles, obteniéndose un rendimiento de 160 kilos por hectárea de “jacintos” en 42 horas. Igualmente se hicieron pruebas para la extracción del insecticida conocido como “mevinfos” obteniéndose un rendimiento entre 87 y 93 mg en dos semanas y sin daño aparente de la planta.

La ventaja de estas experiencias para el trópico es que el jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*) es una planta que se desarrolla muy bien con un amplio rango de latitud y altura sobre el nivel del mar. *Pistia stratiotes* (lechuga de agua) es otra planta que está actualmente en experimentación y que parece ser muy prometedora en la purificación de aguas industriales. Flórez (1990) trabajando con *Eichhornia* en unos canales receptores de la contaminación de una fábrica de artículos de aluminio, encontró una remoción de más de un 90% de metales pesados. La tabla 20.5 muestra algunos datos de eficiencia en la remoción de algunos contaminantes en el sistema mencionado. *Pistia stratiotes* (lechuga de

agua) es otra planta en experimentación y parece ser también muy prometedor en la purificación de aguas residuales. (Tabla 20.5)

Tabla 20.5. Eficiencia de remoción de contaminantes con *Eichhornia crassipes* en la Planta IMUSA, Rionegro (Roldán, 2002).

Parámetros	Afluente	Efluente	Eficiencia (%)
Caudal (l/seg)	3.7	2.3	-
Temperatura (C°)	22.5	21.0	-
Turbiedad (UT)	60.0	2.8	95.3
Sólidos totales	911.0	310.0	66.6
Sólidos suspendidos	89.0	1.0	98.7
Sólidos susp. Volát.	27.0	1.0	96.2
pH	8.25	4.15	50.3
Hierro total	2.6	1.25	52.0
Cloruros	275.0	55.0	80.0
Fosforo total	0.34	0.20	41.0
N-amoniacal	0.77	1.68	55.8
DBO5	13.6	10.3	24.42
DQO	75.5	39.6	47.5
Detergentes	3.28	0.74	77.4
Aluminio	54.2	10.7	80.2
Cromo	0.24	0.002	91.6
Cobre	0.188	0.006	96.8
Niquel	0.215	0.021	90.2
Plomo	0.378	0.241	36.2

Las plantas acuáticas tienen, pues, su lado positivo. Bates y Hentges (1976) en su artículo: “Aquatic Weeds-Eradicate or Cultivate”, hacen un amplio análisis de los beneficios que pueden tener las plantas acuáticas cuando éstas son manejadas bajo control.

Estos mismos principios pueden ser utilizados para la depuración de aguas residuales de pequeñas poblaciones, en cuyo caso, el beneficio mayor sería la remoción del nitrógeno y del fósforo, pudiéndose utilizar posteriormente las plantas cosechadas como abono. La ventaja que este proceso tendría sería igualmente la remoción de bacterias patógenas cuya eficiencia podría ser hasta de un 80% o más en 24 horas (Esteves, 1988).

Otros métodos de tratamiento de aguas domésticas e industriales biodegradables es disponerlas directamente sobre un terreno. Para ello se construyen desagües que permiten la infiltración del agua en el terreno arenoso. Los nutrientes provenientes de la descomposición de la materia orgánica, favorecen el desarrollo de extensos pastizales que pueden ser utilizados para el engorde de ganado. Esta práctica ha sido utilizada por años con los desagües de la ciudad de Melbourne (Australia) donde se tratan los desechos de una población de 1 700 000 habitantes (Branco, 1984). Existen igualmente reportes de este tipo de tratamiento en Estados Unidos y Brasil, donde usan este método como una solución económica y rentable desde el punto de vista de pastoreo.

Obviamente, esta solución requiere de grandes extensiones de terreno permeable y debe prevenirse la contaminación de fuentes superficiales de agua por la escorrentía. Esta solución es ideal para zonas áridas o semiáridas en el trópico.

El ecosistema acuático y el cambio climático

¹Gabriel Roldan-Pérez

El calentamiento global cambiará la geografía del mundo mediante el deshielo de los casquetes polares y de los picos glaciares, con el consiguiente aumento del nivel del mar y alternancia de sequías y las lluvias torrenciales. El término *calentamiento global* se refiere solo a la temperatura de la superficie de la Tierra, mientras que el *cambio climático* incluye el calentamiento y los “efectos secundarios” de este calentamiento. Dicho de otra manera, el calentamiento global es un síntoma del mayor problema del cambio climático causado directa o indirectamente por los seres humanos. El cambio climático afectará la vida de miles de millones de personas en todo el mundo. La pregunta es ¿estamos preparados para afrontar semejante desafío? Mientras más pronto se actúe, y cuanto más resueltas sean nuestras acciones, mayor será nuestra capacidad para abordar cambios inevitables, gestionar riesgos, mejorar nuestras vidas y lograr la sostenibilidad de los ecosistemas y las personas de todo el mundo, hoy y en el futuro”. (Figura 21.1).

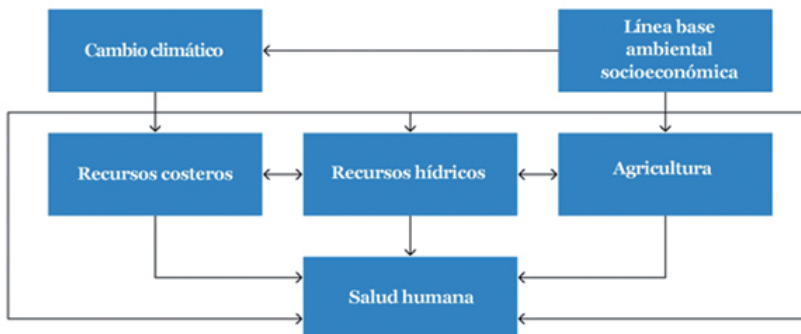


Figura 21.1. Marco conceptual del impacto climático sobre los ecosistemas naturales, la sociedad, la economía y la salud.

(<http://cambio+climático+interralaciones+ambientales+imágenes>).

1 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. grolan@une.net.co

El cambio climático es un fenómeno provocado por el aumento en la concentración de gases de invernadero en la atmósfera, principalmente el CO₂, relacionado con actividades humanas como el uso de combustibles fósiles y la deforestación (González et al., 2003). (Figura 21.2)

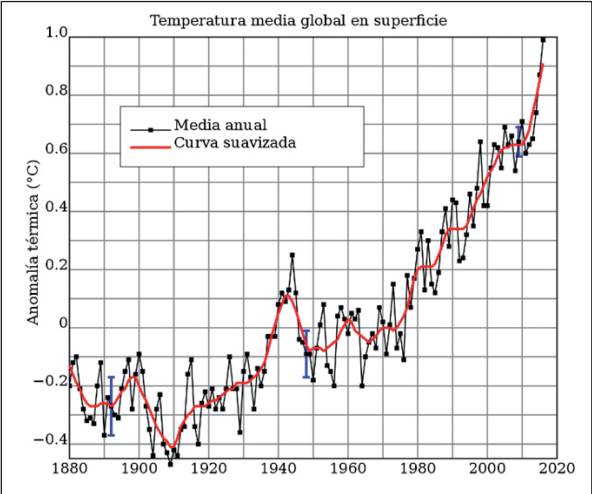


Figura 21.2. Registro de temperatura a nivel mundial (1880-2020).
(<https://www.google.com/search?q=temperatura+global+ultimos+50+a%C3%B1os+graficasyrlz=>)

La figura 21.3 muestra el aumento de los valores del CO₂ a nivel global a partir de 1700 al 2000 con un aumento continuo y mayor hasta que el hombre no encuentre una forma alterna de parar las emisiones de los combustibles fósiles (Figura 21.3).

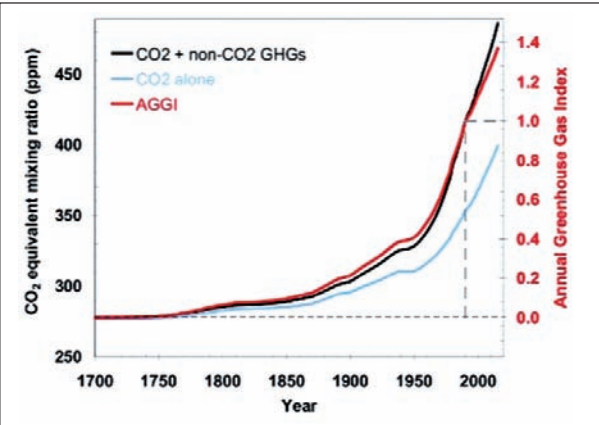


Figura 21.3. Concentración global de CO₂ en la atmósfera. Cambio climático y economía
(<https://www.google.com/search?q=concentraci%C3%B3n+mundial+CO2+atmosfera+100a%C3%B1os>)

El calentamiento global

El calentamiento global ha causado un aumento de la temperatura en 1.5 °C con respecto a los niveles preindustriales, a causa de las emisiones de gases de efecto invernadero pasadas y presentes, advierte el IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el *Cambio Climático*) creado en 1988 con sede Ginebra, Suiza. Los océanos se han calentado, su acidez ha aumentado y su productividad ha menguado. El derretimiento de los glaciares y los mantos de hielo provoca la subida del nivel del mar, y los fenómenos extremos costeros son cada vez más violentos.

El fenómeno del Niño y la Niña está relacionado con un sistema climático mundial de frecuencia e intensidad variable y cuya principal causa es el almacenamiento de calor en el Pacífico tropical. La mayor frecuencia de estos fenómenos, registrada en las últimas décadas, podría estar relacionada con el menor tiempo necesario para la recarga de calor en el Pacífico tropical debido al calentamiento global. La investigación científica relacionada con el tema se puede clasificar en dos categorías principales: la de las ciencias físicas como la climatología y la meteorología; y la de las ciencias biológicas: la ecología, la fisiología, la biogeografía.

Los glaciares y los mantos de hielo de los polos se derriten. Hacia el año a 2100 se podría llegar a registrar una elevación del nivel del mar entre aproximadamente 30 y 60 cm, incluso aunque se logre una reducción drástica de las emisiones de gases de efecto invernadero y el calentamiento global se mantenga muy por debajo de 2 °C”, advierte el informe IPCC. “Sin embargo, si las emisiones siguen aumentando con fuerza, la subida del nivel de las aguas podría ser del orden de 60 a 110 centímetros”.

Los efectos del cambio climático sobre los seres vivos se pueden clasificar en cuatro categorías: 1. Fisiológicos como fotosíntesis, respiración, crecimiento, 2. Distribución geográfica con tendencia de algunas especies a desplazarse hacia mayores altitudes o hacia los polos, 3. Fenológicos como alteración de ciclo de vida por efecto de fotoperíodo y 4. Adaptación a cambios micro-evolutivos *in situ* (Hughes, 2000). Durante el siglo XX, este aumento ha estado marcado por una media de 15 centímetros, “pero el ritmo actual se ha más que duplicado (3,6 mm anuales) y no deja de acelerarse”, evidencia dicho informe. Además de la subida del mar, la pérdida de masa de las regiones polares aumenta la expansión de las aguas cálidas en los océanos.

Los expertos advierten además de que el permafrost de las regiones ártica y boreal almacena enormes cantidades de carbono orgánico, casi el doble que el

contenido en la atmósfera, por lo que “su deshielo podría incrementar notablemente la concentración de gases de efecto invernadero en la atmósfera”. Se llegó ya al punto de no retorno. Incluso aunque si se lograra mantener el aumento de temperatura en valores muy inferiores a 2°C, el 25% del permafrost situado a 3 o 4 m de profundidad se habrá derretido en el año 2100.

Los efectos del cambio climático ya se están viviendo en muchas partes del mundo en zonas costeras. En Bangladesh, cientos de miles de personas se ven obligadas a desplazarse cada vez más hacia el continente, debido al avance del mar sobre los ríos que se salinizan y empobrecen las tierras de cultivo. (Figura 21.4).



Figura 21.4. La amenaza del océano en Bangladesh.

Fuente: National Geographic, Tim MacDonell, 2020. (<http://google.com/search?q=cambio+climatico+nivel+del+mar+Bangladesh+imágenes>)

Desde hace unos 20 años empezaron a publicarse numerosos estudios sobre las posibles respuestas de los ecosistemas acuáticos al cambio climático. Cada especie responde de manera particular y sus repuestas afectan a su vez al resto de los componentes del ecosistema. Después de la revisión de cientos de artículos científicos, se coincide plenamente con la clasificación de Hughes (2000) de las respuestas de la biota al cambio.

Calentamiento climático en Latinoamérica

Las condiciones de variabilidad climática asociadas al fenómeno de El Niño pueden afectar directamente la frecuencia del denominado pulso hidrológico, lo cual repercutiría en el transporte y almacenamiento de agua y sedimentos, como también en los procesos biológicos y biogeoquímicos que tienen lugar en los ríos y

sus llanuras de inundación (Junk, 2001). Aún se conoce poco sobre la vulnerabilidad de los bosques amazónicos de baja altura y no existen estudios previos sobre los efectos de las sequías e inundaciones severas en estos ecosistemas.

Uribe (2015) discute el efecto del cambio climático en América Latina resaltando los cambios en la disponibilidad de las aguas superficiales en Costa Rica y la reducción de la escorrentía que se reflejará en la región. Igualmente en el sur Chile se ha observado disminución de precipitaciones, lo cual puede traer drásticas consecuencias en las funciones ecosistémicas terrestres y acuáticas. Por otro lado, el deshielo acelerado en los glaciares de la Patagonia y los Andes reduciría las capacidades de almacenamiento de agua y de retención de caudales pico de los ríos con su área de captación en zonas andinas.

En el Perú, un estudio reciente demostró que poblaciones de animales silvestres en la Reserva Natural de Pacaya Samiria, fueron diezmos a causa de las severas inundaciones entre 2009 y 2014 vinculadas al ciclo de La Niña. Es importante comprender la dinámica que presentan los humedales de bosques inundables, ya que estos reflejan las fluctuaciones climáticas y sus impactos. La interfaz tierra y agua entre las estaciones más húmedas y secas, los hace sensibles a mayores variaciones estacionales.

En México, el análisis de los pulsos de inundación en la cuenca baja del río San Pedro señalan que el patrón del pulso hidrológico puede variar en función de la intensidad y la duración de la época lluviosa, y ocasionalmente por la influencia de huracanes y tormentas tropicales. Por otro lado, el ciclo anual del nivel del mar en muchos puntos del Pacífico mexicano presenta los valores más altos en el verano, aumentando los riesgos de inundación en ese periodo.

La variación en la temperatura global, en las precipitaciones y en el nivel de radiación ultravioleta a causa del cambio climático, podrá afectar negativamente a las poblaciones de anfibios en América; principalmente en Centro América. Los efectos directos incluyen variaciones fisiológicas, fenológicas y reproductivas, y de comportamiento.

Cambio climático en Colombia

Colombia es un país con una topografía muy variada. Presenta un relieve que va desde el nivel del mar hasta los 5.775 msnm (Sierra Nevada de Santa Marta (Pico Simón Bolívar). Por lo tanto, se abordará su análisis por proyectos de regiones. (Figuras 21.5)



Figura 21.5. Mapa de las principales zonas de humedales de Colombia.

Fuente: Instituto de Estudios Urbanos. Universidad Nacional de Colombia.

Proyecto Caribe

Consiste en un programa de fortalecimiento de las capacidades institucionales para la implementación de prácticas locales de gestión del riesgo como medida de adaptación al cambio climático en el caribe. Tiene como objetivo mejorar la articulación y coordinación interinstitucional de los actores públicos y privados vinculados al Sistema Nacional Ambiental (SINA) y al Sistema Nacional de Prevención y Atención de Desastres (SNPAD), para el manejo de los retos asociados a la gestión integral del riesgo y al cambio climático, con el fin de brindar protección a las poblaciones vulnerables en zonas costeras e insulares y sectores económicos de la región Caribe Colombiano. Dentro de este proyecto están consideradas de forma prioritaria las amenazas del cambio climático global identificadas por el IPCC, (2007), que tendrán efectos en la Ciudad de Cartagena de Indias.

(<http://www.ideam.gov.co/web/cambio-climatico/proyecto-caribe>).

(<http://www.cambioclimatico.gov.co/web/cambio-climatico/proyecto-cartagena-de-indias>)

Proyecto Macizo

El Macizo colombiano se seleccionó como la ecorregión para la ubicación del proyecto piloto, por ser la estrella fluvial del país, por su diversidad de ecosistemas y por ser el origen de los ríos más importantes: Magdalena, Cauca, Patía, Caquetá, Putumayo y Saldaña, afluentes claves para el desarrollo agrícola que abastecen aproximadamente al 70% de la población Colombiana. <http://www.ideam.gov.co/web/cambio-climatico/proyecto-macizo>

Proyecto Huila 2050: preparándose para el cambio climático

Desde mayo de 2012, la Corporación Autónoma Regional del Alto Magdalena (CAM) y la Gobernación del Huila con apoyo de USAID, vienen desarrollando el proyecto *Huila: 2050: Preparándose para el cambio Climático*, con el fin de formular un plan de acción para esta región, que incluya medidas de adaptación y mitigación, teniendo en cuenta una visión de adaptación para el año 2050. (<http://www.cambioclimatico.gov.co/web/cambio-climatico/proyecto-huila>)

Glaciares en Colombia

Colombia cuenta con pequeñas masas de hielo, que coronan lo más alto de las montañas más altas del país. Nuestros glaciares se ubican sobre cimas con picos por encima de 4.850 m sobre el nivel del mar. Pese a que no representan más que el 0.16% de los glaciares sudamericanos, los 37 km² de hielo existentes en Colombia para el año 2017 representan un excelente laboratorio de investigación de los efectos del cambio climático a nivel global. Estos glaciares se convierten en una rareza al estar bajo la influencia de la zona de convergencia intertropical y no de estaciones, que caracterizan a regiones de mayores latitudes.

Actualmente solo seis zonas tienen glaciares en Colombia. De estos seis *nevados*, como se conocen en Colombia, cuatro están sobre formaciones volcánicas clasificadas como activas (estratovolcanes). Los dos nevados restantes, caracterizados como sierras nevadas, se ubican sobre rocas no volcánicas. En total, como se puede apreciar en el siguiente mapa, de norte a sur son: Sierra Nevada de Santa Marta, Sierra Nevada El Cocuy o Güicán, Volcán Nevado del Ruíz, Volcán Nevado Santa Isabel, Volcán Nevado del Tolima y Volcán Nevado del Huila. (Figura 21.6)

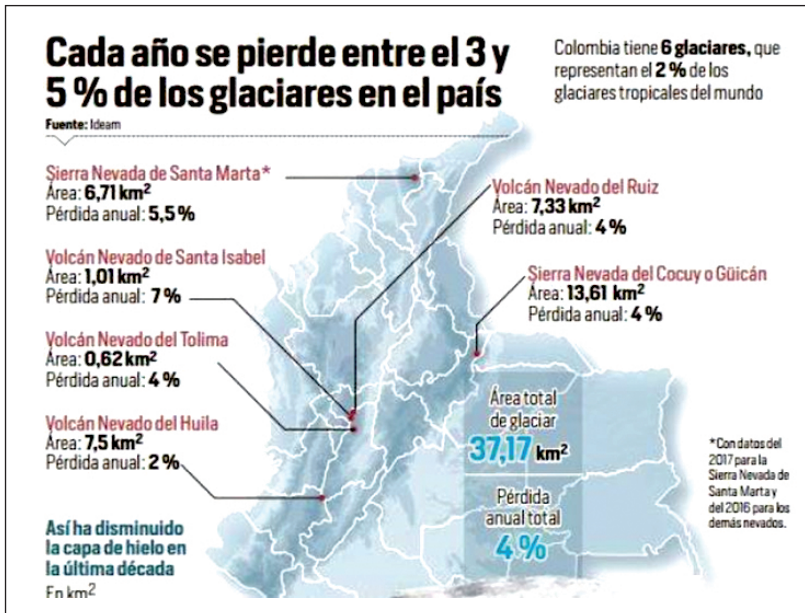


Figura 21.6. Ubicación de los principales picos nevados de Colombia y el proceso de deshielo de sus glaciares.

(<http://picos+nevados+de+colombia+mapas+imágenes>). El Tiempo

Evolución del área glaciar en Colombia: próxima a la extinción

Las referencias geográficas y crónicas realizadas durante el siglo XIX en Colombia permiten hacer un inventario de los glaciares existentes para dicho momento. El Atlas Geográfico e Histórico de la República de Colombia, elaborado por Agustín Codazzi y editado por Manuel Paz y Felipe Pérez en 1889, describía 13 montañas glaciadas. Esta evidencia historiográfica coincide con análisis de morrenas y otras formas deposicionales realizados más recientemente por geomorfólogos. Fotografías aéreas permiten identificar aquellas montañas colombianas en donde se generó el deshielo total en el transcurso del siglo XX (Flórez (2002) (<http://picos+nevados+de+colombia+mapas+imágenes>), IDEAM

En términos generales, los glaciares colombianos han pasado de 374 km² aproximadamente al final de la Pequeña Edad de Hielo (siglos XVII-XIX) a 37 km² en 2017; es decir Colombia ha perdido el 92% de su área glaciar. De acuerdo con los análisis del cambio de área de los nevados colombianos, en los últimos 50 años se estima que los glaciares pierden del 3 al 5 % de su área glaciar por año. Los estudios adelantados por el IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales 2014) demuestran que la superficie glaciar en Colombia se

había reducido en un 60% en 60 años para el 2012 con un retiro anual del borde inferior del hielo que oscila entre 20 y 25 metros longitudinales (IDEAM, 2012).

Solamente entre la década de 1980 y el año 2017 se estableció una pérdida del área glaciara del 58%, mucho mayor al 23.5% presentada entre los años 1930-1950, evidenciando una posible relación entre el comportamiento recesivo de las masas glaciares del país y los aumentos de la temperatura media global. (Tabla 21.1) y Figura 21.7)

Tabla 21.1. Evolución del área glaciara para los nevados existentes actualmente en Colombia, históricamente marcando una tendencia negativa.

Sierra Nevada de Santa Marta		Sierra Nevada El Cocuy o Güicán		Volcán Nevado del Ruiz		Volcán Nevado Santa Isabel		Volcán Nevado del Tolima		Volcán Nevado del Huila	
Año	Área(Km ²)	Año	Área(Km ²)	Año	Área(Km ²)	Año	Área(Km ²)	Año	Área(Km ²)	Año	Área(Km ²)
1850	82.6	1850	148.7	1850	47.5	1850	27.8	1850	8.6	1850	33.7
1939	21.4	1985	35.7	1959	21	1959	9.4	1958	2.7	1959	17.5
1954	19.4	1994	23.7	1975	19.6	1987	6.4	1987	1.6	1981	15.4
1981	16.1	2003	19.8	1986	17	1996	5.3	1997	1.18	1996	13.3
1989	12	2007	18.6	1997	11.76	2002	3.3	2002	1.03	2001	12.9
1995	11.1	2010	16.3	2010	10.3	2006	2.6	2010	0.76	2007	10.8
2010	8.1	2015	15	2014	9.2	2010	1.9	2015	0.67	2010	9.7
2016	7.1	2016	13.94	2016	9.25	2016	1.00	2016	0.63	2016	7.62
2017	6.54	2017	13.5	2017	8.86	2017	0.65	2017	0.59	2017	7.23
2019	6.21	2019	13.27	2019	8.37	2019	0.52	2019	0.55	2019	7.14

(<https://www.google.com/search?q=tablas+y+gr%C3%A1ficas+resumen+la+evolucion>)

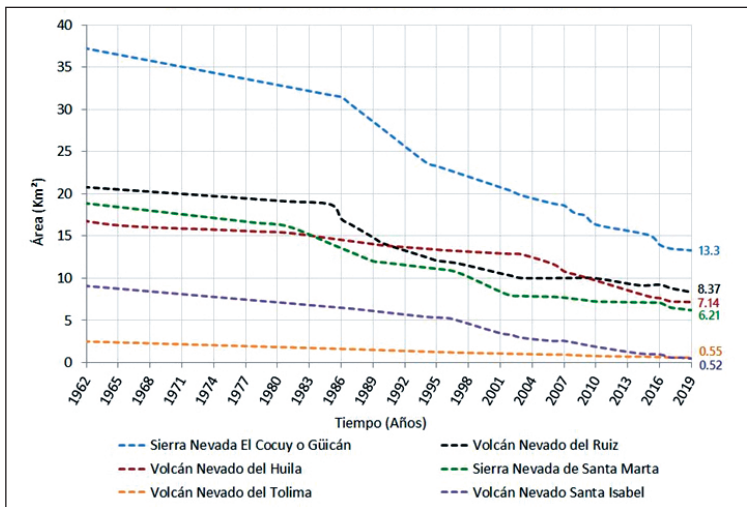


Figura 21.7 Evolución del área glaciara en Colombia- 1960-2019.

(<https://www.google.com/search?q=tablas+y+gr%C3%A1ficas+resumen+la+evolucion>)

Consecuencias del deshielo de los picos nevados en Colombia

Al ritmo de calentamiento global actual, los habitantes de las regiones de alta montaña están cada vez más expuestos a peligros y cambios en la disponibilidad de agua, aseguran los científicos. Los glaciares, la nieve, el hielo y el permafrost que ya están disminuyendo lo continuarán haciendo y esto traerá **deslizamientos de tierra, avalanchas, desprendimientos de rocas e inundaciones**. Los expertos del IPCC prevén que glaciares en la región tropical de los Andes, Europa, África Oriental e Indonesia podría llegar a perder más del 80% de su tamaño actual para el 2100, lo que afectará la economía y el patrimonio cultural de muchas regiones del mundo. Otro gran problema es que a medida que los glaciares retroceden, **se ve afectada la disponibilidad de agua río abajo** y esto repercute en numerosos sectores como el agrícola y el hidroeléctrico. (<https://news.un.org/es/story/2019/09/1462782>).

La laguna de Suesca ubicada en los municipios de Suesca y Cucunubá en el departamento de Cundinamarca, Colombia, se encuentra en un estado crítico de sequía a causa de la falta de lluvias. El espejo de agua, que es la mayor atracción turística de la región, podría desaparecer como consecuencia del calentamiento global. Los cambios en la disponibilidad de agua no solo perjudicarán a los habitantes de esas regiones de alta montaña, sino también a comunidades situadas muchos kilómetros aguas abajo. Además la limitación del calentamiento propiciaría la adaptación de estas comunidades a los cambios en el suministro de agua en las zonas montañosas y en otras regiones, y restringiría los riesgos relacionados con los fenómenos peligrosos de montaña. (Figura 21.8)



Figura 21.9. Laguna de Suesca (Cundinamarca) en proceso de desaparición. Cambio climático? Intervención antrópica? Ambos?

(<https://www.google.com/search?source=univytbm=ischyq=laguna+de+suesca+Colombia+imagenes>)

El glaciar del Nevado Santa Isabel ha aportado entre 1959 y 1995 un 0,32% del caudal anual promedio que suministra el río Otún a la ciudad de Pereira actualmente una parte del caudal drenado por la laguna del Otún en dos meses equivale a un 0,07% (López y Ramírez, 2010). No se debe olvidar que los glaciares son los

mejores testigos de la evolución del clima desde miles de años atrás y fuente hídrica para millones de personas que viven en sus alrededores.

Es necesario hacer mención de la profunda preocupación en diversas instituciones a nivel mundial sobre el tema del cambio global, y en este sentido es importante hablar del Sistema de Observación Geodésico Global (GGOS) de la Asociación Internacional de Geodesia (IAG) que está coordinando el soporte geodésico para las ciencias de la Tierra. Basado en los servicios de la IAG, GGOS suministra la infraestructura geodésica necesaria para soportar el monitoreo del sistema Tierra y la investigación del cambio global. Integra los tres pilares de geodesia que son geometría y cinemática, orientación de la Tierra y rotación, y campo de gravedad y dinámica, para maximizar el beneficio de la comunidad científica y de la sociedad en general.

No proteger los glaciares significará que muchos pueblos y ciudades localizados al pie de la cordillera, que necesitan el agua de las montañas de la nieve acumulada cada año, afrontarán problemas para desarrollar la agricultura y la ganadería, para generar energía y para el consumo humano; además, tendrán mayores dificultades para adaptarse a los efectos del cambio climático.

Impacto sobre los ríos y ciénagas

La sola cuenca del río Magdalena cubre el 24 % del territorio nacional y en ella vive cerca del 77 % de la población colombiana, o sea alrededor de 34 millones de habitantes. Desde los tiempos de la colonia ha sido históricamente el soporte del desarrollo económico del país. Las inundaciones causadas por La Niña de 2010 y 2011 afectaron más de dos millones de personas, solo en las áreas de planicies inundables, lo que muestra una gran vulnerabilidad a los eventos climáticos extremos.

Entre septiembre de 2015 y junio de 2019, se unieron varias entidades nacionales e internacionales con el fin concentrar esfuerzos para ayudar a las autoridades de la región a desarrollar un plan integrando de la gestión de cuenca dentro del principio de “adaptación basada en ecosistemas para las comunidades de las planicies inundables de la cuenca del río Magdalena”. Los aliados en este proyecto fueron: The Nature Conservancy Colombia, IKI (International Climate Initiative of the German, Federal Ministry for the Environment), BMU (Nature Conservation and Nuclear Safety, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de Colombia, Ideam (Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales) y Fundación Alma. (<https://www.nature.org/es-us/sobre-tnc/donde-trabajamos/tnc-en-latinoamerica/colombia/adaptacion-cambio-climatico-comunidades-rio-magdalena>).

Planicies de inundación

En Colombia, las ciénagas hacen parte de este grupo de ambientes y su dinámica hidrológica depende prioritariamente de los aportes que el río hace durante su temporada de crecientes. Las variaciones estacionales de volumen de agua al interior del sistema están asociadas a la precipitación, a los flujos de aguas superficiales, subsuperficiales y subterráneos y a la evapotranspiración (Hernández 2007).

Un caso emblemático de humedales en Colombia es el complejo de la Mojana ubicada en la región del Caribe, con una extensión de cerca 500.000 ha. Es conocida como la Depresión Momposina, que abarca todos los hábitats de la planicie afectados por el sistema hídrico de los ejes de los ríos Cauca o San Jorge. Presenta una gran dinámica hidrológica, asociada a las fluctuaciones del clima y su ubicación intermedia entre las estribaciones montañosas del N de la región Andina y la llanura de la región Caribe. Estos humedales son fundamentales en la amortiguación de inundaciones, al permitir la distribución de cabezas de agua originadas por las lluvias en las partes altas de los ríos y el desplazo de las aguas, facilitando la decantación y acumulación de sedimentos (Jiménez-Segura et al, 2010). (Figura 21.9)

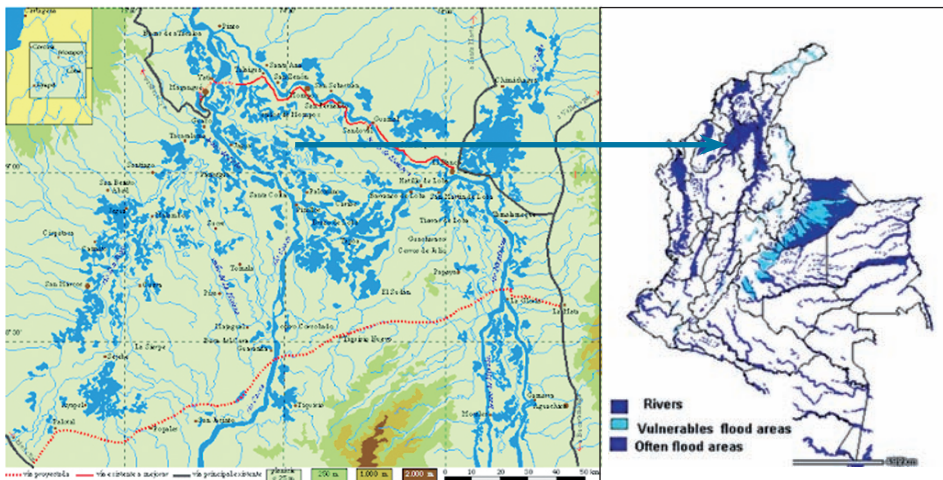


Figura 21.9. La Mojana es una subregión geográfica ubicada al norte de Colombia perteneciente a la zona fisiográfica de la Depresión Momposina.

<http://www.google.com/search?q=la+mojana+colombia+mapa>

Cambio climático y la zona costera colombiana

Los estudios sobre vulnerabilidad al cambio climático para Colombia elaborados a escala nacional y departamental sirvieron como punto de referencia para el desarrollo de un análisis de vulnerabilidad enmarcado en la Tercera Comunicación Nacional de Cambio Climático (TCNCC) (Hernández et al., 2019). Este estudio ofrece un acercamiento a los impactos socioeconómicos causados por el cambio climático en los municipios costeros del país. Se logró la identificación de las amenazas, sensibilidad y capacidad adaptativa de varios elementos relevantes para el área de estudio, lo cual permitió hacer una aproximación a las debilidades y posibilidades de los municipios en materia de adaptación al cambio climático. Los resultados obtenidos presentan similitudes con otros estudios sobre impactos del cambio climático realizados en América Latina y específicamente en países costeros como Venezuela, Uruguay y Perú, con posibles afectaciones en los hábitats humanos, principalmente en las poblaciones y las actividades productivas.

Las amenazas climáticas afectan a los municipios costeros de forma distinta; por lo tanto, es necesario que cada uno cuente con estudios de vulnerabilidad y riesgo; con la finalidad de generar medidas de adaptación acordes a las características de los territorios y reducir los efectos a nivel social y económico.

Los ecosistemas acuáticos en Colombia y en Latinoamérica en general han estado bajo fuertes presiones desde varias décadas atrás, por efectos de la contaminación doméstica e industrial, el uso de agroquímicos, la minería y desecamiento de lagos y ciénagas para la agricultura y ganadería. Si a estas condiciones se le suma el calentamiento global y el consiguiente cambio climático, los gobiernos tendrán que prepararse desde ya, técnica y económicamente para afrontar una crisis muy difícil de manejar, dado que el agua es el elemento más importante e irremplazable para la vida sobre la tierra.

Pesca y acuicultura en el neotrópico

¹Alexander Taborda, ²María Isabel Ríos Pulgarín,
³Luz Fernanda Jiménez, ⁴Gabriel Roldán-Pérez

Introducción

Uno de los servicios más conspicuos de los ecosistemas acuáticos continentales es la oferta de peces como fuente de proteína animal para las poblaciones humanas. Dicha oferta proviene principalmente de dos fuentes: La actividad extractiva de peces provenientes de ambientes silvestres, que es llamada “pesca de captura” y la producción de peces en condiciones de confinamiento, llamada “Piscicultura”.

Los recursos pesqueros son recursos hidrobiológicos susceptibles de aprovechamiento (FAO 2018), aunque no siempre es posible aprovecharlos sin afectar su capacidad de renovación natural. Se estima que la producción mundial de la pesca de captura alcanzó los 179 millones de toneladas en 2018, y el 52% de esa proteína se destina para consumo humano. La pesca continental representa el 12,5% del total de la producción de la pesca de captura a nivel mundial y mantiene un crecimiento sostenido, habiéndose duplicado desde finales del siglo pasado. La región tropical en Asia y África tropical son las regiones continentales que más aportan a esta producción, seguida por América (Funge 2018). En el caso de América del Sur, las mayores capturas se presentan en la cuenca del Amazonas (FAO, 2020). Al relativizar por el tamaño de la población humana en cada país, la captura *per capita* en para el año 2013, se situaba entre los 0,5 y 2,5 kg de pescado por persona (en orden decreciente: Paraguay, Brasil, Venezuela, Surinam, Bolivia, Perú, Uruguay, Colombia, Argentina, Chile, Ecuador) (Funge 2018).

Dada la estacionalidad en la oferta de los ecosistemas naturales y la reducción de las poblaciones de peces silvestres en los últimos años, la piscicultura es una

1 Consultor independiente, alextaborda@gmail.com

2 Universidad Católica de Oriente, mrios@uco.edu.co

3 Universidad de Antioquia, www.udea.edu.co

4 Academia colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, grolدان@une.net.co

línea de producción importante dentro de la amplia gama de posibilidades que tiene la Acuicultura, y que finalmente buscan producir biomasa orgánica (pe. algas, peces, moluscos, crustáceos), sin que esta dependa de factores externos que no son controlables (pe. variación climática y estacionalidad hidrológica).

La acuicultura es una práctica que se remonta a los antiguos imperios de Roma y China. Desde la mitad del siglo pasado se ha venido promoviendo por la FAO y los Estados asociados para resolver problemas de suministro de proteína, en respuesta a la reducción en la oferta proveniente de los ecosistemas acuáticos naturales. Si bien la acuicultura busca reducir la presión sobre las especies silvestres y ser una alternativa económica para las poblaciones ribereñas, frecuentemente se constituye en una nueva presión para la fauna acuática nativa, bien sea al favorecer los procesos de eutrofización en los ecosistemas, al introducir especies invasoras en ambientes naturales o en generar nuevas patologías (Lasso et al., 2020). En este escenario de demanda de la proteína animal proveniente de los peces y la acelerada modificación de los hábitats acuáticos donde estos habitan, se presenta una síntesis del estado del conocimiento de la pesca de captura y de la acuicultura en el trópico americano.

Pesca en el neotrópico

La pesca de captura se clasifica según el lugar donde se realiza (fluvial, lacustre, marina), su finalidad (comercial, de subsistencia, de investigación, deportiva) y la magnitud (pequeña escala -artesanal- y de gran escala -industrial-) (FAO 2001). A pesar de la clasificación, la amplia diversidad en las características económicas y culturales en cada región y a las especies aprovechadas, lleva a que las características de la pesca de captura sean particulares a cada zona así que aún es complejo unificar parámetros, hacer comparaciones y generar patrones (Funge-Smith 2018). Su valor para la población que depende de este recurso, independiente de la región, es tal vez, la única característica común de esta actividad a nivel global. La pesca de captura en los ecosistemas continentales aporta al alivio de la pobreza, a la seguridad alimentaria, al empoderamiento de género, al funcionamiento de los ecosistemas y la conservación de la biodiversidad. A pesar de su innegable importancia, los ambientes acuáticos y la pesca que se realiza en ellos no son temas de debate en el diseño de políticas nacionales e internacionales, dirigidas a su protección y sostenimiento (Funge-Smith y Bennet 2019). En este aparte del capítulo se hará énfasis, particularmente en la pesca comercial (pequeña y gran escala), de subsistencia y deportiva, realizada en los diferentes ecosistemas acuáticos continentales neotropicales y en los estuarios (la zona de transición e

intercambio con los ambientes marinos) ubicados dentro de cuatro de las siete cuencas de ríos suramericanos, delimitadas en Barletta et al. (2015): Amazonas, Orinoco, Magdalena y San Francisco. Todas ellas, dentro de la zona tropical; la más productiva en términos de pesquerías (Funge-Smith 2018).

Pesca continental

Los peces proveen de diferentes beneficios a la población humana. Entre ellos, la alimentación, la recreación y el bienestar económico. En las cuencas tropicales de ríos suramericanos, el número de especies representa entre el 15 y 20% del total de especies reportadas para la cuenca. Los peces pueden destinarse a la alimentación de humanos y de otras especies domésticas así como también a la recreación (peces ornamentales, pesca deportiva). Según su área de destino final, hay pesca de subsistencia (pesca para alimentar la familia del pescador), pesca comercial de pequeña escala (peces para alimentar a centros poblados próximos y dentro de la misma cuenca) y, la pesca comercial de gran escala (peces son transportados fuera de los límites de la cuenca de origen, incluso más allá de límites continentales).

Especies aprovechadas. En la pesca de subsistencia, la diversidad de especies utilizadas de los ríos tropicales de Suramérica es elevada y, las capturas se concentran principalmente en peces dulceacuícolas de pequeño porte como Siluriformes (familias Pimelodidae: *Rhamdia* spp, *Pimelodus* spp.; Pseudopimelodidae: *Pseudopimelodus* spp.), Cichliformes (familia Cichlidae: géneros *Geophagus* spp., *Andinoacara* spp., *Cichla* spp., *Caquetaia* spp., *Plagioscion* spp.), Gymnotiformes (*Sternopygus* spp.) y Characiformes (familias Erythrinidae: *Hoplias* spp, *Erythrinus* spp; *Megaleporinus* spp.; Characidae: *Myleus* spp., *Triportheus* spp.); y peces anfidromos como las especies de Gobiidae (particularmente especies del género *Awaous* spp). Actualmente, especies introducidas desde África como *Coptodon rendalli*, *Oreochromis* sp. y *Trichogaster pectoralis*, y que escaparon de cultivos, se encuentran dentro de estas capturas destinadas para el consumo familiar (Figura 22.1).

Las especies migratorias en las aguas dulces (potamódromas) y aquellas que migran estacionalmente de los ambientes marinos (anádromas, anfidromas) a las zonas ribereñas más próximas a los estuarios, proveen a la pesca comercial que se destina principalmente para el consumo humano en regiones diferentes a la zona de captura. Entre las primeras se encuentran Characiformes, entre ellos especies de los géneros *Prochilodus* spp. (bocachicos, sábalos), *Semaprochilodus* spp., *Mylossoma* spp. *Potamorhina* spp., *Schizodon* spp., *Hydrolycus* spp., *Raphiodon* spp., *Salminus* spp. *Brycon* spp., *Colossoma* spp., *Piaractus* spp., *Curimata* spp., y,

del orden Siluriformes con especies de los géneros *Ageneiosus* spp., *Sorubim* spp., *Pseudoplatystoma* spp., *Phractocephalus* spp., *Hypophthalmus* spp., *Paulicea* spp., *Pinirampus* spp., *Hemisorubim* spp., *Brachyplatystoma* spp, *Pellona* spp., entre otras (Carosfeld et al., 2003). Las migraciones del Dorado (*Brachyplatystoma rousseauxii*) en la cuenca de la amazonia es una de las migraciones más espectaculares en las aguas dulces tropicales ya que esta especie escoge la zona andina (cuenca alta) como área para el desove y las zonas bajas de la cuenca como área de crianza; migrando distancias cercanas a los 7.200 km (Barthem et al. 2017). Entre las especies marinas, especies de los géneros *Megalops* spp., *Belone* spp., *Clupea* spp. y *Centropomus* spp. son frecuentes de encontrar en las zonas bajas de los ríos.



Figura 22.1. Algunas especies de importancia pesquera en la cuenca del río Magdalena (Colombia y su comercialización).

Fotos: Luz Fernanda Jiménez.

En la pesca deportiva es frecuente que las especies objetivo sean peces que “peleen” al ser capturadas. Entre muchas de ellas se encuentran los pavones (*Cichla* spp.), los peces perro ó vampiros (*Hydrolycus* spp.), las pirañas (*Serrasalmus* spp.), picudas y rubios (*Salminus* spp.) y, las doradas y sabaletas (*Brycon* spp.). La introducción de estas especies en ambientes fuera de su área de distribución natural es una actividad frecuente, particularmente en los embalses, debido a que es un sector atractivo para el desarrollo económico en las regiones en torno al ecoturismo. Este tipo de actividad ha promovido también la introducción de especies de regiones templadas como la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) y la trucha bass (*Micropterus salmoides*) en lagos y embalses andinos (Jiménez-Segura et al. 2011; Lasso et al. 2020).

Lugares de pesca. Los pescadores acceden a los peces que están en diversos sistemas acuáticos naturales como ríos, quebradas y sistemas lénticos dentro del plano de inundación (pe. ciénagas, morichales, madre viejas, lagos, lagunas) así como en sistemas acuáticos artificiales (embalses, jagueyes). De acuerdo con la estrategia de vida de las especies usadas, la estacionalidad en su captura dependerá de la dinámica de las poblaciones que son objeto de aprovechamiento. Debido a que para la pesca comercial las especies objeto en su mayoría son potamódromas (migradoras en las aguas dulces) y la estacionalidad hidrológica afecta la efectividad de los métodos de pesca, el esfuerzo de pesca se concentra en algunos de éstos sistemas de acuerdo con el nivel del agua de los ríos: durante las aguas altas se pesca en los sistemas acuáticos dentro del plano inundable, durante las aguas bajas se pesca en los ríos y durante las transiciones (a aguas altas o a aguas bajas) se pesca en los caños de conexión (Barletta et al. 2010, Barletta et al. 2016). Algunas especies habitantes de lagos profundos africanos (*Coptodon rendalli*, *Oreochromis* spp) han sido introducidas en embalses neotropicales y se han convertido en un recurso importante debido a que estas especies presentan estrategias reproductivas que son favorecidas por las condiciones de estos ambientes (Agostinho et al. 2007; López et al. 2014).

Métodos de pesca. Los métodos de pesca son diversos debido a que son específicos a la especie, a la talla y, en algunos casos, al tipo de ecosistema acuático en interacción con el nivel del agua. Las redes estacionarias (trasmallos, redes agalleras), las redes de arrastre (chinchorros) y las atarrayas (redes de caída) son los aparejos más frecuentes (Welcomme 1987, Barletta et al. 2016, Valderrama et al. 2020). En la pesca de subsistencia se conocen aparejos artesanales como trampas (encierros) y los anzuelos (solos o en serie -palangres-, métodos que requieren de experticia y conocimiento de la biología del pez a capturar por parte del pescador ya que usan cebo (carnada) y se ubican en lugares específicos donde el pescador

conoce es el microhabitat de la especie. En la pesca deportiva es recurrente el uso de anzuelos y de cañas de pescar con diversos tipos de anzuelos con carnadas artificiales (rapalas, moscas, etc) o naturales (semillas, invertebrados, otros peces) que buscan selectivamente a cada especie.

Desembarcos. El estudio sistemático de los recursos pesqueros y de la dinámica de su captura, involucra conocer las especies capturadas, tamaños de los peces, ecosistemas donde se hace la captura, dinámica de las poblaciones aprovechadas y temporalidad en la extracción. También se incluyen otras características asociadas con los insumos requeridos para la pesca (aparejos, tipo de embarcaciones y método de propulsión) (Kapetsky, 1977). Con base en esa información, se realizan estimaciones de la producción pesquera relativizando la captura a un esfuerzo de pesca ó a un área de la cuenca. Diferentes características de la faena de pesca que pueden servir para describir el esfuerzo, entre ellas, el número de personas pescando, la duración en horas de la faena de pesca, el combustible consumido ó el área de las mallas expuestas por unidad de tiempo. El seguimiento a estas variables que describen la actividad pesquera permitirá a la autoridad ambiental y a la pesquera en cada país, (o en el caso de especies migratorias a varios países), conocer el estado de las poblaciones explotadas y regular su aprovechamiento en los diferentes ecosistemas.

Los desembarcos en los ecosistemas acuáticos tropicales de Suramérica, con excepción de los embalses, está asociada con el tamaño de la cuenca y el área del plano inundable (Welcomme 1987). Basado en las estadísticas de la FAO (FishStat) para el año 2016, Funge-Smith (2018) estima que los desembarcos reportados en algunas cuencas suramericanas se encuentran entre las 5.000 y las 400 mil toneladas; la mayor cantidad reportada en la cuenca del río Amazonas. Los desembarcos a su vez cambian a lo largo del año dado que la captura está fuertemente influenciada por la estacionalidad hidrológica debido a la eficiencia de los métodos de pesca y a la migración de los peces (Barletta et al 2016). Especies africanas (*Coptodon rendalli*, *Oreochromis* spp) que han sido introducidas en embalses neotropicales se han convertido en un recurso importante y dado que estos ambientes no presentan estacionalidad asociada con la temporada de lluvias, la oferta de peces es constante (López et al, 2014, Jiménez-Segura et al. 2014)

Ecología de la pesca. La disponibilidad del recurso pesquero depende tanto de la explotación como de la oferta en el ecosistema. La oferta de peces en los ecosistemas acuáticos tropicales en Suramérica depende de factores como el área de la cuenca y de su plano de inundación, así como de la distribución de la precipitación, las condiciones estructurales del hábitat y la productividad biológica

del sistema (Welcomme, 1987). Ciclos climáticos globales como el ENSO (El Niño/La Niña) generan cambios intra e interanuales en la distribución de las lluvias y en consecuencia, en el área inundada; con ello, fluctuaciones en los desembarcos de los pescadores que dependen particularmente de las poblaciones de especies migratorias para las que, la extensión del área inundada influye en la sobrevivencia de la progenie (Barletta et. al., 2016).

Amenazas a la sostenibilidad. Los peces dulceacuícolas son los más diversos a nivel global y, dado que los humanos habitamos principalmente dentro de los continentes, son diversos los conflictos que los peces y el recurso pesquero enfrenta en unos ecosistemas dulceacuícolas constantemente modificados y amenazados en su conservación. En los ríos de la zona tropical de América del Sur, se identifican perturbaciones asociadas con la modificación del hábitat, la contaminación del agua, la introducción de especies exóticas y la presión de uso (pesca). Los cambios en las condiciones del hábitat se consideran los más importantes en términos del impacto negativo que tienen sobre la renovación de las poblaciones de peces ya que afectan los procesos asociados con la reproducción y el desarrollo inicial de los peces. Estos cambios en el hábitat se asocian con la pérdida del área inundable por desecación de lagos y aislamiento con diques laterales a los cauces de ríos, la reducción en el caudal debido a la captación de agua para la actividad agropecuaria, la colmatación de cauces y lagos por incremento de sedimento producto de la deforestación, y la eliminación de la conectividad y del pulso natural de caudal por la formación de embalses y la generación de energía eléctrica y, la adecuación de cauces para la navegabilidad (Barletta et al. 2010, 2016, Angarita et al. 2018, 2020). Estos cambios en el hábitat afectan procesos biológicos fundamentales para la renovación de las poblaciones, tales como el acceso a zonas de desove, cambio en las señales asociadas con el desove, la deriva longitudinal y lateral de los embriones y, su desarrollo inicial en las áreas inundables que son los lugares de crianza (Angarita et al. 2020). Según el más reciente reporte de The Living Planet Index (LPI) for migratory freshwater fish (Deinet, et al., 2020), las poblaciones de las especies migratorias de agua dulce en el neotrópico han disminuido en 84%. Se han identificado importantes reducciones en las poblaciones de peces en grandes cuencas suramericanas como la del Amazonas (Alonso, 1998; Petrere et al., 2004), Paraná (Welcomme, 1992), Orinoco (Castelo, 2001; Ramírez-Gil y Ajiaco, 2002) y Magdalena (Mojica, 2002, Valderrama et al. 2020). (http://www.fao.org/fishery/countrysector/FI-CP_CR/es).

Estas reducciones involucran una disminución tanto en número de individuos, como en tamaño medio de los adultos (Comité de Pesca de la FAO www.fao.org/fi, International Intergubernamental de Asesoramiento y Comercialización

www.infopesca.org y Organización Latinoamericana de Desarrollo Pesquero (OLDEPESCA, www.oldepesca.org). Los peces diádromos también declinan en frecuencia y abundancia, presentan cambios en la estructura de edad o tamaño (McDowall y Taylor, 2000). Por otro lado, ha cambiado la composición de las especies. por ejemplo, las pesquerías en la cuenca del río Magdalena (Colombia) se basaban en especies piscívoros como *Pseudopimelodus magdaleniatum* y *Megalops atlanticus* (Galvis y Mojica, 2007). Después de la reducción en la población de estas dos especies, las pesquerías se han centrado en especies detritívoras como *Prochilodus magdalenae* (Valderrama et al. 2020).

La pesca en el estuario

En la actualidad, la mayor parte de las zonas costeras y particularmente los ecosistemas deltaicos, manglares y estuarios, sufren los impactos negativos de una cada vez mayor intervención antrópica derivada de la contaminación ambiental, deforestación, erosión costera, desbalance de sedimentos, entre otros, que se manifiestan localmente. A pesar de esto, tradicionalmente la pesca en estas zonas ha sido rica y abundante debido a la entrada de nutrientes que transportan los ríos y que al mezclarse con el mar, generan zonas de alta productividad biológica para especies residentes y migratorias. Así, es bien conocido que existe una correlación positiva entre la cantidad de costas bordeadas por mangles y la producción pesquera (D’Croz y Kwiecinski, 1980). Dicha productividad, es entendida como el número de individuos en un área específica que son objeto de pesca de captura o cultivo. en este caso, principalmente peces, moluscos (i.e. caracoles, ostras, mejillones, almejas, piangua, chipi chipi) y crustáceos (i.e. camarones, jaibas, cangrejos).

Entre el 50 y el 70% de los peces que son capturados artesanal o industrialmente en las zonas costeras del mundo tienen una relación estrecha con los estuarios, especialmente porque han pasado alguna etapa de su vida en las aguas salobres (Díaz, 2007). Los cambios bruscos de salinidad y la cuña salina, limitan la biodiversidad de especies en estas áreas. Las descargas frecuentes de sedimentos, reduce la profundidad, lo que en el caso de estuarios de poca extensión, favorece el desarrollo de la pesca artesanal o el uso de embarcaciones de bajo calado y autonomía.

Por el contrario, la pesca comercial es realizada en estuarios mayores y complejos como el del río Amazonas (con extensión de 340km) en donde aprovechando la productividad en la zona (la cual incluso puede ser similar a la producción marina de la costa del Perú), se ha desarrollado una pesquería con más de 7.500 barcos que capturan camarones como *Farfantepenaeus subtilis*, *F.*

brasiliensis, *Xiphopenaeus kroyeri*, *Litopenaeus schmitti*, peces como los corvinos de agua dulce (*Plagioscion*), *Brachyplatystoma vaillantii* y otros bagres de la familia Ariidae, entre tanto, la pesquería en el manglar se dirige a la captura de cangrejo *Ucides cordatus*, el molusco *Neoteredo reynei* y bivalvos del género *Mytella* (www.aguasamazonicas.org).

Para el caso particular de los estuarios del Caribe colombiano, entre las principales especies de peces capturadas artesanalmente figuran, el chivo cabezón (*Ariopsis canteri*), el chivo mapalé (*Cathorops mapale*), róbalo (*Centropomus undecimalis*), lebranche (*Mugil liza*), sábalo (*Megalops atlanticus*), macabí (*Albula* sp) y tilapias (*Oreochromis* sp), y mariscos como la ostra del mangle (*Crassostrea rhizophorae*), las almejas (*Polymesoda arctata* y *Trachycardium isocardia*), el chipi chipi (*Donax denticulatus*), el caracol (*Strombus gigas*), las jaibas (*Callinectes* sp) y el cangrejo azul (*Cardisoma guanhumi*) (Díaz, 2007; Velasco y Barros, 2008; Zapata et al. 2015), a su vez, en la costa del Pacífico, son abundantes representantes de la familia Ariidae (*Sciades seemanni*), pargos (*Lutjanus* sp), róbalo (*Centropomus armatus*), meros (*Epinephelus quinquefasciatus*), aguja (*Strongylura scapularis*), sierra (*Scomberomorus sierra*), palometa (*Diapterus peruvianus*), rascapalo (*Oligoplites altus*), rayas de las familias Rhinobatidae y Dasyatidae, tiburones de las familias Triakidae y Carcharhinidae y, moluscos como el chipi chipi (*Donax assimilis*), la piangua (*Anadara tuberculosa*), almejas (*Chione subrugosa*, *Macrocallista aurantiaca* y *Protothaca asperrima*), mejillones (*Mytella guyanensis*) y camarón (*Litopenaeus occidentalis*) (Díaz, 2007; Velasco y Barros, 2008; Navia y Mejía-Falla, 2011; Castellanos-Galindo et al. 2015; Zapata et al. 20015; Aguilar, 2019).

Estudios realizados en estuarios de Panamá y México, dan cuenta de pesquerías cuyo objetivo son los camarones *Penaeus occidentalis*, *P. stylirostris*, *P. vannamei* y peces como las lisas (*Mugil curema* y *Agonostomus monticola*), la mojarra (*Eucinostomus californiensis*), róbalo (*Centropomus armatus*, *C. nigrescens*, *C. robalito* y *C. unionensis*), pargos, (*Lutjanus novemfasciatus*, *Lutjanus aratus* y *L. argentiventris*), corvina (*Micropogon altipinnis*), la anchoveta (*Anchoa panamensis*), Eleotridae como *Dormitator latifrons* (Dcroz y Kwiecinski, 1980; Sandoval-Huerta et al., 2014; Vergara, 2014) e incluso de poliquetos onúfidos como *Americonuphis reesei* (Rojas y Vargas, 2008). En los manglares y estuarios de las costas ecuatorianas, resulta importante la pesquería artesanal de concha prieta, *Anadara tuberculosa* y *Anadara similis* (Mora et al., 2009), también la captura de representantes de las familias Ariidae, Sciaenidae y Mugilidae (Castro, 2017) y macarela, *Scomber japonicus* (Gilbert-Jaramillo y Villegas-Tigrero, 2016).

Pesca de especies ornamentales

La gran mayoría de los peces ornamentales que se capturan comercialmente son continentales, cerca de 4.000 especies o entre el 90 y 96 % en número (Panné y Luchini, 2008). Si bien algunas especies se pueden obtener mediante reproducción en cautiverio, generalmente son extraídos del medio natural (ríos, lagos, lagunas, zonas de inundación, estuarios). Especialmente en las cuencas del Amazonas y Orinoco. El marco legal para su extracción y comercio, varía entre países. Frecuentemente este tipo de organismos son objeto de extracción descontrolada en la cuenca abastecedora y sujetos a tráfico y comercio ilegal. La situación se agrava en la medida que se desconoce la dinámica poblacional y extractiva pesquera de las especies. Países como Colombia, Perú, Brasil, Venezuela e islas del Caribe como Haití, Cuba y Trinidad y Tobago son proveedores de diferentes mercados internacionales, en especial el asiático, América del Norte y la Unión Europea (Biocomercio Sostenible, 2002; Zafra-Trelles y Vela-Alva, 2015). Cada año se extraen en Sudamérica más de 100 millones de organismos acuáticos considerados como de ornamento, pertenecientes a 400 especies de agua dulce.

Dentro de las especies aprovechadas como ornamento, se encuentra la mayor diversidad de especies de pequeño porte de los órdenes Characiformes (pe. *Paracheirodon axelrodi*), Tetraodontiformes (*Colomesus psittacus*), Cichliformes (pe. *Astronotus ocellatus*, *Cichlasoma* spp.), Siluriformes (*Farlowella* spp., *Cochliodon* spp.,), Rajiformes (*Potamotrygon* spp.) y Osteoglossiformes (*Osteglossum* spp.).

En Colombia, la explotación de peces ornamentales está centrado principalmente en los ríos de aguas negras de las regiones de la Orinoquia y Amazonia, lo que ha generado desequilibrios en las poblaciones naturales y ha repercutido deteriorando los ecosistemas hídricos y su biodiversidad (Galvis-Vergara et al., 2007; Mancera-Rodríguez y Álvarez-Leon, 2008; Blanco Castañeda, 1992; Blanco Castañeda, 2002). En el país, para principios del milenio, más del 70% de las exportaciones estuvieron representadas por el cardenal, *Paracheirodon axelrodi*, las corredoras *Corydoras* sp. (22 especies), y las cuchas (32 especies diferentes), el otocinco *Otocinclus* sp, el tetra neón *Paracheirodon innesi*, el tetra brillante *Hemigrammus arstrongi*, y el tetra rodostomo *Hemigrammus rhodostomus* (Sanabria 2004, 2005; Incoder et al, 2006). En el comercio de peces de ornato, las altas mortalidades postcaptura pueden superar el 50%, esto se suma al hecho de que algunas especies se comercian con más de un nombre lo cual puede afectar los registros estadísticos e impedir una evaluación confiable cuando se realizan estudios de pesquerías,

y que la ausencia de información para cada especie impide emitir un concepto sustentado sobre la presión que se ejerce sobre los peces inmaduros y sobre los ecosistemas (Mancera-Rodríguez y Álvarez-León, 2008).

De otro lado, en el Perú, casi el 85% de las especies de peces de agua dulce se distribuyen en la Amazonía, de donde provienen 420 que son utilizadas como ornamentales; las especies más explotadas son *Otocinclus affinis*, *Osteoglossum bicirrhosum* y *Corydoras julii* y las familias más representativas en las exportaciones son Loricariidae (Siluriformes) y Osteoglossidae (Ortiz y Iannacone, 2008, Panné et al. 2004). Vale la pena mencionar que recientemente en el Perú, los ingresos producto de la comercialización de peces ornamentales ha llevado a que muchas personas que se dedicaban a la tala de árboles, ahora lo hagan a la extracción de peces ornamentales de agua dulce bajo el lema “compre un pez y salve la Amazonía” (Ortiz y Iannacone, 2020). La falta de regulación y control estatal de estos procesos de extracción, llevan al manejo insostenible del recurso. En Venezuela, las principales especies capturadas en el medio natural pertenecen a los grupos de Silúridos y Cíclidos (Panné y Luchini, 2008). Para el caso de Brasil, la especie *Paracheirodon axelrodi* es la más comercializada, representando un promedio del 65,5 % del volumen exportado y el 31 % en valor. Brasil se constituye en el principal comercializador y exporta cerca de 20 millones de peces ornamentales anualmente, principalmente extraídos de la cuenca del río Negro en el estado de Amazonas.

Acuicultura

Principios generales del cultivo de especies acuáticas.

El aprovechamiento de las aguas para el cultivo de peces y otros organismos acuáticos como fuente de alimento (acuicultura) es una práctica milenaria. Registros arqueológicos del año 2504 y 475 a.c, señalan que la actividad ya se realizaba en el continente asiático con el confinamiento de ejemplares de carpa. Otras referencias reportan su existencia desde hace 3.500 años en Mesopotamia (Salazar-Ariza, 2019). En el neotrópico, importantes estudios pioneros fueron publicados por Wedler (1989), quien es su obra: *Introducción a la acuicultura con énfasis en los Neotrópicos*, sentó las bases para el manejo de cultivo de numerosas especies adaptadas a condiciones tropicales. A partir de los 50 años, los avances científicos en disciplinas como la biotecnología y la genética han permitido mejorar las técnicas de reproducción y actualmente es una práctica en auge debido a la disminución del recurso pesquero.

La acuicultura tiene por objetivo el cultivo de organismos acuáticos desde su cría hasta su cosecha y posterior venta, esto, mediante técnicas dirigidas a fomentar la producción por encima de las capacidades naturales del medio. Dentro de las más comunes encontramos, el cultivo de peces (piscicultura), de crustáceos, moluscos y plantas acuáticas, siendo incluso en algunos casos, mayor la especificidad de cultivo según el grupo de interés, por ejemplo, truchicultura (trucha), tilapicultura (tilapia), carpicultura (carpas), camaronicultura (camarones), ostricultura (ostras), entre otras.

A nivel mundial se cultivan cerca de 600 especies acuáticas, lo que ha convertido a la acuicultura en la principal fuente de pescado disponible para el consumo humano, con un incremento en la producción de 4% en el año 1950 a 52% en 2018 (Cai y Zhou, 2019; FAO, 2020). Así, en un mundo con una población cercana a los 10.000 millones de personas y en el cual también, el 11% de la población presenta desnutrición (FAO et al. 2019), el cultivo de especies acuáticas resulta ser una excelente estrategia de producción de alimentos sanos y sostenibles, siempre y cuando dicha producción esté alineada con el Código de Conducta para la Pesca Responsable, definido como “el conjunto de principios y normas internacionales de comportamiento para el sector pesquero y de la acuicultura” (FAO, 1995). Según el Informe del Estado Mundial de la Pesca y la Acuicultura (FAO, 2020), la actividad genera 20,53 millones de empleos en todo el mundo y para el año 2018 tuvo una producción de 82,1 millones/ton por valor de 250.100 millones de USD. El mismo informe señala que particularmente la acuicultura continental produjo la mayor parte del total mundial (51,3 millones/ton ~ 62,5%). En América latina y el Caribe, la producción de pescado cultivado pasó de 283.8 miles de toneladas en 1995 a 1.873,6 en 2018, lo que representa un aumento significativo y demuestra el potencial acuícola que tiene la región.

En la actualidad, las tecnologías de producción acuícola son innovadoras y la diversificación y las Buenas Prácticas Acuícolas (BPA) se han convertido en estrategias que permiten fomentar el rendimiento y producción de proteína de diversas fuentes, mejorar las cadenas de valor, hacer un uso eficiente del agua y disponer de alimentos variados, en ese sentido, en los últimos años ha cobrado fuerza la acuaponía (producción mixta de alimentos que conjuga técnicas de hidroponía y acuicultura), tecnología Biofloc (uso de la actividad microbiana en la recirculación de nutrientes, limpieza del agua y oferta de alimento), cultivos integrales (uso de desechos orgánicos de un animal para ser invertidos en el crecimiento productivo de otro), policultivos (producción de dos o más especies en un mismo cuerpo de agua reduciendo la competencia por recursos) y la acuariofila (afición a la producción acuática en acuarios). De igual manera,

los subproductos de la acuicultura también han sido objeto de oportunidades diversas, de ahí que en el mercado actual se oferten salchichas, hamburguesas, gelatinas, salsas, snacks, harina y aceite de pescado, detergentes, productos farmacéuticos y cosméticos, también quitosano y aceite omega-3, entre otros (Mohanty et al., 2018).

Así las cosas, alcanzar los niveles óptimos en la producción acuícola depende de dos factores claves, en primer lugar, de que el acuicultor brinde los cuidados y las condiciones adecuadas *in situ* para que el organismo de cultivo llegue a su pico de producción en un tiempo estimado y, en segundo lugar, de que tal organismo se adapte favorablemente al entorno; dichas consideraciones incluyen, calidad y cantidad de agua, nutrición y alimentación, prevención y control de enfermedades, infraestructura, localización y, seguimiento y control. La atención pertinente repercute en las márgenes de ganancia esperadas por el acuicultor. Cabe resaltar que a pesar de existir “paquetes tecnológicos” para la reproducción de numerosas especies, las condiciones del entorno en cada localidad de cultivo son cambiantes debido a la variabilidad e interacción de factores intrínsecos de cada región (i.e. hidrología, geomorfología, edafología, intervención antrópica, etc. Por tanto, los tiempos esperados para la cosecha en muchos casos no son los obtenidos al final del ciclo de producción, por ejemplo, *Oreochromis* sp (Tilapia) en condiciones óptimas de calidad de agua y manejo, puede alcanzar un peso entre 280 y 320 gr en un periodo de 20 semanas, sin embargo, bajo condiciones adversas, puede llegar a duplicarse el tiempo.

Las variaciones en la densidad de siembra de un cultivo (número de organismos por unidad de área) permiten categorizar la tecnología de producción en términos de rendimiento, a saber: extensiva, semi-intensiva, intensiva y superintensiva, las cuales aumentan progresivamente su control, inversión y manejo, desde un nivel básico hasta sistemas complejos y especializados. Es así como los cultivos extensivos se caracterizan por hacer uso de la oferta natural de alimento provista por el medio, bajas densidades de siembra, poca inversión en infraestructura, cultivo a cielo abierto, bajos rendimientos, nula manipulación de ejemplares, limitado control y seguimiento, escasa atención a patologías, limitada capacidad operativa y logística y, bajas ganancias. Entre tanto, los sistemas semi-intensivos responden al incremento parcial en la atención a las condiciones antes mencionadas a fin de alcanzar mayores rendimientos y ganancias, mientras que el uso de sistemas intensivos incrementan su atención en dichos ítems y los super-intensivos son regularmente desarrollados en laboratorios mediante ciclos cerrados que permiten un manejo y control detallado de cada una de las etapas del ciclo de producción (siembra, levante, engorde y cosecha).

Variables fisicoquímicas de interés en la acuicultura

La mayoría de las especies de cultivo del neotrópico no son migratorias y por lo tanto pueden madurar sus gónadas en cautiverio y completar todo su proceso reproductivo si se les brinda condiciones ambientales artificiales similares a las condiciones naturales (Collazos-Lasso y Arias-Castellanos, 2009); en este sentido, la calidad del agua, su seguimiento y la interpretación de resultados, son aspectos muy importantes a tener en cuenta, ya que permiten alcanzar los objetivos de la producción o en su defecto, tomar los correctivos necesarios para dar solución a un problema en particular (una mala calidad del agua produce regularmente alteraciones en el comportamiento de los animales, retrasos en los ciclos productivos, aparición de enfermedades y mortalidades). Son numerosas las variables del agua que inciden en los ciclos productivos de los organismos de cultivo, sin embargo, el grado de incidencia varía según los requerimientos de cada especie, de manera que antes de iniciar cualquier cultivo se debe conocer las características de la fuente de agua (Colt y Tomaso, 2001) y el rango de temperatura en el que el organismo expresa mejor su rendimiento. Algunas de las variables más importantes y sus efectos en la producción son:

Temperatura (°C): afecta los procesos biológicos como crecimiento y respiración de los organismos, los cuales comúnmente se duplican por cada 10°C que ésta aumenta, así, el requerimiento de oxígeno disuelto es más crítico en temperaturas cálidas que frías (Haws y Boyd, 2001). La variación de la temperatura en el agua provoca cambios en la disponibilidad del oxígeno disuelto (el punto de saturación desciende cuando la temperatura aumenta) y una estratificación termal entre el epilimnio y el hipolimnio, lo que deriva en el aumento de los niveles de estrés de los animales y en la subutilización de áreas productivas de los estanques de cultivo. Prácticas de sombrero con plantas o techos ayudan a controlar cambios bruscos. La ventaja de la temperatura en el neotrópico es que sufre pocos cambios a lo largo del año, por lo que se convierte en una variable de fácil control. Así, deben conocerse las exigencias de los organismos poiquiloterms, homoterms, estenoterms y euriterms, siendo los poiquiloterms los mejores adaptados para acuicultura.

Oxígeno disuelto (O_2): es considerada en conjunto con la temperatura, el pH y los derivados del nitrógeno, una de las variables de mayor interés para el acuicultor. Es producido por las plantas acuáticas durante el día mediante la fotosíntesis y promovido por la acción del viento y movimiento de las aguas. Debe procurarse que su distribución sea homogénea y permanente en el cultivo a fin de reducir la aparición de puntos “muertos” (zonas con baja disponibilidad

de O₂) que puedan promover la aparición de enfermedades. Su disponibilidad en el agua disminuye con la profundidad y la ausencia de luz solar, por lo que esta situación debe ser contrarrestada con el uso de aireadores mecánicos, oxigenadores u otro elemento; también conviene, según el caso, hacer recambios de agua en la noche, particularmente entre las 3 y 5am, periodo de mayor vulnerabilidad para los animales.

Se ha evidenciado que bajos niveles de O₂ durante cortos periodos de tiempo (<2horas), puede llegar a causar mortalidades en producciones de trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) y en consecuencia, la pérdida de la cosecha. Siendo valores menores a 2mg/L letales, mientras que concentraciones entre 2 y 5mg/L, predice un periodo de subletalidad en el que los animales reducen sus procesos metabólicos presentando bajas tasas de crecimiento y conversión alimenticia, pérdida del apetito y aumentando la vulnerabilidad a enfermedades. 5 a 7mg/L son las condiciones óptimas para producción mientras que valores superiores llevan a la sobresaturación de oxígeno y a pesar de que usualmente no son letales, si pueden llegar a ser causa de retrasos en el crecimiento de los animales. Las exigencias de oxígeno varían según la especie de cultivo.

Conviene agregar que el abonamiento de los estanques trae, por un lado, una sobresaturación de oxígeno al producirse mayor fotosíntesis; pero al mismo tiempo, el exceso de biomasa no removida a tiempo, se convierte en un factor negativo por el gasto de oxígeno en la descomposición de la materia orgánica. Tanto el déficit como el exceso es inconveniente para las especies. Factores como la densidad y el aumento de biomasa también afectan la concentración del oxígeno en el agua. Los peces en promedio respiran diariamente 15 mg de oxígeno por gramo corporal (Wedler, 1998).

Una saturación de oxígeno menor del 20% suele ser peligrosa para la mayoría de las especies (peces en la superficie del agua significa alerta de escasez de oxígeno); menor del 50% es desfavorable, pero algunas especies pueden tolerarlo; entre el 50% y el 80% suele ser aceptable para la mayoría; entre el 80% y 100% se presentan condiciones óptimas para todos los organismos; mayor del 100% frecuentemente es aceptable por corto tiempo (puede presentarse la enfermedad de burbuja) y, mayor de 300% es letal para la mayoría de los peces (Wedler, 1998).

Potencial de Hidrógeno (pH): expresa el grado de acidez o basicidad del medio. La mayoría de las aguas continentales presentan valores de pH entre 6 y 10, consideradas fértiles para propósitos de acuicultura. La fluctuación diaria de esta variable, es el resultado de los cambios en la fotosíntesis del fitoplancton y otras plantas acuáticas (Haws y Boyd, 2001). Así pues, durante el día, el pH

del agua aumenta mientras que el dióxido de carbono (CO_2) es consumido por el fitoplancton; en la noche, el pH disminuye con la acumulación de CO_2 que es expulsado por los organismos acuáticos mediante el proceso de respiración, a excepción del fitoplancton. pH bajos, <6 , inciden negativamente en la reproducción, crecimiento y sobrevivencia de los animales, al igual que valores superiores a 9. Cabe mencionar que, en algunos casos, la acidez en un estanque no necesariamente es resultado del estado del agua sino de la composición del suelo, más aún cuando éste contiene arcilla, elemento que a su vez puede contener sulfatos que se convierten en ácido sulfúrico y provoca el descenso del pH. Con el fin de mantener el pH más o menos constante, los acuicultores deben utilizar cal que se agrega al fondo del estanque luego de su secado y desinfección, esto a fin de mantener un nivel alto de bicarbonato y obtener una acción buffer en el agua. Si el pH permanece muy alto, debe agregarse un ácido débil o cualquier sustancia que libere H^+ en el agua.

Dióxido de carbono (CO_2): es un gas difícil de manejar ya que al ponerse en contacto con el agua forma ácido carbónico, el cual, a su vez al disociarse, forma bicarbonatos y carbonatos que, de acuerdo con la actividad respiratoria o fotosintética, causa cambios bruscos de pH en el ciclo día-noche. Agregar cal puede ayudar a estabilizar el pH y proporcionar un aumento extra de CO_2 para la fotosíntesis. Los valores entre 5 y 10 mg/l son óptimos para los peces, pero valores superiores a los 40 mg/l, se tornan peligrosos para la vida en el agua. Los organismos de poco movimiento, aguantan mejor altas concentraciones de CO_2 que los más activos. Una mayor actividad acelera el metabolismo y, por lo tanto, un mayor consumo de oxígeno. En términos generales, un pez al consumir 32 g de O_2 produce 44 g de CO_2 (Wedler, 1998), otros autores sugieren que por ejemplo la trucha arco iris tolera concentraciones entre 20 y 24 mg/L (Good et al, 2010) y peces de aguas cálidas toleran niveles mayores, pero por encima de 60mg/L pueden presentar un estado de narcosis y morir (Boyd y Tucker, 2014).

Compuestos nitrogenados (amoníaco, amonio, nitritos y nitratos): los peces son amonotélicos, es decir, transportan a través de la sangre los desechos nitrogenados en forma de amonio (NH_4) y lo eliminan mediante las branquias y orina en forma de amoníaco (NH_3), lo que contribuye a la carga tóxica en el agua (Gonzales-Mantilla, 2019); dicha carga de desecho se reduce mediante la nitrificación de las bacterias quienes transforman los elementos en nitritos (NO_2) y finalmente en nitratos (NO_3). Así, lo ideal es evitar la presencia de NH_3 , el cual aumenta con la alcalinidad teniendo como efecto la intoxicación de los peces; también hay una correlación con la temperatura. Valores mayores a 1,0 ppm son letales para los peces y, registros de 0,5 ppm son causantes de enfermedades y estrés (Svobodová

et al, 2017; Boyd, 2017). En cuanto a la toxicidad de NO_2 , ésta es muy variable y depende de cada especie, no obstante, carácidos como *Piaractus brachypomus* (cachama blanca) suelen ser más resistentes que los salmónidos (trucha arco iris) y los silúridos (Ochoa et al, 2002). *Oreochromis* sp estaría en posiciones intermedias (Gonzales-Mantilla, 2019). Los efectos tóxicos de NO_2 en el pez, se evidencian en la aparición de metahemoglobinemia (oxidación del hierro de la sangre), lo que disminuye el transporte de oxígeno en la sangre y además tornándola de color oscuro (Boyd, 2017). Para el caso de los peces del estuario, la intoxicación por NO_2 es menos probable que para los de agua dulce, debido a que el ion cloruro compite con el ion nitrito en su transporte a través de las células del cloruro (presente en las branquias), ya que ambos aniones presentan la misma carga negativa (Svobodová et al, 2017). Respecto a la intoxicación por NO_3 , es poco probable en acuicultura debido a que se requieren concentraciones muy altas (>300ppm) (Masser et al, 1999; González-Mantilla, 2019). El exceso de N puede producir la enfermedad de la burbuja de gas o embolia gaseosa (especialmente en alevinos que no reabsorbieron saco vitelino, aunque puede afectar al pez en todas sus etapas).

Salinidad: expresada como el contenido de sales minerales disueltas en el agua, por tanto, se relaciona directamente con la capacidad del agua para conducir la corriente eléctrica (conductividad). Los peces, en función de la salinidad del medio en el que se encuentren, pueden adoptar dos estrategias osmorreguladoras para mantener la homeostasis en su medio interno, así: 1. La regulación hipo-osmótica en los animales adaptados a un ambiente hiper-osmótico (ambientes marinos y salobres), la cual contrarresta la ganancia pasiva de iones y la pérdida osmótica del agua y 2. la regulación hiper-osmótica en los animales adaptados a un ambiente hipo-osmótico (ambiente dulceacuícola), que contrarresta la entrada pasiva de agua y la pérdida de iones hacia el ambiente (Blancas-Arroyo, et al., 2014). Con salinidades altas, el agua retiene menos oxígeno disuelto que con salinidades bajas (Haws y Boyd, 2001).

Especies de cultivo estuarinas deben adaptarse a resistir amplios rangos de variación en la salinidad en condiciones de confinamiento, lo que causa estrés en los animales y puede producir altas mortalidades en sistemas de cultivo no tecnificados; aunque, el adecuado manejo de la salinidad puede ser efectivo para reducir el estrés en peces Teleósteos (Swann y Fitzgerald, 2000; Vázquez et al., 2013). La salinidad cobra especial relevancia en los cultivos en estuarios, en donde las concentraciones de cloruro de sodio (NaCl) y otras sales, varían de acuerdo a las tasas de evaporación del agua, pulsos de precipitación de las lluvias y la velocidad de mezcla de las masas de agua dulce y salada. Ejemplos de especies que toleran cambios en esta variable son el camarón (*Litopenaeus vannamei*) y la tilapia roja

(*Oreochromis* spp), las cuales han sido adaptadas y sus líneas genéticas mejoradas para resistir altas y bajas salinidades. En el caso de la tilapia roja, incluso valores superiores a 40ppm, lo que está por encima del promedio de la salinidad del mar (35ppm). Los alevinos son más sensibles a los cambios bruscos de salinidad que los adultos.

Conductividad: parámetro que representa la cantidad de iones totales disueltos en el agua y que aumenta con la cantidad de sales y la temperatura. Aguas con alta conductividad (o también, salinidad) representan un limitante osmótico para la mayoría de las especies. En el cultivo de animales eurihalinos adaptados agua dulce (i.e. lebranche *Mugil liza*) es aconsejable mantener el nivel de conductividad un poco elevado para mejor desarrollo de los peces, aumentando, por ejemplo, la dureza (Wedler, 1998).

Alcalinidad: representa la cantidad de bicarbonatos y carbonatos presentes en el agua. Una concentración alta de alcalinidad favorece la producción y estabilidad en el estanque. Los peces son también menos vulnerables a las enfermedades. Alcalinidades con valores de alrededor de los 250 mg l^{-1} son las que ofrecen los mejores rendimientos en la producción. Sin embargo, el agua demasiado alcalina puede causar daños en la epidermis y las branquias de los peces. Aguas con alcalinidad entre 0.0 y 0.5 mg/l no son aptas para la acuicultura; entre 5 y 25 mg/l hay peligro de enfermedades y muerte; entre 25 y 100 mg/l se presenta fertilidad mediana y no hay peligro de mortalidad; entre 100 y 250 mg/l hay mucha fertilidad sin problemas de salud y valores superiores a los 250 mg/l proporcionan condiciones óptimas de productividad, si las demás condiciones son adecuadas (Wedler, 1998).

Dureza: está representada básicamente por los iones de calcio (Ca) y magnesio (Mg) presentes en el agua. Durezas con valores superiores a los 180 o 200 mg l^{-1} causan problemas en la epidermis y las branquias de los peces. Cambios fuertes de dureza causan también problemas osmóticos. Los peces ornamentales de selvas tropicales se reproducen en aguas blandas o de baja dureza. Si se quiere aumentar la dureza del agua, sin elevar el pH, debe agregarse CaSO₄ (yeso) que proporciona una dureza estable. Por su lado, durezas bajas indican poca productividad. Si se agrega al cultivo CaO, Ca(OH)₂ y CaCO₃ se aumenta la cantidad de cationes de calcio, elevando la dureza total. La dureza depende en gran parte de la geología de la región.

Aspectos físicos y necesidades de agua

El *tiempo de residencia* del agua en los estanques es un factor sumamente importante, ya que está relacionado con la calidad del agua. Éste se calcula

dividiendo el volumen del estanque por la cantidad de agua que entre por minuto al sistema.

$$\text{Tr} = \frac{V}{C}$$

donde: Tr = tiempo de residencia
 V = volumen del estanque
 C = caudal que ingresa por minuto

A mayor tiempo de residencia, hay mayores posibilidades de acumulación de materia orgánica y, por lo tanto, un deterioro de la calidad del agua. Este factor se torna crítico para especies poco tolerantes; depende, por lo tanto, de la densidad de población, su biomasa, tasa de alimentación, niveles de contaminación y fertilización, temperatura y concentración de oxígeno, entre otros. Cada cultivo debe calcular las necesidades de agua para cada caso. Por otro lado, unas especies requieren “sentir” la *corriente* del agua (reófilos) debido a sus requerimientos de oxígeno (trucha arcoíris: *Oncorhynchus mykiss*), en cambio otras se desarrollan muy bien en aguas más tranquilas (tilapia roja: *Oreochromis spp*). Velocidades altas de corriente hacen que los animales tengan que gastar más energía lo que disminuye la productividad; corrientes de 10 cm/seg son muy lentas; entre 10-25 cm/seg lentas; entre 25-50 cm/seg medianas; entre 50-100 rápidas y mayores de 100 cm/seg muy rápidas. La entrada del agua al estanque debe hacerse en lo posible por gravedad, ya que el bombeo resulta costoso, sobre todo para el pequeño y mediano acuicultor. La evaporación es también otro factor que debe controlarse, para lo cual debe asegurarse una provisión constante de agua que reemplace las pérdidas por esta condición. Debe evitarse la presencia de plantas acuáticas de hojas flotantes, pues éstas incrementan la pérdida de agua por evapotranspiración.

Sólidos Suspendidos Totales (SST) y Turbidez: La turbidez se entiende como la propiedad óptica asociada con la dispersión o interferencia de los rayos luminosos al penetrar en el agua (Gonzales-Mantilla, 2019), suele ser producto de la suspensión y/o resuspensión de partículas, plancton y materia orgánica. Los SDT se refieren al total del material que se encuentra soluble en el agua, caso contrario a los SST, quienes representan el material particulado que se encuentra en suspensión.

La turbidez disminuye la velocidad y la cantidad de luz que penetra en una columna de agua, afectando los procesos de fotosíntesis debido al aumento de partículas no disueltas disponibles y a la fracción de partículas sedimentables. Por tanto, una disminución de la actividad fotosintética en el medio puede generar condiciones de hipoxia letales para la producción. La tolerancia a la turbidez, depende

de cada especie y en algunos casos hace parte de su etología, por ejemplo, la carpa común (*Cyprinus carpio*) frecuentemente revuelve el fondo del estanque causando erosión en el mismo, al igual que la tilapia roja, quien hace “nidos” en el fondo y paredes del estanque como parte de su comportamiento reproductivo. Aguas turbias pueden causar retrasos en la maduración sexual porque la melatonina no recibe señales lumínicas para inducir la producción hormonal (Arboleda-Obregón, 2006).

El control de la entrada de los *sedimentos* a los estanques es a menudo uno de los problemas más serios con que se enfrenta el acuicultor. Los sedimentos causan problemas en las branquias de los peces, ya que además de disminuir la fotosíntesis, afecta negativamente el intercambio de gases y en consecuencia, la función respiratoria, colmatan el estanque y disminuyen el caudal de entrada de agua a la granja. Aguas que provienen de lugares erosionados arrastran muchos sedimentos, especialmente durante fuertes lluvias. Para ello, deben construirse desarenadores que atrapen estos sedimentos antes de su llegada a los tanques de cultivo. Algunos organismos como las ostras, camarones, carpas, cachamas y tilapias toleran bien niveles medios de turbiedad; turbiedades superiores a los 80 mg/l suelen ser malos para la piscicultura. También se recomienda construir compuertas de fondo (monjes) para eliminar periódicamente el exceso de sedimentos y la materia orgánica acumulada. La mayoría de los peces toleran cantidades de sedimentos que no sobrepasan los 80 mg l⁻¹. La trucha es la menos tolerante a los sedimentos, siendo que el ingreso de altas concentraciones por periodos cortos de tiempo, ocasiona la muerte de los animales. Para bajar la turbiedad del agua, se utilizan varios métodos entre ellos el alumbre, pero como éste baja la alcalinidad y el pH, se aconseja simultáneamente agregar cal al medio. El manejo de estas situaciones es delicado y solo se adquiere con la experiencia.

El *color* del agua es a menudo un indicador de su calidad para la acuicultura. Así, por ejemplo, aguas verdes con transparencias de 0,3 a 0,4 m indica que tiene muchas algas y es ideal para la mayoría de los peces, excepto la trucha. La *luz* también influye en la posición y comportamiento de los peces; muchos orientan su lado dorsal hacia la fuente de luz. Se ha comprobado cómo muchos animales acuáticos realizan sus migraciones orientados por la posición del sol y de la luna. Algunos organismos son más activos durante la noche y otros lo son durante el día. Larvas de camarón y muchos peces, por ejemplo, se desarrollan mejor en lugares poco iluminados.

En la acuicultura debe evitarse la formación de *cuerpos de agua anaeróbicos*. A esta situación se llega por exceso de materia orgánica en descomposición que baja el oxígeno del agua, produce H₂S, gas tóxico para la mayoría de los organismos acuáticos. Si en un estanque se forma exceso de H₂S

debe vaciarse, remover los lodos y dejar secar completamente. Bajo condiciones de anoxia también se forma hierro soluble (Fe^{++}), el cual, en concentraciones superiores a $0,1 \text{ mg l}^{-1}$ es muy peligroso para la vida en el agua. El hierro forma hidróxido de hierro que se deposita en las branquias de los peces como una costra gelatinosa, impidiendo el intercambio gaseoso. El hierro se elimina aplicando cloro y filtrando luego el agua. El yodo ayuda a la regulación del metabolismo de los animales; se agrega en cultivos de peces ornamentales para inducir la reproducción. El cobre entra al agua por contaminación principalmente de origen industrial; valores superiores a 0.1 mg/l afectan negativamente a los peces. La demanda bioquímica de oxígeno DBO_5 representa la cantidad de materia orgánica biodegradable en el agua. Valores superiores a los 4.0 mg/l significan un peligro en la acuicultura. Para evitar desoxigenaciones peligrosas en los trópicos, se deben construir estanques poco profundos para que la luz llegue hasta el fondo, favoreciendo de esta manera la fotosíntesis y, por lo tanto, la oxigenación de toda la columna de agua.

La *disponibilidad y cantidad de agua* son elementos de suma atención en un proyecto acuícola, pues tienen una relación directa con la capacidad productiva de la granja, así pues, cuanto más se disponga de ambas, menores son los riesgos que se asuman, para esto es importante estimarlas en época seca y de lluvias a fin de prever su volumen y disponibilidad. Es necesario evaluar *la fuente del agua* que abastecerá la granja (sistemas lóticos o lénticos), esto en diferentes épocas del año y previendo variabilidades climáticas tropicales que puedan poner en riesgo la producción (i. e. ENSO), así como su origen (superficial, subsuperficial o subterráneo) para establecer posibles fuentes de contaminación que puedan incidir en el desarrollo de los animales.

De otro lado es de agregar que en la actualidad se han desarrollado métodos que permiten controlar e incluso aumentar una producción, esto, atendiendo el uso de tecnologías que son de fácil uso y confiables, pero no siempre están al alcance de los pequeños productores, como lo son el uso de Sistemas de Recirculación para Acuicultura (RAS), tecnologías BIOFLOC y tanques con geomembranas o tanques australianos. Otros factores que escapan al alcance del presente documento, pero deben tenerse en cuenta para establecer las necesidades de agua son: cálculo de caudal, cálculo del área de la superficie de un estanque y su volumen, estimaciones de pérdidas por evaporación e infiltración, velocidades de evaporación y densidades de siembra y cosecha. Tal información puede ser consultada en manuales para acuicultura especializados.

Entretanto, en términos de la zona en donde se desarrolla la actividad acuícola, ésta se divide en acuicultura continental, estuarina y marina, condición que responde a la presencia y/o concentración de sales disueltas en el agua. Para el

caso, centraremos la atención en las dos primeras y en algunos de los principales cultivos que ofrece la Limnología como servicio ecosistémico en el Neotrópico.

Acuicultura continental

Referente al cultivo de organismos en aguas dulces al interior de un continente. Algunos de los cultivos más comunes en el neotrópico son el de trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), tilapia (*Oreochromis* spp), carpa común (*Cyprinus carpio*), cachama blanca (*Piaractus brachipomus*), cachama negra (*Colossoma macropomum*), bocachico (*Prochilodus magdalenae*), dorada (*Brycon moorei*), pirarucú (*Arapaima gigas*), arawanas (*Osteoglossum* sp) y bagre rayado (*Pseudoplatystoma fasciatum*). Para el caso, trataremos las dos primeras.

Truchicultura. Considerado como uno de los principales sistemas de producción piscícola de aguas frías (<21°C) en zonas tropicales. Para el 2018 generó 848.1 miles de toneladas (1.6% de la producción mundial) (FAO, 2020). La especie de mayor cultivo es *Oncorhynchus mykiss*, llamada comúnmente trucha arco iris debido a la tonalidad de su cuerpo que va desde gris plateado hasta azul-rosado metalizado que se acentúa en la línea lateral. *O. mykiss* es un pez anádromo de la familia Salmonidae, de fecundación externa y originaria de las costas del Pacífico de América del Norte, cuyos ejemplares presentan altas exigencias en cuanto a la calidad del agua (en especial de O₂, ausencia de turbidez y flujo de agua) y hábitos alimenticios (proteína > 45%). Su carne es de óptima calidad y buen sabor, siendo también los subproductos empleados en la industria marroquinera y los huesos en la producción de aperitivos o “snacks”.

En el trópico, en países como Colombia, Perú, Ecuador, Bolivia, Venezuela y México, el cultivo de trucha arco iris tuvo sus comienzos en la primera mitad del siglo XX, inicialmente a manera de ensayo como una estrategia de repoblamiento de lagos y ríos Andinos, actividad que encontró en estos territorios las condiciones necesarias para su establecimiento hasta la fecha actual. De igual manera, la truchicultura se encuentra ampliamente difundida en Brasil, México, Centroamérica y países del cono sur como Chile, Uruguay y Argentina. Sin embargo y a pesar del éxito económico, el cultivo ha ocasionado impactos ecológicos negativos en los ecosistemas receptores (la magnitud del impacto varía según el sistema de cultivo), situación que sigue siendo objeto de estudio y debates por parte de la comunidad científica al ocasionar el desplazamiento de especies nativas, deterioro de ecosistemas, transmisión de enfermedades y pérdida de biodiversidad nativa (i.e. Cornel y Whoriskey, 1993; Brenner, 1994; Tarapues, 2012; Mancera-Rodríguez y Álvarez- León, 2013; Jojoa et al, 2013; Vásquez et al, 2015).

En Colombia, el cultivo ocupa el cuarto renglón en la economía del sector acuícola (11.36%) (Parrado-Sanabria, 2012), pese a esto, aún existe dependencia de la importación de ovas desde Estados Unidos y Canadá. A partir del año 2002, la producción se ha incrementado en un 41%, lo que se traduce en 2.727 toneladas (Parrado-Sanabria, 2012). En Ecuador, el 90% de la producción es destinada al consumo nacional y el 10% restante se exporta a Colombia, Venezuela y Perú (Mora et al. 2009), siendo que en este último, la cosecha en el 2015 alcanzó un total de 40.946TM (RNIA, 2017). El lago Titicaca representa una de las principales áreas de cultivo en jaulas del país aunque presenta diferentes retos de orden técnico y social por atender (Brenner, 1994). En México, el cultivo de *O. mykiss* es un ejemplo de crecimiento y desarrollo, de las 7.963t de la producción pesquera nacional, la trucha participa con el 48.1%, pasando de 97t producidas en 1983 a 4.698t en 2008 (CONAPESCA, 2011; SAGARPA, 2011).

En la actualidad, la truchicultura latinoamericana se ha diversificado permeando otros renglones económicos como la recreación y la pesca deportiva, lo que ha permitido mejorar las condiciones de vida de pequeños productores. La trucha arco iris se halla actualmente en 15 países de América Central y del Sur, con poblaciones establecidas en nueve de ellos: Bolivia, Brasil, Chile, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Panamá, Perú y Venezuela (Welcomme, 1988). Es importante mencionar que en el contexto Latinoamericano, Chile se destaca como el principal productor de salmónidos de la región. (Figura 22.2)



Figura 22.2. *Oncorhynchus mykiss* (Trucha arcoiris).

Fuente: Foto, Taborda, A. (2019).

La especie es de fácil adaptación al confinamiento y rápido crecimiento, presenta además un claro dimorfismo sexual que se acentúa en la madurez y que en los machos se alcanza entre los 12 a 26 meses de edad y, en las hembras entre los 24 y 38. La reproducción se presenta una vez por año y en algunas excepciones dos, llegándose a obtener entre 1.500 y 2.000 ovas por kilogramo de

peso. El ciclo de producción tarda alrededor de 8 meses siendo las hembras los individuos a cosechar debido a su docilidad y a que presentan mayor ganancia en peso en comparación con los machos. Cantidad y calidad del agua sumado a la programación y calidad del alimento, son los factores más relevantes para alcanzar los óptimos de producción en cultivos que son regularmente llevados a cabo en jaulas, estanques de cemento circulares o rectangulares y en geomembranas.

En cuanto a las condiciones de calidad del agua, la producción se encuentra condicionada a una temperatura para la reproducción (producción de ovas) entre 13 y 15°C, mientras que, para levante y engorde, los valores deberán oscilar entre 16 y 18°C. El pH debe ser cercano a 7 y el O₂ entre 7.5 y 10mg/l. Valores menores pueden producir cambios en el comportamiento de los animales como pérdida del apetito, nado en espiral, coloración corporal anormal, lesiones en la piel, exoftalmia y potencialmente conducir a la muerte de los animales. La especie no tolera altas cargas de sedimentos, razón que lleva a considerar esencial la ubicación de la truchera con el fin de disminuir la posibilidad de que ésta se vea afectada por eventos de remoción en masa, derrumbes, borrascas u otro que puedan transportar material suspendido en altas concentraciones hasta las áreas de producción (en cuencas de alta pendiente afectadas por eventos de altas precipitaciones y borrascas, se han evidenciado pérdidas de hasta el 100% de la producción en menos de 30 minutos debido a las altas cargas de sedimentos en el agua).

Tilapicultura. Reconocido como uno de los principales cultivos comerciales de aguas cálidas tropicales y con una producción mundial en aumento de 5.555,4 miles de toneladas para el 2018 (Tilapia del Nilo, *Oreochromis niloticus*: 4.525,4 miles/ton y *Oreochromis* spp: 1.030,0 miles/ton) (FAO, 2020), la tilapia es uno de los peces de aleta de mayor cultivo en el mundo (10.2% del total general de los peces cultivados) y uno de los más importantes en latinoamérica (Watenabe et al, 1997, 1998). Allí, su cultivo ha ido creciendo, particularmente en Centroamérica se ha expandido hasta llegar a ocupar los primeros lugares en las exportaciones de Costa Rica en donde se produce industrialmente superando incluso los 40kg/m³, caso similar México donde también se ha industrializado, mientras que en Honduras su producción cada vez cobra más relevancia; en el caso de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, la especie se cultiva desde modelos extensivos hasta intensivos, de igual manera en Brasil se han intensificado los trabajos de mejoramiento genético, en especial en *Tilapia nilotica* con sus líneas mejoradas Chitralada, Gift y Supreme, lo que ha convertido al país en la despensa genética de Latinoamérica (Espejo y Espejo, 2019). En Colombia, en la represa de Betania, se emplea también la siembra en jaulas y jaulones con densidades que pueden alcanzar los 100.000 alevinos de 4-10g., Densidades que, como veremos mas adelante, tienen efectos

significativamente negativos en el estado trófico del sistema y la calidad del hábitat para la producción.

La tilapia es un pez tropical originario del continente africano, perteneciente a la familia Cichlidae. A pesar de ser tropical, su cultivo se ha expandido a otras latitudes y diferentes pisos térmicos, también a estuarios e incluso áreas marinas donde tolera con éxito altas concentraciones de salinidad (35-40ppm); tanto en Colombia como en Venezuela se cultiva con satisfacción bajo estas condiciones, siendo que la alta sobrevivencia que puede ser alcanzada (95%), se debe a la reducción de ictiopatologías por la acción preventiva del NaCl en el pez (Espejo y Espejo, 2019).

Su fácil reproducción, tolerancia a condiciones ambientales adversas, hábitos alimenticios omnívoros, rápido crecimiento, alta precocidad, resistencia a enfermedades, prolificidad y adaptación a altas densidades de siembra, son características que hacen del organismo un pez comercial muy competitivo. Su cultivo es diverso, se hace tanto en estanques de tierra o cemento, jaulas, encierros, corrales, jabueyes, tanques de geomembranas y en casi todo lugar en donde se pueda almacenar agua, siendo su comportamiento aceptable en policultivos y bajo tecnología biofloc. Debido a su adaptabilidad al medio, históricamente ha sido considerada un organismo invasor en los ecosistemas a donde es llevado, llegando a desplazar las especies nativas, afectando la cadena trófica local e incluso transformando el ecosistema. En Perú y Venezuela, se sostiene una fuerte polémica sobre tal impacto ecosistémico (Ojasti, 2001, Espejo y Espejo, 2019). En Colombia, *Oreochromis* sp fue declarada como doméstica mediante la Resolución 2287 de 29 de diciembre de 2015 junto con *Oreochromis niloticus* y *Oncorhynchus mykiss*.

En la actualidad, hay gran variedad de especies de tilapia, no obstante, se producen con éxito alrededor de diez especies del género *Oreochromis* en todo el mundo, dentro de las cuales las de mayor aceptación son -dentro de paréntesis léase su característica principal-, *Oreochromis aureus* (gran lomo), *O. niloticus* (ganancia en talla), *O. mossambicus* (tolerancia al agua salada y proliferación) y *O. Urolepis Hornorum* (crecimiento rápido), es de éstas y a partir de su cruce genético, que fue obtenido el tetrahíbrido -funcional reproductivamente-, tilapia roja también llamado en algunas regiones mojarra roja, *Oreochromis* sp; de allí, su alto porcentaje de masa muscular que junto con su excelente textura y color, la hacen una de las preferidas entre los consumidores.

En el cultivo de *Oreochromis* sp se tiene como objetivo la producción de machos mediante reversión sexual, debido a que su crecimiento suele ser tres veces mayor en comparación con la hembra. Las aguas cálidas con un rango de

temperatura entre 25°C y 31°C, confieren al organismo las condiciones adecuadas para su reproducción en la cual incluso pueden alcanzar los 7kg de peso luego de llegar a su madurez sexual (machos:4 a 6 meses y hembras: 3 a 5 meses). La vida útil de los parentales reproductores varía entre 24 y 36 meses, tiempo en el cual el macho fabrica un “nido” de hasta 1m de diámetro y 0.5m de profundidad en el fondo o paredes del estanque en tierra, a fin de fertilizar los huevos que han de ser allí depositados por la hembra (puede llegar a desovar hasta 1600 huevos durante 8-10 veces/año) quien luego cuidará de ellos por 3 a 6 días mediante incubación oral. La experiencia de campo del autor da cuenta de que el tiempo de cultivo en producción regularmente es de 5 a 7 meses en donde el organismo alcanza un peso de 320 a 480gr. No obstante, la crianza de ambos sexos en un mismo cuerpo de agua, puede ocasionar la competencia por alimento y gasto de energía en reproducción, en consecuencia, cultivos con más de 5% de hembras suelen ser inviables llegando a ocasionar trastornos genéticos en la descendencia que llevan a la despigmentación y aparición de manchas oscuras en la piel (Figura 22. 3)

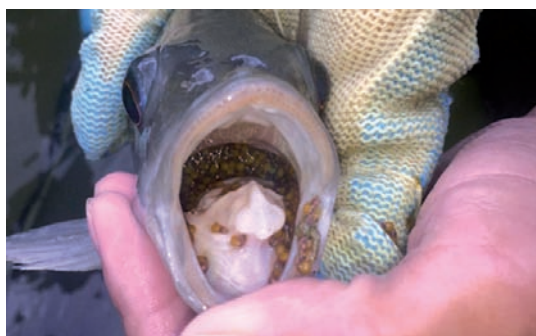


Figura 22.3. Incubación oral de *Oreochromis* sp.

Fuente: Foto, Taborda, A. (2019).

En términos de calidad de agua, el cultivo de *Oreochromis* sp encuentra sus óptimos de producción en pH = 7, O₂ = 5-6.5mg/l, temperatura = 26-28°C, transparencia = 40cm (medida con disco Sechii), amonio = <2mg/l, dureza y alcalinidad= 50-200mg/l, aunque dichos valores deben ser ajustados de acuerdo a la etapa de crecimiento del animal (alevinaje, levante y engorde) y las condiciones ambientales de cada granja de producción.

Acuicultura en estuarios

Concerniente al cultivo de organismos en ecosistemas costeros caracterizados por la presencia de zonas de mezcla de aguas fluviales y marinas. Entre las prácticas de cultivo más comunes se encuentran:

Camaronicultura. Considerado como uno de los cultivos acuícolas más promisorios y una producción global estimada para el 2018 de 6.188,3 ton ~ 66% de la producción de crustáceos (FAO, 2020), el camarón remonta sus orígenes al sureste del continente asiático, en donde inicialmente no tenía ningún valor comercial, no obstante, el desarrollo de tecnología para su producción, sus bondades nutricionales y lo exquisito de su carne, han permitido que a la fecha su cultivo tenga gran éxito en los trópicos y subtropicos, llegándose a convertir en una de las industrias acuícolas más prósperas y en la cual el mejoramiento genético de las líneas parentales, ha jugado un papel fundamental en la sobrevivencia de los animales y en la prevención de enfermedades. Para el 2018, con una producción de 510 mil toneladas, Ecuador fue el principal productor de crustáceos marinos y costeros de la región, seguido de México (157,9 miles/ton), Brasil (62 miles/ton), Honduras (31,5 miles/ton), Perú (29,7 miles/ton) y Nicaragua (29,5 miles/ton) (FAO, 2020).

Litopenaeus vannamei, también conocido como camarón blanco o “patiblanco”, es una especie de la familia Penaeidae, la cual, con una producción en el 2018 de 4.966,2 ton es el crustáceo de mayor cultivo en el mundo (FAO, 2020). En el Neotropico, la especie se siembra en la gran mayoría de países costeros, quienes exportan el producto principalmente a los mercados de los Estados Unidos, la Unión Europea y Japón. *L. vannamei* es un organismo bentónico de hábitos alimenticios variados de acuerdo a la etapa de crecimiento. A pesar de ser un organismo marino, parte de su ciclo de vida lo lleva a cabo en la zona costera, éste consiste en una etapa migratoria de los adultos hacia aguas afuera -offshore-, en donde maduran y depositan los huevos que tras sufrir una metamorfosis larval (nauplio, zoea y mysis) retornarán a aguas costeras protegidas, especialmente estuarios y lagunas en donde las zonas de manglar proveen las condiciones favorables para su alimentación y protección, para finalmente transformarse en postlarvas, juveniles y adultos e iniciar de nuevo el ciclo (Figura 22.4).

En la actualidad y con fines de cultivo comercial, la reproducción de *L. pennaeus* es llevada a cabo en laboratorios en donde a partir del control eficiente de la calidad de agua, filtración y desinfección, son producidas postlarvas saludables para la venta. En las granjas camaroneras se realiza la siembra de las postlarvas en piscinas fertilizadas (el exceso de fertilizantes puede alterar las características de la calidad de agua al causar florecimientos de algas y en consecuencia, disminución de la concentración de oxígeno y potencial muerte de los animales), a fin de promover la producción primaria en las aguas y favorecer así la disponibilidad de alimento, actividad que se complementa con la adición de concentrado balanceado de acuerdo a la etapa de crecimiento de los animales.

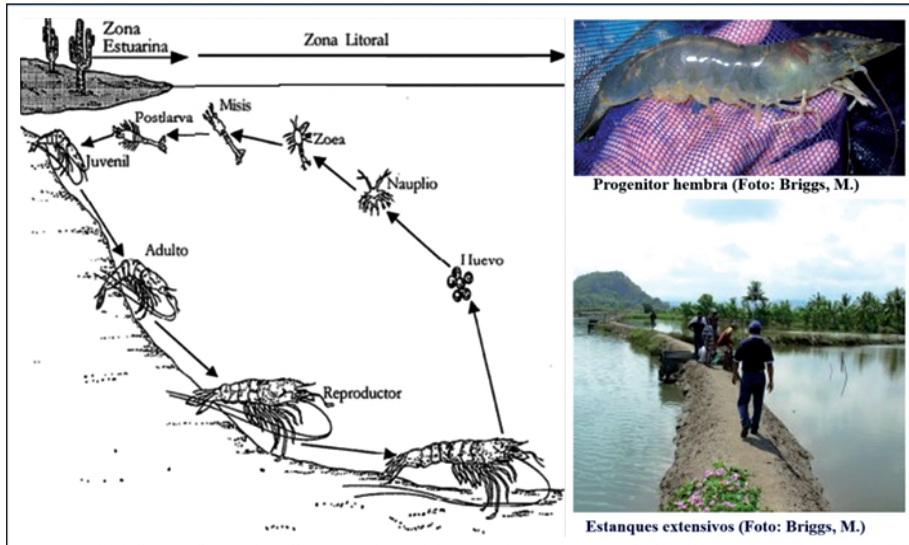


Figura 22.4. Ciclo biológico y reproductivo de *L. vannamei*.

Fuente: modificado de RPI, 1989 y FAO (2009).

A pesar del éxito económico de la industria, la camaronicultura ejerce una fuerte presión sobre los ambientes costeros y particularmente sobre las áreas de manglar, las cuales son transformadas para el establecimiento de las granjas camaroneras con el objeto de aprovechar la alta productividad primaria de estos ecosistemas en la alimentación de los animales. Otros impactos ambientales negativos derivados de una mala planeación son: 1. Salinización del agua dulce, 2. Polución de los cuerpos de agua con nutrientes, materia orgánica y sedimentos, 3. Sobreexplotación de postlarvas silvestres para el cultivo, 4. Introducción de especies exóticas y 5. Uso de drogas tóxicas o bioacumulativas, antibióticos y otros químicos (Haws y Boyd, 2001).

Durante las últimas décadas, la industria ha volcado gran parte de sus esfuerzos al mejoramiento genético de diferentes líneas parentales, con el objeto de: 1. Alcanzar cosechas por debajo de los 3 a 4 meses que tarda el ciclo de producción y en donde el organismo alcanza un peso mínimo de 9gr (peso promedio para el comercio local) hasta superiores a 15gr (mercados internacionales), 2. Fomentar la prevención y el control de enfermedades o agentes infecciosos como el Aparavirus o síndrome del Taura (TSV) y Nimarividae o mancha blanca (WSSV), entre los más comunes y 3. Disminuir la captura de padrotes silvestres en el medio natural.

De su parte, es importante hacer seguimiento a la calidad del agua a fin de generar las condiciones adecuadas para el crecimiento de los animales, mejorar la

producción y disminuir riesgos en la cosecha. En ese sentido, valores estimados más importantes en camaricultura son: pH = 7-8, alcalinidad = 75mg/l, O₂ = 5-15mg/l, salinidad = 5-35ppm, temperatura = 27-29 °C, y amonio (NH₃) <0,1mg/l, nitrato (NO₃⁻) = 0.2-10mg/l, nitrito (NO₂⁻) = <0.20mg/l, dióxido de carbono (CO₂) = 1-10mg/l, alcalinidad (CaCO₃) = >75mg/l, turbidez por plancton = 25-45cm (medido con disco sechii). Es necesario promover la productividad primaria en las piscinas de crecimiento mediante un programa de fertilización adecuado que promueva la oferta natural de fitoplancton y que permita contrarrestar la falta de nitrógeno, fósforo y carbono en el agua. Algunos estudios sugieren que las concentraciones bajas de trazas de hierro pueden limitar la producción de fitoplancton (Haws y Boyd, 2001).

Ostricultura: Relativo al cultivo de ostras u ostiones. La cría de estos moluscos bivalvos (organismos con caparazón conformado por dos valvas ligadas) se suman al de chipi chipi, pianguas, mejillones, ostra perlífera, scallops y almejas, y a las más de 100 especies de ostras cultivadas en todo el mundo. En el neotrópico, diversos estudios dan cuenta del potencial de cultivo de la ostra de mangle, *Crassostrea rhizophorae* y sus ventajas nutricionales (Hernández 1990, Riaño y De La Ossa, 2000; Lodeiros et al. 2005; Lodeiros et al, 2006), por tanto y para efectos del presente documento, centraremos la atención en la cría de esta especie. *C. rhizophorae* se distribuye desde las Antillas, sur del mar Caribe, hasta Brasil (Quayle, 1981; Diaz y Puyana, 1994; Riaño y De La Ossa, 2000). Presenta un rango de tolerancia a la temperatura del agua que oscila entre 26 y 36°C y a la salinidad de 6 a 35 ups, siendo su hábitat natural las raíces de mangle, en especial de la familia *Rizophoraceae*, en donde se fija la larva y se desarrolla el organismo adulto. La especie comúnmente es extraída de las raíces adventicias de los manglares para su comercialización, no obstante, esta práctica resulta dañina para el ecosistema puesto que involucra el corte del sistema radicular. En cuanto a su biología, son animales hermafroditas alternados (un animal que actúa primero como macho, actuará como hembra la próxima vez que se reproduzca. Giráldez et al. 2012) que emplean la fecundación externa para su reproducción, de lo cual nace una larva nadadora en forma de “D” que al encontrar donde fijarse (comúnmente las raíces sumergidas de mangle rojo, *Rhizophora mangle*), inicia su periodo de crecimiento. Son organismos filtradores de materia orgánica y plancton, del que se alimentan. Poco tolerantes a los cambios bruscos de salinidad prolongados (<12ups / 2 a 3 días), lo que les puede causar la muerte. Llegan a alcanzar 120 mm de longitud. Ecológicamente, la especie aprovecha los aportes de materia orgánica provenientes de los cuerpos de agua dulce que alimentan a los estuarios y la misma productividad del manglar, para su establecimiento y alimentación; son igualmente

responsables de una “depuración” del agua y de la incorporación de materiales inertes a la cadena trófica (Riaño y De La Ossa, 2000).

El cultivo de la ostra de mangle tradicionalmente inicia con la captura de la semilla silvestre en la zona inter o submareal del manglar, procedimiento que parte del uso de colectores para su fijación y que se sujetan de una línea madre (las fijaciones pueden alcanzar 4.500 ostras m². Velasco y Barros, 2008). Para su construcción se pueden utilizar sacos de propileno, cartonplast y llantas de caucho debidamente lavadas e higienizadas. También en algunos casos, la semilla es producida en ambientes controlados. Así, luego de alcanzar la madurez sexual a los 3 meses, el organismo es trasvasado a nuevas estructuras llamadas campanas y luego a otras denominadas linternas, en donde termina de crecer y ganar peso, para finalmente y luego de seis meses, ser cosechado al alcanzar por lo menos los 70 mm de talla. Las densidades de siembra varían según el tamaño de las estructuras, no obstante, en promedio se siembran 500 individuos / campana y 1.000 individuos / linterna (cifra estimada para una linterna de 5 pisos).

En el Neotrópico, la ostra de mangle en la mayoría de los casos sigue siendo extraída directamente del medio natural y su cultivo es limitado e insuficientemente tecnificado, a pesar de esto, la actividad en los 90s alcanzó producciones importantes en Méjico en donde se obtuvieron 34.604 toneladas, seguido por Chile con 5.108 y Cuba con 2.400 (FAO, 1993), siendo éste último país, pionero del cultivo en Latinoamérica y el Caribe (Lagos et al. 2007). Datos recientes señalan a Cuba con un rango entre 1.000 y 1.555,60 ton/año, como el país de mayor producción de *C. rhizophorae* en el Caribe (Giráldez et al. 2012; Betanzos-Vega, 2014); otras investigaciones sugieren que la producción ostrícola llegó a superar las 3.000 toneladas anuales de ostra fresca en su concha (Baisre, 2004). Para el caso de Ecuador, la actividad es investigativa y ha sido direccionada a la producción de la ostra del Pacífico (*Crassostrea gigas*), la cual fue introducida desde Chile en los 90s y al estudio de pectinidos como *Argopecten ventricosus*, *Nodipecten subnodosus* y el molusco *Spondylus princeps* (Álvarez et al, 2008). En Brasil, el cultivo resulta ser mucho más tecnificado que en otros países de la región. Las especies cultivadas principalmente son el mitílido *Perna perna* y la ostra *Crassostrea gigas*, y en menor escala la ostra del manglar *Crassostrea rhizophorae* y la vieira *Nodipecten nodosus* (Nalesso y Barroso, 2007; Rupp et al. 2008), siendo que la producción nacional estuvo cerca de 14.900 toneladas en 2005 (Rupp et al. 2008). El mismo autor destaca que en 2006/2007 fueron producidas cerca de 41 millones de semillas de ostra del Pacífico, 1,2 millones de ostras del manglar y 300.000 semillas de vieiras, además de 7 millones de larvas con ojo de mejillones para experimentos de asentamiento remoto.

Los primeros esfuerzos para establecer la ostricultura en Colombia fueron hechos por Wedle (1998). Pero tanto en Venezuela y Colombia, la actividad no ha pasado de ser experimental a pesar de existir un conocimiento considerable sobre la bioecología, obtención de semilla, *fouling* asociado, y cría de especies de bivalvos nativos de interés comercial (Wedler, 1998; Buitrago et al, 2000; Villarroel et al. 2004; Buitrago y Alvarado 2005; Lodeiros et al, 2006; Velasco y Barros, 2008; Velasco et al, 2010). En Colombia, el cultivo en estuarios ha sido de tipo artesanal, en algunos casos sin mucho éxito, particularmente por la inestabilidad del mercado y de los canales de comercialización del producto, no obstante, en el pasado la pesquería de ostra de mangle ocupó un renglón importante en la economía de las comunidades costeras del Caribe, en especial en la Bahía de Barbacoas, Bahía de Cispatá, Golfo de Urabá y la Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM) (FAO, 1971; Dueñas y Arias, 1997), siendo en ésta última, en donde se alcanzaron capturas de hasta 1.000 toneladas en 1968 (Giráldez et al. 2012). El recurso en la CGSM declinó hasta desaparecer en 1996 (Velasco y Barros, 2008) resultado de la alteración de los canales de intercambio de agua dulce y salada en el estuario, lo que ocasionó un desbalance hídrico, salinización del humedal, desbalance de sedimentos, fragmentación del ecosistema de manglar, aumento de temperatura en el agua y pérdida de profundidad, factores que en conjunto incidieron negativamente en la distribución y abundancia de la ostra en la zona.

Otras prácticas de cultivo con impacto ecológico

El aprovechamiento de los recursos limnológicos permite hacer uso de las aguas de múltiples formas, algunas tradicionales y bien conocidas (como se expuso anteriormente) y otras quizá menos exploradas en el contexto neotropical pero igualmente prometedoras. A continuación, se describen algunas de ellas, de forma tal que el lector reconozca su importancia, potencial y las características principales para su implementación.

En primer lugar, trataremos *la acuaponía*, técnica que busca la producción de alimentos de origen animal (peces de consumo y ornamentales, camarones) y vegetal (tomate, lechuga, cebolla, pimientos y aromáticas, entre otras de corto plazo), mediante la combinación de herramientas de acuicultura e hidroponía (cultivo de plantas en el agua sin suelo). El sistema busca sincronizar tres componentes, 1. Tanque de agua para la producción de peces u otro organismo acuático, 2. Separador de sedimentos y filtro biológico (bacterias nitrificantes) y 3. Tanques o tubos de PVC para la producción vegetal (NFT, Nutrient Film Technique), estos tres elementos interactúan entre sí mediante un RAS (Recirculating Aquaculture

System) que a través del agua, distribuye los nutrientes en todo el sistema. De esta manera, los productos de desecho de los animales (materia orgánica como restos de comida y heces), luego del proceso de nitrificación bacteriana (transformación de NH_3 en NO_2 y luego en NO_3), son aprovechados en forma de NO_3 por las plantas para su crecimiento, quienes a su vez mejoran la calidad del agua para ser llevada de nuevo a los tanques de peces e iniciar una vez más el ciclo. El resultado es la obtención de alimentos de origen animal y vegetal en un mismo sistema de producción.

La principal ventaja que ofrece la técnica frente a los sistemas de producción agropecuaria tradicionales, tiene que ver con la reducción en el uso del agua hasta en un 90%, clara ventaja para el sector agrícola que utiliza alrededor del 70% del agua dulce disponible a nivel mundial, en especial en regiones donde las ya escasas reservas de agua se ven cada vez más limitadas (FAO, 2018). Entre otras se encuentran: 1. La producción mixta de alimentos en un solo sistema, 2. No requiere uso de pesticidas u otros elementos químicos, 3. Bajos riesgos de contaminación, 4. Aprovechamiento de áreas pequeñas ($<3\text{m}^2$), 5. Posibilidad de implementación en áreas urbanas, semiurbanas y rurales, 6. Instauración en áreas donde haya escasez de agua o suelos fértiles, 7. Eficiencia en la recirculación de nutrientes (Somerville et al. 2014). (Figura 22.5).

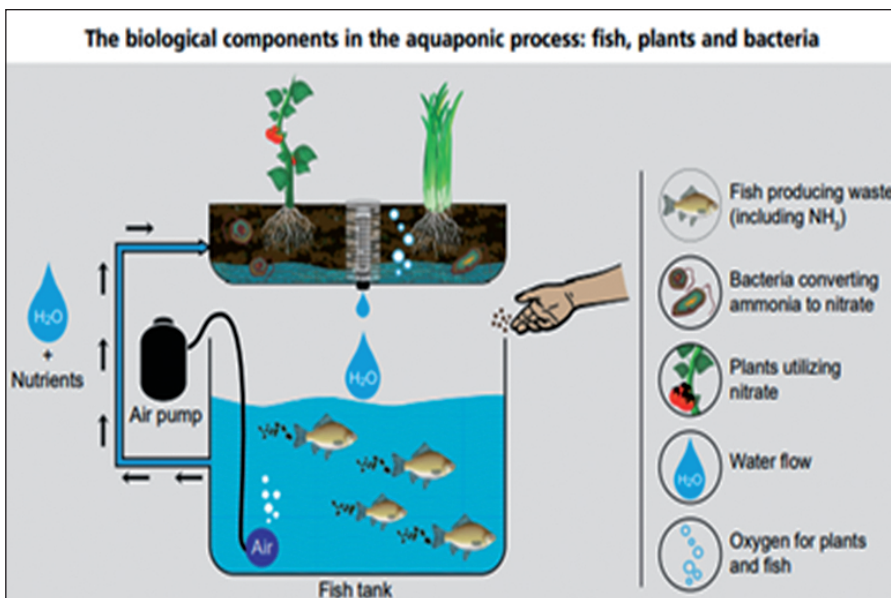


Figura 22.5. Componentes del proceso de acuaponía.

Fuente: Tomado de Somerville et al. (2014).

En la acuaponía, como en todos los sistemas de producción, es necesario conocer los rangos de tolerancia y niveles óptimos que necesitan los organismos para su desarrollo y, en la medida de las posibilidades, es recomendable conocer igualmente tal información en sistemas de producción tradicional; de esta forma, la comparación permitirá establecer la idoneidad de establecer o no el sistema en determinada zona y proyectar su rentabilidad. El objetivo general es mantener un ecosistema saludable con parámetros de calidad de agua que satisfagan los requisitos para el cultivo de peces, vegetales y bacterias simultáneamente (Somerville et al. 2014).

Experiencia de campo, ha permitido conocer diferentes prácticas acuapónicas en Colombia, Venezuela y Nicaragua, en donde se ha evidenciado la reducción hasta en 2.5 semanas en los tiempos de producción comercial de lechuga (*Lactuca sativa*) y hasta 2 semanas para tilapia roja (*Oreochromis* sp), cuando se comparan con los tiempos tradicionales de producción, 6 y 3 meses, respectivamente, siendo la siembra de alevinos de 4-6g y peso final 280-320g (datos sin publicar). Colorado y Ospina (2019), sugieren que Nicaragua es un país líder en el contexto latinoamericano y, dan cuenta que en cultivos realizados en Colombia con *L. sativa* y *Oreochromis* sp, esta última puede alcanzar los 350g después del cuarto mes, llegando a producir 2.273kg en tanques circulares de 51m³ en el mismo periodo. Otras iniciativas, pero en el marco de ayuda humanitaria, han sido desarrolladas en Brasil, Barbados, Guatemala, Haití, Jamaica, Méjico y Panamá (Somerville et al. 2014); no obstante, el autor no reporta resultados de la producción. Caso similar al de Love et al (2014), quienes, en un análisis sobre la acuaponía mundial, dan cuenta de la implementación de la técnica en ocho países del continente americano y seis en la región Caribe; resaltan el cultivo de tilapia y vegetales de corto plazo como los principales organismos de cultivo. Mayores detalles de la técnica de acuaponía puede ser consultada en Hugley (2005), Range y Range (2006), Wilson (2005, 2006), Somerville et al. (2014), Rakocy et al. (2006, 2016), Love, et al. (2014), Lennard y Goddek, (2019).

Un segundo ejemplo de prácticas alternativas de piscicultura es el cultivo para *replamamiento*. La acuicultura como medida de conservación de especies silvestres cobra importancia en la medida que el material genético explotado contribuya al replamamiento de las aguas sobreexplotadas a fin de recuperar las poblaciones de peces reducidas, sin embargo, esta medida de gestión, debe ser implementada con cautela para mantener la variabilidad genética autóctona. Así, el principal reto es garantizar una alta herocigosidad en las poblaciones de los reproductores, los cuales deben provenir de poblaciones silvestres de la misma cuenca, evitando tanto la introducción de especies como los procesos de endo o exogamia, que puedan

afectar las poblaciones naturales. Otro reto importante es garantizar procesos de fertilización y de alimentación natural de las larvas y que el número de organismos sembrados corresponda con la bioecología de la especie y los requerimientos para su supervivencia en el medio natural. En el caso de los repoblamientos aguas arriba de lagos y embalses, siempre hay que tener en consideración los procesos de deriva, ya que los embriones de las especies migratorias, que entran a la zona lacustre (la cola del embalse, por ejemplo) en estadio anterior a la gastrulación tienen bajas posibilidades de sobrevivencia en este medio (Atencio-García et al., 2007). Es decir, debe estimarse muy bien el tiempo de tránsito desde el área de siembra hasta llegar al embalse, para garantizar que sea mayor que el tiempo que requiere el embrión para eclosionar.

Impactos ecológicos de la acuicultura en embalses y cuerpos de agua semi-confinados

La actividad acuícola genera impactos socioeconómicos positivos en el territorio en donde se desarrolla, no obstante, el cuerpo de agua puede llegar a presentar afectaciones que deterioran el ecosistema, en especial si el método utilizado es intensivo y llevado a cabo en un área puntual, como es el caso del uso de jaulas y jaulones en embalses y cuerpos de agua semiconfinados.

Tal impacto logra afectar un área considerable del cuerpo de agua receptor, particularmente en los casos en que las estructuras de producción son activas al mismo tiempo, aportando sedimentos (i. e. represa de Betania, Colombia. Obs. pers. del autor). Estudios llevados a cabo en diversas piscifactorías han demostrado que bajo estas condiciones se puede detectar un impacto significativo en un radio de un kilómetro alrededor de las jaulas de cultivo, siendo éste generalmente mayor en el fondo. Incrementos en la demanda de oxígeno y la producción de sedimentos anóxicos y de gases tóxicos, también cambios en las comunidades bentónicas, alteraciones en la biodiversidad y la aparición de comunidades microbianas oportunistas, han sido documentados (Borja, 2002; Gastalho et al., 2014) y podrían estar relacionados con la problemática (Tabla 22.1).

Tabla 22.1. Actividades de la acuicultura que producen impactos y principales factores que pueden verse impactados. (*): impacto notable; (⊖): impacto moderado; (-): no hay relación.

Actividades de la acuicultura									
Impactos	Especies	Alimento	Productos químicos	Pesticidas	Hormonas	Heces	Lugares	Especies alóctonas	Pozos
Enriquecimiento	-	⊖	-	-	-	⊖	-	-	-
Cadenas tróficas	⊖	⊖	*	*	-	⊖	-	*	
Consumo de oxígeno	⊖	⊖	-	-	-	⊖	-	-	-
Biodiversidad	-	⊖	⊖	⊖	*	*		⊖	-
<i>Fouling</i>	-	-	-		-		⊖		-
Cambios bentos	-	*	⊖	*	-	*		*	-
Resistencia antibióticos	-	-	⊖	-	-	-	-	-	-
Salinización acuíferos	-	-	-	-	-	-	⊖	-	⊖
Acidificación suelos	-	-	-	-	-	⊖	⊖	-	-
Subsidencia de tierras	-	-	-	-	-	-	⊖	-	⊖
Afección vida salvaje	-	-	-	-	-	-	*	-	
Salinización suelos	-	-	-	-	-	-	⊖	-	*
Cambios de sustratos	-	⊖	-	-	-	⊖	-	-	-
Especies no deseables	-	⊖	-	-	-	⊖	-	-	-
Eutrofia	-	⊖	-	-	-	⊖	-	-	-

Modificado de Borja (2002).

Sumado a lo anterior, el material orgánico (restos de alimento, heces) e inorgánico utilizado en la producción que se va al fondo o permanece por cierto tiempo disuelto en el agua, causa el enriquecimiento de nutrientes y acelera el proceso de eutrofización, incluso en aquellos ecosistemas que naturalmente serían oligotróficos. El desbalance generado por el incremento en la materia orgánica y el fósforo incrementa el riesgos de hipoxia nocturna y valores de pH extremos. Cerca del 85% del fósforo, un 80-88% del carbono y un 52-95% del nitrógeno suministrado en las jaulas puede pasar al medio acuático a través de los desechos de la comida, excreciones de los peces, producción de heces y la respiración (Borja, 2002). No existe una tecnología que permita tratar eficientemente las aguas utilizada en cultivos con jaulas y jaulones, por ello se debe limitar la producción con base en la capacidad amortiguadora del cuerpo de agua, definida por sus características limnológicas y capacidad de autodepuración (Redondo-Martínez, 2019).

Dado que en general, los grandes embalses suramericanos tienen una baja productividad pesquera debido a la ausencia de especies adaptadas con hábitos pelágicos (Gómez y Miranda, 2001). La explotación acuícola en embalses construidos para la generación de energía, se comenzó a plantear como una medida de mitigación de la pérdida de recurso pesquero en los ríos, atribuida a los impactos de las presas sobre la conectividad, considerando el modelo de aprovechamiento múltiple usando especies introducidas. Sin embargo, los embalses no son aptos para la producción en toda su longitud y pueden tener cambios importantes de nivel debido a la generación de energía. De hecho, dado que fueron construidos con este fin, el desarrollo de actividades acuícolas en embalses de generación no necesariamente es una alternativa deseable puesto que acelera la colmatación, deteriora la infraestructura (debido a la desoxigenación) y disminuye la vida útil del proyecto. Ejemplos concretos de estas problemáticas se presentan en varios embalses en Colombia, que han cultivado tilapia roja (*Oreochromis sp.*) y nilótica (*O. niloticus*) en más de 103 proyectos intensivos de acuicultura en jaulas flotantes. Aunque los ecosistemas parecen inicialmente adecuados por presentar bajos tiempos de residencia, la producción acuícola es superior a la capacidad de carga calculada. Ello está ocasionando problemas técnicos y ambientales importantes asociados a la hipereutrofia del sistema, que generan mortalidades promedio superiores al 30% (AUNAP, 2013), así como eventos de mortandad masiva, especialmente en los periodos secos, como los ocurridos en 2007. Lo anterior implica malos olores y una significativa disminución de la calidad del agua del río aguas abajo. (Figura 22.6).



Figura 22.6. Piscicultura en jaulones flotantes en un embalse.

Fuente: fotos G. Roldán (2006)

De otro lado, invariablemente el trabajo con peces de producción, involucra el uso de fármacos (i.e. químicos y antibióticos como medida preventiva de ictiopatologías o vacunas para control), hormonas de maduración gonadal

(gonadotropinas sintéticas), hormonas de crecimiento y también de sexado (i.e. 17 α metiltestosterona, Etiniltestosterona y Mesterolona), resultado de esto, son agregados a las aguas elementos químicos que pasan tiempo allí antes de disolverse y de los cuales aún existe escasez de información científica y confiable que dé cuenta de sus impactos, frecuencia de uso, concentraciones y cantidades. Así, su uso indiscriminado trae como resultado cambios en la flora microbiana, toxicidad en organismos salvajes, alteraciones en la biodiversidad y en las cadenas tróficas, desarrollo de defensas antibacterianas en patógenos de peces y transferencia de resistencia antibacteriana a patógenos humanos (Borja, 2002).

Otro factor importante de mencionar, es la introducción de especies exóticas, proceso resultante de traspaso de organismos de un lugar a otro sin previo análisis de los efectos en la biodiversidad del ecosistema receptor. Entre los sistemas más vulnerables están aquellos relativamente aislados, confinados o semiconfinados, como lagos, lagunas y embalses, debido a que sus comunidades son a menudo de baja complejidad, dado que normalmente tienen un menor número de especies con redes tróficas simplificadas y a que también ofrecen refugio a especies con gran especialización ecológica que no resultan ser competidores agresivos (Gutiérrez, 2006, IIE, 2010).

La introducción de especies es una práctica ampliamente utilizada en el mundo durante los últimos 150 años, favorecida por la necesidad de alimento de una creciente población y la disminución de los recursos autóctonos. La acuicultura mediante el escape de los organismos cultivados, logra ser un vector de transmisión de enfermedades en los nuevos ecosistemas de invasión (más aún en los casos que no se atienden las medidas de bioseguridad y Buenas Prácticas Acuícolas, BPAs), generando con esto, además, competencia por recursos, hibridación, pérdida de diversidad genética, transformaciones tróficas, aumento de la depredación y en general contaminación biológica (Courtenay y Williams, 1992; Baptiste et al., 2010). Estadísticas recientes muestran que las invasiones biológicas son la segunda causa de pérdida de diversidad en el mundo (Drake, 1989; Drake et al. 1999, CBD y UNEP 2001 en Gutiérrez, 2006). Como puede verse en la figura 22.7 región neotropical ha sido particularmente afectada por este fenómeno. (Figura 22.7)

Una aproximación a las especies invasoras en Sudamérica reporta más de 120 en esta categoría, incluyendo algunos peces de cultivo como *O. mykiss*, *O. niloticus*, *O. mossambicus* y *C. carpio* (Mathews 2005 y Baptiste et al., 2010). Solo en Colombia, desde los años 70 se han introducido más de 30 especies de peces, muchas de ellos en embalses, apoyadas en políticas estatales para mejorar la productividad pesquera y la piscicultura. También se han trasplantado algunas

especies entre cuencas como *Arapaima gigas*, *Cichla ocellaris*, *Colossoma macropomum* y *Piaractus brachypomum* (Gutiérrez et al., 2013). La tilapia es un ejemplo casi general de una especie invasora, introducida en muchos países del continente americano, que ha desplazado fauna nativa en Belice, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Cuba, Ecuador, Jamaica, Martinica, Mauricio, México, Nicaragua, San Salvador, Honduras y EE. UU (Gutiérrez, 2006). Otras especies de peces que causan impactos negativos son los salmónidos introducidos en el Andes desde 1973, especialmente la trucha arco iris (*O. mykiss*), cuya introducción mostró una alta correlación con la desaparición de algunas especies nativas de trichomycteridos en río andinos (Mancera-Rodríguez y Álvarez- León, 2013). A pesar de lo anterior, muchos embalses presentan poblaciones de especies exóticas que se convierten en la base de su producción tanto acuícola como pesquera, como ocurre en embalses que hacen aprovechamiento piscícola como Betania, Prado y el Guájaro en Colombia (Lasso et al., 2011).

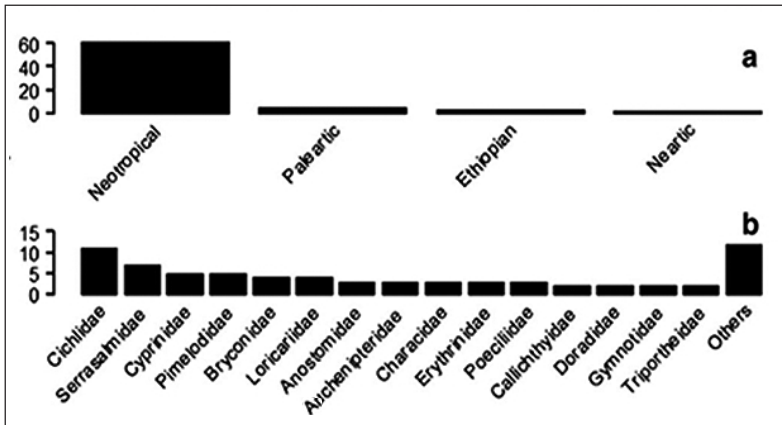


Figura 22.7. Número de especies introducidas en embalses neotropicales. A. por región zoogeográfica, B. por familia.

Fuente: tomado de Ortega et al (2015).

Servicios ecosistémicos y elementos de gestión de los sistemas acuáticos

¹César Rojas y ²Gabriel Roldán

Bienes y servicios de la naturaleza

El hombre y sus decisiones de uso del agua modifican la dinámica del ciclo del agua, afectando la calidad y cantidad del agua que circula en la tierra (UN, 2021; Abbott et al., 2019; Falkenmark, Wang-Erlandsson, y Rockström, 2019). La sociedad ha logrado garantizar su supervivencia y cultura como resultado de la intervención del ciclo hidrológico, por ejemplo, Egipto, Mesopotamia, China, entre otros, establecieron su consolidación como civilización producto de la dependencia y el aprendizaje de los estados del agua y sus formas de uso (De Feo, Mays y Angelakis, 2011; Mays, Koutsoyiannis y Angelakis, 2007).

Los bienes o servicios que la naturaleza le provee al hombre representan la forma de interacción con los ecosistemas; por ejemplo, los sistemas acuáticos garantizan la provisión de alimentos a diferentes poblaciones humanas. Los *servicios ecosistémicos* (SE) permiten describir los beneficios provistos por la naturaleza al hombre; por ejemplo, agua para uso doméstico, generación de energía, transporte, entre otros. A su vez, el manejo de los SE permiten formular acciones para garantizar la conservación o su uso, contribuyendo a su mejor utilización (Gómez-Baggethun et al., 2010; Daily y Matson, 2008; Reid et al., 2005).

El concepto de SE ha sido adoptado en la discusión global en la gestión de la naturaleza y su relevancia en el bienestar de la sociedad. Para tal fin, se ha avanzado a clasificar cada beneficio que obtenemos de los ecosistemas en diferentes categorías: provisión, regulación y soporte. Los servicios de provisión corresponden a recursos materiales o servicios que se obtienen para garantizar la supervivencia y desarrollo del hombre. Los SE de regulación y soporte son los

1 Universidad Nacional de Colombia, cesarrojasjimenez@gmail.com

2 Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, grolدان@une.net.co

servicios provistos por procesos ecológicos que garantizan la generación de otros beneficios como provisión de hábitat, polinización, formación de suelo, etc. Los servicios ecosistémicos culturales conforman las expresiones simbólicas y usos no materiales de la naturaleza (Balvanera, et al., 2017; MEA, 2005).

Recientemente, la Plataforma Intergubernamental Científico-Normativa sobre Diversidad Biológica y Servicios de los Ecosistemas (IPBES, por su sigla en inglés) complementa el concepto de SE con el fin de presentar una mejor descripción de los beneficios y avanza en el uso del concepto de contribuciones de la naturaleza a las personas, resaltando beneficios y perjuicios que la sociedad recibe de la interacción con los sistemas naturales. Asimismo, aporta para su gestión ambiental una descripción no utilitarista frente al uso de los ecosistemas, por ejemplo, descripción de bienes o servicios que no se limitan aspectos económicos de la naturaleza y permitan una mejor representación de las interrelaciones del hombre con los ecosistemas y reforzando elementos culturales (IPBES, 2019; Pascual et al., 2019).

La evaluación de los SE contribuye en la implementación de políticas que favorezcan un desarrollo armónico de la sociedad con los ecosistemas. En este sentido, incluir los SE en la toma de decisiones puede mejorar la política pública avanzando en la conservación de los ecosistemas, por ejemplo: el reconocimiento de SE, la generación de instrumentos económicos, la formulación de áreas de conservación conforman acciones necesarias para garantizar un menor impacto de las alternativas de desarrollo económico (Geijzendorffer et al., 2017; Daily et al., 2009; Martínez-Harms et al., 2005).

La valoración económica de los SE permite reconocer la importancia en términos monetarios de los bienes y servicios provistos por la naturaleza a la sociedad, con el fin de incorporarla a la conservación de los ecosistemas. Recientemente, diferentes ejercicios de valoración económica demuestran la importancia de los sistemas naturales. Los ríos proveen beneficios monetarios de hasta 2.5 trillones de dólares al año a escala global (Costanza et al., 2014). Consiguientemente, reconocer los SE e incorporarlos en la gestión significa un paso relevante para su adecuada gestión en un territorio (Abson et al., 2014; Bennett et al., 2015; MEA, 2005).

Servicios ecosistémicos acuáticos

Los SE pueden ser determinados a partir de diferentes aproximaciones cuantitativas y cualitativas, por ejemplo: mapeo, modelamiento, diagnóstico participativo, entre otros (Biggs et al., 2021).

Por la parte *cuantitativa*, se presenta la descripción de interrelaciones entre los bienes y los procesos ecológicos (Trabucchi et al., 2014), valoración monetaria de los diferentes usos del agua en una cuenca (UN, 2021; Loomis et al., 2000); descripción de los usos tradicionales (Demnati et al., 2020; Joshi et al., 2019), entre otros.

Por otra parte, una aproximación *cualitativa* describe las formas de uso por parte de los actores sociales y define mecanismos de pago, con el fin de mejorar acciones de gestión, reconocimiento de valores y mapeo participativo, entre otros (Bremer et al., 2018; Castro et al., 2016).

Los servicios de provisión de los sistemas acuáticos corresponden al agua en cantidad y calidad para el adecuado funcionamiento de las sociedades, tales como acueductos, generación de energía y sistema de riego. (Zagarola, 2012;), Yanguas-Fernández, 2015; Böck, Polt y Schülting y 2018, Hall).

Los servicios de regulación y soporte de los sistemas naturales hídricos se encuentran conformados por el uso oportuno del ciclo hidrológico del hombre en beneficio de otros SE, como la calidad del agua, el transporte de sedimentos y control de inundaciones. (Aguilar, Obeng y Cai, Z. 2018; Won et al., 2017; Stürck, Poortinga y Verburg, 2014).

Los servicios culturales representan el acercamiento de la interacción humana con el sistema natural hídrico en diferentes actividades recreativas y culturales como creencias, actividades lúdicas y gastronomía (Thiele et al., 2020; Hutcheson, Hoagland y Jin, 2018; Plieninger et al., 2013).

Elementos de política de gestión de los servicios ecosistémicos del agua

El agua representa un bien de interés público siendo fundamental para el desarrollo humano en todos sus aspectos de la vida diaria. (IPBES, 2019; UN, 2019). En este sentido, la sociedad debe garantizar que el uso del agua en sus diferentes estados incorpore la conservación, la equidad, la justicia y la respuesta al cambio. (Biggs, Von Fumetti y Kelly-Quinn, 2017; Grizzetti et al., 2016; Aylward et al., 2005). Para ello, la definición de los SE a partir de la valoración e integración en las acciones de política, es un aspecto clave en el estudio y administración de los sistemas acuáticos.

La inclusión de los SE de los sistemas acuáticos es el resultado de la discusión multidisciplinar y participación local, con el fin de lograr una aproximación integral a su gestión producto de un diálogo de diferentes actores a partir del conocimiento de los ecosistemas acuáticos (Biggs et al., 2021). Los pasos necesarios, con el fin

de reconocer el papel fundamental de los procesos, interrelaciones y condiciones funcionales que garantizan su funcionamiento de los SE son: conocer, valorar, capturar, conservar, participar según las diferentes aproximaciones para la definición e integración de valores provistos por los SE (IPBES; 2019).

La acción de conocer significa la identificación de procesos y funciones de los ecosistemas acuáticos. El proceso de valorar es el de establecer unidades cuantitativas o cualitativas que permitan reconocer cambios en las condiciones naturales tales como planes de manejo, programas de pagos por servicios ambientales y definición de usos. La decisión de conservar, corresponde a la generación de estrategias basadas en el conocimiento de los sistemas naturales con el fin de garantizar los procesos ecológicos y establecer usos que promuevan decisiones de conservación de largo plazo, garantizando el mantenimiento de múltiples valores de los sistemas acuáticos entre ellos, ecológicos y sociales. La etapa de participar, corresponde a la inclusión de diferentes formas de conocimiento y saberes con el fin de lograr la generación de consensos en las áreas geográficas donde se implementan las acciones de conservación.

Los instrumentos de política para la gestión del agua

La gestión del agua a nivel global ha avanzado en diferentes aproximaciones conceptuales de tipo económico, ecológico y social. Asimismo, en la incorporación de los SE en la gestión del agua se han adoptado diferentes marcos de referencia en el uso del concepto Naciones Unidas, Convenio de Diversidad Biológica-CDB, IPBES, La Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura-FAO. En Colombia el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible-MADS lidera la puesta en marcha de la Política de la Gestión de la biodiversidad, en la cual se busca reconocer el valor estratégico para el desarrollo con el fin de garantizar la oportuna conservación (MADS; 2012), (MAVDT, 2010).

La Gestión Integral del Recurso Hídrico (GIRH)

Se define como “un proceso que promueve la gestión y el aprovechamiento coordinado de los recursos hídricos, la tierra y los recursos naturales relacionados, con el fin de maximizar el bienestar social y económico de manera equitativa sin comprometer la sustentabilidad de los ecosistemas vitales. Una cuenca hidrográfica es la superficie de terreno definida por el patrón de escurrimiento del agua; es decir, es el área de un territorio que desagua en una quebrada, en un río, en un lago, en un pantano, en el mar o en un acuífero subterráneo. La Comunidad Europea definió la *cuenca* como unidad de estudio del recurso hídrico. (Figura 23.1)

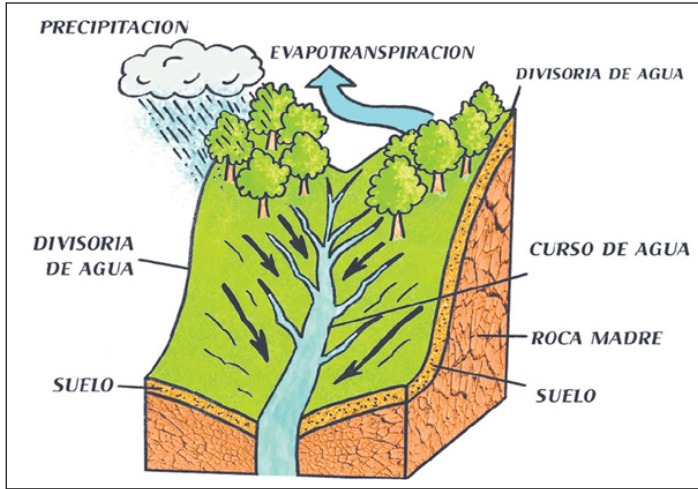


Figura 23.1. Esquema de los componentes de una cuenca hidrográfica.

Fuente: (<https://www.google.com/search?q=la+cuenca+hidrogr%C3%A1fica+imagenesyrl>)

Planificación de las cuencas hidrográficas

La planificación de las cuencas hidrográficas consiste en la evaluación sistemática del potencial de la tierra y del agua, de las alternativas para el uso de la tierra y las condiciones sociales y económicas de modo de seleccionar y adoptar las mejores opciones de uso. La planificación de una cuenca hidrográfica es un proceso racional y sistémico que prever, organizar y hacer un manejo de los recursos naturales existentes, buscando un balance entre el aprovechamiento de dichos recursos y la protección de la base natural y los procesos que la sustentan, para beneficio tanto de los habitantes como de la biodiversidad asociada a la cuenca hidrográfica. Esta actividad se desarrolla a través de la interacción interinstitucional, principalmente entre el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible y las Autoridades Ambientales Regionales.

En general las funciones Grupo de trabajo son: promover la participación de las autoridades ambientales regionales en la retroalimentación de las propuestas normativas y técnicas para la definición de las pautas para la planificación de cuencas hidrográficas, microcuencas y acuíferos; acompañar a las Corporaciones Ambientales Reionales - CARs en la formulación o implementación de los instrumentos de planificación a nivel de cuencas, microcuencas y acuíferos; en el marco de la ley hacer parte y promover la participación de los actores presentes en la cuenca, generar procesos que permitan ajustar y actualizar la información para una adecuada toma de decisiones en cuanto al manejo ambiental de las diferentes

áreas presentes en una cuenca hidrográfica o en acuífero. (Ministerio del Medio Ambiente y Desarrollo Territorial, 2010).

Plan de Gestión Integral del Recurso Hídrico

Los planes para la gestión integral del recurso hídrico (GIRH) se encuentran enmarcados dentro de la Política Nacional para la Gestión Integral del Recurso Hídrico (PNGIRH). El objetivo es “garantizar la sostenibilidad del recurso hídrico, mediante una gestión y un uso eficiente y eficaz, articulados al ordenamiento y uso del territorio y a la conservación de los ecosistemas que regulan la oferta hídrica, considerando el agua como factor de desarrollo económico y de bienestar social, e implementando procesos de participación equitativa e incluyente”. La PNGIRH reconoce el papel del agua como elemento integrador del territorio - cuenca. (Figura 23.2)

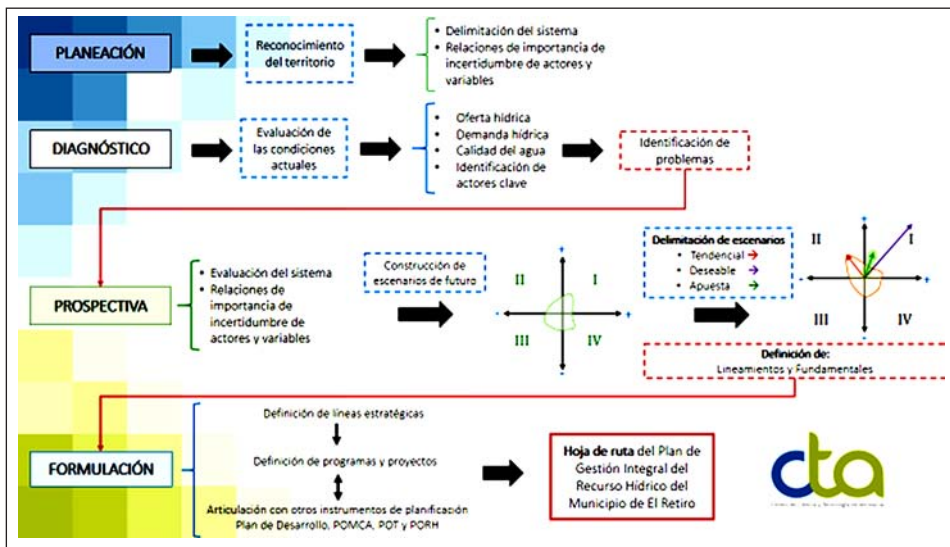


Figura 23.2. Plan de manejo de los recursos hídricos para el Municipio de El Retiro (Antioquia).

Fuente: Centro de Tecnología de Antioquia-CTA (2017).

La gestión integral del recurso hídrico en Colombia

El Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible expidió la Política Nacional para la Gestión Integral del Recurso Hídrico la cual orienta la planificación, la administración, el seguimiento y el monitoreo a nivel nacional del agua. Para tal fin, formuló los Planes Estratégicos de las Macrocuencas, en los cuales se

establecieron los acuerdos y acciones estratégicas para la gestión integral del agua de la cuenca como unidad de gestión.

Igualmente, se establece lineamientos para diferentes unidades de planificación del territorio, por ejemplo, Plan de Ordenación y Manejo de Cuencas Hidrográficas, Plan de Manejo Ambiental de Microcuencas; Plan de Manejo Ambiental de Acuíferos, Planes de manejo de las Unidades Ambientales Marino Costeras y Oceánicas. Así mismo, en la gestión del agua se avanza en la implementación de acciones de uso del agua, entre ellos el manejo de vertimientos. (Figura 23.3)



Figura 23.3. Zonificación hidrográfica objeto de Plan de Ordenación y Manejo de Cuencas Hidrográfica

Fuente: <https://www.minambiente.gov.co/images/GestionIntegraldelRecursoHidrico/imagenes/Mapa-Areas-Hidrograficas.jpg>.

Los instrumentos de política pública ambiental coadyuvan a las diferentes intervenciones por parte de actores con el fin de contribuir al mejor uso de los SE provistos por los sistemas acuáticos (Cardona López, 2012; Retallack, 2021). En este sentido, existen instrumentos económicos, normativos y educación los cuáles pueden ser implementados para el cumplimiento de objetivos de política referentes al uso y conservación de los sistemas acuáticos (Wong et al., 2015; Padilla et al., 2013; Jouravlev y Hantke, 2011).

Los instrumentos normativos son la principal forma de intervención pública. Así mismo, asignan responsabilidades y funciones a los actores presentes en un territorio con el fin de facilitar los procesos de toma de decisiones de los actores que intervienen en el uso de los recursos tales como los planes de zonificación, las tasas de vertimientos y los estándares de calidad ambiental. (Pedraza, 2010; Moral-Ituarte, 2009).

Los instrumentos económicos son un mecanismo de mercado el cual busca cambiar las decisiones de uso de los recursos y sirve de incentivo para modificar las cantidades de su uso. Recientemente, los pagos por servicios ambientales representan un escenario de consolidación en la forma de intervención pública (Rodríguez y Foucat, 2014; Ortega, 2006). Los instrumentos de educación y participación, corresponden al grupo de acciones de carácter público encaminadas a comunicar el conocimiento de los sistemas naturales y generar conciencia en la sociedad. (Gómez y Aldana, 2021; Tortajada, 2010, Johnson et al., 2002).

Referencias bibliográficas

- Abbott, B. W., Bishop, K., Zarnetske, J. P., Hannah, D. M., Frei, R. J., Minaudo, C., ... y Pinay, G. (2019). A water cycle for the Anthropocene. *Hydrological Processes*, 33(23).
- Abernethy, VJ. (1994) Functional ecology of euhydrophyte communities of European riverine wetland ecosystems. Dissertation, University of Glasgow, Scotland.
- Abril, R. G., Parra, L.N. 2007. Macroinvertebrados acuáticos de páramo de Frontino Antioquia Colombia con énfasis en Chironomidae. Tesis Maestría Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. 60 p.
- Abson, D. J., Von Wehrden, H., Baumgärtner, S., Fischer, J., Hanspach, J., Härdtle, W., ... y Walmsley, D. (2014). Ecosystem services as a boundary object for sustainability. *Ecological Economics*, 103, 29-37.
- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandraka, S. Contreras B., W. Bussing, M. L. J. Stiassny, P. Skelton, G.R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, NG. Rebecca, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. V. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. Sabaj P. y P. Petry. 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58 (5): 403-414.
- Ackerman, W. C.; G. F. White y E. B. Worthington. Editors, 1973. *Man-made Lakes: Their Problems and Environmental Effects*. American Geophysical Union. Washington, D.C
- Adamowicz, S. J., Hebert, P. D. N., y Marinone, M. C. (2004). Species diversity and endemism in the *Daphnia* of Argentina: a genetic investigation. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(2), 171-205. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2003.00089.x>
- Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Farmer, M. A., Andersen, R. A., Anderson, O. R., Barta, J. R., Taylor, M. F. J. R. (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, Vol. 52. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2005.00053.x>
- Adl, S.M., Bass, D., Lane, C.E., Lukeš, J., Schoch, C.L., Smirnov, A., Agatha, S., Berney, C., Brown, M.W., Burki, F., Cárdenas, P., Čepička, I., Chistyakova, L., del Campo,

- J., Dunthorn, M., Edvardsen, B., Eglit, Y., Guillou, L., Hampl, V., Heiss, A.A., Hoppenrath, M., James, T.Y., Karnkowska, A., Karpov, S., Kim, E., Kolisko, M., Kudryavtsev, A., Lahr, D.J., Lara, E., Le Gall, L., Lynn, D.H., Mann, D.G., Massana, R., Mitchell, E.A., Morrow, C., Park, J.S., Pawlowski, J.W., Powell, M.J., Richter, D.J., Rueckert, S., Shadwick, L., Shimano, S., Spiegel, F.W., Torruella, G., Youssef, N., Zlatogursky, V. y Zhang, Q. (2019). Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66(1), 4-119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>.
- Agassiz L. A journey in Brazil. Boston: Ticknor and Fields; 1868. p. 8, 29, 33, 188, 241, 242, 334, 335, 347, 383.
- Agassiz, L., 1850. Lake Superior its physical character: Vegetations y animals compared with those of other y similar regions. Salim, Cuyet.
- Aguilar, F. X., Obeng, E. A., y Cai, Z. (2018). Water quality improvements elicit consistent willingness-to-pay for the enhancement of forested watershed ecosystem services. *Ecosystem Services*, 30, 158-171.
- Aguilera, A, y Echenique, R. 2011. Consideraciones generales de cyanobacteria: aspectos ecológicos y taxonómicos. En: Giannuzzi, L. (ed.). Cianobacterias como determinantes ambientales de la salud. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Ministerio de Salud de la Nación) 164 p.
- Aguirre, P. J., Rodríguez, B. J y Rodulfo, O.T. 2012. Deriva de macroinvertebrados acuáticos en dos sitios con diferente grado de perturbación, Río Gaira, Santa Marta, Colombia. *Rev. Intropica*. 7 9 - 19. Santa Marta, Colombia.
- Aguirre-Sanchez, D. J., Ramírez, N. J. A., y Quintero, O. C. (2008). Evaluación de la calidad del agua a través de los protistas en la quebrada La Ayurá en Envigado (Antioquia). *Producción más limpia*, 3 (1): 3-11.
- Alarcón-Elba, P. D. (2013). Plantas invasoras acuáticas y culícidos: un binomio peligroso. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Sec. Biol.*, 107: 5-15.
- Alba-Tercedor, J. Sánchez-Ortega, A. 1988. Un método rápido y simple para evaluar la calidad biológica de las aguas corrientes, basado en el de Hellawel 1978. *Limnetica* 4: 51-56.
- Alba-Tercedor, J.1996. Macroinvertebrados acuáticos y calidad de las aguas de los Ríos. IV Simposio el Agua en Andalucía (SIAGA), *Almería*, vol. 2, pp. 203-213
- Albert, J. S. y R. E. Reis. 2011. Introduction to Neotropical freshwaters. (Chapter one). Pp. 3-20. En: J. S. Albert y R. E. Reis (eds.), Historical biogeography of neotropical freshwater fishes. University of California Press. Berkeley and Los Angeles.
- Alcocer, J, M.Merino-Ibarra y E. Escobar Brios, 2015. EditoresTendencias de investigación en Limnología tropical: perspectivas universitarias en Latinoamérica. Asociación Mexicana de Limnología. UNAM, 480.

- Almeida, R. A., 1972. Informe sobre el establecimiento de un programa de investigación hidrobiológica en el río Bogotá, afluentes y embalses del área de la C.A.R., Bogotá.
- Alonso, M. 1984. Crustaceos y rotíferos de la laguna del tesoro (cuba) M. Alonso Departamento de Ecología de la Universidad de Barcelona. *Limnetica* (1), (1):70-77.
- Alonso, M., E.N. Santos-Silva y D. Jaume (2017). A new species of *Notodiptomus* from the Ecuatorian Andes (Copepoda, Calanoida, Diaptomidae), *ZooKeys*, 697: 59-71. <https://doi.org/10.3897/zookeys-697.12204>
- Alonso, M., E.N. Santos-Silva y D. Jaume (2017). A new species of *Notodiptomus* from the Ecuatorian Andes (Copepoda, Calanoida, Diaptomidae), *ZooKeys* 697: 59-71. <https://doi.org/10.3897/zookeys-697.12204>.
- Altamiranda-Saavedra, M., Pérez-Gutiérrez, L.A. y Gutiérrez-Moreno, L.C. 2010. Distribución y respuesta de la comunidad de larvas de odonatos (Insecta: Odonata) a la disponibilidad de sustratos en una ciénaga del Departamento del Atlántico, Colombia. *Caldasia* 32(2): 399-410.
- Alvarado, O., Pinilla, L 1977. Distribución estacional, constitución y abundancia relativa del zooplancton en el lago de La Tota (Boyacá), durante el período comprendido desde septiembre de 1974 a agosto de 1975. Tesis de Grado. Fund. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Bogotá.
- Álvarez Silva, C., Miranda-Arce, G., De Lara-Isassi, G., y Gómez-Aguirre, S. (2006). Zooplancton de los sistemas estuarinos de Chantuto y Panzacola, Chiapas, en época de secas y lluvias. *Hidrobiológica*, 16(2), 175-182. Laboratorio de Planctología. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Álvarez Silva, C., Miranda-Arce, G., De Lara-Isassi, G., y Gómez-Aguirre, S. (2006). Zooplancton de los sistemas estuarinos de Chantuto y Panzacola, Chiapas, en época de secas y lluvias. *Hidrobiológica*, 16(2), 175-182. Laboratorio de Planctología. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México
- Álvarez, L.F. y G. Roldán, 1983. Estudio del orden Hemiptera (Heteroptera) en el departamento de Antioquia a diferentes pisos altitudinales. *Actual. Biol.* 12 (44): 31- 45.
- Álvarez. E.; L. Balbas; I. Massa y J. Pacheco, 1986. Aspectos ecológicos del embalse Guri. *Interciencia*, 11(6): 325-333.
- Álvarez-León, R., F. de P. Gutiérrez-Bonilla y A. Rodríguez-Forero. (2002). La introducción y trasplante de peces dulceacuícolas en Colombia: impactos ecológicos, económicos y legales. pp. 55-62. En: Mojica-Corso, J. I., C. Castellanos-Castillo, J. S. Usma-Oviedo y R. Álvarez-León (eds.)
- Álvarez-León, R., F. de P. Gutiérrez-Bonilla y A. Rodríguez-Forero. (2002). La introducción y trasplante de peces dulceacuícolas en Colombia: impactos ecológicos, económicos y legales. pp. 55-62. En: Mojica-Corso, J. I., C. Castellanos-Castillo, J.

- S. Usma-Oviedo y R. Álvarez-León (eds.) El libro rojo de los peces dulceacuícolas de Colombia. La Serie de Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. ICN-UNC/IIBAVH/MINAMBIENTE/CI-Colombia. Bogotá D. C. 285 pp.
- Alvarez-S., J.P. (2010). Caracterización limnológica de las ciénagas de Arcial, el Porro y Cintura (Río San Jorge) y Bañó, Charco Pescao y Pantano Bonito (Río Sinú), Departamento de Córdoba. p. 509-558. En: Rangel, J. O. (Ed.). Colombia Diversidad Biótica IX: Ciénagas de Córdoba, Biodiversidad, Ecología y Manejo Ambiental. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 818 p. <http://ciencias.bogota.unal.edu.co/menu-principal/publicaciones/biblioteca-digital/colombia-diversidad-biotica/>
- Alvarez-S., J.P. (2013). Aspectos limnológicos (físico-química, fitoplancton y zooplancton) de las ciénagas de Zapatosa, Mata de Palma y La Pachita (Dpto. Cesar, Caribe Colombiano) y su relación con la fluctuación en el nivel hidrométrico. p. 393-451. En: Rangel-Ch, O (Ed.). Colombia Diversidad Biótica XIII. Complejo cenagoso Zapatosa y ciénagas del Sur del Cesar: Biodiversidad, conservación y manejo. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 735 p. <http://ciencias.bogota.unal.edu.co/menu-principal/publicaciones/bibliotecadigital/colombia-diversidad-biotica/>
- Alves Moraes, R., Carvalho, P., y Pereira, D. G. (2017). Avanços no conhecimento ecológico de protozoários ciliados planctônicos de água doce: uma análise cienciométrica. *SaBios-Revista de Saúde e Biologia*, 12(2), 33-42.
- Alzate J., 1985. Estructura de las comunidades bénticas de macroinvertebrados en el río Rionegro y algunos de sus afluentes y su relación con la calidad del agua en estos ecosistemas. Proyecto de grado, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Allan J. D. (1976). Life History Patterns in Zooplankton. *The American Naturalist*. 110 (971): 165-180.
- Allan, D., Castillo, María M., Capps, K. A. 2021. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Springer; 3rd ed. 502p.
- Allende, L., G. Tell, H. Zagarese, A. Torremorell, G. Pérez, J. Bustingorry, R. Escaray y I. Izaguirre. 2009. Phytoplankton and primary production in clear-vegetated, inorganic-turbid, and algal-turbid shallow lakes from the pampa plain (Argentina). *Hidrobiologia*, 624: 45-60.
- Amaya-Perilla, C., Palacino-Rodríguez, F. 2012 .An update list of the dragonflies (Odonata) of Meta department (Colombia) with forty six new department records. *Bulletin of American Odonatology* 11(2): 29-38.
- Amaya-Vallejo, V., Novelo-Gutiérrez, R. 2011. The larva of *Palaemnema mutans* Calvert 1931 (Odonata: Platystictidae). *Zootaxa* 3049: 59-63.
- American Public Health Association (APHA). 1998. American Waterworks Association (AWWA). Water Pollution Control Federation (WPCF). Standard Methods for

- Examination of Water and Sewage and Wastewater. 20^a. ed. New York (USA). pp. 31.
- Andersson, M., Van Nieuwerburgh, L., Snoeijs, P. (2003). "Pigment transfer from phytoplankton to zooplankton with emphasis on astaxanthin production in the Baltic Sea food web". *Marine Ecology Progress series*. 254: 213–224.
- Andrade-Sossa, C., Buitron-Caicedo, L., y Elías-Gutiérrez, M. (2020). A new species of *Scapholeberis* Schoedler, 1858 (Anomopoda: Daphniidae: Scapholeberinae) from the Colombian Amazon basin highlighted by DNA barcodes and morphology. *PeerJ* 8:e9989 <https://doi.org/10.7717/peerj.9989>
- Andrade-Sossa, C., García-Folleco, M., Rodríguez-Munar, C., Duque, S., Realpe, E. 2011. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura del ensamblaje de rotíferos en el lago Largo (Sistema Yahuaraca-Ilanura de inundación del río Amazonas-Colombia). *Caldasia*, 33(2), 519-537
- Andramunio-Acero, C. P. (2013). Dinámica sucesional y ecología trófica de la comunidad perifítica en dos ambientes del sistema lagunar de Yahuaraca (Amazonas, Colombia). Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia-Sede Amazonía, Leticia, 90 p.
- Andramunio-Acero, C. P., Caraballo-García, P., Duque-Escobar, S., y Solari, L. C. (2018). Cambios en la estructura de la comunidad perifítica en el sistema de lagos de Yahuaraca, Amazonía colombiana. *Actualidades Biológicas*, 40(109) 39-161 <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v40n109a03>.
- Anonymous. (1975). Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses. *Nova Hedwigia Beih*, 323 - 354.
- APHA. American Public Health Association, AWWA. American Water Works Association. 2005. *Standard methods for the examination of water and wastewater*, 21st edn. Washington.
- Applied Biochemists. Inc., 1983. How to identify and control water weeds and Algae. Mequon, Wisconsin.
- Arana, J, 2021. Alcances y desafíos de la biota acuática de los humedales costeros de Lima.
- Arango, M.C., Roldán, G. 1983. Estudio de las larvas acuáticas del orden Odonata a diferentes pisos altitudinales en el Departamento de Antioquia. *Actual. Biol.* 12 (46): 91-104.
- Aranguren, N.J. (1998): Estudio de los copépodos plactónicos (Crustacea) de la Ciénaga de Guarinocito, Magdalena Medio.- Tesis M.Sc. Universidad de Los Andes, 61 pp.
- Aranguren-Riaño, N., Guisande, C., y Ospina, R. (2011). Factors controlling crustacean zooplankton species richness in Neotropical lakes. *Journal of Plankton Research*, 33(8), 1295-1303. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr028>.

- Aranguren-Riaño, N., Guisande, C., Shurin, J. B., Jones, N. T., Barreiro, A., y Duque, S. R. (2018). Amino acid composition reveals functional diversity of zooplankton in tropical lakes related to geography, taxonomy and productivity. *Oecologia*, 187(3), 719-730. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4130-6>.
- Arber, A. (1920). *Water Plant a Study of Aquatic Angiosperma*. *Historiae Naturalis Classica*, Tomus XXIII. Second reprint. 1972. Verlag von J. Cramer Lehre. Cambridge University Press. 436 pp.
- Arboleda, J., y Ramírez, J. J. (2002). Efecto de la presencia de macrófitas acuáticas en la variación diaria de la biomasa, la producción primaria y la eficiencia fotosintética de la comunidad fitoplanctónica de la Laguna Francisco José de Caldas. *Actualidades Biológicas*, 24(76), 59-67.
- Arboleda, J., Ramírez, J.J. 2002. Efecto de la presencia de macrofitas en la variación diaria de la biomasa, la producción primaria, y la eficiencia fotosintética de la comunidad fitoplanctónica de la laguna Francisco José de Cldas. *Acual. Biol.* 24:49-58.
- Arcifa, M. S. (1976). A preliminary investigation on the cyclomorphosis of *Daphnia gessneri* Herbst, 1967, in a Brazilian reservoir. *Bolm. Zool., Univ. S. Paulo* (1), 147-160. <https://doi.org/10.11606/ISSN.2526-3358.BOLZOO.1976.121575>.
- Arcos, M., y Gómez, A. (2006). Microalgas perifíticas como indicadoras del estado de las aguas de un humedal urbano: Jaboque, Bogotá D.C., Colombia. *Nova*, 1 -114.
- Arévalo, C., 1929. *La vida en las aguas dulces*. Edit. Labor, Barcelona.
- Arias, L.M., Echeverry, M.A., Miranda, C.L. (Eds.) 2008. Valoración de la Biodiversidad en la Ecorregión del Eje Cafetero. CIEBREG. Pereira, Colombia.
- Arias, M. y F. Londoño, 1984. Proyecto de aprovechamiento múltiple del río Grande. *Rev. Empresas Públicas de Medellín*. 6(1-2): 8-173.
- Arias, P. 1985. Las ciénagas en Colombia. *Divulgación Pesquera*. Inderena, Bogotá, XXII (2, 3, 4): 39-70.
- Arias, P., 1975. Contribución al conocimiento limnológico de la Ciénaga de Guarinocito y su relación con el río Magdalena. Tesis dc grado. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá.
- Arias, P., 1977. Evaluación limnológica de las planicies inundables de la cuenca norte del río Magdalena. Proyecto para el desarrollo de la pesca continental. Inderena-FAO. Bogotá.
- Arias-Díaz, D., Reinoso-Flórez, G., Guevara-Cardona, G., Villa-Navarro, F.A. 2007. Distribución espacial y temporal de los coleópteros acuáticos en la cuenca del Río Coello (Tolima, Colombia). *Caldasia* 29(1): 177-194.
- Aristizábal, G.H, 2000. Los hemípteros de la película superficial del agua en Colombia. Parte 1. Familia Gerridae. *Acad. Col. Cien. Exact. Fis. Nat.* Colección Jorge Alvarez Lleras, No. 10.

- Aristizábal, H. 2002. Los hemípteros de la película superficial del agua en Colombia. Parte I: Familia Gerridae. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras No 20, Bogotá.
- Aristizábal, H. 2017. Hemípteros acuáticos y semiacuáticos del Neotrópico. Academia colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Editorial Gente Nueva, Bogotá. 984p.
- Armitage, P. D., Moss Furse, D. 1983. The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over a wide range of unpolluted running-water sites. *Water Res*, 17:33-347.
- Armstrong, W., Justin, S., Beckett, P., y Lythe, S. (1991). Root adaptation to soil waterlogging. *Aquatic Botany*, 39, 57-73.
- Arndt, H. (1993). Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) - a review. *Hydrobiologia* 255, 231–246. <https://doi.org/10.1007/BF00025844>
- Arnold, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*. 23: 347–361.
- Arocena, R. (ed.). 2016. Principios y métodos de Limnología: ejemplos de Uruguay. DIRAC, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, 325 pp.
- Arriera, R. L., Schwind, L. T. F., Alves, G. M., y Lansac-Tôha, F. A. (2017). Estudos da biodiversidade de amebas testáceas para estratégias voltadas à preservação: uma revisão. *Revista em Agronegócio e Meio Ambiente*, 10(2), 567-586. <https://doi.org/10.17765/2176-9168.2017v10n2p567-586>
- Arteaga, J., W. Cuéllar, D. Ramírez, S. Ríos y S. Giraldo. (2010). Manejo de plantas acuáticas invasoras en embalses de EPM Caso: buchón de agua (*Eichhornia crassipes*) en el embalse Porce II, Antioquia-Colombia. *Revista EPM* (3): 22-35.
- Arteta-Bonivento, R. 2009. Cangrejos en el delta del río Ranchería, Riohacha (Colombia) (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Bol. Cient. Mus. Nat.* 13 (1): 140-152.
- Ascencio, E., Rivera, P., y Cruces, F. (2015). Morfología de *Peridiniopsis elpatiewskyi* (Ostenfeld) Bourrelly (Dinophyceae) encontrada por primera vez en aguas continentales de Chile. *Gayana Botanica*, 72(1), 42–46. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432015000100006>
- Aselman, I. y R. J. Crutzen. 1989. Global distribution of natural freshwater wetlands and rice paddies, their net primary productivity, seasonality and possible methane emissions. *J. Atmos. Chem.* 8: 307-358.
- Asprilla, S., Ramírez., J. J. Roldán, G.1998. Estudio limnológico de la Ciénaga de Jotaudó, Chocó. *Actual. Biol.* 20 (69): 87-107.

- Astudillo, M.R. 2005. Variación altitudinal de las náyades de los géneros de Odonata (Insecta) en algunos cuerpos de agua del suroccidente colombiano. Tesis de pregrado. Universidad del Valle. Programa de Biología. Santiago de Cali. 55 p.
- Aufsess, O. Von (1) 1903. Die Farbe der Seen. Diss., München. -(2) 1905. Die Physikalischen Eigenschaften der Seen. "Die Wissenschaft". 4, Braunschweig.
- Avila, G. (1973): Variación y frecuencia de algunas especies de Rotíferos provenientes de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia).- *Mitt. Int.Colombo-Alemán Invest. Cient.* 7: 15 – 29.
- Axelrod, H. R., 1986. Dr. Axelrod's Atlas of Freshwater Aquarium Fishes. 2nd. ed. T.F.H. Publications, Inc. N. J.
- Ayala, A., Phleger, F.B. (edit), 1969. Lagunas Costeras. Simposio, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, México.
- Aylward, B., Bandyopadhyay, J., Belausteguigotia, J. C., Borkey, P., Cassar, A. Z., Meadors, L., ... y Bauer, C. (2005). Freshwater ecosystem services. Ecosystems and human well-being: policy responses, 3, 213-256.
- Azevedo, F., Días, J., Magalhães, L. y Bonecker, C. (2012). Length-weight regressions of the microcrustacean species from a tropical floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 24 (1):1-11. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X2012005000021>.
- Azim, M. y T. Asaeda. (2005). Periphyton structure, diversity and colonization. Cap. 2. Pp. 15-29. En: Azim, M. E., M. C. VerdeGem y A. Van Dam (Eds.). Periphyton: ecology, exploitation and management. CABI publishing. Londres.
- Baas, P., Werker, E., y Fahn, A. (1983). Some ecological trends in vessel characters. *Iawa Journal*, 4(2), 141-159.
- Baird, R. B., Eaton, A. D., y Rice, E. W. (2017). Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. American Public Health Association. *American Water Works Association, Water Environment Federation*. ISBN: 9780875532875.
- Baksh, S. I., y Richards, J. H. (2006). An architectural model for *Eleocharis*: morphology and development of *Eleocharis cellulosa* (Cyperaceae). *American Journal of Botany*, 93(5), 707-715.
- Baldi, E., 1949. La Situation Actuelle de la Reserche Limnologique Après le Congres de Zürich. *Schweis. Z. Hydrol.* 11: 637-649.
- Balvanera, P., Quijas, S., Karp, D. S., Ash, N., Bennett, E. M., Boumans, R., ... y Walz, A. (2017). Ecosystem services. In *The GEO handbook on biodiversity observation networks* (pp. 39-78). Springer, Cham.
- Banco de Occidente, 1987. Frontera Superior de Colombia. O.P. Gráficas Ltda. Editolaser, Bogotá.

- Banco de Occidente. 2009. Libros de la Colección Ecológica del Banco de Occidente. Amazonía Colombiana. IMeditores. Disponible en versión digital <https://www.imeditores.com/banocc/amazonia/>
- Barbanti, L. 1985. Some problems and new prospects on Physical Limnology. *Limnology: a review*. Memorias Istituto Italiano de Idrobiologia 43: 1-32.
- Barbosa, F.A., y J. G. Tundisi. 1980. "Dial variations in a shallow tropical Brazilian lake I. The influence of temperature variation on the distribution of dissolved oxygen and nutrients". *Arch. Hydrobiol.* 116: 333-349.
- Barber, H. G., y Haworth, E. Y. (1981). *A guide to the morphology of the diatom frustule*. Ambleside: Freshwater Biological Association.
- Barbosa, F. A. y J. C. Tundisi, 1980. Primary Production of Phytoplankton and Environmental Characteristics of Shallow Quaternary Lake at Bastm Brazil. *Arch. Hydrobiol.* 90:139-161.
- Barbosa, F.A.R., Padisák, J. 2002. The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 28: 1385-1395.
- Barlow, G. W., J. R. Maylis y U. Roberts, 1976. Chemical Analysis of some Crater Lakes in Relation to Adjacent Lake Nicaragua (In: Investigations of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes). Edit. T.B. Rthorson. Publ. Univ. Nebraska, Lincoln, pp. 17-20.
- Barnett, A., y Beisner, B. E. 2007. Zooplankton biodiversity and lake trophic state: explanations invoking resource abundance and distribution. *Ecology*, 88(7), 1675-1686. <https://doi.org/10.1890/06-1056.1>
- Barrat-Segretain, M., Bornette, G. (2000). Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia* 421, 31–39.
- Barrat-Segretain, M., Bornette, G. (2000). Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia* 421, 31–39.
- Barrera H, J. A., Espinosa R., A. J., y P. Á. S. J. (2019). Contaminación en el Lago de Tota, Colombia: toxicidad aguda en *Daphnia magna* (Cladocera: Daphniidae) e *Hydra attenuata* (Hydroida: Hydridae). *Revista de Biología Tropical*, 67(1), 11–23.
- Barrera-Herrera, J. A., Aranguren-Riaño, N., Páez-Ruíz, Y. M., Molina-Pacheco, L. B., Pedroza-Ramos, A., y Díaz-Ballesteros, C. A. (2020). Incidencia del tiempo de retención hidráulica en el plancton del reservorio La Chapa (Santana, Boyacá), Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 407-422. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1022>
- Barrett, S.C.H., Echert, C.G., Husband, B.C. (1993). Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquat. Bot.* 44, 105–145.

- Basterrechea, M. y M. Dix. 2020. Parte I: Breve reseña histórica de la Limnología en Guatemala: Estudio de aguas continentales y principales actores. *Infolimno*, 1(1): 3.
- Bates, R. P. y J. F. Hentges, Jr., 1976. Aquatic Weeds - Eradicate or Cultivate. *Economic Botany*. 30: 39-50.
- Battarbee, R. (1988). The use of diatom analysis in archaeology: A review. *Journal of Archaeological Science*, 621 - 644.
- Battarbee, R., Cameron, N., Golding, P., y McGover, A. (2001). Evidence for Holocene climate variability from the sediments of a Scottish remote mountain lake. *Journal of Quaternary Science*, 339 - 346.
- Battauz, Y. S., José de Paggi, S. B., y Paggi, J. C. (2015). Endozoochory by an ilyophagous fish in the Paraná River floodplain: a window for zooplankton dispersal. *Hydrobiologia*, 755(1), 161-171. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2230-4>
- Battauz, Y. S., José de Paggi, S. B., y Paggi, J. C. (2017). Macrophytes as dispersal vectors of zooplankton resting stages in a subtropical riverine floodplain. *Aquatic Ecology*, 51(2), 191-201. <https://doi.org/10.1007/s10452-016-9610-3>
- Battauz, Y. S., José de Paggi, S. B., Paggi, J. C., Romano, M., y Barberis, I. (2013). Zooplankton characterisation of Pampean saline shallow lakes, habitat of the Andean flamingoes *Journal of Limnology*, 72(3), e44. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.e44>.
- Bayly, I. (1992). The non-marine Centropagidae (Copepoda: Calanoida) of the world.- Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 2, SPB Academic Publishing bv, The Hague.
- Bayly, I. A. E. y W. D. Williams. 1973. Inland waters and their ecology. En: Timms, B. C. 1992. *Lakes Geomorphology*. Gleneagles Publishing. Australia. 180 p.
- Bazilevich, N. I., L. Ye Rdin y N. N. Rozov. 1971. Geophysical aspects of biological productivity. *Soviet. Geog.* 12: 293-317. In: Mitsch, W. J. (ed.). 1994. The nonpoint source pollution control function of natural and constructed riparian wetlands.
- Beach Erosion Board. 1972. Waves in inland reservoirs. Technical Memoir 132, Beach Erosion Corps of Engineers, Washington, D.C. Págs. 27-30. En: Hakanson, L. 1981. *A manual on lake morphometry*. Springer Verlag. Berlin.
- Beadle, L. C., 1974. Water circulation and stratification in topical lakes. En: *The Inland Waters of Tropical Africa. An Introduction to Tropical Limnology*. Longman Inc. N.Y.
- Becerra-I, D. A., Cárdenas-E, K. A., y Álvaro-A, W. R. (2020). Diversidad de briófitos acuáticos en un río de alta montaña tropical. *Caldasia*, 42(2), 294-305.
- Beck. W. M., 1955. Suggested method for reporting biotic data. *Sew. Ind.Wastes..* 27: 1193-1797.

- Bedoya, I. y G. Roldán, 1984. Estudio de los dípteros acuáticos (Diptera) en diferentes pisos altitudinales en el Departamento de Antioquia. *Rev. Asoc. Col. Cien. Biol.* 2 (2): 113-134.
- Beisner, B. E., Peres-Neto, P. R., Lindström, E. S., Barnett, A., y Longhi, M. L. (2006). The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology*, 87(12), 2985-2991. <https://doi.org/>.
- Bekker, E. I., D. P. Karabanov, Y. R. Galimov, C. R. Haag, T. V. Neretina y A. A. Kotov. (2018). Phylogeography of *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Cladocera) in Northern Eurasia: Evidence for a deep longitudinal split between mitochondrial lineages. *PLoS One* 13(3):20 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194045>
- Beltrán, C. E. I. Beltrán, 1978. Selectividad de trasmallos, como alternativa de manejo en reservorios de piscicultura extensiva (embalses) en la extracción de especies de sabaleta *Brycon henni*, carpa *Cyprinus* y tilapia *Tilapia mossambica*. INDERENA Regional, Medellín.
- Beltrán, I., 1978. Aporte al estudio biológico-pesquero del embalse Troneras (Antioquia) y alternativas para su manejo. Inderena, Regional Antioquia, Medellín.
- Benavides, E., y Espitia, L. (2005). Determinación taxonómica de los protozoarios ciliados presentes en 13 humedales bogotanos. Tesis de grado. Bogotá, D. C., Colombia: Universidad Distrital Francisco José de Caldas.
- Bennett, E. M., Cramer, W., Begossi, A., Cundill, G., Díaz, S., Egoh, B. N., ... y Woodward, G. (2015). Linking biodiversity, ecosystem services, and human well-being: three challenges for designing research for sustainability. *Current opinion in environmental sustainability*, 14, 76-85.
- Bennett, F.D. (1984). Biological control of aquatic weeds. En: Proc. Int. Conf. Water Hyacinth. Thyagarajan, G. ed. UNEP Res. y Proc. Series 7. Nairobi. 14-40.
- Benoiston, A.-S., Ibarbalz, F., Bittner, L. G., Jahn, O., Dutkiewicz, S., y Bowler, C. (2017). The evolution of diatoms and their biogeochemical functions. *Philosophical Transactions B*, 1 - 10.
- Benzie, J. A. H. (2005). Cladocera: The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing. ISBN: 9789057821516
- Bernier, I., 1981. Contaminación en el embalse del Muña. Universidad Jorge Tadeo Lozano. *Revista La Tadeo*. (2): 23-25.
- Betancourt, C, R. Suárez y L. Toledo, 2010. Variabilidad ionica y características tróficas del embalse de Abreus. *Limnetica*, 29 (2): 341-352 (2010).
- Bevercombe, A. A et al., 1973a. Studies of invertebrate fauna of a wet slack in sand dune system. *Arch. Hydrobiol.* 71: 473-487.

- Bevercombe, A. A et al., 1973b. Studies of invertebrate fauna of a wet slack in sand dune system. *Arch. Hydrobiol.* 71: 487-493
- Bicudo, C. E. M. 1990. Metodología para o estudo qualitativo das algas do perifiton. *Acta. Limnol. Bras.* 2: 477-491.
- Bicudo, C. y R. M. T. Bicudo. 1970. Algas continentais Brasileiras. Fundação Brasileira para o Desenvolvimento do Ensino de Ciências, São Paulo.
- Bicudo, D. C. 1990. Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifiton. *Acta. Limnol. Bras.* 2: 459-475.
- Biggs B.J.F. 1996. Patterns in benthic algae of streams. En: Stenvenson RJ; Bothwell ML and Lowe RL. Editors. *Algal Ecology. Freshwater Benthic Ecosystems*. San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto. Academic Press. P. 31-56.
- Biggs, J., Von Fumetti, S., y Kelly-Quinn, M. (2017). The importance of small waterbodies for biodiversity and ecosystem services: implications for policy makers. *Hydrobiologia*, 793(1), 3-39.
- Biggs, R., de Vos, A., Preiser, R., Clements, H., Maciejewski, K., y Schlüter, M. (2021). The Routledge Handbook of Research Methods for Social-Ecological Systems (p. 526). Taylor y Francis.
- Bird, D. F. y Praire, Y. T. (1985). Practical guidelines for the use of zooplankton length-weight regression equations. *Journal of Plankton Research*, 7: 955-960.
- Birge, E. A., 1985. Cladocera. *Proc. Ind. Acad. Sci.* 5: 244-246.
- Birge, E. A. 1897. The Vertical distribution of the limnetic Crustacea of lake Mendota. *Biol. Zentrallb.* 17: 371-374.
- Bisson, P. A., Montgomery, D. R., y Buffington, J. M. 2017. Valley Segments, Stream Reaches, and Channel Units. *Methods in Stream Ecology, Volume 1*, 21–47. doi:10.1016/b978-0-12-416558-8.00002-0.
- Björk, S. y C. Gelin, 1980. Limnological function and management of the El Peñol reservoir. Inst. of Limnology, Univ. of Lund, Sweden.
- Blanco, L. y L. Sánchez. 1984. Contribución al estudio taxonómico de las diatomeas del Orinoco medio, bajo Caronú y algunas lagunas de inundación (Venezuela). *Soc. Cien. Nat. La Salle*. XLIV (121): 35-94.
- Blanco, S., Muñoz-López, C., y Rivera-Rondón, C. (2020). *Nupela eremica* sp. nov. (Bacillariophyta, Naviculaceae) from a páramo lake in the Colombia Andes. *Phytotaxa*, 295 - 300.
- Blettler, M. y Bonecker, C. (2006). Avaliação da biomassa de microcrustáceos em ambientes aquáticos continentais. *Interciencia*, 31 (8): 591-597.

- Bobrov, A., Krasilnikov, P. y García-Calderón, N. (2013). Biogeography of testate amoebae in the soils of Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 22: 2837–2855. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0558-5>
- Bobrov, A., Mazei, Y., Buyvolova, A., y Yacher, L. (2019). Testate Amoebae of Peru: filling the gap in the Neotropics. *Revista de Biología Tropical*, 67(3). <https://doi.org/10.15517/RBT.V67I3.32909>.
- Bock, J. (1969). Productivity of the water hyacinth *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Ecology*: 460-464.
- Böck, K., Polt, R., y Schülting, L. (2018). Ecosystem services in river landscapes. In *Riverine Ecosystem Management* (pp. 413-433). Springer, Cham.
- Böck, K., Polt, R., y Schülting, L. (2018). Ecosystem services in river landscapes. In *Riverine Ecosystem Management* (pp. 413-433). Springer, Cham.
- Boltovskoy, A. (1983). *Peridinium cinctum* f. *westii* del Mar de Galilea, sinónimo de *P. gatunense* (Dinophyceae). *Limnobiós*, 2(6), 413–418.
- Boltovskoy, A. (2003). *Peridinium willei* (Dinophyceae) y sus formas: ecología y distribución en la Argentina. *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 38(1–2), 175–184.
- Boltovskoy, A., Echenique, R. O., y Guerrero, J. M. (2013). Sucesivas invasiones de especies de *Ceratium* (Dinophyceae) en Sudamérica: un proceso que lleva dos décadas. *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 48(Supl.), 27.
- Boltovskoy, D. 1995. Colección de plancton. En: Lopreto, E. C. y G. Tell. (directores). Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo I. Ediciones Sur. Argentina.
- Bonecker, C. C., Aoyagui, A. S. M., y Santos, R. M. (2009.) The impact of impoundment on the rotifer communities in two tropical floodplain environments: interannual pulse variations. *Brazilian Journal of Biology*, 69 (2), 529-537. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000300008>.
- Bonecker, C. C., Nagae, M. Y., Bletler, M. C., Machado, L. F. y Lansac-Tôha, F. A. (2007). Zooplankton biomass in tropical reservoirs in southern Brazil. *Hydrobiologia*, 579 (1): 115-123.
- Bonilla-Barbosa, J. R., y B. Santamaría. (2013). Plantas acuáticas exóticas y trasladadas invasoras, pp. 223-247. En: Mendoza, R. y P. Koleff (coords.), Especies acuáticas invasoras en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Boschilia, S. M., Thomaz, S. M., y Piana, P. A. (2006). Plasticidade morfológica de *Salvinia herzogii* (de La Sota) em resposta à densidade populacional. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 28(1), 35-39.

- Bottrell, H., Duncan, A., Gliwicz Z., Grygierek, E., Herzig, A., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurasawa, H., Larsson, P., Weglenska, T. (1976). Are view of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* 24: 419-456.
- Bourrelly, 1971. Les algues d'eau douce. V.III. Les algues bleues et rouges. Paris Editions Boubée.
- Bourrelly, P., 1966-1972. Les algues d'eau doue. 3 vols. N. Boubée y Cie. Paris.
- Bouvy, M., Ngansoumana, B., Samba, K., Sane, S., Pagano, M., Arfi, R. 2006. Phytoplankton community structure and species assemblage succession in a shallow tropical lake (Lake Guiers, Senegal). *Aquat Microb. Ecol.*, 45: 147-161.
- Bowen, S. H., 1979. Determinants of the chemical composition of periphytic detrital aggregate in a tropical lake (lake Venezuela). *Arch. Hydrobiol. Occenogr.* 23: 767-776.
- Boyer S, John, 1982. Plant productivity and environment. *Science*, 218 (4571), 443-448. <https://doi.org/10.1126/science.218.4571.443>.
- Bozarth, A., Maier, U., y Zauner, S. (2009). Diatoms in biotechnology: modern tools and applications. *Appl Microbiol Biotechnol*, 195 - 201.
- Braga, A.C., P. Pompeu, R. F. Carvalho y R.L. Ferreira. (2008). Dieta e crescimento de *Synbranchus marmoratus* (Bloch, 1975) (Pisces, Synbranchiformes) durante período de pré-estivação em uma lagoa marginal da bacia do São Francisco, Minas Gerais. *Zoociências*, 10 (2): 133-138.
- Braghin, L. D. S., Días, J. D., Simões, N. R., y Bonecker, C. (2021). Food availability, depth, and turbidity drive zooplankton functional diversity over time in a Neotropical floodplain. *Aquatic Sciences*, 83(1), 1-11. <https://doi.org/10.1007/s00027-020-00763-7>
- Branco, S. M .1912. Poluição. Rio de Janeiro, Ao Livro Técnico.
- Branco, S. M. 1984. Limnología Sanitaria, Estudio de la polución de aguas continentales, OEA. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C.
- Branco, S. M. y A. Rocha., 1977. Poluição, proteção e usos múltiplos de represas. São Paulo, Edgard Blücher.
- Branco, S. M., 1971. Hidrobiología aplicada a Engenharia Sanitaria. São Paulo, CETESB.
- Brandorf, G. O., W. Koste y N. N. Smirnov, 1982. The composition and structure of rotiferan and crustacean of Iower Nhamudá, Amazonas, Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ*, 17: 69-121.
- Braun-Blanquet, J. (1932). Plant sociology. The study of plant communities. First ed. McGraw-Hill Book Co., Inc., New York and London. 439 pp.
- Bravo, J y N. J. Windevoxhel. 1997. Manual para la identificación y clasificación de humedales en Costa Rica. UICN/HORMA: MINAE: Embajada Real de los Países Bajos. San José, Costa Rica.

- Brehm, V. (1956): Cladocera aus Venezuela.- in F. Gessner y V. Vareschi (eds.). *Ergebnisse der deutschen limnologischen Venezuela-Expedition 1952, Band I*, VEB, Berlin: 217 – 232.
- Bremer, L. L., Brauman, K. A., Nelson, S., Prado, K. M., Wilburn, E., y Fiorini, A. C. O. (2018). Relational values in evaluations of upstream social outcomes of watershed Payment for Ecosystem Services: a review. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 35, 116-123.
- Brito, S.L., Maia-Barbosa, P.M., Pinto-Coelho, R.M. (2013). Length-weight relationships and biomass of the main microcrustacean species of two large tropical reservoirs in Brazil. *Braz. J. Biol.*, 73(3): 593-604. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842013000300017>.
- Brock M.A., Nielsen D.N., Shiel R.J., Green J.D. y Langley J.D. 2003. Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology*, 48, 1207-1218.
- Brook, A.J. 1981. *The Biology of Desmids*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne. 276 p.
- Brouwer, P., Schluempmann, H., Nierop, K.G., Elderson, J., Bijl, P.K., van der Meer, I., de Visser, W., Reichart, G.J., Smeekens, S., van der Werf, A., (2018). Growing Azolla to produce sustainable protein feed: the effect of differing species and CO2 concentrations on biomass productivity and chemical composition. *J. Sci. Food Agric.* 98, 4759–4768. <https://doi.org/10.1002/jsfa.9016>.
- Brow, J. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 255 - 279.
- Brow, J., Stevens, G., y Kaufmnan, D. (1996). The geographic range: Size, Shape, Boundaries, and internal structure. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 597 - 623.
- Brown, J. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7): 1771 - 1789.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Second edition. Sinauer Associates, INC. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 691 pp.
- Brusca, R. C., W. Moore y Shuster, S. E. (translated by Guanabara Koogan). (2018). *Invertebrados*, 3a edição. Saraiva Academic Press, São Paulo. 1032 ISBN-10: 1605353752.
- Buckingham, G. R., D. Boudas y R. F. Theriot. (1983). Reintroduction of the aligator-weed flea beetle (*Agasicles kygrophila* Selman and Vogt) into de United States from Argentina, *Journal of Aquatic Plant Management*, 21: 101-102.
- Buckingham, G. R.; D. Boucias and R. F. Theriot, 1983. Reintroduction of the aligator-Weed flea beetle (*Agasicles hygrophila*. Selman and Vogt) into de United States from Argentina. *Jour. Aquat. Mgt*. 21: 101-102.

- Buf, H., y Bayer, M. (2002). *Automatic diatom identification*. New Jersey: World Scientific.
- Builes, J. y A. Urán, 1974. Estudio del ciclo sexual de la sabaleta *Brycon henni* Eigenmann. Su comportamiento y fecundación artificial. *Actual. Biol*, 3(7): 1-12.
- Buitrago, L.F. (1998). Dinámica poblacional de *Arctodiaptomus dorsalis* en un ecosistema tropical raso Laguna Parque Norte, Medellín, Colombia. Tesis de maestría, Universidad del Cauca, Popayán.
- Buitrago, L.F. (1998): Dinámica poblacional de *Arctodiaptomus dorsalis* en un ecosistema tropical raso Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia.- Disertación M.Sc.
- Bunker, G., 1931. Informe sobre el aprovechamiento del río Medellín para abastecimiento de agua de la ciudad de Medellín. Empresas Públicas Municipales, Medellín.
- Burdman, L., Krashevskaya, V., Lara E.
- Burki, F., Roger, A. J., y Simpson, M. W. (2020). The New Tree of Eukaryotes. *Trends in Ecology y Evolution*, 43 - 55.
- Bustamante-Gil, C., Boltovskoy, A., Rengefors, K., Tavera, R., Amat, E., y Ramírez-Restrepo, J. J. (in press). Checklist, new records, and taxonomic annotations of freshwater thecate dinoflagellate (Dinophyceae) in Colombia. *Phytotaxa*.
- Bustamante-Gil, C., Ramírez Restrepo, J. J., Boltovskoy, A., y Vallejo, A. (2012). Spatial and temporal change characterization of *Ceratium furcoides* (Dinophyta) in the equatorial reservoir Riogrande II, Colombia. *Acta Limnol.Brasil.*, 24(2), 207–219.
- Bustamante-Gil, C., Ramírez Restrepo, J. J., Boltovskoy, A., y Vallejo, A. (2012). Spatial and temporal change characterization of *Ceratium furcoides* (Dinophyta) in the equatorial reservoir Riogrande II, Colombia. *Acta Limnol.Brasil.*, 24(2), 207–219.
- Bustamante-Sanint, S. (2010). Modelado de especies invasoras, caso de estudio: pérdida del espejo de agua en la laguna de Fúquene por invasión del buchón (*Eichhornia crassipes*). Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de Magister en Hidrosistemas. Facultad de Ingeniería. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá D.C.
- Caballero, M., Valadez, F., y Rodriguez, A. (2013). PaleoLimnología: Como descifrar la historia de los lagos y su entorno a partir del estudio de sus sedimentos. *Paleontología Mexicana*, 1 - 10.
- CABI. Invasive Species Compendium. Wallingford, UK: CAB International. www.cabi.org/isc.
- Cabrera, W., 1970. La Cocha, un lago andino en el sur de Colombia. *Sociedad Geográfica de Colombia*. 27(101): 37-52.
- Caicedo, O y J. Palacio, 1998. Los macroinvertebrados bénticos y la contaminación orgánica.

- Caicedo, P. E. y D. G. García. 1971. Evaluación del grado de contaminación del río Bogotá. Ler. Foro Nacional sobre el Medio Ambiente, Bogotá.
- Cale WG y McKown MP. 1986. A cost analysis technique for research management and design. *Environ. Magement*, 10: 89-96.
- Calijuri MC, Tundisi JG. 1990. Limnología comparada das represas do Lobo (Broa e Barra Bonita, Estado de São Paulo: mecanismos de funcionamiento e bases para o gerenciamento. *Rev. Brasil. Biol.* 50: 893-913.
- Calijuri MC. 1988. Respostas fisioecológicas da comunidade fitoplantônica e fatores ecológicos em ecossistemas com diferentes estágios de eutrofização. Tese de Doutorado. PPG –Hidráulica e saneamento, SHS, EESC-USP.
- Camargo, L.F. (1989): Estudio semicuantitativo y cualitativo del zooplancton superficial del Embalse de El Guájaró (Atlántico), Colombia.- Tesis Fac. Biología Marina., Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, 245 pp.
- Canales-Gutiérrez, A. (2010). Evaluación de la biomasa y manejo de *Lemna gibba* (lenteja de agua) en la bahía interior del lago Titicaca, Puno. *Ecología Aplicada*, 9 (2): 91-99.
- Caraballo, P., Forsberg, B., y Leite, R. (2016). Abundancia y composición isotópica de los microcrustáceos planctónicos en un lago de inundación de la Amazonia Central: implicaciones para la dinámica trófica de la comunidad planctónica. *Caldasia*, 38(1), 149-165. ISSN 0366-5232 <https://doi.org/10.15446/caldasia.v38n1.57835>.
- CárdenasLópez, D., N. Castaño-Arboleda y J. Cárdenas-Toro. (2011). Plantas introducidas, establecidas e invasoras en Amazonia colombiana. Bogotá D. C., Colombia: Sinchi Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas.
- Cárdenas, G., 1977. Estudios de la macrofauna bentónica en los embalses de Neusa, Sisga, Tominé y Muña. Tesis de Grado. Universidad de los Andes. Bogotá.
- Cárdenas-López, D., N. Castaño-Arboleda y J. Cárdenas-Toro. (2010). Capítulo III. Análisis de riesgo de especies de plantas introducidas para Colombia. pp.149-199. En: Baptiste, M. P., N. Castaño, D. Cárdenas, F. P. Gutiérrez, D. L. Gil y C. A. Lasso (eds). Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia.
- Cardona López, A. (2012). Política pública sectorial de agua y saneamiento básico en Colombia: una mirada crítica. *Facultad de Ciencias Económicas*.
- Carlson, R. E. 1977. A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 22: 361-369.
- Carmona, G. E.. 1979. Contribución al conocimiento de la ecología del plancton de la Ciénaga Grande de Santa Marta. Tesis de grado, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Carmouze, J. P. 1994. O metabolismo dos ecossistemas aquáticos. Fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas. Editora Edgard Blücher Ltda/Fapesp.

- Carr GM, Chambers PA, (1998). Macrophyte growth and sediment phosphorus and nitrogen in a Canadian prairie river. *Freshwater Biol*, 39: 525–536.
- Carrillo, Y., A. Guarín y G. Guillot. (2006). Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (NEUSA, Colombia). *Aquatic Botany* 85: 7-15.
- Carvalho, M. (1983). Efeitos da flutuação do nível da água sobre a densidade e composição do zooplâncton em um lago de várzea da Amazonia, Brasil. *Acta Amazonica*, 13: 715-724.
- Casagrande, Alessandro, Silva Júnior, Pedro, Mendonça, Francisco, et al., 2011. Mudanças climáticas e aquecimento global: controvérsias, incertezas e a divulgação científica. *Revista Brasileira de Climatologia* 8: 30–44. <https://doi.org/10.5380/abclima.v8i0.25793>.
- Caspers, H., 1967. Estuaries: Analysis of Definitions and Biological Considerations. En: Estuaries. Georg. H. Lauff, Edit. W.K Kellog Biological Station, Michigan State University Publ. N° 83. *Am. Soc. for Adv. of Sciences*, Washington, D.C.
- Castilho-Noll, M. S. M. y Arcifa, M. S. (2007). Length-weight relationships for zooplanktonic species of a tropical Brazilian lake: Lake Monte Alegre. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 19 (1): 93-100.
- Castilho-Noll, M. S. M., Câmara, C. F., Chicone, M. F., y Shibata, É. H. (2010). Pelagic and littoral cladocerans (Crustacea, Anomopoda and Ctenopoda) from reservoirs of the Northwest of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 10(1), 21-30. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000100001>
- Castro, A. J., Vaughn, C. C., Julian, J. P., y García-Llorente, M. (2016). Social demand for ecosystem services and implications for watershed management. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 52(1), 209-221.
- Castro, L. y S. Gorzula, 1986. The interrelations of the Caroni river basin ecosystems and hydroelectric power projects. *Interciencia*, 11(6): 272-277.
- Catian, G., y Scremin-Dias, E. (2013). (Anatomia comparativa da folha de espécies de Nymphaea (Nymphaeaceae) da planície de inundação brasileira). *Brazilian Journal of Biology*, 73(4): 809-817.
- CEN/TC 230. 2002. Water quality-guidance standard for the routine sampling and pretreatment of benthic diatoms from rivers. European Standard. CEN/TC 230 prEN 13946: Committee on European Normalization 14 p. (www.techind.fi/standard/uitiset/tilaajat/sfs_en_12952-6.pdf).
- Center, T. D. (1982). The water hyacinth weevils. *Aquat.* 4, 8: 16-19.
- Center, T. D. y F. A. Dray. (1992). Associations between water hyacinth weevils *Neochetina eichhorniae* and *N. bruchi* and phenological stages of *Eichhornia crassipes* in Southern Florida. *Florida Entomol.* 75 (2): 196-211.

- CEPAL, 2013. Guía análisis y zonificación de cuencas hidrográficas para el ordenamiento territorial. Coordinación: Osvaldo Henríquez Opazo, Jefe Departamento de Políticas y Descentralización, SUBDERE Ricardo Jordán Fuchs, Encargado Asuntos Económicos, División de Desarrollo Sostenible y Asentamientos Humanos, CEPAL. ISBN: 978-956-8468-42-2.
- Cicchino, G., E. Zopi de Roa E. Montiel, 1989. *Notodiatomus henseni* Dahl (Crustacea, Copepoda): un problema de sinonimia en el zooplancton de Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 12 (3-4) : 98 – 105.
- Cisneros, R., E. Hooker y L.E. Velásquez. 1991. Natural diet of herbivorous zooplankton in lake Xolotlán (Managua). *Hydrobiological Bulletin*, 25: 163-167. <https://doi.org/10.1007/BF02291249>.
- Clapham, W. B., 1973. *Natural Ecosystems*. The MacMillan Company, New York.
- Clarke, F. W., 1924. The composition of River and Lake waters of the United States. U.S. Geol. Survey Profess. N° 135.
- Clements, F. E. (1907). *Plant physiology and ecology*. H. Holt.
- Coesel PFM. (1982). Structural characteristics and adaptations of desmid communities. *J Ecol.* 70: 163-77.
- Cofrancesco, A. F., M. Steward y D. R. Sanders. (1985). The impact of *Neochetina eichhorniae* (Coleoptera: Curculionidae) on water hyacinth in Louisiana. Proc. VIth. Int. Symp. Biol. Contr. Weeds. Vancouver, Canada. ed. Delfosse, E. E. Agric. Can. 525-535 pp.
- Coker, R. E., 1911. Lake Titicaca, the most remarkable lake in the world. *Intern. Revue. Ges. Hydrob.*, 4.
- Cole, G. A., 1983. *Textbook of limnology*. 3rd. Edition. The C.V. Mosby Company. St. Louis. Toronto-London.
- Collado, C., D. Defaye, B. Dussart y C.H. Fernando (1984), A study of freshwater Copepoda (Crustacea) of Costa Rica with notes on some species, *Hydrobiologia* 119 (2): 899-919. Université de Paris VI 24620. ISBN-10: 9004181385
- Collins GB, Weber CI. 1978. Phycoperiphyton (algae) as indicators of water quality. *Transactions of the American Microscopical Society*. 97:36-43.
- Conde-Porcuna, J. M. y S. S. S. Sarma. (1995). Prey selection by *Asplanchna girodi* (Rotifera): the importance of prey defence mechanisms. *Freshwat. Biol*, 33: 101–108. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1995.tb00396.x>
- Conde-Porcuna, J.M., Ramos-Rodríguez, E. y Morales-Baquero, R. (2004). El zooplancton como integrante en la estructura trófica de los sistemas acuáticos lénticos. *Ecosistemas* 13(2): 23-29. Recuperado a partir de: <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/204>.

- Contreras-Espinosa, F., Rivera-Guzmán, N. E., y Segura-Aguilar, R. (2005). Nutrientes y productividad primaria fitoplanctónica en una laguna costera tropical intermitente (La Mancha, Ver.) del Golfo de México. *Hidrobiológica*, 15(3), 299-310.
- Cook, C. D. K. (1990). *Aquatic Plant Book*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. 227 pp.
- Cook, C. D. K., y Rutishauser, R. (2007). Podostemaceae. En: *Flowering Plants· Eudicots* (pp. 304-344). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Cook, C. D. K., B. J. Gut, E. M. Rix, J. Schneller, and M. Leitz. (1974). *Water Plants of the World*. W. Junk. The Hague A manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes. A comprehensive systematic overview of aquatic plants on a cosmopolitan basis.
- Cook, C.D.K y Luond, R. (1982). A revision of the genus *Hydrocharis* (Hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.* 14, 177–204.
- Copatti, C., L. Fagundes, J. Quaini y B. Copatti. (2013). Diversity of aquatic arthropods on *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms roots before and after removal of substrate in a reservoir in southern Brazil. *Panam J Aquat Sci*, 8 (4): 265-275.
- Cornejo, A, 2017. Diagnóstico de la condición ambiental de los afluentes superficiales de Panamá. SENACYT. 323p.
- Cornejo, A, 2019. Protocolo de biomonitoreo para la vigilancia de la calidad del agua en afluentes superficiales de Panamá 2019. SENACYT, Panamá. 79p.
- Correa, M., T. Machado y G. RoIdán, 1981. Taxonomía y ecología del orden Trichoptera. en el departamento de Antioquia en diferentes pisos altitudinales. *Actual. Biol.* 10(36): 35-48.
- Correll, D. S., y Correll, H. B. (1972). *Aquatic and wetland plants of southwestern United States*. Environmental Protection Agency. 1777 pp.
- Cortínez, J.S, 2020. Estudio de los fenómenos de corrosión presentes en estructuras y equipos hidromecánicos de las centrales hidroeléctricas Porce II y Porce III. Universidad de Antioquia Facultad de Ingeniería, Departamento de ingeniería de materiales. Informe técnico Medellín, Colombia. 36p.
- Cosel, R. von .1986. Moluscos de la región de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Costa del Caribe de Colombia). *An. Inst.Inv. Mar. de Punta de Betún* 16: 79-370.
- Cosel, R. von. 1973. Lista preliminar de los moluscos de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia). *Mitt. Inst Colombo-Alemán. Invest. Cient.* 7:47-56.
- Cosel., R. von., 1978. Die Mollusken der Ciénaga Grade de Santa Marta (Kolumbien) und ihre Lebensgemeinschaften in wechsel der Jahreszeiten. Diss. Dr. rer. nat. Universitaet, Giessen, 348 p.

- Costanza, R., De Groot, R., Sutton, P., Van der Ploeg, S., Anderson, S. J., Kubiszewski, I., ... y Turner, R. K. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global environmental change*, 26, 152-158.
- Cowardin et al. 1979. Classification of wetlands and deep water habitats of the United States. Fish and Wild Life Service, Department of Interiors, 131p.
- Cowgill, U. M., C. E. Goulden, G. E. Hutchinson, R. Patrick, A. A. Racek y M. Tsukada, 1966. The history of laguna de Petenxil, a small lake in northern Nicaragua. *Mem. Connecticut Acad. Arts Sciences*, 18: 126 p.
- Cox, E. (2015). Heterokontophyta / Ochrophyta: Diatoms, Diatomeae (Bacillariophyceae s.l., Bacillariophyta). En: Wolfgang, F. Syllabus of Plant Families - A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien Part 2/1: Photoautotrophic eukaryotic Algae. Glaucocystophyta, Cryptophyta, Dinophyta/Dinzoa, Haptophyta, Heterokontophyta/Ochrophyta, Chlorarachniophyta/Cercozoa, Euglenophyta/Euglen (págs. 64-103). Stuttgart: Borntraeger.
- Cronk, J. K. y Fennessy, M. S. (2001). Wetland plants: biology and ecology. Washington, New York: Lewis Publishers. 462 pp.
- Cruz, 1893. A vehiculação microbiana pelas águas. Río de Janeiro, FMRJ. Tesis de doctorado.
- CTA, 2017 Gestión Integral del Recurso Hídrico Municipio de El Retiro. Informe Administración Municipal Cummins, K.W, 1975. The ecology of running waters, theory and practice. In: Baker DB, Jackson WB, Prater BL (Eds). Proceedings of Sandusky River Basin Symposium, International Joint Commission, Great Lakes Pollution, pp 277-293., EPA, Washington, D.C (1.2).
- Culver, B. A., M. M. Boucherle, D. j. Bean, and J. W. Fletcher. (1985). Biomass of Freshwater Crustacean Zooplankton from Length-Weight Regressions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42(8):1380-1390 <https://doi.org/10.1139/f85-173>
- Chalar, G. y D. Conde. 2000. Antecedentes y estado actual del conocimiento científico de los embalses del Uruguay. En: A. Fernández-Cirelli (Ed.). El Agua en Iberoamérica: Acuíferos, lagos y embalses. Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED). Subprograma XVII. Aprovechamiento de Recursos Hídricos. Buenos Aires: 145-147.
- Chalar, G. 2009. The use of phytoplankton patterns of diversity for algal bloom management. *Limnologica*, 39: 200-208.
- Chang KH, Doi H, Nishibe Y, Nakano SI. (2010). Feeding habits of omnivorous *Asplanchna*: comparison of diet composition among *Asplanchna herricki*, *A. priodonta* and *A. girodi* in pond ecosystems. *J Limnol*, 69(29):2009-2016. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2010.209>

- Chapin, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S.
- Chapman, R.L., Waters, D.A. 1992. Epi- and endobiotic chlorophytes. En: Reiser, W. (Ed.), *Algae and symbioses: Plants, animals, fungi, viruses, interactions explored*. Biopress, Bristol, pp. 620-639.
- Chepurnov, V. A., Chaerle, P., Roef, L., Van Meirhaeghe, A., y Vanhoutte, K. (2011). Classical breeding in diatoms: scientific background and practical perspectives. En J. Seckbach, y J. P. Kocielek, *The Diatoms World* (págs. 171 - 194). New York: Springer.
- Cholnoky, B. J. (1968). *Die Ökologie der Diatomeen in Binnengewässern*. Lehre: J. Cramer.
- Church, M, 1982. Channel bars in gravel-bed rivers. In: Hey RD, Bathurs J.C, Thorne CR (eds). *Gravel bed rivers*, pp 291-336. John Wiley y Sons, Chichester (9.3).
- Chye Ho, Sinn, 1979. Structure, species diversity and primary production of Epiphytic Algal Communities in the Schohsec (Holstein), West Germany. Tesis de doctorado, Universität Kiel.
- D'Autilia, R., Falcucci, M., Hull, V., y Parrella, L. 2004. Short time dissolved oxygen dynamics in shallow water ecosystems. *Ecological modelling*, 179: 297 - 306.
- Da Silva Brito, M. T., Diniz, L. P., Pozzobom, U. M., Landeiro, V. L., y Sousa, F. D. R. (2020). Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) from the state of Mato Grosso, Brazil. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 56. 7 1-9 <https://doi.org/10.1051/limn/2020005>
- Dagosta, F. C. P. y M. de Pinna. 2017. Biogeography of Amazonian fishes: deconstructing river basins as biogeographic units. *Neotropical Ichthyology* 15(3): e170034. DOI: 10.1590/1982-0224-20170034. *Diversity*, 12(4), 147. <https://doi.org/10.3390/d12040147>
- Dahl, F., 1894. Die copepoden fauna des Unteren Amazonas. *Ber Naturforsch. Ges. Freiburg*, 8: 10-23.
- Dahl, G. y F. Medem, 1964. Informe sobre la fauna acuática del Sinú. CVM Departamento de Investigaciones Ictiológicas y Faunísticas.
- Dahl, G., 1963. "El bocachico": Contribución al estudio de su biología y su ambiente. CVM. Departamento de Investigaciones Ictiológicas y Faunísticas.
- Dahl, G.1971. Los peces del norte de Colombia. INDERENA. Bogotá.
- Daily, G. C., y Matson, P. A. (2008). Ecosystem services: From theory to implementation. *Proceedings of the National Academy of Ciencias*, 105(28), 9455-9456.

- Damborenea, C. (2020). Protozoa. En D. C. Rogers, C. Damborenea and J. Thorp (Eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates* (Fourth ed., Chp. (2): 9-77): Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804225-0.00002-2>
- Davis, J.A. y Barmuta, L.A. 1989. An ecologically useful classification of mean and near-bed flows in streams and rivers. *Freshwater Biology*, 21 (2), 271–282. doi:10.1111/j.1365-2427.1989.tb01365.
- Day, J. A. y B. R. Davies, 1986. The Amazon River System. En: Davies, B.R. y K.F. Walker, Edit. *The Ecology of River Systems*. Dr. W. Junk Publishers, Boston.
- Day, J. W. Jr y A. Yáñez-Arancibia, 1982. Coastal Lagoons and Estuaries ecosystems approach. *Ciencia Interamericana (Mar. Sci.)*. OEA. Washington, D.C. 22(1-2): 11-26.
- De Feo, G., Mays, L., y Angelakis, A. N. (2011). Water and wastewater management technologies in the ancient Greek and Roman civilizations. In *Water-quality engineering* (pp. 3-22). Elsevier.
- De León, L. y G. Chalar. 2003. Abundancia y diversidad del fitoplancton en el embalse de Salto Grande (Argentina – Uruguay). *Ciclo estacional y distribución espacial*. *Limnetica*, 22(1-2): 103-113.
- De los Ríos, P., y Kotov, A. A., 2015. A checklist of Branchiopoda (Anostraca and Cladocera) of Chilean continental waters. *Zootaxa*, 4027(3), 366-388. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4027.3.3>
- De Los Rios, P., y Soto, D. (2007). Crustacean (Copepoda and Cladocera) zooplankton richness in Chilean Patagonian lakes. *Crustaceana*, 8 (3): 285-296. <https://doi.org/10.1163/156854007780162433>
- De Neiff, A., y R. Carignan, 1997. Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* root in two lakes of the Parana river foodplain. *Hydrobiologia*, 345: 185-196.
- De Neiff, A., 2003. Macroinvertebrates living on *Eichhornia azurea* Kunth in the Paraguay River. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 15: 55-63.
- De Saussure, H. B., 1779. *Voyages dans les Alpes. précédés d'un essai sur L'histoire naturelle des environs de Genève*. Neuchatel, S. Fauche.
- De Smet, W. H. y R. Pourriot. (1995). Rotifera Volume 4-5: The *Dicranophoridae* (Monogononta), the *Ituridae* (Monogononta) and the *Proalidae* (Monogononta). T Nogrady, ed. *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 9 and the world 12*. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing. ISSN 0928–2440 <https://doi.org/10.1002/iroh.19970820405>.
- De Smet, W.H. 1996. *Rotifera Volume 4: The Proalidae (Monogononta)*. T Nogrady, ed. *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 9*. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing.

- Debastiani, C., Meira, B. R., Lansac-Tôha, F. M., Velho, L. F. M., y Lansac-Tôha, F. A. (2016). Protozoa ciliates community structure in urban streams and their environmental use as indicators. *Brazilian Journal of Biology*, 76 (4), 1043-1053. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.08615>.
- Deevey, E. S., 1957. Limnological Studies in Middle America, with a chapter on Aztec limnology. *Trans. Connecticut Acad. Arts. Sci.* 39: 213-328.
- Dejen, E., Vijverberg, J., Nagelkerke, L. A., y Sibbing, F. A. (2004). Temporal and spatial distribution of microcrustacean zooplankton in relation to turbidity and other environmental factors in a large tropical lake (L. Tana, Ethiopia). *Hydrobiologia*, 513(1), 39-49.
- Deloach, C. J. y H. A. Cordo. (1983). Control of water hyacinth by *Neochetina bruchi* (Coleoptera: Curculionidae: Bagoini) in Argentina. *Environmental Entomology*. 12. 19-23
- Deloach, C. J. y H. Cordo, A. (1978). Life history and ecology of the moth *Sameodes albigitallis*, a candidate for the biological control of water hyacinth. *Environ. Entomol.* 7 (2): 309-321.
- Deloach, C. J., H. A. Cordo, R. Ferrer y. J. Runnacles. (1980). *Acigona infusella*, a potential biological control agent for waterhyacinth: observations in Argentina (with Descriptions of Two New Species of *Apanteles* by L. De Santis). *Annals Entomol. Soc America*, 73: 138-146.
- Demnati, F., Boubaker, Z., Allache, F., y Ernoul, L. (2020). Ecosystem services in salt lakes: An ethnobotanic case study of halophytes from Algeria. *Ecologia mediterranea*, 46, 2.
- Dendy, F. E., W. A. Champion y R. B. Wilson, 1973. Reservoir Sedimentation in the United States. En: Ackermann et al. *Man Made Lakes: Their Problems and Environmental Effects*. *Am. Geograph. Union*, Washington, D.C.
- Derelle, R., Purificación, L.-G., y David, T. H. (2016). A phylogenomic framework to study the diversity and evolution of Stramenopiles (= Heterokonts). *Molecular Biology and Evolution*, 2890 - 289.
- Devol, A. H., J. E. Richey, B. R. Forsberg y L. A. Martinelli. 1994. Environmental methane in the amazon river floodplain. In: Mitsch, W. J. (ed.). 1994. *The nonpoint source pollution control function of natural and constructed riparian wetlands*.
- Días, Murilo S., T. Oberdorff, B. Hugueny, F. Leprieur, C. Jézéquel, J-F. Cornu, S. Brosse, G. Grenouillet y P. A. Tedesco. 2014. Global imprint of historical connectivity on freshwater fish biodiversity. *Ecology Letters*, 17: 1130-1140.
- Díaz de A. R., H. Gil, E. Vega, A. Puerta y A. Loaiza. (1985). Control de crecimiento de plantas acuáticas en el embalse La Fe. Medellín (Colombia): Empresas Públicas de Medellín, Universidad Nacional.

- Díaz de A. R.; H. Gil; E. Vega; A. Puerta y A. Loaiza. 1985. Control de crecimiento de plantas acuáticas en el embalse La Fe. Empresas Públicas de Medellín-Universidad Nacional.
- Díaz, C., y Rivera, C. (2004). Diatomeas de pequeños ríos andinos y su utilización como indicadores de condiciones ambientales. *Caldasia*, 381 - 394
- Díaz-Ballesteros, C. A. (2020). Incidencia del tiempo de retención hidráulica en el plancton del reservorio La Chapa (Santana, Boyacá), Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 44(171), 407-422. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1022>
- Dickman M. 1969. Some effects of lake renewal on phytoplankton productivity and species composition. *Limnol. Oceanogr.* 14: 660-666.
- Diel, P., Kiene, M., Martin-Creuzburg, D., y Laforsch, C. (2020). Knowing the enemy: inducible defences in freshwater zooplankton. *Diversity*, 12(4), 147. <https://doi.org/10.3390/d12040147>.
- Dix, M., M. Dix, M. Orozco, D. Cabrera, E. Bocel, A. Toledo y Erin Symonds. 2011. El Lago Atitlán, Guatemala: su estado ecológico octubre 2009 a diciembre 2011. *Revista Universidad del Valle*, 24:1-50.
- Dodson, S. I., Newman, A. L., Will-Wolf, S., Alexander, M. L., Woodford, M. P., y Van Egeren, S. (2009). The relationship between zooplankton community structure and lake characteristics in temperate lakes (Northern Wisconsin, USA). *Journal of Plankton Research*, 31 (1), 93-100. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn095>.
- Domínguez, E, M.D. Hubbard y M.L. Pescador, 1994. Fauna de Agua dulce de la República Argentina. Los Ephemeroptera en Argentina. Vol. 33. Fascículo 1. p142.
- Donato-Rondón, J. (2019). Diversidad de diatomeas en un sistema fluvial andino: los nutrientes y la conductividad como factores de explicación. *Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat*, 728 - 736.
- Donato-Rondón, J. C. 1991. Los sistemas acuáticos de Colombia: síntesis y revisión. *Cuad. Divulg.* 4: 1-8.
- Donato-Rondón, J.Ch, L.E, González y C. L. Liliana, 1996. Ecología de los sistemas acuáticos del páramo. *Acad. Col. Cien.Exac.Fís. Nat.* Colección Jorge Alvarez Lleras No. 9, Santafé de Bogotá.
- Donato-Rondón, J.Ch., 2001. Fitoplancton de los lagos andinos del norte de Sudamérica (Colombia). *Acad. Col. Cien.Exac.Fís. Nat.* Colección Jorge Alvarez Lleras No. 19, Santafé de Bogotá,
- Dorn, E., 1983. Über die Atmungs-organe einiger luftatmender Amazonas fische. *Amazoniana*, 7: 375-395.

- Drago, E. y R. Quirós. 1996. The hydrochemistry of the inland waters of Argentina: A review. *International Journal of Salt Lake Research*, 4: 315-325.
- Drago, E. C. 1990. Hydrological and geomorphological characteristics of the hydrosystem of the middle Paraná river. *Acta Limnol. Brasil*, 3: 907-930.
- Drew, M. C., C.-J. He, y P. W. Morgan. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends Plant Sci.* 5, 123–127.
- Duarte, C. M., Planas, D., Peñuelas, J. (1994). Macrophytes, taking control of an ancestral home. In: Margelef, R. (Ed.), *Limnology Now: A Paradigm of Planetary Problems*. Elsevier, Amsterdam, pp. 59–79.
- Duarte, C., y Agustí, S. 1998. The CO₂ balance of unproductive aquatic ecosystems. *Science*, 281(5374):234-6. doi: 10.1126/science.281.5374.234.
- Ducharme, A., 1975. Estudio fisicoquímico y biológico del lago de La Tota. Revisión bibliográfica de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.
- Ducharme, A. 1975. Informe técnico de biología pesquera (Limnología). Publicación N° 4. Proyecto Inderena-FAO. Bogotá. Dudgeon, David. 2008. *Tropical Stream Ecology*. Academic Press 1st Edition.
- Duggan, I. C., J. D. Green, K. Thompson y R. J. Shiel. (2001). The influence of macrophytes on the spatial distribution of littoral rotifers. *Freshwater Biology*, 46: 777-786.
- Dumont H.J.F. (Ed.). (2021) *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. The Hague: SPB Academic Publishing. ISSN 0928-2440 <https://doi.org/10.1002/iroh.19970820111>.
- Dumont, H. J., y Negrea, S. V. (2002). *Introduction to the class Branchiopoda*. Leiden: Backhuys Publishers. ISBN 13: 9789057821127.
- Dumont, H. J., B. P. Han, F. F. Guo, H. Chen, D. Cheng, P. Liu, L. Xu, L. O. Sanoamuang, A. C. Rietzler, S. Xu, A. Vierstraete y M. Elias-Gutiérrez, (2021). Toward a phylogeny and biogeography of Diaphanosoma (Crustacea: Cladocera). *Aquatic Ecology* <https://doi.org/10.1007/s10452-020-09819-0>.
- Dumont, H. J., Green, J., y Masundire, H. (Eds.). (2012). *Studies on the ecology of tropical zooplankton (Vol. 92)*. Springer Science y Business Media. ISBN 978-94-011-0884-3
- Dumont, H.J., Van de Velde, I. y Dumont, S. (1975). The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19, 75–97. <https://doi.org/10.1007/BF00377592>.
- Duque, S y Núñez, M, 1997. Ficoflora de algunos ambientes acuáticos de la Amazonía Colombiana. *Caldasia* 19 (1-2): 279-284.

- Duque, S, 2000. Microalgas acuáticas de la amazonía colombiana. *Biota colombiana* 1 (2): 208-216.
- Durán-Suárez L. R., H. E. Terneus-Jácome, R. A. Gavilán-Díaz y J. A. Posada-García. (2011). Composición y estructura de un ensamble de plantas acuáticas vasculares de una represa altoandina (Santander), Colombia. *Actual. Biol*, 33 (94): 51-68.
- Dussart B., (1967) Les Copépodes des Eaux continentales d'Europe occidentale. Tome I: Calanoides et Harpacticoides. 210 fig. Paris: Editions N. Boulée y Cie, 1967. 500 <https://doi.org/10.1002/iroh.19680530126>.
- Dussart, B. y D. Defaye (2002), World Directory of Crustacea Copepoda of Inland Waters. I Calaniformes and II- Cyclopiformes, Backhuys Publishers Leiden, 354 ISBN 90-5782-175-3.
- Dussart, B. y D. Defaye (2006), World Directory of Crustacea Copepoda of Inland Waters. II- Cyclopiformes, Backhuys Publishers Leiden, 276. ISBN 90-5782-175-3.
- Dussart, B. (1984): Some Crustacea Copepoda from Venezuela.- *Hydrobiologia* 113: 25 – 67.
- Dussart, B., 1966. Limnologie L'étude des eaux continentales. Gauthier-Villars, Paris. *Economic Botany*. 30: 39-50.
- Eckert, Christopher G., Dorken, Marcel E., Barrett, Spencer C.H. (2016). Ecological and evolutionary consequences of sexual and clonal reproduction in aquatic plants. *Aquatic Botany*. 135, 46-61.
- Edmonson, W. T. ed. 1959. Freshwater Biology. John Wiley and Sons, N.Y.
- Edmunds, G. F. Jr., 1972. Biogeography and Evolution of Ephemeroptera. *Ann. Rev. Ent.* 17: 2142.
- Egler, W. A. y H. O. Schwassmann, 1964. Limnological Studies in the Amazon, Estuary. *Verh. Internat. Vesein. Limnol.* XV: 1059-1066.
- Ekman, S. (1), 1915. Die Boden fauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. *Int. Rev.* 7.-(2) 1913-1914. Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnen gewässer I-V.
- Elías-Gutiérrez, M. y Suárez-Morales, E. (1998). Redescription of *Microdiaptomus cokeri* (Copepoda: Diaptomidae) from caves in central Mexico, with the proposal of a new diaptomid subfamily – *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 111: 199-208.
- Elías-Gutiérrez, M., y Varela, C. (2009). An annotated checklist of the cladocera of Cuba. *Crustaceana*, 82(11), 1353-1364. <https://doi.org/10.1163/001121609x12487811051426>.
- Elías-Gutiérrez, M., Jerónimo, F. M., Ivanova, N. V., Valdez-Moreno, M., y Hebert, P. D. N. (2008a). DNA barcodes for Cladocera and Copepoda from Mexico and Guatemala,

- highlights and new discoveries. *Zootaxa*, 1839, 1-42. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1839.1.1>
- Elías-Gutiérrez, M., Juračka, P. J., Montoliu-Elena, L., Miracle, M. R., Petrusek, A., y Kořínek, V. (2019). Who is *Moina micrura*? Redescription of one of the most confusing cladocerans from terra typica, based on integrative taxonomy. *Limnetica*, 38(1), 227-252. <https://doi.org/10.23818/limn.38.18>
- Elías-Gutiérrez, M., Kotov, A. A., y Garfías-Espejo, T. (2006). Cladocera (Crustacea: Ctenopoda, Anomopoda) from southern Mexico, Belize and northern Guatemala, with some biogeographical notes. *Zootaxa*, 1119(1), 1-27. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1119.1.1>
- Elías-Gutiérrez, M., M. Valdez-Moreno, J. Topan, M. R. Young y J. A. Cohuo-Colli, (2018). Improved protocols to accelerate the assembly of DNA barcode reference libraries for freshwater zooplankton. *Ecology and Evolution* 8(5) 3002-3018 <https://doi.org/10.1002/ece3.3742>.
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E., Gutiérrez Aguirre, M.A., Silva-Briano, M., Granados Ramírez, J.G. y Garfías Espejo, T. (2008b). Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México. Guía ilustrada. Ed.: J.M. Ávila Valdivieso 323 p.
- Elmoor-Loureiro, L. (1997). Manual de identificação de Cladóceros límnicos do Brasil. Brasília: Universa. ISBN: 8586591025.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. (1989). Ciclomorfose em *Bosmina* (Crustacea, Cladocera) no Lago Paranoá, Brasília. *Revista Brasileira de Zoologia*, 6(1), 37-48. <https://doi.org/10.1590/S0101-81751989000100006>
- Elosegui A, Sabater S. 2009. Conceptos y técnicas de ecología fluvial. Primera Edición Fundación BBVA-Rubens editorial. España 444p.
- Elster, H. J., 1974. History of Limnology. *Verh intern. Limnol*, 20: 7-30.
- Elliot, S. 2010. El río y la forma. Introducción a la geomorfología fluvial. RiL editores. ISBN: 978-956-284-710-0. 324 p.
- Emery. K. O., 1967. Estuaries and Lagoons in relation to continental Shelves. En: Estuaries. George H. Lauff, Edit. W.K. Kellogg Biological Station. Michigan State University. Publication No. 83. Am. Asoc. Adv. Sci. Washington, DC.
- Empresas Públicas de Medellín. 1983. Mapa del embalse de El Peñol. Empresas Públicas de Medellín, Medellín (Antioquia).
- Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L., Brown, J.H. (1999). “Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants”. *Nature*, 401: 907–911.
- Esau, K. 1965. Vascular Differentiation in Plants. Holt, Reinhart and Winston, New York.
- Esau, K. 1977. Anatomy of Seed Plants, 2nd ed. Wiley, New York.

- Escobar, J. G., 1981. Métodos y posibilidades para el cultivo de la ostra de mangle en el Golfo de Urabá. *Rev. Corpourabá*. N° 2.
- Escobar, J., Martínez, J. I., y Parra, L. N. (2005). Thecamoebians (Testaceous rhizopods) from a tropical lake: La Fe Reservoir, Antioquia, Colombia. *Caldasia*, 27(2), 293-298. Recuperado a partir de <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/39309>
- Espínola, L.A., M.C.M. Blettler y J.A. Arenas Ibarra. 2012. Raúl Adolfo Ringuelet (1914-1982): Una síntesis de su trayectoria con énfasis en sus contribuciones a la Ictiología y Limnología. ProBiota, FCNyM, UNLP, La Plata, Argentina, Serie Documentos, 18: 1-16.
- Espinosa, M. M., 1984. El cultivo de las especies del género *Colossoma* en América Latina. FAO. Santiago de Chile (Documento RLAC/84/41-PES-5).
- Esteves, F. A. (1988). Considerações sobre a aplicação da tipologia de lagos temperados a lagos tropicais. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 2: 3-28.
- Esteves, F. A. 1982c. Biomass and Analysis of major inorganic components of floating aquatic macrophyte (*Eichhornia crassipes*) (Mart) solms, in six reservoirs of São Paulo State Brazil. *Ci. E Cult.* 34:1197-1200.
- Esteves, F. A. 1988. Fundamentos de Limnología. Editora Interciencia Ltda., Rio de Janeiro.
- Esteves, F. A. 1998. Fundamentos de Limnología. 2ª ed. Editora Interciencia Ltda., Río de Janeiro.
- Esteves, F. A. y A. M. F. Camargo, 1982a. Caracterização do sedimento de 17 represas do estado de São Paulo con base no teor de feopigmentos. Carbono e nitrogenio organico. *Ci. e Cult.* 5: 669-674.
- Esteves, F. A. y F. A. Rodríguez 1986. Eutrofização: A Doença dos lagos. *Ciencia Hoje*, 5 (27): 57-61.
- Esteves, F. A. y R. Barbieri, 1983b. Dry weight and chemical changes during decomposition of tropical macrophytes in Lobo Reservoir. São Paulo, Brazil. *Aquat. Bot.* 16: 185-186.
- Esteves, F. A., 1979b. Die bedeutung der aquatischen makrophyten für den Stoffhaushalt des Schöhsees. II. Die organischen Hauptbestandteile und Energiegehalt der aquatischen Makrophyten. *Archiv. Hydrobiol.* (suppl). 57: 144-187.
- Esteves, F. A., 1988. Aplicação de tipologia de lagos temperados a lagos tropicais. *Acta. Limnol. Bras.* 2.
- Esteves, F. A.; H. I. Ishii y A. F. M. Camargo, 1984. Pesquisas Limnológicas em 14 lagoas do litoral do Estado do Rio de Janeiro. In: Lacerda, L.D., D.S.O., Araújo, R. Cerqueira. Orgs. Restingas: Origem, estrutura, procesos. Niteroi s.e.p.p. 443-454.

- Esteves, F. A.; J.C. Amorin; E. L. Cardoso; F. A. R. Barbosa, 1985. Caracterização limnológica preliminar da represa de Fres Marías (MG) com base em alguns parâmetros ambientais básicos. *Ci. e Cult.* 37: 608-617.
- Esteves, F. A. 1981a. Biomass and analysis of the major inorganic components of *Eichhornia crassipes* (Mart.). Solms in six reservoirs of São Paulo State (Brazil). *Ci. e Cult.* 9: 1196-1200.
- Esteves, F. D. A. (Ed.). (2011). Fundamentos de limnologia. 3ª. Edición. 523.580. Ed. Interciência. Brasil. Rio de Janeiro: Editora Interciência. ISBN-10 : 8571932719.
- Esteves, F. d. A., Bozelli, R. L., y Branco, C. W. C. (2011). Comunidade zooplanctônica. In F. d. A. *São Paulo*, 37(1): 47 – 60 Rio de Janeiro –RJ - Brasil.
- Esteves, F. A., 1982b. A ciência Limnologia: aspectos históricos e estratégias de pesquisa. *Spectrum: J. Bras.* 2:11-13.
- Esteves, F. A.; J. R. Ferreira L. C. R. Pessenda y J. Mortatti, 1981b. Estudio preliminar sobre metais em sedimentos de represas do Estado São Paulo. In: Seminario Regional de Ecología, 2. São Carlos, pp. 323-345. Anais.
- Estévez, J. (2002). Algunas posibilidades de alimentación alternativa del ganado porcino. Centro de memorizaciones para el Desarrollo de la Producción Animal. Boletín N°3. España.
- Estrada, A.L. 1995. Disposición vertical y horizontal del rotífero *Brachionus plicatilis* Müller 1786) en la laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia.- Tesis de grado, Universidad de Antioquia, Departamento de Biología, 68 pp. Estrada, A.L. (1999): Variação espacial e temporal da comunidade zooplanctônica do reservatório La Fé, Antioquia, Colombia. Tese Maestrado, Universidade de São Paulo, 78 pp.,
- Ettl, H. 1983. Chlorophyta I. Phytomonadina. En: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H., Mollenhauer, D. (Eds.), Süßwasserflora von Mitteleuropa, 9. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 1–807.
- Evert, R.F. (2006). *Esau's Plant anatomy : meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development.* 3rd ed. New Jersey: John Wiley y Sons, Inc.
- Ezcurra De Drago, I., 1977. Porifera. En: Hurlbert, H.S., 1977. Biota Acuática de Sudamérica Austral. San Diego State University.
- Facelli-Fernández, F. y Zilli, F. 2019. Relación entre los atributos de ensamblajes pleustónicos y la complejidad de hábitat generada por macrófitas en el río Paraná Medio. *Biología Acuática.* 33: 1-12.
- Falkenmark, M., Wang-Erlandsson, L., y Rockström, J. (2019). Understanding of water resilience in the Anthropocene. *Journal of Hydrology X*, 2, 100009.
- Fassett, N. C. (2006). *A manual of aquatic plants.* Univ of Wisconsin Press. 416 pp.

- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J. Jr., Van Buskirk, J., McCollum, S. A. 1996. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist* 147(2): 282-286. DOI: 10.1086/285850
- Febrero-Toussaint, I., O. Romero Cruz, L. Ruiz Ortiz y R. Gonzáles-Salas. (2005). Jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*) una alternativa para la alimentación de cerdos en ceba. *Revista Electrónica de Veterinaria*, (5): 1-10.
- Fels, E. y R. Keller, 1973. World Register on Man Made Lakes. En: Ackermann, W. et al. Edits Man Made Lakes: Their problems and environmental effects. *Am. Geoph. Union*. Washington, D.C.
- Féres, J.C., Porfírio-Sousa, A.L., Ribeiro, G.M., Rocha, G.M., Sterza, J.M., Souza, M.B., Soares, C.A. y Lahr, D.J.G. (2016). Morphological and morphometric description of a novel shelled amoeba *Arcella gandalfi* sp. nov. (Amoebozoa: Arcellinida) from brazilian continental waters. *Acta protozoologica*, 55: 221–229. doi: 10.4467/16890027AP.16.021.6008
- Fernandez, y E. Dominguez, 2001. Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos suamericanos. Ed. Universitaria Tucumán, Argentina.
- Ferrando, N.S. y Claps, M.C. (2016) A revised and updated checklist of Monogononta rotifers from Argentina. *Check List*, 12 (4): 1-26. <http://dx.doi.org/10.15560/12.4.1942>.
- Field, C., Behrenfeld, M., y Randerson, P. F. (1998). Primary Production of the Biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 237 - 240.
- Findenegg. I., 1935. Limnologische Untersuchungen im Kärntner Seengebiete. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushaltes in Alpenseen. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 32: 369-423.
- Fittkau, E. J. .1971b. Okologische gliederung das Amazonas Gebietes auf geochemister. Grund-lage. *Minister. Forsch. Geol. Palaönt., H.* 20/21: 35-50.
- Fittkau, E. J. 1977. Kinal and Kinon, habitat and coenosis of the surface drift as seen in Amazonian running waters. *Geo. Eco. Trop.* 1(1): 9-20.
- Fittkau, E. J., 1964. Remarks on Limnology of Central Amazon rain forest streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* XV: 1092-1096.
- Fittkau, E. J., 1967. On the ecology of Amazonian rain-forest streams. (In: Simposio sobre la biota amazónica) 3: 97-108.
- Fittkau., E. J.; V. Irmiler; W. Junk; F. Reiss y G. W. Schmidt, 1975. Productivity, biomass and population dynamics in Amazonian water Bodies. In: Golley, FB. y E. Medina, ed. Tropical Ecological systems trends in terrestrial and aquatic research, Berlin.
- Flint, O. S .1978a. Studies of Neotropical Caddis-flies, XXII: Hydropsychidae of the Amazon Basin (Trichoptera). *Amazoniana* 6:373-421.

- Flint, O. S., 1991. Studies of Neotropical Caddis-flies, XLV: Taxonomy, Phenology, and Faunistics of the Trichoptera of Antioquia, Colombia. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Flint, O. S., 1967. Studies of Neotropical Caddis-flies, IV: New species from México and Central América. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 123 (3608): 1-24.
- Flöder, S., Urabe, J., Kawabata, Z. (2002). “The Influence of fluctuating Light intensities on species composition and diversity of natural phytoplankton communities”. *Oecología*. 133: 395-401.
- Flórez P.y J. E. Vargas, 1988. Notas limnológicas preliminares sobre el embalse de Salvajina (Informe Técnico-CVC), Cali.
- Flórez, A. 2003. Colombia: evolución de sus relieves y modelados. Universidad Nacional de Colombia, Unibiblos. Bogotá. 238 pp.
- Flórez, A., 1990. Remoción de contaminantes de aguas residuales macrofitas acuáticas. Tesis de grado. Departamento de Biología Universidad de Antioquia, Medellín.
- Flórez, F, 1978. Contribución al estudio ecológico de la laguna de La Tota. Revisión Bibliográfica. Universidad Nacional. Fonade-Colciencias, Bogotá.
- Flórez, P., 1989. Informe de piscicultura del embalse de Salvajina (Informe Técnico-CVC). Cali.
- Foerster, J. y H. E. Schlichting, (1965). Phycoperiphyton in an oligotrophic lake. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 84: 485-502.
- Foerster. (1882). The Leaves of Aquatic Plants. *Botanical Gazette*, 7(6), 67-68.
- Fogg GE, Stewart WDP, Fay P, Walsby AE. 1973. The blue-green algae. London y New York: Academic press.
- Foissner, W., y Berger, H. (1996). A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwater Biology*, 35(2), 375-482. <http://doi.go/10.1111/j.1365-2427.1996.tb01775>.
- Fonseca, B. M., y Bicudo, C. E. M. (2008). Phytoplankton seasonal variation in a shallow stratified eutrophic reservoir (Garças Pond, Brazil). *Hydrobiologia*, 600, 267–282. [https://doi.org/10.1007/s10750-007-9240-9](https://doi.org/10.1007/s10750-007-Ferguson, M. 1985. La Conspiración de Acuario. Barcelona, Editorial Kairós.</p>
<p>Fonseca, B. M., y Bicudo, C. E. M. (2008). Phytoplankton seasonal variation in a shallow stratified eutrophic reservoir (Garças Pond, Brazil). <i>Hydrobiologia</i>, 600, 267–282. <a href=).
- Fontaneto, D. y W. H. De Smet. (2015). Rotifera, chapter 4. In Schmidt-Rhaesa, A. (ed), *Handbook of Zoology: Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera*, Vol. 3., Gastrotricha and Gnathifera De Gruyter, Berlin: 217–300. ISBN: 9783110273816.

- Forbes, S. A. 1887. The lake as a microcosm. *Bull. Sci. Ass. Peoria*. Illinois. pp 77-87.
- Ford D. 1990. Reservoir Transport Processes. En: Thornton WK, Kimmel B., Payne FE. (eds.) 1990. Reservoir Limnology: Ecological Perspectives. New York , Wiley, pp. 15-41.
- Forel, F. A., 1892. Le Léman: Monographie Limnologique. Lausanne, F. Rouge, v. 1.
- Forel, F. A. 1895. Le Léman: Monographie Limnologique. Lausanne, F. Rauge, v. 2.
- Forel, F. A. 1901. Handbuch der Seenkunde Allgemeine Limnologie. Stuttgart.
- Forel, F. A. 1901a. Handbuch der Seenkunde: Allgemeine Limnologie. Stuttgart J. Engelhorn.
- Forel, F. A. 1904. Le Léman: monographie Limnologie. Lausanne, F. Rauge, v. 3
- Forró, L., Korovchinsky, N. M., Kotov, A. A., y Petrussek, A. (2008). Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 177-184. <http://doi.go/10.1007/s10750-007-9013-5>.
- Förstner, U. y Müller, G., 1974. Schwermetallen in Flüssen und Seen. Springer-verlag, Berlin, 225 p.
- Franceschini, M. C., de Neiff, A. P., y Galassi, M. E. (2010). Is the biomass of water hyacinth lost through herbivory in native areas important? *Aquatic Botany*, 92(4), 250-256.
- Freeman M. C. 1986. The role of nitrogen and phosphorus in the development of *Cladophora glomerata* in the Manawatu River, New Zealand. *Hydrobiologia* 131: 23-3.
- Frenguelli, J., 1939. Diatomeas del lago Titicaca. Notas Mus. La Plata. 4, *Botánica*, 24.
- Frey, D. G. (1980). The non-swimming chydorid cladocera of wet forests, with descriptions of a new genus and two new species. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 65 (5), 613-641. <http://doi.go/10.1002/iroh.19800650502>.
- Frey, D.G. (1982) Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera. *Arch Hydrobiologie*, 93 (4): 484–502. Indiana University, Dep. Biology/Bloomingtonin 47405/USA.
- Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E., y Hurley, M. D. 1986. A hierarchical framework for *Management*, 10(2), 199–214. doi:10.1007/bf01867358.
- Fritsch, F. E., 1931. Some aspects of the Ecology of Freshwater Algae with Special Reference to Static Waters, *J. Ecol.* 19: 231-272.
- Fuentes-Reinés, J., Zoppi de Roa, E., Torres, R. (2013). Calanoida and Cyclopoida (Copepoda: Crustacea) from Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Métodos en Ecología y Sistemática*, 8 (2): 54–103.

- Furch, K.; W. Junk; H. Klinge, 1982. Unusual Chemistry of a natural waters from the Amazon Region. *Acta. Cient. Venez.* 33: 269-273.
- Gaarder, T y H. H. Gran, 1927. Investigation on the production of plankton in the Oslo-Fjord Rapp. *Proc. Verb. Cons. Int. Expl. Mer.* 42.
- Gabaldón, C., D. Fontaneto, J. Montero-Pau, M. J. Carmona y M. Serra. (2017). Ecological differentiation in cryptic rotifer species: what we can learn from the *B. plicatilis* complex. *Hydrobiologia*. *Hydrobiologia* 796 (1) 7–18 <http://doi.go/10.1007/s10750-016-2723-9>
- Galán, R., 1966. Investigación sobre el tratamiento biológico de las aguas negras de la ciudad de Bogotá. Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.
- Galeano, L., 1987. Estudio Hidrobiológico del río Bogotá. Empresas de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá. Laboratorio de Aguas Negras, Bogotá.
- Gamboa, F. O.; Mayorca, J. y Gómez, M. 2003. Películas microbianas. Un mundo microscópico lleno de secretos. *Innovación y Ciencia*, 21: 50-55.
- Gannon, J. E. y R. S. Stemberger, 1978. Zooplankton (specially Crustaceans and Rotifers) as indicator of water quality. *Trans. Amerc. Micros. Soc.* 97: 16-45.
- Garbisu C., Blanco A., Alkorta I., Llama M. J. y Sierra J. L. 1999. Biotecnología con cianobacterias. *Investigación y Ciencia*. 64- 71.
- García-Bedoya D, Ramírez L, Murguía C. 2014. Diferentes perspectivas de un solo concepto: sucesión ecológica. *Revista de la Universidad Estatal de Sonora*. No 2: 12 – 18.
- García-Chicote, J. (2015). El zooplancton como indicador de la calidad del agua en embalses: un estudio en el ámbito de actuación de la Confederación Hidrográfica del Júcar. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia, 368 pp.
- García-Morales A.E., O. Domínguez-Domínguez. (2020) Cryptic species within the rotifer *Lecane bulla* (Rotifera: Monogononta: Lecanidae) from North America based on molecular species delimitation. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91: e913116. <http://dx.doi.go/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3116>
- García-Morales, A. E. y Elías-Gutiérrez, M. E. (2007). The Rotifer fauna of Guatemala and Belize: survey and biogeographical affinities. *Revista de Biología Tropical*, 55(2), 569-584. Universidad de Costa Rica San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica.
- García-Morales, A. E. y O. Domínguez-Domínguez, (2019). Cryptic molecular diversity in the morphologically variable rotiferan *brachionus quadridentatus* (Rotifera: Monogononta). *Revista de Biología Tropical* 67(6):1114-1130. <http://doi.go/10.15517/rbt.v67i6.33996>.
- García-Morales, A.E. and Elías-Gutiérrez, M. (2013). DNA barcoding of freshwater Rotifera in Mexico: Evidence of cryptic speciation in common rotifers. *Molecular Ecology Resources*, 13: 1097-1107. <http://doi.go/10.1111/1755-0998.12080>

- Garibay Hernández A, Vázquez-Duhalt R, Sánchez Saavedra M, Serrano Carreón L, Martínez Jiménez A. 2009. Biodiesel a Partir de Microalgas. *BioTecnología*, 13 (3): 38-61.
- Garraffoni A. R. y Lourenço A. (2012). Synthesis of Brazilian Rotifera: An updated list of Species. *Check List*, 8 (3): 375-407. <http://doi.go/10.15560/8.3.375>
- Gaviria, E, 1993. Claves para las especies colombianas de las familias Naidae y Tubificidae (Oligochaeta, Annelida). *Caldasia*, 17 (2):237-248.
- Gaviria, S. y Aranguren, N. (2003). Guía de laboratorio para identificación de cladóceros (Anomopoda y Ctenopoda) y copépodos (Calanoida y Cyclopoida). Técnicas de determinación taxonómica de cladóceros y copépodos limnéticos de Colombia, Tunja, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. Escuela de Biología.
- Gaviria, S. y G. Rodríguez 1983. Estudio de la calidad del agua del río Bogotá aguas arriba de Tibitó. *Rev. Acodal*, XXVI (110-111): 37-61.
- Gaviria, S. y N. Aranguren (2007). Free-living species of the subclass Copepoda (*Arthropoda, Crustacea*) from continental waters of Colombia, *Biota Colombiana* 8(1): 53-68. Unidad de Ecología en Sistemas Acuáticos (UDESA), Escuela de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia.
- Gaviria, S. y N. Aranguren-Riaño (2019), Continental copepods (Crustacea: Hexanauplia) of Colombia: revision and additions to the inventory, *Biota Colombiana* 20 (1): 50-74. <http://doi.go/10.21068/c2019.v20n01a04>.
- Gaviria, S. (1984): Evaluación limnológica inicial del embalse de Chuza en el páramo Chingaza. *Rev. Acodal*, 119: 5 - 48.
- Gaviria, S. (1988), Calanoida und Cyclopoida (Crustacea, Copepoda) der Cordillera Oriental der kolumbianischen Anden mit besonderer Berücksichtigung ihrer Taxonomie, Ökologie und geographischen Verbreitung, *Diss. Univ. Wien*, 213 pp.
- Gaviria, S. (1988): Calanoida und Cyclopoida (Crustacea, Copepoda) der Cordillera Oriental der kolumbianischen Anden, mir besonderer Berücksichtigung ihrer Taxonomie, Ökologie und geographische Verbreitung.- Ph.D. Thesis, Univ. Viena, 221 pp.
- Gaviria, S. (1989). The calanoid fauna (Crustacea, Copepoda) of the Cordillera Oriental of the Colombian Andes. *Hydrobiologia*, 178(2) 113-134. Parque Nacional Chingaza, Empresas de acueducto y alcantarillado de Bogotá, D.E. A.A.80186, Bogotá, Colombia.
- Gaviria, S. (1991): Monitoreo de embalses del sistema de acueducto de Bogotá. *Rev. Acodal* 147: 29 – 47.
- Gaviria, S. (1993), Aspectos limnológicos de la lagunas de Chingaza, «*Carpanta*» Ecología y conservación de un ecosistema altoandino (G.I. Andrade ed.):191-205.

- Gaviria, S. (1993): Crustacean plankton of a high-altitude tropical lake Laguna de Chingaza, Colombia. *Int. Verh. Verein Limn.* 25: 906 - 911.
- Gaviria, S. (1994): Los copépodos (Arthropoda, Crustacea) de vida libre de las aguas continentales de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exact, Fís. Nat.* 19 (73): 361 – 385.
- Gaviria, S. (2000). Guía de laboratorio para identificación de cladóceros, copépodos y rotíferos. Curso sistemática del zooplancton de las aguas continentales de Colombia. Medellín, Colombia: Universidad de Antioquia, Instituto de Biología. 13p
- Gaviria, S. 1988. Calanoida und Copepoda (Crustacea, Copepoda) der cordillera Oriental der Kolumbianischen Andes, mit besonderer Berücksichtigung, Ihrer Taxonomie, Ökologie und geographischen Verbreitung. Tesis de doctorado, Universidad de Viena, Austria.
- Gaviria, S. 1989. The calanoid fauna (Crustacea, Copepoda) of the Cordillera Oriental of Colombian Andes. *Hidrobiología*, 178: 113-134.
- Gaviria, S., 1983. Evaluación limnológica inicial del embalse de Chuza en el Páramo de Chingaza. Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, Bogotá.
- Gaviria, S., 1994. Copépodos de vida libre (Arthropoda, Crustacea) de las aguas continentales de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exac. Fis. Nat.* 19 (73): 361-385.
- Gaviria, S. y G. Rodríguez. 1983. Embalses y lagunas estudiados por el Laboratorio Central de Empresas de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, Bogotá.
- Gaviria; S. (1989): Tha calanoid fauna (Crustacea, Copepoda) of the Cordillera Oriental of the Cordillera Oriental of the Colombian Andes.- *Hydrobiologia*, 178: 113 – 134. *Geol. Surv. Prof. Paper* (440): G. 1-64.
- Genkai-Kato, M. (2007). Macrophyte refuges, prey behavior and trophic interactions: consequences for lake water clarity. *Ecol. Lett.* 10: 105-114.
- Gerson-Araújo, F., Carvalho-Teixeira, B. y Pires-Teixeira, Tatiana. Longitudinal patterns of fish assemblages in a large tropical river in southeastern Brazil: evaluating environmental influences and some concepts in river ecology. *Hydrobiologia*, (2009) 618:89–107.
- Ger, K. A., Hansson, L.-A., y Lürling, M. (2014). Understanding cyanobacteria-zooplankton interactions in a more eutrophic world. *Freshwater Biology*, 59 (9): 1783-1798. <http://doi.go/10.1111/fwb.12393>.
- Gerrath, J.F. 2003. Conjugating green algae and desmids. En: Wehr, J.D., Sheath, R.G. (Eds.), *Freshwater Algae of North America Ecology and Classification*. Academic Press, Elsevier Science, New York, pp. 253-381.
- Gessner, F. y V. Vareschi (edits), 1956. *Ergebnisse der Deutschen Limnologischen Venezuela Expedition 1952. I.* VEB Deutsche Verl. Wiss.
- Gessner, F., 1955a. Die Limnologischen Verhältnisse in den Seen und Flüssen von Venezuela. *Verh. int. Verein. heor. angew. Limnol.* 12, 284-295. 60. 61, 81. 99.

- Gilson, H., 1964. Lake Titicaca. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 15: 112-127.
- Gitay, H., Noble, I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them? In: *Plant Functional Types. Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Smith, T. M., Shugart H. H. y Woodward, F. I. Cambridge University Press, Cambridge. Págs. 3–19.
- Gliwicz, Z. M. (2004). Zooplankton. In P. E. O’Sullivan y C. S. Reynolds (Eds.), *The Lakes Handbook* (Vol. 1, 461-516). Oxford U. K.:Blackwell Publishing.
- Glossosomatidae, Philopotamidae and Psychomiidae from the Amazon Basin (Trichoptera), *Amazoniana*, 3:1-67.
- Godward, M. B., 1934. An Investigation of the causal distribution of algal epiphytes. *Beith. Bot. Zb.* 52: 506-539.
- Goldfuss, G.A. (1818). *Ueber die Entwicklungsstufen des Thieres*, Nurenberg, pp. 18-21.
- Gomes, L. F., Pereira, H. R., Gomes, A. C. A. M., Vieira, M. C., Martins, P. R., Roitman, I., y Vieira, L. C. G. (2019). Zooplankton functional-approach studies in continental aquatic environments: a systematic review. *Aquatic Ecology*, 53(2), 191-203. <http://doi.org/10.1007/s10452-019-09682-8>.
- Gómez A. y T.W. Snell. (1996). Sibling species and cryptic speciation in the *Brachionus plicatilis* species complex (Rotifera). *J. Evol. Biol.* (9)953-964. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1996.9060953.x.9240-9>.
- Gómez, M. y L. E. Velásquez, 1999. Estudio de los moluscos de agua dulce de la reserva ecológica Cerro de San Miguel (Caldas, Antioquia, Colombia). *Actual. Biol.* 21 (71): 151-161.
- González de I. A., 1988. El plancton de las aguas continentales. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington D.C.
- González, E y E. Forero, 2021. Biogás: nanotecnología, beneficios y producción. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales-Universidad Santo Tomás- InnoWide. Editorial Gente nueva, Bogotá. ISBN: 978-958-52792-2-9.
- González, E, G. Chalar, C. Bicudo, S. Souza y S. Gali., 2006. Eutrofication in South America. In: J. Tundisi, M. Tundisi, S. Gali: *Eutrofizacao na America do Sul; Causas, Conaueuencias e Tecnologías, e Gerenciamiento*, Sao Carlos. IANAS p.p. 529-531.
- González, E, M. Matos, C. Peñaranda y M. Ortaz, 2004. Fitoplancton de un embalse tropical hipereutrófico (Pao-Cachinche, Venezuela): abundancia, biomasa y producción primaria. *Interciencia* 29(10):548-555.
- González, E. y G. Roldán, 2020. Eutrofication and phytoplacton: some generalities from lakes and reservoirs of the Americas. En: *Microalgae: from physiology to applicattion*. Edited by Milada Vitova. British Library Cataloging, United Kingdom.

- González, E., Matos, M., Peñaherrera, C. y Merayo, S. (2011). Zooplankton abundance, biomass and trophic state in some Venezuelan reservoirs. En: Dr. Islam Atazadeh (Eds.). *Biomass and Remote Sensing of Biomass*, ISBN: 978-953-307-490-0, *InTech*. Recuperado de: <http://www.intechopen.com/books/biomass-and-remote-sensing-of-biomass/zooplankton-abundance-biomass-and-trophic-state-in-some-venezuelan-reservoirs>.
- González, E.J., M.L. Matos, C. Peñaherrera y S. Merayo. 2011. Zooplankton abundance, biomass and trophic state in some Venezuelan reservoirs. En: Islam Atazadeh (Ed.). *Biomass and Remote Sensing of Biomass*. ISBN 978-953-307-490-0. Published by InTech. Rijeka, Croacia: 57-74.
- Gordon, N.D, T.A. McMahon y B.L. Finlayson, 1994. *Stream Hydrology an Introducción for ecologists*. John Wiley y Sons, New York.
- Gorham, E. 1958. The physical limnology of Northern Britain: an epitome of the bathymetrical survey of the Scottish freshwater lochs, 1987-1909. *Limnol y Oceanogr*, 3: 40-50.
- Goulding, M. (1980). The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history. Berkeley: University of California Press. *Brittonia* 33(2):257.
- Goulding, M. y M. L. Carvalho. (1982). Life history and management of the tambaqui, (*Colossoma macropomum*, Characidae): An important Amazonian food fish. *Revista Brasileira de Zoologia*, 1: 107-133.
- Goulding, M., 1980. The fishes and forest. Explorations in amazonian natural history. University of California Press, Berkeley.
- Grace, J.B. (1993). The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquat. Bot.* 44, 159-180.
- Graham, L., Cook, M., y Busse, J. (2000). The Origin of Plants: Body Plan Changes Contributing to a Major Evolutionary Radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97 (9): 4535-4540. Retrieved April 23, 2021, from <http://www.jstor.org/stable/122427>.
- Green, J. (1994). The temperate-tropical gradient of planktonic Protozoa and Rotifera. *Hydrobiologia*, 272(1), 13-26. <http://doi.go/10.1007/BF00006509>.
- Greenberg, J. T. 1996. Programmed cell death: A way of life for plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 12094-12097.
- Gregory S.V., Boyer, K.L., Gurnell, A.M. 2003. *The ecology and management of wood in word rivers*. Bethesda: American Fisheries Society.
- Griva, E., 1982. Colección de Ecología: Limnología. Asociación Latinoamericana de Ecodesanollo. S.C./Banco Luso Hispánico de Información, México.

- Grizzetti, B., Lanzaova, D., Liqueste, C., Reynaud, A., y Cardoso, A. C. (2016). Assessing water ecosystem services for water resource management. *Environmental Science y Policy*, 61, 194-203.
- Grizzetti, B., Liqueste, C., Antunes, P., Carvalho, L., Geamăna, N., Giucă, R., ... y Woods, H. (2016). Ecosystem services for water policy: Insights across Europe. *Environmental Science y Policy*, 66, 179-190.
- Guerrero, E, 1998. Una aproximación a los humedales en Colombia. Fondo FEN Colombia, 163p.
- Guerrero-Jiménez, G. P. E. Vannucchi, M. Silva-Briano, A. Adabache-Ortiz, R. Rico-Martínez, D. Roberts, R. Neilson y Elías-Gutiérrez, M. (2019). *Brachionus paranguensis* sp. nov. (Rotifera, Monogononta), a member of the L group of the *Brachionus plicatilis* complex. *ZooKeys* (880)1–23 “<https://dx.doi.org/10.3897%2Fzookeys.880.28992>”10.3897/zookeys.880.28992.
- Guiry, M. D., y Guiry, G. M. (25 de Abril de 2021). *AlgaeBase*. Obtenido de AlgaeBase: <https://www.algaebase.org>.
- Guisande, C. (2006). Biochemical fingerprints in zooplankton. *Limnetica*, 25(1-2), 369-376. Edificio de Ciencias, Universidad de Vigo, Campus Lagoas-Marcosende, 36200 Vigo, SPAIN <http://doi.go/10.23818/limn.25.25>
- Guisande, C., C. Andrade., C. Granado-Lorencio., S.R. Duque y M. Núñez-Avellaneda, 2000. Effects of zooplankton and conductivity on tropical *Utricularia foliosa* investment in carnivory. *Aquatic Ecology* 34: 137-142.
- Gutiérrez, F. (2006). Estado de conocimiento de especies invasoras. Propuesta de lineamientos para el control de los impactos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, D.C. - Colombia. 158 pp.
- Gutiérrez-Aguirre, M. A., A. Cervantes-Martínez, M. Elías-Gutiérrez y A. Lugo-Vázquez (2020). Remarks on *Mastigodiptomus* (Calanoida: Diaptomidae) from Mexico using integrative taxonomy, with a key of identification and three new species. *PeerJ* 2020 (1) <http://doi.go/10.7717/peerj.8416>
- Haeckel, E., 1866. *Entwicklungsgeschichte der physiologischen Individuen. (Naturgeschichte der Zeugungskreise). Generelle Morphologie der Organismen* T.N.
- Hakanson, L. 1981. *A manual on lake morphometry*. Springer Verlag. Berlin.
- Hakanson, L. 1991. *Ecometrics and dynamics modelling -exemplified by cesium in lakes after Chernobyl*. Springer Verlag, Berlin. 158 p. En: Hakanson, L. y R. H. Peters. 1995. *Predictive Limnology. Methods for predictive modelling*. SBP Academic Publishing. Amsterdam. 464 p.
- Hall, J. S., Kirn, V., y Yanguas-Fernández, E. (2015). *Managing watersheds for ecosystem services in the stepland neotropics*. Washington, United States: Interamerican Development Bank. doi, 10, 0000163.

- Hall, J.F., McCourt, R.M.M. 2015. Conjugating Green Algae Including Desmids. En: Wehr, J.D., Sheath, R.G., Kociolek, J.P. (Eds.), *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification*. Academic Press, Elsevier Science, New York, pp. 429-457.
- Hargraves, P. E., y Viquez, M. R. (1981). Dinoflagellate abundance in the Laguna Botos, Poás Volcano, Costa Rica. *Rev.Biol.Trop.*, 29(2), 257–264.
- Haslam, S. M. (1978). *River Plants. The Macrophytic Vegetation of Water Courses*. Cambridge University Press, Cambridge, England. 396 pp.
- Hauer, J. (1956): Rotatorien aus Venezuela und Kolumbien in: Gessner, F. y V. Varchi (eds.). *Ergebnisse der deutschen limnologischen Venezuela Expedition 1952. Band I*, VEB Deutsche Verlag der Wissenschaften, Berlin: 277 – 314.
- He, C.-J., P. W. Morgan, y M. C. Drew. 1996. Transduction of an ethylene signal is required for cell death and lysis in the root cortex of maize during aerenchyma formation induced by hypoxia. *Plant Physiol.* 112, 463–472.
- Hébert, M. P., Beisner, B. E., y Maranger, R. (2017). Linking zooplankton communities to ecosystem functioning: toward an effect-trait framework. *Journal of Plankton Research*, 39(1), 3-12. <http://doi.go/10.1093/plankt/fbw068>
- Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball y de Waard, J. R. (2003 a). Biological identifications through DNA barcodes. *Proc R Soc B-Biol Sci* (270) (1512) 313-321 <http://doi.go/10.1098/rspb.2002.2218>.
- Hebert, P. D. N., S. Ratnasingham y de Waard, J. R. (2003 b). Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proc R Soc B-Biol Sci* 270:S96-S99 <http://doi.go/10.1098/rsbl.2003.0025>
- Hegewald, E., E. Schnept y A. Aldave, 1980. Investigations on the lakes of Perú and their phytoplankton, 5. *Arch. Hydrobiol.*, (suplem). 56: 387-420.
- Heinis, F. (1914): Die Moosfauna Kolumbiens (Rhizopoda, Rotatoria, Tardigrada, Nematoda). – in: Führmann y E. Mayor (ed.) . *Voyage d'Exploration Scientifique en Colombie. Mém. Soc. Neuchâtel. Scienc. Nat.* 5: 698 – 713.
- Henderson, P.A. y H. F. Hamilton. (1995). Standing crop and distribution of fish in drifting and attached floating meadow within and Upper Amazonian varzea lake. *Journal Fish Biology*, 47: 266-276.
- Hernández E, Aguirre, N. J., Palacio, J. A. 2011. Relación entre la determinación del pigmento Clorofila a y el Biovolumen geométrico algal en un lago de planicie de inundación (Ciénaga de Ayapel, Córdoba-Colombia). *Rev. Fac. Ing. Univ. Antioquia*, 60: 159-169.
- Hernández, C. y H. Moreno, 1982. Distribución acuática de las ninfas del orden Ephemeroptera en el oriente antioqueño. Proyecto de grado, Universidad de Antioquia, Medellín.

- Hernández, E., N. Aguirre, J. A. Palacio. 2011. Relación entre la determinación del pigmento Clorofila a y el Biovolumen geométrico algal en un lago de planicie de inundación (Ciénaga de Ayapel, Córdoba-Colombia). *Rev. Fac. Ing. Univ. Antioquia* N.º 60 pp. 159-169.
- Herndon, W. L., 1853. Exploration of the valley of Amazon, under direction of the Navy Dpt. Robert Armstrong, Washington. D.C. 2 vols.
- Herrera, G., 1989. Estudio de insectos depredadores de larvas de mosquito en cuatro zonas endémicas de malaria en Colombia. Trabajo de grado, Departamento de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Herrera, H. S., 2016. Seis humedales colombianos de importancia mundial. (<https://aida-americas.org/es/blog/seis-humedales-colombianos-de-importancia-mundial>)héctor herrera santoyo 2016.
- Herrera, J. (1993): Estudio del plancton del embalse de Betania (Huila, Colombia).- Tesis de Grado, Univ. Nacional de Colombia, 156 pp.
- Herrera-Martínez, Y., Paggi, J. C., y García, C. B. (2017). Cascading effect of exotic fish fry on plankton community in a tropical Andean high mountain lake: a mesocosm experiment. *J. Limnol*, 76 (2): 397-408. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2017.1488>.
- Hill, D.R.A., Rowan K.S. 1989. Biliproteins of the Cryptophyceae. *Phycologia*, 28: 455-463.
- Hill, D.R.A., Rowan K.S. 1989. Biliproteins of the Cryptophyceae. *Phycologia*, 28: 455-463.
- Hill, G. y H. Rai., 1982. A preliminar characterization of the tropical lakes of Central Amazon by comparison with polar and temperate systems. *Arch. Hydrobiol.* 96(1): 97-111.
- Hillebrand, H., Azovsky, A. I. 2001. "Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient". *Ecography*, 24: 251–256.
- Hillebrand, H., Dürselen, C.D.D., Kirschtel U., Pollinger, T., Zohary, T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35: 403–424.
- Himat, 1984. Inventario Nacional de Cuerpos de Agua - Div. Distritos de Riego - Ministerio de Agricultura. Bogotá.
- Hodgson J.G.E.A. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 85: 282–294.
- Hogue, C. L. 1990. A remarkable new species of *Maruina* (Diptera: Psychodidae) from Colombia. *Aquatic insects*.
- Hogue, C. L. and I. Bedoya, 1989. The net-winged midge fauna (Diptera: Blephariceridae) of Antioquia Department, Colombia. Los Angeles County Mus., *Contrib. Sci.* 413:1-57.

- Hogue, C. L., 1971. Family Blephariceridae (Blepharoceridae), Fasc. 8: 1-12. In: Papasero (Edit). A catalog of the Diptera of the Americas, South of the United States. *Mus. Zool. Univ. São Paulo*.
- Hogue, Ch, 1989. Blephariceridae of Antioquia Department, Colombia. *Los Angeles County Mus., Contrib. Sci.* 413:1-57.
- Holdridge, L., 1978. Ecología basada en las zonas de vida. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, San José, Costa Rica.
- Holmes, A. 1952. Geología Física. Segunda edición. Ediciones Omega, S. A. Barcelona. 519 pp.
- Holmes, R. W. 1970. The Secchi disk in turbid coastal zones. *Limnol. Oceanogr.* 15: 688-694.
- Hooker, E., M. Ruiz y M. Pum. 1991. Phytoplankton community composition in Lake Xolotlán (Managua). *Hydrobiological Bulletin*, 25: 121–124. <https://doi.org/10.1007/BF0229124>.
- Hopperanth, M. (2017). Dinoflagellate taxonomy – a review and proposal of a revised classification. *Marine Biodiversity*, 47, 381–403. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s12526-016-0471-8>
- Hornberger J.M. Bencala K.E. y McKnight D.M. 1994. Hydrological controls on dissolved organic carbon during snowmelt in the Snake River near Montezuma, Colorado. *Biogeochemistry*, 25, 147-16
- Horta, G., 1985. Evolución temprana de las comunidades fitoplanctónicas en el embalse de Punchiná, Central Hidroeléctrica de San Carlos, Antioquia. Tesis de grado, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Hoshaw, R.W., McCourt, R.M., Wang, J.C. 1990. Phylum Conjugophyta. En: Margulis, L., Corliss, J., Melkonian, M., Chapman, D. (Eds.), *Handbook of Protozoa*. Jones and Bartlett Publishers, Inc., Boston, MA, pp. 119-131.
- Huang, F.-Y., S. Philosoph-Hadas, S. Meir, D. A. Callahan, R. Sabato, A. Zelcer, y P. K. Hepler. 1997. Increases in cytosolic Ca²⁺ in parsley mesophyll cells correlate with leaf senescence. *Plant Physiol.* 115, 51–60.
- Huber-Pestalozzi, G. (Ed.), *Die Binnengewässer*, Band XVI. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. 1043 p.
- Huber-Pestalozzi, G., 1938-1972. *Das Phytoplankton des Süßwassers. Die Binnengewässer*. Vol. 16. E. Schweizerbart'sche verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Huisman, J., Jonker, R.R., Zonneveld, C., Weissing, F.J. 1999. "Competition for light between phytoplankton species: experimental tests of mechanistic theory". *Ecology*, 80: 211–222.

- Hurlbert SH. 1975. Secondary effects of pesticides on aquatic ecosystems. *Residue Rev.* 57: 81-148.
- Hurlbert, S. H. Edit. 1981. Aquatic Biota of Tropical South America. Vol. I y II. San Diego State University, San Diego, California.
- Hustedt, F., 1953b. Algunas observaciones sobre la vida de microorganismos en los arroyos termales de los ansoles de El Salvador. *Com. Inst. Trop. Inv. Cient.* San Salvador, 2: 103-108.
- Huszar, V.L., Caraco, N.F. (1998). The relationship between phytoplankton composition and physical-chemical variables: a comparison of taxonomic and morphological-functional descriptors in six temperate lakes. *Freshwater Biology*, 40: 679-696.
- Hutcheson, W., Hoagland, P., y Jin, D. (2018). Valuing environmental education as a cultural ecosystem service at Hudson River Park. *Ecosystem Services*, 31, 387-394.
- Hutchinson, G. E. (1967). Introduction to lake biology and the limnoplankton. A Treatise on Limnology Wiley. USA. ISBN-10: 0471425729
- Hutchinson, G. E. 1957. A treatise of limnology. Vol. 1. Geography, Physics and Chemistry. John Wiley and Sons. New York. 540 p.
- Hutchinson, G. E. 1975. A treatise on Limnology. Vol III. Limnological Botany. New York, John Wiley and Sons.
- Hutchinson, G. E., 1937. A contribution to the Limnology of arid regions primarily founded on observations made in the Lahontan Basin. *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 33: 47-132.
- Hutchinson, G. E., 1978. An Introduction to Population Ecology. New Haven, Yale University. Press.
- Hutchinson, G.E. (1967). A Treatise on Limnology, Vol. II. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. John Wiley y Sons, New York.
- Hutchinson, G.H. (1967). The nature and biology of the zooplankton (chapter 24), A Treatise on Limnology, Vol. II – Introduction to lake biology and the limnoplankton, John Wiley y Sons, Inc., New York-London-Sydney: 490-724. ISBN: 0471425729
- Hutchinson. G. E. y Löffler, H., 1956. The thermal classification of lakes. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 42.
- Hynes, H. B. N., 1972. The Ecology of Running Waters. University of Toronto Press., Ontario.
- Hynes, H. B. N. 1974. The Biology of Polluted Waters. University of Toronto Press., Ontario.
- ICEL, 1984-1985. La Electrificación en Colombia. Informe 1984-1985- Ministerios de Minas y Energía e Instituto Colombiano de Energía Eléctrica, Bogotá.

- IGAC, 1977. Atlas de Colombia. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá.
- Iglesias, C., Bonecker, C., Brandão, L., Crispim, M. C., Eskinazi-Sant'Anna, E. M., Gerhard, M., Portinho, J. L., Maia-Barbosa, P., Panarelli, E., y Santangelo, J. M. (2016). Current knowledge of South American cladoceran diapause: A brief review. *International Review of Hydrobiology*, 101(3-4), 91-104. <https://doi.org/10.1002/iroh.201501825>.
- Ikusima, I., 1978. Primary Production and Population on Ecology of the aquatic Sedge *Lepironia articulata* in the tropical Swamp, Tasek Bera, Malaysia. *Aquat. Bot.* 4: 269-280.
- Iltis, A., y Couté, A. (1984). Peridinales (Algae, Pyrrophyta) de Bolivia. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 17(4), 279–280.
- Illies, J. 1963. Revision der südamerikanischen Gréopterygidae (Plecoptera). *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* 36: 145-248.
- Illies, J. 1969. Biogeography and Ecology of Neotropical Freshwater insects, especially those from Running Waters. In: E. J. Fittkau et. al. Edit. 1969. *Biogeography and Ecology in South America*. Vol. 2: 685-708. Dr. W. Junk. N.V. the Hage.
- Illies, J. y L. Botosaneau, 1963. Problems et methodes de la classification et de la zonation ecologique des eaux courants, considerées surtout de point de vue faunistique. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* Pp 12-57.
- Illies, J., 1961. Gebirgsbäche in Europa und Südamerika - ein Limnologischer Vergleich. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 14: 517-523.
- Illies, J. 1964. The invertebrate fauna of the Huallana a Peruvian tributary of Amazon river, from the sources down to Tingo María. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* XV: 1077-1083.
- Imberger B. 1985. The diurnal mixed layer. *Limnol. Oceanogr.* 30: 737-770.
- Incháustegui; S. W. Gutiérrez; V. Rivas; V. Alvarez; N. Nuñez y I. Bonnelly, 1978. Notas sobre la ecología del lago Enriquillo, República Dominicana. En: Conservación y Ecodesarrollo. Edit. I. Bonnelly, Centro Inv. BioI. Mar. Iniv. Auton. Sto. Domingo, pp. 309-342.
- In S.M. Thomaz y L.M Bini (eds.). (2003). Ecología e Manejo de Macrófitas Acuáticas. Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil. ISBN 85-85545-90-9.
- Infante, A. y W. Riehl. 1984. The effect of Cyanophyta upon zooplankton in a eutrophic lake (Lake Valencia, Venezuela). En: H.J. Dumont y J.G. Tundisi (Eds.). *Tropical Zooplankton*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 293-298.
- Infante, A. 1973. Untersuchungen über die Ausnutzbarkeit verschiedener Algen durch das Zooplankton. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 42(3/4): 340-405.

- Infante, A. 1978a. Natural food of herbivorous zooplankton of Lake Valencia (Venezuela). *Arch. Hydrobiol.*, 82: 347-358.
- Infante, A. 1978b. The zooplankton of Lake Valencia. I. Species composition and abundance. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 20: 1186-1191.
- Infante, A. 1980a. Los rotíferos del Lago de Valencia. *Acta Cient. Venezolana*, 31(1): 30-47.
- Infante, A. 1980b. Los cladóceros del Lago de Valencia. *Acta Cient. Venezolana*, 31(6): 593-603.
- Infante, A. 1981. Natural food of copepods larvae from Lake Valencia. *Verh. int. Verein Limnol.*, 21(1): 709-714.
- Infante, A. 1982. Annual variations in abundance of zooplankton in Lake Valencia. *Arch. Hydrobiol.* 93(2): 194-208.
- Infante, A., O. Infante, M. Márquez, W. Lewis y F.H. Weibezahn. 1979a. Conditions leading to mass mortality of fish and zooplankton in Lake Valencia, Venezuela. *Acta Cient. Venezolana*, 30(1): 67-73.
- Infante, A., Riehl, W., Saunders, J.F., (1979). Los copépodos del lago de Valencia, Venezuela. *Acta Cien. Venez.* 30: 224-233.
- Infante, A., W. Riehl y J. Saunders. 1979b. Los copépodos del Lago de Valencia. *Acta Cient. Venezolana*, 30(2): 224-233.
- Instituto Nacional de Salud (INS), Grupo de Evaluación de Riesgos en Inocuidad de Alimentos (ERIA). 2015. Evaluación de riesgo de mercurio en peces de aguas continentales en Colombia. Bogotá, D. C.
- IPBES (2019): Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, and H. T. Ngo (editors). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 1148 pages. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>
- ISA, 1983. Tabla de embalses y sus características en Colombia. Documento Interno, División de Bienes, Medellín.
- ISA. 1983. Estudio Limnológico Integrado del Sistema Guatapé-Nare. Estructura y Programación-Sección Medio Ambiente. Documento ABRN-044, Medellín.
- ISA. 1985. Calidad de Aguas en el Sistema Chivor-Informe resumen de los muestreos de 1983 a 1985. Documento N° ABRNMA-094, ISA, Sección Medio Ambiente, Medellín.
- ISA. 1985. El Sistema Eléctrico en Colombia. Interconexión Electrica, S.A., Medellín.
- ISO 10260. 1992. Water quality - Measurement of Biochemical Parameters - Spectrometric Determination of the Chlorophyll a Concentration. pp. 4-6.

- ISSG. Invasive Species Specialist Group. <http://www.iucngisd.org/gisd/>
- Jackson, M. B., y Colmer, T. D. (2005). Response and adaptation by plants to flooding stress. *Annals of Botany*, 96(4), 501-505. DOI: 10.1093/aob/mci205.
- Jaramillo, J. C. (2003). Estructura de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos asociados a macrofitas flotantes y su relación con la calidad del agua en la Ciénaga Colombia. Caucasia, Antioquia, *Rev. Ing. Univ.de Med.*, 2 (3): 105-120.
- Jaramillo, J.C. (1994): Ecología poblacional del zooplancton en la represa La Fé, El Retiro, Antioquia.- Tesis de grado, Dep. Biología, Univ. Antioquia, 86 pp.
- Jaramillo-Londoño, J. C. (2018). *Ceratium furcoides* (Dinophyceae): Un dinoflagelado invasor en un embalse alto andino ecuatorial en Colombia. *Rev. U.D.C.A Act. y Div. Cient*, 21(1), 265–269.
- Jax, K. 2005. Function and “functioning” in ecology: What does it mean? *Oikos*, 111(3), 641–648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2005.13851.x>
- Jenkins, D. W., 1976. Impactos ecológicos de las grades presas. En: Segunda reunión sobre aspectos de desarrollo ambiental en el proyecto Salto Grande, Comisión Técnico Mixta de Salto Grande, Buenos Aires.
- Jeppesen, E., T. L. Lauridsen, T. Kairesalo y M. Perrow. (1998). Impact of submerged macrophytes on fishzooplankton relationships in lakes, pp. 91-115. En Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard y K. Christoffersen (eds.). The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecol. Stud.* 131.
- Jeske, R., 1976. Estudios bacteriológicos de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia, *Mitt. Inst. Colombo-Aleman. Invest. Cient.* 8:17-31.
- Jeuck, A. y Arndt, H. A short guide to common heterotrophic flagellates of freshwater habitats based on the morphology of living organisms. *Protist*, 164 (6): 842–860. doi: 10.1016/j.protis.2013.08.003
- John, D.M. 2003. Filamentous and Plantlike Green Algae. En: Wehr, J.D., Sheath, R.G. (Eds.), *Freshwater Algae of North America Ecology and Classification*. Academic Press, Elsevier Science, New York, pp. 311-351.
- Johnson, N., Ravnborg, H. M., Westermann, O., y Probst, K. (2002). User participation in watershed management and research. *Water policy*, 3(6), 507-520.
- Joko, CY. (2011). Taxonomia do rotíferos monogonontas da planície de inundação do alto rio Paraná (MS/PR). Tesis de doctorado. Programa de posgraduación en ecología de ambientes acuáticos continentales, Universidad Estadual de Maringá, Maringá. 187 p.
- Jørgensen SE, Vollenweider R. 1989. General Introduction. En : Jørgensen SE, Vollenweider R (eds.). *Guidelines of Lake management*. Vol 1. *Principles of Lake Management*. Japan, International Lake Environment Comitee Fundation, pp. 13-17.

- José de Paggi, S. y J.C. Paggi. (1995). Determinación de la abundancia y biomasa zooplanctónica. En: *Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodologías para su estudio II* 315–321. E. Lopretto y G. Tell (eds.). La Plata, Argentina, Ediciones Sur.
- José de Paggi, S. y J.C. Paggi. 2014. El zooplancton de los grandes ríos sudamericanos con planicie de inundación. *Revista FABICIB*, 18: 166-194
- José de Paggi, S. y W. Koste. (1995). Additions to the Checklist of Rotifers of the Superorder Monogononta recorded from Neotropis. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 80(1):133-140. <https://doi.org/10.1002/iroh.19950800116>
- José de Paggi, S. B., R. Wallace, D. Fontaneto and M. C. Marinone, (2020). Chapter 8 Phylum Rotifera. Thorp and Covich Freshwater Invertebrates (Fourth Edition). D. C. Rogers, C. Damborenea and J. Thorp, Eds.; n Diego, United States, Elsevier Science Publishing Co Inc. 145-200.
- Joseph, J., 1976. El control botánico: un medio de depurar las aguas industriales. *Desarrollo Nacional*. Nov-dic: 75-77.
- Joshi, B. C., Rawal, R. S., Sekar, K. C., y Pandey, A. (2019). Quantitative ethnobotanical assessment of woody species in a representative watershed of west Himalaya, India. *Energy, Ecology and Environment*, 4(2), 56-64.
- Jouravlev, A., y Hantke Domas, M. (2011). Lineamientos de política pública para el sector de agua potable y saneamiento.
- Juday, C., 1916. Limnological studies on some lakes in Central America. *Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts. Lett.* 18: 214-250. Julius, M., y Theriot, E. 2010. The Diatoms: a primer. En J. Smol, y E. Stoermer, *The Diatoms: Applications for the environmental and Earth Sciences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Jun Sun and Dongyan Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*. 25(11): 1331–1346.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. En Dodge DP (Ed.) *Proc. Int. Large River Symposium*. Can. Spec. Publ. *Fish. Aquat. Sci.* 106. pp. 110-127.
- Junk WJ, Wantzen KM (2004) The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications -An update. En Welcomme RL, Petr T (Eds.) *Proc. 2nd Int. Symp. Management of Large Rivers for Fisheries*. Volume II. RAP Publication 2004/17. FAO Regional Office for Asia and the Pacific. Bangkok, Thailand. pp. 117-140.
- Junk, W. J 1980. Areas inundáveis - Um desafio para Limnologia. *Acta Amazonica* 10(4): 775-795.
- Junk, W. J, Fernandez, T.P, Schöngart, J, Cohn-Haft, Adeney, J. M, and Wittmann, F, 2011. A classification of major naturally-occurring amazonian lowland wetlands / Published online: 8 July 2011 # *Society of Wetland Scientists* 2011.

- Junk, W. J. (1973). Investigations on the ecology and production-biology of the “floating meadows” (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. Part II. The aquatic fauna in the root zone of floating vegetation. *Amazoniana: Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas*, 4 (1): 9-102.
- Junk, W. J. 1983. Ecology of Swamps on the Middle Amazon. Elsevier Scient. Publ. Co. Amsterdam.
- Junk, W. J., y Piedade, M. T. F. (1997). Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. In: W. J. Junk (Ed.), *The Central Amazon floodplain: ecological studies*. pp. 147-185. Berlin: Springer.
- Junk, W. J., 1970. Investigation on the ecology and production biology of the floating meadows (*Papalp-Echinochloetum*) on middle Amazon 1. The floating vegetation and it ecology. *Amazoniana*, 2: 449-495.
- Junk, W. J., 1986. Aquatic Plantas of the Amázon System. En: Davies, B. R. y K. F. Walker Edit. *The Ecology of River Systems*. Dr. W. Junk Publishers, Boston.
- Junk, W. J.; F. M. Soares y F. M. Carvalho, 1983b. Distribution of fish, species in a lake of Amazon River floodplain near Manaus (Lago Camaleao) with special refrence to extreme oxygen contion. *Amazoniana*. 7: 397-431.
- Justin, S.H.F.W. and Armstrong, W. (1987). The anatomical characteristics of roots and plants response to soil flooding. *New Phytol.*, 106: 465-495.
- Kalin, M., y Smith, M. P. (2007). Germination of *Chara vulgaris* and *Nitella flexilis* oospores: What are the relevant factors triggering germination? *Aquatic botany*, 87(3), 235-241.
- Kaplan, Z. (2002). Phenotypic plasticity in *Potamogeton* (Potamogetonaceae). *Folia Geobotanica*, 37(2): 141-170. DOI: 10.1007/ BF02804229.
- Katzer, F., 1897. Das wasser des unteren Amazonas. Sitz. Böhm. *Ges. Wiss. Math. Naturw. Cl.* 17: 1-38.
- Kaufmann, R. y F. Hevert, 1973. El régimen fluviométrico del río Magdalena y su importancia para la Ciénaga Grande de Santa Marta. *Mitt. Inst. Colombo-Alemán. Invest. Cient.* 7:121-137.
- Keddy, P.A. 1992. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6:621-626.
- Keller, R., 1961. Gewasser und wasserhaushalt des Fest-Landes. Haude U. *Spencersche. Verl.* Berlin.
- Kelly M. 2013. Of Microscopes and Monsters Journeys through the hidden world of Britain’s freshwaters. Bowburn Consultancy. Durham. UK. http://www.martynkelly.co.uk/Of_Microscopes_and_Monsters.pdf

- Kiefer, F. (1978), *Das Zooplankton der Binnengewässer*, Die Binnengewässer 26, 2. Ed., Schweizerbart'sche Verl.buchhandl. Stuttgart, 1-343. ISBN 978-3-510-40735-4
- King, C.R., y Greenwood, J.G. (1992). The productivity and carbon budget of a natural population of *Daphnia lumholtzi* Sars. *Hydrobiologia* 231, 197–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018203>
- Kingsley, S. R. 1989. Photosynthetic pigments of algae. Cambridge University Press.
- Kirk, J. 1983. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge: Cambridge.
- Kirk, J. T. O. (1994). *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*, 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Klaveness, D. 1988. Biology and ecology of the Cryptophyceae: Status and challenges. *Biological Oceanography*, 6: 257-270.
- Klaveness, D. 1988. Biology and ecology of the Cryptophyceae: Status and challenges. *Biological Oceanography*, 6: 257-270.
- Kleerekoper, H. 1944. Introdução ao estudo da Limnología. Rio de Janeiro, Ministerio da Agricultura/Servicio da Informação Agrícola, Serie Didáctica 4.
- Kleerekoper, H., 1939. Estudo Limnológico da Represa de Santo Amaro em São Paulo. B. Fac. Fil. Ci. Let. USP. *Botânica*, 4: 9-151.
- Klinge, H. y W. Ohle, 1964. Chemical Properties of rivers, in the Amazonian area in relation to soil conditions. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* XV: 1067-1076.
- Kociolek, J. y Spaulding, S. 2000. Symmetrical Naviculoid Diatoms. En R. Sheath, y J. Wehr, *Freshwater Algae of North America* (págs. 637 - 651). Amsterdam: Academic Pres.
- Kociolek, J. P., Blanco, S., Coste, M., Ector, L., Liu, Y., Karthick, B. K., ... Wtkowski, A. (07 de 04 de 2021). *Diatombase*. Obtenido de Diatombase: <https://www.diatombase.org>
- Kofoid, C. A. (1909). On *Peridinium steini* Jörgensen, with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridiniidae. *Archiv Für Protistenkunde*, 16, 25–47.
- Kolkwitz, R. y M. Marsson, 1902. Grundsätze. für die biologische Berteilung des wassersna. Mitt. Prüfungsanst wasserversog. *Abwasserreinigung*. 1: 33-72.
- Komárek J., 2006. Cyanobacterial Taxonomy: Current Problems and Prospects for the Integration of Traditional and Molecular Approaches. 2006. *Algae*, 21 (4): 349-75.
- Komárek, J., Fott, B. 1983. Das Phytoplankton des Süßwassers Systematik und Biologie, 7. Teil, 1. Hälfte.
- Komárek, J., Fott, B. 1983. Das Phytoplankton des Süßwassers Systematik und Biologie, 7. Teil, 1. Hälfte. En:Korschgen, C. E., y Green, W. L. (1988). *American wildcelery*

- (*Vallisneria americana*): ecological considerations for restoration (No. 19). US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.
- Korovchinsky, N. M. (1992). Sididae and Holopediidae: Crustacea: Daphniiformes. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 3. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing. ISBN-10 : 9051030746.
- Koste, W. y J.C. Paggi, (1982): Rotifera of the Superorder Monogonta recorded from Neotropis. *Gewässer und Abwasser*, 68/69: 71-102.
- Koste, W. y R.J Shield. (1987). Rotifera from Australian Inland Waters. II Epiphanidae and Brachionidae (Rotifera: Monogononta). *Invertebrate Taxonomy*, 1 (7): 949-1021. Botany Department, University of Adelaide, Box 498, G.P.O. Adelaide, S.A. 5001
- Koste, W. y S. José de Paggi. (1982). Rotifera of the Superorder Monogononta recorded from Neotropis. *Gewässer und Abwasser* 68:71-102.
- Koste, W. (1978). Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Ein Bestimmungswerk begr. Von M. Voigt. Überordnung Monogononta. I Textband VIII + 1-673, II Tafelbd. III + 1-146 mit 234 Tafeln, Stuttgart. <https://doi.org/10.1002/iroh.19800650226>
- Koste, W., W. Janetzky and E. Vareschi. (1993). Zur Kenntnis der limnischen Rotatorienfauna *Mitteilungen*, 19: 103–149.
- Kotov, A. A. y P. Štifter. (2006). Cladocera: Family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda). *In: Dumont, H.J. (Ed.)*. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world (22) 172 Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing.
- Kotov, A. A., y Fuentes, J. M. (2015). An annotated checklist of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of Colombia. *Zootaxa*, 4044(4), 493-510. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4044.4.2>
- Kotov, A. A., D. P. Karabanov, E. I. Bekker, T. V. Neretina y D. J. Taylor, (2016). Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* Group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic. *PLoS One*, 11(12):20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168711>.
- Kotov, A., y Taylor, D. J. (2014). *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Cladocera: Daphniidae) invades Argentina. *Journal of Limnology*, 73(2), 369-374. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.920>
- Kotov, A., Forró, L., Korovchinsky, N. M., y Petrusek, A. (2013, Enero 25, 2013). World checklist of freshwater Cladocera species. a species. World Wide Web electronic publication. Available online at <http://fada.biodiversity.be/group/show/17>.
- Kröger, R.M., J.W. Neal y M. Muñoz. 2010. Spatial and temporal changes in nutrients and water quality parameters in four Puerto Rico reservoirs: implications for reservoir productivity and sport fisheries restoration. En: Proceedings, Mississippi Water

- Resources Conference. Bay St. Louis, USA, November 3-5, 2010. Mississippi Water Resources Research Institute, Mississippi State, USA: 35–47.
- Kruk C., Huszar L. M. T. H. Edwin Peeters M. Bonilla S. Costa L. Lürling M Colin M. Reynolds S. Scheffer M. (2010) A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. 55(3) 614-627. Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x>
- Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E.T.H.M., Bonilla, S., Costa, L., Lürling, M., Reynolds, C.S., Scheffer, M. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55: 614-627.
- Kruk, C., Mazzeo, N., Lacerot, G., Reynolds, C.S. 2002. “Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement”. *Journal of Plankton Research*, 24: 901–912.
- Kruk, C., V.L.M. Huszar, E.T.H.M. Peeters, S. Bonilla, L. Costa, M. Lürling, C.S. Reynolds y M. Scheffer. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology*, 55: 614–627.
- Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E., Bonilla, S., Costa, L., Lürling, M., Reynolds, C.S., Scheffer, M. 2010. “A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton”. *Freshwater Biology*, 55(3): 614–627.
- Krumdieck, A., 1977. Minimización del impacto ecológico producido por nuevos embalses en selvas tropicales. Primer Seminario Latinoamericano de Hidroelectricidad. EDELCA-CIDIAT, Mérida, Venezuela.
- Küppers, G.C, Kosakyan, A., Siemensma, F. Claps, M.C., da Silva, T., Fernández L.D., Kugrens, P., Clay, B.L. 2003. Cryptomonads. En: Wehr, J.D., Sheath, R.G. (Eds.), *Freshwater Algae of North America Ecology and Classification*. Academic Press, Elsevier Science, New York, pp. 715-755-
- Laan, P., Smolders, A., Blom, C.W.P.M y Armstrong, W. (1989). The relative roles of internal aeration, radial oxygen losses, iron exclusion and nutrient balances in flood-tolerance of *Rumex* species. *Acta Bot. Neerl.*, 38: 131-145.
- Lacayo, M. 1991. Physical and chemical features of Lake Xolotlán (Managua). *Hydrobiological Bulletin*, 25: 111–116. <https://doi.org/10.1007/BF02291240>.
- Ladero, Rubén Rasines. 2017. La ecología de la zona hiporreica asociada a los ríos Henares y Tajuña (cuenca hidrográfica del Jarama, España). Directores de la Tesis: Sandra Iepure (dir. tes.), José Manuel González Vázquez (tut. tes.): En la Universidad Rey Juan Carlos, España (2017).
- Laíz, O., I. Quintana, P. Blomqvist, A. Broberg y A. Infante. 1993a. Limnology of Cuban Reservoirs: I. Lebrije. *Tropical Freshwater Biology* 3: 371-396.

- Laíz, O., I. Quintana, P. Blomqvist, A. Broberg y A. Infante. 1993b. Limnology of Cuban Reservoirs: II. Higuanajo. *Acta Cient. Venezolana*, 44: 297-306.
- Laíz, O., I. Quintana, P. Blomqvist, A. Broberg y A. Infante. 1993c. Limnology of Cuban Reservoirs: III. Zaza. *Acta Cient. Venezolana*, 44: 355-364.
- Laíz, O., I. Quintana, P. Blomqvist, A. Broberg y A. Infante. 1993d. Limnology of Cuban Reservoirs: IV. Tuinicú. *Tropical Freshwater Biology*, 3: 452-471.
- Lampert W. (1987) Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions (21) 483-490 *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* <https://doi.org/10.1080/00288330.1987.9516244>.
- Langeland, K. A., y Sutton, D. L. (1980). Regrowth of hydrilla from axillary buds. *J. Aquat. Plant Manage*, 18: 27-29.
- Lansac-Tôha, F. A., Velho, L. F. M., Costa, D. M., Simões, N. R., y Alves, G. M. (2014). Structure of the testate amoebae community in different habitats in a neotropical floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 74 (1): 181-190. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.24912>
- Lansac-Tôha, F., L. F. M. Velho y C. Bonecker. (2003). Influencia de macrófitas acuáticas sobre a estrutura da comunidade zooplanctónica, pp. 231-242. En Thomaz, S.M. y L. M Bini (eds.). *Manejo de Macrófitas Acuáticas. Ecología*. EDUEM, Maringá, Brasil.
- Lansac-Tôha, F., L.F.M. Velho y C. Bonecker. (2003). Influencia de macrófitas acuáticas sobre a estrutura da comunidade zooplanctónica, 231-242. In S.M. Thomaz y L.M Bini (eds.). *Manejo de Macrófitas Acuáticas. Ecología e. EDUEM, Maringá, Brasil*.
- Latini, A. O., D. C. Resende, V. B. Pombo y L. Coradin. (2016). Espécies exóticas invasoras de águas continentais no Brasil. Brasília: MMA, (Série Biodiversidade, 39). 791 pp.
- Laverde, H. A. 1982. Datos sobre colección, inventario y cría artificial de bivalvos de agua dulce en Colombia. *Scientiae* 1 (2): 165-172.
- Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, et al. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, y T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12:474-478.
- Lavorel, S., y E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556
- Lavorel. S., McIntyre, S., Landsber, J., y Forbes T.D.A. (1997) “Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance”. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 474–478.

- LeCren, E. y R. Lowe-McConnell. 1980. The functioning of freshwater ecosystem. Cambridge University Press. Cambridge. 588p.
- Lee, R.E., Kugrens, P. 2000. Ancient atmospheric CO₂ and the timing of evolution of secondary endosymbioses. *Phycologia*, 39:167-172.
- Leentvaar, P., 1973. Lake Brocopondo. (In: Man-Made Iakes: their problems and environmental effects). American Geophysical Union, Washington. D.C.
- Leentvaar, P.1975. Hidrobiological Observations in Surinam, with special reference to the man made Brokopondo lake. Studies Fauna Surinam and other Guyanas, *Utrecht*, 25 (56): 1-173.
- Lemopoulos, A. y R. Covain. 2018. Biogeography of the freshwater fishes of the Guianas using a partitioned parsimony analysis of endemicity with reappraisal of ecoregional boundaries. *Cladistics* (2018): 1-19.
- Lencastre, A. y F. M. Franco, 1984. Lições de hidrobiología. Universidad de Lisboa, Lisboa.
- Les, D.H., Philbrick, C.T. (1993). Studies of hybridization and chromosome number variation in aquatic angiosperms: evolutionary implications. *Aquat. Bot.* 44: 181–228.
- Lewis Jr, W. M. (1996). Tropical lakes: how latitude makes a difference. *Perspectives in Tropical Limnology*, (4364): 43-64. Department of Environmental, Population, and Organismic Biology University of Colorado, Boulder, co 80309-0334.
- Lewis, W. F. y F. H. weibezahn. 1981. Chemistry of a 7,5 m sediment core from lake Valencia, Venezuela. *Limnol. Oceanogr*, 26: 907-924.
- Lewis, W. M. 1987. Tropical Limnology. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 18: 159-184.
- Lewis, W. M. Jr. 1976. Surface/Volume Ratio: Implications for Phytoplankton Morphology *Science* 192: 885-887 DOI: 10.1126/science.192.4242.885
- Lewis, W. M. Jr. 1976. Surface/Volume Ratio: Implications for Phytoplankton Morphology *Science* 192: 885-887 DOI: 10.1126/science.192.4242.885
- Lewis, W. M. y F. H. Weibezahn, 1976. Chemistry, energy flow and community structure in some venezuelan fresh waters. *Arch. Hydrobiol.*,(Suppl). 50: 145-207.
- Lewis, W. M., 1983. Temperature, Heat and Mixing in Lake Valencia, Venezuela. *Limnol. Oceanogr*. 28 (2): 273-286.
- Lewitus, A.J., Glasgow, H.B., Burkholder, J.M. 1999. Kleptoplastidy in the toxic dinoflagellate *Pfiesteria piscicida* (Dinophyceae). *Journal of Phycology*, 35: 303-312.
- Lewitus, A.J., White D.L., Tymowski R.G., Geesey M.E., Hymel S.N., Noble P.A. (2005). Adapting the CHEMTAX method for assessing phytoplankton taxonomic composition in southeastern US estuaries. *Estuaries*, 28: 160–172.

- Li, W. (2014). Environmental opportunities and constraints in the reproduction and dispersal of aquatic plants. *Aquatic Botany*, 118, 62-70.
- Litchman, E., Klausmeier C.A. (2008). Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 39: 615–639.
- Livingstone, D. A., 1963. Chemical Composition of Rivers and Lakes. U.S. *Geol.Surv. Prof. Paper*, (440): 1-64.
- Lobo, E., Freitas, N., y Salinas, V. (2019). Diatoms as bioindicators: Ecological aspects of the algae response to eutrophication in Latin America. *Mexican Journal of Biotechnology*, 1 - 24.
- Lock, M. A.; R. R. Wallace; J. W. Costerton; R. M. Ventullo y S. E. Charlton. 1984. River Epilithon: Toward a Structural-Functional Model. *Oikos* 42 (1): 10-22.
- Löffler, H. 1960. Limnologische Untersuchungen an chilenischen und peruvianischen Binnengewässern. I. *Ark. f Geofysik* 3: 155-254.
- Löffler, H. (1968), Tropical high-mountain lakes. Their distribution, ecology and zoogeographical importance, *Proc. Unesco Mexico Symp.* 1966, Coll. Geogr, (9): 57-76.
- Löffler, H. (1972). Contribution to the limnology of high mountain lakes in Central America. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, 57(3), 397–408. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/iroh.19720570304>
- Löffler, H., 1955. Die Boeckelliden Perus. S.B. Österreich. *Akad. Wiss. Math. Naturw. KL. I.* 164: 723-746.
- Loomis, J., Kent, P., Strange, L., Fausch, K., y Covich, A. (2000). Measuring the total economic value of restoring ecosystem services in an impaired river basin: results from a contingent valuation survey. *Ecological economics*, 33(1), 103-117.
- López, A., Parolin, P., y Piedade, M. T. F. (2016). Morphological and physiological traits of aquatic macrophytes respond to water chemistry in the Amazon Basin: an example of the genus *Montrichardia* Crueg (Araceae). *Hydrobiologia*, 766 (1): 1-15
- López, C. L. M. Soto, W. Lafuente, G. Stamou, E. Michaloudi, S. Papakostas y D. Fontaneto. (2020). Rotifers from inland water bodies of continental Ecuador and Galápagos Islands: An updated checklist. *Zootaxa*, 4768 (4): 551–564. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4768.4.6>
- López, C., Mosquera, P. V., Hampel, H., Neretina, A. N., Alonso, M., Van, D. K., y Kotov, A. A. (2018). An annotated checklist of the freshwater cladocerans (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) of Ecuador and the Galápagos Islands. *Invertebrate Zoology*, 15(1), 277-291. <https://doi.org/10.15298/invertzool.15.3.06>
- López, E. A., 1981. Estudio ecológico comparativo de la fauna macrobéntica de las bahías de Colombia y Grande del Salto de Urabá. Tesis de grado.

- López, H.L. y J. Ponte Gómez. 2009. Ictiólogos de la Argentina: Argentino Aurelio Bonetto. ProBiota, FCNyM, UNLP, Serie Técnica-Didáctica, La Plata, Argentina, 14(10): 1-29.
- Lorenzen, C. J., 1967. Determination of Chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12(2) 343-346.
- Lorenzen, M. W. 1978. Phosphorus models and eutrophication. En: Lorenzen, M. W. 1980. Use of chlorophyll-Secchi disk relationships. *Limnol. Oceanogr.* 25: 371-372.
- Lowe, R y Y. y Pan. 1996. Benthic algal communities as biological monitors. Pp. 705-739. in: RJ Stevenson; ML Bothwell y RJ Lowe (Eds.). *Algal ecology. Freshwater Benthic Ecosystems.* Academic press. San Diego, New York, Boston, Sydney, Tokio, Toronto.
- Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas, M. De Poorter. (2004). 100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del y Una selección del Global Invasive Species Database. Grupo Especialista de Especies Invasoras (GEEI), Auckland, Nueva. Zelanda.
- Lowe-McConnel. R. H., 1986. Fish of the Amazon System. En: Davies, B. R. y K. F. Walker, Edit. *The ecology of river systems.* Dr. W. Junk Publishers, Boston.
- Lozano-Peña, S., C. A. Vásquez-Moscoso, C. A. Rivera-Rondon, A. M. Zapata, M. I. Ortiz-Moreno. (2019). Efecto de la vegetación riparia sobre el fitoperifiton de humedales en la Orinoquía colombiana. *Acta Biol. Colomb.*, 24 (1): 67-85.
- Lucey, W. P.; A. Austín y J. Deniseger, 1987. Concept and design of a sustrata container for sampling periphyton. *Water. Res.* 21 (4): 395-402.
- Luck, G. W., S. Lavorel, S. McIntyre, y K. Lumb. 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* 81:1065-1076
- Luque, J.L., Pavanelli, G., Vieira, F., Takemoto, R., y Eiras, J. (2013). Checklist of Crustacea parasitizing fishes from Brazil. *Check List*, (9): 1449. doi: 10.15560/9.6.1449.
- Lürling, M. (2003). The effect of substances from different zooplankton species and fish on the induction of defensive morphology in the green alga *Scenedesmus obliquus*. *Journal of Plankton Research.*, 25: 979–989.
- Lutz, A., 1930. Biología das águas torrençiais e encachoeiradas. *Soc. Biol. Montevideo, Arch.* (Suppl.). 1: 114-120.
- Llano, R., 1988. Ecología de la fauna asociada a las raíces del mangle *Rhizophora mangle* en la bahía de Marirríó (Urabá). Tesis de grado. Universidad de Antioquia, Medellín.
- M M, D. G. 2011. Size and sex. En J. Seckbach, y J. P. Kociolek, *The Diatoms World* (págs. 145 - 166). New York: Springer.
- Ma Manguin, E. (1966). Contribution a la connaissance des diatomees des andes du Pérou. *Mémoires du muséum national D'histoire naturelle*, 41 - 98.

- Macêdo, R. L., Clara, A., Franco, S., Corrêa, R. F., Costa, N., Pereira, L. G., Janeiro, R. De. (2021). Spreading of the invasive dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans throughout the Paraíba do Sul ecoregion, South America , Brazil. *Limnetica*, 40(2). <https://doi.org/10.23818/limn.40.16>
- Macêdo, R. L., Clara, A., Franco, S., Corrêa, R. F., Costa, N., Pereira, L. G., Janeiro, R. De. (2021).
- Macías, A. D., 1976. Piscicultura y Pesca. Asociación Cultural Popular Biblioteca del Campesino. Colección Tierra N° 64, Bogotá.
- Machado, L.G, Ospina, J.H, Henao, N.A, Marín, F.D, 2010. Problemática ambiental
- Machado, T. y G. Roldán, 1981. Estudio de las características fisicoquímicas y biológica del río Anorí y sus principales afluentes. *Actual. Biol.* 10 (35): 3-19.
- Magalhães, E. R. S., K. C. Yamamoto, H. D. B. dos Anjos, S. de C. Loebens y M. G. M. Soares. (2015). Bancos de macrófitas aquáticas em lago de várzea: alimentação de duas espécies de peixes na região de Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta Fish. Aquat. Res.* 3 (1): 25-40.
- Magallanes, H., 1989. Evaluación íctica del sistema oriente Antioqueño. Tesis de grado, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Maier, M. H., 1985. Limnología de reservatorios do sudeste do Estado de São Paulo, Brasil. II. Circulação Estratificação da Agua. *B. Inst. Pesca*, 12 (1): 11-43.
- Maier, M. H.; M. Meyer y M. Takino, 1985. CaracteriçãO Física e Química da Represa do RíO Grande (Riacho Grande), S. P., Brasil. *B. Inst. Pesca*, 12(3) 47-61.
- Malagón-Forero, A. (2017). Estado trófico de los humedales Tibanica, Guaymaral, Jaboque y Meridor a partir de la composición, biomasa y producción del fitoplancton. In G. H. Guillot Monroy y G. A. Pinilla Agudelo (Eds.), Estudios ecológicos en humedales de Bogotá: aplicaciones para su evaluación, seguimiento y manejo (1a edición, pp. 126–146). Bogotá, D C: Editorial Universidad Nacional de Colombia.
- Mann, D., y Vanormelingen, P. (2013). An inordinate fondness? The number, distributions, and origins of diatoms species. *Eukaryotic Microbiology*, 414 - 420. Martínez-Rodríguez, G.A. y D. Sotomayor.
- Marçal, S., y C. Callil. (2008). Structure of invertebrates community associated with *Eichhornia crassipes* Mart. (Solms-Laubach) after the introduction of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia-Mytilidae) in the upper Paraguay River, MT, Brazil. *Acta Limnol Bras*, 20 (4): 359-371.
- Marcus, E. du B. R., 1953. Bryozoa from lake Titicaca. *Bol. Fac. Cienc. Letr. Univ. São Paulo. Zool.*, 18: 149-163.
- Margalef R, Planas D, Armengol J, Prat N, Guiset A, Toja J, Estrada M. 1976. Limnología de los embalses españoles. Madrid, Ministerio de Obras Públicas.

- Margalef R. 1991. Teoría de los sistemas ecológicos. Barcelona, Universitat de Barcelona Publicacions.
- Margalef, R. (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta* 1: 493-509.
- Margalef, R. (1983). Limnología. Barcelona: Ediciones Omega. ISBN: 978-84-282-0714-0
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in Ecology. *The American Naturalist*, 357 – 374.
- Margalef, R. 1978. *Perspectivas de la teoría ecológica*. Barcelona: Blume.
- Margalef, R. (1998). *Ecología*. 9ª edición. Barcelona: Omega
- Margalef, R. 1980. La biosfera: entre la termodinámica y el juego. Omega
- Margalef, R. 1993. Teoría de los sistemas ecológicos. Universitat de Barcelona.
- Margalef, R., 1986. Limnología del lago Enriquillo (República Dominicana). *Oecologia Aquatica*, 8: 1-10. Universidad de Barcelona.
- Marie-Hélène Barrat-Segretain y Gudrun Bornette. (2000). Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia*. 421(1), 31–39.
- Marins F. J, Carrenho R., Magela T. S. (2009). Occurrence and coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate fungi in aquatic macrophytes in a tropical river-floodplain system, *Aquatic Botany*, Volume 91 (1): 13-19.
- Márquez G, Guillot G. 1987. Proyecto estudios ecológicos de embalses colombianos. Etapa prospectiva. Informe final. Fondo para la Protección del Medio ambiente “José Celestino Mutis” Fen, Colombia.
- Márquez, G. y G. Guillot. 2001. Ecología y efecto ambiental de embalses: aproximación con casos colombianos. Ed. Topográficas Ltda. Bogotá.
- Márquez, G., 1984. Ecología de embalses tropicales con referencia a dos casos colombianos: Cbivor y Prado. ÁGID. Primer Simposio Latinoamericano de Presa y Embalses. Tomo II, Bogotá.
- Márquez, G., Guillot, G. 1987. Proyecto estudios ecológicos de embalses colombianos. Etapa prospectiva. Informe final. Bogotá, Fondo para la protección del medio ambiente “José Celestino Mutis” FEN, Colombia.
- Márquez-Rojas, B., Troccoli, L., Marín, B., y Díaz-Ramos, R. (2013). Variación espacial y temporal del mesozooplankton en el caño Mánamo, delta del Orinoco, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, 52 (1), 63-78. Instituto de Investigaciones Científicas, Universidad de Oriente, Isla de Margarita, Venezuela.

- Marrero-Águila y Zelaya Ramón., 2014. Evaluación de problemas de corrosión en tuberías de una central hidroeléctrica. *Tecnología Química*. RTQ vol.34 no.1 Santiago de Cuba ene.-abr. 2014 *Versión On-line ISSN 2224-6185*.
- Marshall, K. C. 1984. *Microbial adhesion and aggregation*. Springer Verlag, Berlin.
- En: Salazar, C. V. 1998. Perifiton: un problema de escala. *Anais do IV Congresso Latinoamericano de Ficologia*. Sao Paulo: Sociedade *Ficológica de América Latina e Caribe* 1: 307-317.
- Martí E.; S.G. Fisher; J.D. Schade; N.B. Grimm. 2000. Effect of flood frequency on hydrological and chemical linkages between streams and their riparian zones: an intermediate disturbances model.
- Martin, P.S., 1960. Effect of Pleistocenic Climatic Change on Biotic Zones near the Equator. En: *Yearbook of the American Philosophical Society*, Philadelphia (pp. 265-267). *Math. Nat.* VI (4): 542-566.
- Martínez, L., y Donat, J. (2003). Efecto del caudal sobre la colonización de algas en un río de alta montaña tropical (Boyacá, Colombia). *Caldasia*, 25(2):337 - 354.
- Martínez-Harms, M. J., Bryan, B. A., Balvanera, P., Law, E. A., Rhodes, J. R., Possingham, H. P., y Wilson, K. A. (2015). Making decisions for managing ecosystem services. *Biological Conservation*, 184, 229-238.
- Martiny, J., Bohannan, B., Brown, J., Colwell, R., Fuhrman, J., Green, J., y Staley, J. 2006. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 102 - 112.
- Mason, W. H., y F. de Bello. 2013. Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science* 24:777-780.
- Mathew, E. y I. Fung. 1987. Methane emission from natural wetlands: global distribution, area and environmental characteristics of sources. *Global Biogeochemistry cycles* 1: 61-86.
- Mathis, W. N. y C. L. Hogue, 1986. Description of a new species of the shorefly genus *Diedrops* (diptera: Ephydriidae) from Colombia. *Contrib. Science. Nat. Hist. Mus.* 377: 21-26.
- Matsumura-Tundisi, T., 1986. Latitudinal distribution of calanoid copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *R. Bras. Biol.* 46: 527-553.
- Matthews, W.J. 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Matthias, U. y H. Moreno, 1983. Estudio de algunos parámetros físicoquímicos y biológicos del río Medellín y sus principales afluentes. *Actual. Biol.* 12 (46): 106-117.
- Mayén-Estrada, R., Reyes-Santos, M. y Vicencio-Aguilar, M.E. (2014). Biodiversidad de protistas (flagelados heterótrofos) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Suppl. 85: S26-S33. doi:10.7550/rmb.32922

- Mays, L. W., Koutsoyiannis, D., y Angelakis, A. N. (2007). A brief history of urban water supply in antiquity. *Water Science and Technology: Water Supply*, 7(1), 1-12.
- McCafferty, W. P., 1981. Aquatic Entomology. Science Books International, Boston.
- McDougall W. B. (1941). Plant Ecology. Philadelphia. 326 pp.
- McGill, B., Enquist B.J., Weiher E., Westoby. M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 21, Págs. 178–185
McGraw-Hill Book Company, N.Y.
- McMahon T.A. y Finlayson B.L. 2003. Droughts and anti-droughts: the low-flow hydrology of Australian rivers. *Freshwater Biology*, 48, 1147-1160.
- Medina, H., 1983. Problemas de operación de origen ambiental en la Central Hidroeléctrica de Guatapé. *Rev. EE.PP.MM.*, 5 (1): 53-77.
- Medina-Tombé, M., Sala, E., Vouilloud, A., y Ramírez, J. 2016. *Surirella tayronarum* spec. nov. (Surirellaceae, Bacillariophyta) from Colombia. *Phytotaxa*, 278(1): 39-47.
- Medina-Tombé, M., Sala, S., Vouilloud, A., y Ramírez, J. 2017. Comparación morfológica y distribución geográfica de las especies *Tabellaria fenestrata* y *Tabellaria flocculosa* (Bacillariophyceae) en sistemas lóticos y lénticos de Colombia. *Actualidades biológicas*, 39(107): 43 - 50.
- Medina-Tombé, M., Vouilloud, A., y Sala, S. 2019. *Terpsinoë musica* Ehrenberg (Bacillariophyceae), primer registro del género para Colombia. *Actualidades Biológicas*, 41(110): 5 - 13.
- Meggers, B. J., 1971. Amazonia: Man and culture in a counterfeit paradise. Aldine. Atherton, Inc., Chicago.
- Meichtry de Zaburlin, N., Vogler, R. B., Molina, M. J., y Llano, V. M. (2016). Potential distribution of the invasive freshwater dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans (Dinophyta) in South America. *Journal of Phycology*, 52(2), 200–208. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jpy.12382>.
- Melão, M. D. G. G., y Rocha, O. (2004). Life history, biomass and production of two planktonic Cyclopoid copepods in a shallow subtropical reservoir. *Journal of Plankton Research*, 26(8), 909-923.
- Mendoza-Parada, J. E., J. M. Moreno-Murillo y G. Rodríguez-Orjuela. 2009. Sistema cárstico de la Formación Rosablanca Cretácico inferior, en la provincia de Vélez, Colombia. *Geología Colombiana*, 34: 35-44.
- Menezes, C. F. S, Esteves, F. A. y Anesio, A. M. (1993), Influência da variação artificial do nível d'água da represa do Lobo (SP) sobre a biomassa e produtividade de *Nymphoides indica* (L.) O. Kuntze e *Pontederia cortada* L. *Acta Limnol. Brasil.*, 6: 163-172.

- Menezes, C. F. S., 1984. Biomassa e produção primária de tres espécies de macrófitas aquáticas da Represa do Lobo (Broa, S.P.). São Carlos, DCB/UFS car. 253p. (Dissertação).
- Menjívar, R.A. 2010. Guía ilustrada para el estudio ecológico y taxonómico de los insectos acuáticos del Orden Diptera en El Salvador. En: Springer, M. y J.M. Sermeño Chicas (eds.). Formulación de una guía metodológica estandarizada para determinar la calidad ambiental de las aguas de los ríos de El Salvador, utilizando insectos acuáticos. Proyecto Universidad de El Salvador (UES)-Organización de los Estados Americanos (OEA). Editorial Universitaria UES, San Salvador, El Salvador, 50 pp.
- Menu-Marque, S., Morrone, J. J., y Locascio de Mitrovich, C. (2000). Distributional patterns of the South American species of *Boeckella* (Copepoda: Centropagidae): a track analysis. *Journal of Crustacean Biology*, 20(2), 262-272. [https://doi.org/10.1651/0278-0372\(2000\)020\[0262:DPOTSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1651/0278-0372(2000)020[0262:DPOTSA]2.0.CO;2).
- Mermel, T. M., 1989. Major Dams of the world-1989. En: International water power y Dam Construction - Handbook 1989. Reed Business Publishing, Sutton, U.K.
- Mérona, B., y J. Rankin-de-Merona. (2004). Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 2 (2): 75-84.
- Merrit, R. W. y K. W. Cummins, 1978. An Introduction to Aquatic Insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque.
- Merrit, R. W. y K. W. Cummins, 1996. Introduction to Aquatic Insects of North America. 3rd Ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque.
- Mesa, L. M., Corzo, G., Hernández-Manrique, O. L., Lasso, C. A., y Galvis, G. (2016). Ecorregiones dulceacuícolas de Colombia: una propuesta para la planificación territorial de la región trasandina y parte de las cuencas del Orinoco y Amazonas. *Biota Colombiana*, 17(2), 62–88.
- Meybeck, M., Friedrich, G., Thomas, R., y Chapman, D. 1992. Rivers. En D. Chapman, *Water Quality Assessments: A guide to the use of biota, sediments and water in environmental monitoring* (págs. 238 - 316). London: Chapman y Hall.
- Michelutti, N., Wolfe A, Vinebrooke RD, Rivard B. (2005). Recent primary production increases in arctic lakes. *Geophys Res Lett* 32: L19715.
- Middelburg, J. (2014). Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. *Biogeosciences*, 11(8), 2357-2371. <https://doi.org/10.5194/bg-11-2357-2014>, 2014.
- Miles, C. B., 1947. Los peces del río Magdalena. Min. Econ. Nac., Sección de Piscicultura, Pesca y Caza, Bogotá.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.

- Mills, S., Alcantara-Rodriguez, J.A., Ciros-Pérez, J., Gómez, A., Hagiwara, A., Hinson Galindo, K., Jersabek, C. D., Malekzadeh-Viayeh, R., Leasi, F., Lee J.S., Welch, D.B., Papakostas S., Riss, S., Segers, H., Serra, M., Shiel, R., Smolak, R., Snell, T.W., Stelzer, C.P., Tang, C.Q., Wallace, R.L., Fontaneto, D. y Walsh, E.J. (2017). Fifteen species in one: deciphering the *Brachionus plicatilis* species complex (Rotifera, Monogononta) through DNA taxonomy. *Hydrobiologia*, (796): 39–58. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2725-7>.
- Ministerio de Agricultura, 1974. Código Nacional de los Recursos Naturales Renovables y de Protección al Medio Ambiente. Ministerio de Agricultura. Instituto de Desarrollo de los Recursos Naturales Renovables. Bogotá, Colombia.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible- MADS. (2012). Política Nacional Para La Gestión Integral de La Biodiversidad Y Sus Servicios Ecosistémicos. Bogotá: Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Colombia- MAVDT. (2010) Política Nacional para la Gestión Integral del Recurso Hídrico. Bogotá, D.C.: Colombia, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Bogotá. Colombia. 124 p.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, 2017. Decreto 2245 de diciembre 29 de 2017, por el cual se dicta el Decreto Único Reglamentario del Sector Ambiente y Desarrollo Sostenible en los relacionado con el acotamiento de rondas hídricas. Luis Gilberto Murillo, Ministro, Santa Fe de Bogotá.
- Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial e Iniciativa Latinoamericana y Caribeña para el Desarrollo Sostenible – ILAC. Indicadores de Seguimiento. Bogotá D.C.
- Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial República de Colombia, 2010. Política Nacional para la Gestión Integral del Recurso Hídrico. Nuevas Ediciones Ltda, Bogotá. 117p
- Mitchell, D. S. (1974). Aquatic vegetation and its use and control. Paris, UNESCO. 140 pp
- Mitsch, W. J. (ed.). 1994. The nonpoint source pollution control function of natural and constructed riparian wetlands. In: Mitsch, W. J. (ed.). Global Wetlands: old world and new. Elsevier. Amsterdam.
- Mochini-Carlos, V. 1999. Importância, estrutura e dinâmica da comunidade perifítica nos ecossistemas aquáticos continentais. En Pompêo, M. L. M. (ed.). Perspectivas da Limnologia no Brasil, São Luís: Gráfica e Editora União. 198 p.
- Moestrup, Ø., y Calado, A. J. (2018). *Süßwasserflora von Mitteleuropa. 6. Dinophyceae* (B. Büdel, G. Gärtner, L. Krienitz, y M. Schagerl, Eds.). Berlin: Springer.
- Moestrup, Ø., y Calado, A. J. (2018). *Süßwasserflora von Mitteleuropa. 6. Dinophyceae* (B. Büdel, G. Gärtner, L. Krienitz, y M. Schagerl, Eds.). Berlin: Springer.

- Mohan Ram, H. Y. (1991). Biology of aquatic flowering plants. Proceedings of the Indian National Science Academy. Part B Biological sciences, 57(2), 95-108.
- Molano, J., 1954. Limnología colombiana: lagos, lagunas, represas, ríos y quebradas de Colombia. División de Recursos Naturales del Ministerio de Agricultura de Colombia, Bogotá.
- Molano, J., 1960. El lago de Tota. Ediciones Universidad de Bogotá, Bogotá.
- Molina, J. A., 1983. Contribución al estudio del fitoplancton de aguas continentales frías. Embalse del Sisga, Cundinamarca, Colombia. Tesis de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá.
- Monge-Nájera, J. 2015. ¿Existen realmente los ensamblajes ecológicos? *Revista de Biología Tropical* 63(3): 575-577.
- Monge-Nájera, J. 2015. ¿Existen realmente los ensamblajes ecológicos? *Revista de Biología Tropical* 63(3): 575-577.
- Monroy, J. D. (2008). Determinación de la expresión del zooplancton (excepto protozoos) en función de las variables ambientales de un embalse tropical (La Esmeralda-Colombia) [Tesis de maestría]. [Bogotá (Colombia)]: Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes. 74p.
- Montenegro, L. A., D. N. F. Damasceno, R. G. Almeida, S. Chellappa. (2011). Biología alimentar do mussum, *Synbranchus marmoratus* (Bloch, 1795) (Osteichthyes: Synbranchidae) no açude Marechal Dutra localizado no semi-árido brasileiro. *Biota Amazônia*, 1 (2): 52-60.
- Montenegro-Guillén, S. 1991. Limnological perspective of Lake Xolotlán (Managua): The PLALM. *Hydrobiological Bulletin*, 25: 105–109. <https://doi.org/10.1007/BF02291239>
- Montenegro-Guillén, S., K. Vammen y R. Cisneros. 1991. Biotic interactions in Lake Xolotlán (Managua): An integrating approach. *Hydrobiological Bulletin*, 25: 177–179. <https://doi.org/10.1007/BF0229125>.
- Montes-Ortiz, L. y M. Elías-Gutiérrez, (2018). Faunistic survey of the zooplankton community in an oligotrophic sinkhole, cenote azul (Quintana roo, Mexico), using different sampling methods, and documented with DNA barcodes. *Journal of Limnology* 77 (3):428-440 <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2018.1746>.
- Montoliu-Elena, L., M. Elías-Gutiérrez y M. Silva-Briano, (2019). *Moina macrocopa* (Straus, 1820): A species complex of a common cladocera, highlighted by morphology and DNA barcodes. *Limnetica* 38(1): 253-277 <https://doi.org/10.23818/limn.38.19>.
- Montoya, J., y Ramírez, J. 2007. Variación estructural de la comunidad perifítica colonizadora de sustratos artificiales en la zona de ritral del río Medellín, Colombia. *Biología Tropical*, 55(2): 585 - 593.

- Montoya, J.V., Castillo, M.M. y Sánchez, L. 2011. La importancia de las inundaciones periódicas para el funcionamiento y conservación de los ecosistemas inundables de grandes ríos tropicales: estudios en la cuenca del Orinoco. *Inverciencia* Vol. 36 Nº 12.
- Montoya, Y., Sala, S., Vouilloud, A., y Aguirre, N. 2012. Diatomeas (Bacillariophyta) perifíticas del complejo cenagoso de Ayapel, Colombia. I. *Caldasia*, 34(2): 457 - 474.
- Montoya-M., Y; J. J. Ramírez y R. Segecin-Moro. 2008. "Diatomeas perifíticas de la zona de rital del río Medellín (Antioquia) Colombia". *Actual. Biol.* 30 (88): 185-197.
- Montoya-Moreno, Y. 2011. Efecto del pulso de inundación en la dinámica algal epifítica en un sistema de lagos de planicie de inundación tropicales (Ciénaga de Ayapel-Colombia). Tesis de doctorado, Universidad de Antioquia. 362p.
- Montoya-Moreno, Y. y Aguirre, N. (2013). Dinámica del ensamblaje algal epifítico en el sistema de planos inundables de Ayapel a través del pulso de inundación. *Revista U.D.C.A Actualidad y Divulgación Científica* 16(2): 491–500.
- Montoya-Moreno, Y. y J. Ramírez. 2007. Variación estructural de la comunidad perifítica colonizadora de sustratos artificiales en la zona de rital del río Medellín, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 55 (2): 585-593.
- Montoya-Moreno, Y. y N. Aguirre-Ramírez. (2011). Asociaciones de algas perifíticas de raíces de *Eichhornia crassipes* en seis lagos de llanura de inundación colombianos. *Investigación, Biodiversidad y Desarrollo* 2011; 30 (1): 13-24.
- Montoya-Moreno, Y., Sala, S., Vouilloud, A., y Aguirre, N. 2011. *Capartogramma crucicula* (Grunow ex Cleve) Ross, un nuevo registro del género para Colombia. *Universitas Scientiarum*, 16(1): 70 - 76.
- Montoya-Moreno, Y., Sala, S., Vouilloud, A., Aguirre, N., y Plata, Y. 2013. Lista de las diatomeas de ambientes continentales de Colombia. *Biota Colombia*, 14(2): 13 - 78.
- Moore, E. W., 1939. Graphic determination of carbon dioxide in the three forms of alkalinity. *J. Amer. Water. W. Assoc.* 31; 51-66
- Moral Ituarte, L. D. (2009). Nuevas tendencias en gestión del agua, ordenación del territorio e integración de políticas sectoriales. *Scripta Nova: Revista electrónica de geografía y ciencias sociales*, 13 (285).
- Morales, S., Donato, J., y Castro, M. (2010). Respuesta de *Navicula rhynchocephala* (Bacillariophyceae) al incremento de nutrientes en un arroyo andino (Colombia). *Acta Biológica Colombiana*, 73 - 78.
- Morales-Betancourt, M. A., C. A. Lasso, C. Granados-Martínez y L. M. Mesa-S. Área de estudio (Capítulo 1). Pp. 31-46. En: Lasso, C. A. y M. A. Morales-Betancourt (Ed.), III. Fauna de Caño Cristales, sierra La Macarena, Meta, Colombia. Serie Editorial Fauna Silvestre Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá, Colombia.

- Moreira da Silva, J. A., 1979. Productividade Primaria do Perifiton em Viveiros Destinados a Piscicultura. Dissertação para Mestrado, Universidade Federal da Bahia.
- Moreno, L. F. y C. Fonseca, 1987. Las Ciénagas: Polos potenciales para el desarrollo. *Actual. Biol.* 16 (60): 57-68.
- Moreno, L. F.; L. C. García y G. Márquez, 1987. Productividad e importancia del bosque ripario del complejo de ciénagas de Chucurrí (Dpto. de Santander, Colombia). *Actual. Biol.* 16 (61): 93-103.
- Moreno, L. F., 1989. Colonización del perifiton en tres embalses del oriente antioqueño. Tesis de magíster, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Moreno-Arbeláez, D y J.J. Ramírez-Restrepo, 2010. Variación temporal de la condición trófica del lago del Parque Norte, Medellín (Antioquia), Colombia. *Actual Biol* 32 (92): 75-87.
- Mosquera, A. y J. Valderrama. 1980. Piscicultura, en el embalse de Neusa, Corporación Autónoma Regional de los Valles de Ubaté y Chiquinquirá (CAR), Bogotá.
- Moustafa, A., Beszteri, B., Maier, U., Bowler, C., Valentin, K., y Bhattacharya, D. (2009). Genomic footprints of a Cryptic plastid endosymbiosis in diatoms. *Science*, 1724 - 172.
- Moutou, F. y P. Pastoret. (2010). Definir una especie invasora. *Scientific and Technical Review*, 29 (1): 47-56.
- Muñoz, D y R. Ospina, 1999. Guía para la identificación genérica de los Ephemeroptera de la Sabana de Bogotá, Colombia. Ninfas y algunos géneros de adultos. *Actual. Biol.*,2(70): 47-60.
- Murillo-Montoya, S. A., E. S. Restrepo-Bastidas, A. Mendoza-Mora, C. J. Fadul-Vázquez, X. F. Calderón-García y M. A. Rodríguez. (2018). Macroinvertebrados asociados a raíces de *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) en la Ciénaga de Palagua (Colombia). *Ambiente y Desarrollo*, 22 (43).
- Museo de Historia Natural. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Congreso Peruano de Humedales, 5 al 7 de febrero 2021.
- Naciones Unidas, 1980. Agua. Desarrollo y Medio Ambiente en América Latina. Comisión Económica para América Latina, Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. Santiago de Chile.
- Naiman R.J., Décamps, H., McClain, M.E. 2005. Riparian Ecology, Conservation and Management of Streamside Communities Elsevier Academic Press, San Diego.
- Nakada, T., Nozaki, H. 2015. Flagellate Green Algae. En: Wehr, J.D., Sheath, R.G., Kociolek, J.P. (Eds.), *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification*. Academic Press, Elsevier Science, New York, pp. 265-313.

- Naranjo, L. G., G. I. Andrade y E. Ponce de León. 1998. Humedales interiores de Colombia: bases técnicas para su conservación y uso sostenible. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Ministerio del Medio Ambiente. Dirección General de Ecosistemas. Bogotá.
- Narváez, A., 1984. Estudio Batimétrico y Algunas Relaciones Ecológicas del Lago Guamez (La Cocha). Universidad de Nariño, Pasto, Colombia.
- Naselli-Flores, L., Padisák, J., Albay, M. 2007. Shape and size in phytoplankton ecology: do they matter? *Hydrobiologia*, 578: 157–161.
- Nauman, E. 1930. Die Haupttypen der Gewässer in produktionsbiologischer Hinsicht. *Verh. Int. Verein Limnol.* 5: 72-74.
- Nauman, E. 1931. Limnologische Terminologie. Berlin, Urban y Schwarsenberg.
- Needham, J. y P. Needham, 1978. A Guide to Study of Fresh-water Biology. Holdenday, Inc. San Francisco.
- Neiff, J.J. 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 167-180.
- Neretina, A. N., D. P. Karabanov, V. Sacherova y A. A. Kotov, (2021). Unexpected mitochondrial lineage diversity within the genus *Alonella* Sars, (1862) (Crustacea: Cladocera) across the Northern Hemisphere. *PeerJ* 9. <https://doi.org/10.7717/peerj.10804>.
- Neusa, Sisga, Tomini y Muña. Tesis de grado. Universidad de los Andes, Bogotá. New York, Wiley-Interscience. 803 p.
- Newbold JD, Elwood JW, O'Neill RV, VanWinkle W. 1981. Measuring nutrient spiralling in streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38:860–63
- Nichols, S. A., y Shaw, B. H. (1986). Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis*. *Hydrobiologia*, 131 (1), 3-21.
- Nieser, N., 1970. Gerridae of Surinam and the Amazon, with additional records of other Neotropical Species. *Stud. Fauna Suriname and other Guyanas*. 12 (47): 94-138. N° 3. Am. Arbor. Michigan.
- Niklas, K. J. 1997. The Evolutionary Biology of Plants. The University of Chicago Press, 5801 South Ellis Avenue, Chicago, IL 60637. 449 pp.
- Nobel, P. S., 1970. Plant Cell Physiology. San Francisco W. H. Freeman (En: Esteves, F. A., 1988. Fundamentos de Limnología. Editora Interamericana Ltda., Rio de Janeiro). Norte Belem, 17: 1-50.
- Nogrady, T. y H. Segers (Eds.). (2002). Rotifera Volume 6: Asplanchnidae, Gastropodidae, Lintiidae, Microcodidae, Synchaetidae, Trochosphaeridae and Filinia. Guides to the

- identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world (18). Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers.
- Nogrady, T., Pourriot, R. y Segersm, H. (1995). *Rotifera, Volume 3: The Notommatidae and the Scariidae*. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 8. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing. ISBN: 9057821117 9789057821110.
- Nozaki, H. 2003. Origin and evolution of the genera *Pleodorina* and *Volvox* (Volvocales). *Biologia*. Bratislava, 58: 425-431.
- Núñez, M y S Duque, 1998. Chorococcales (Algae: Chlorophyceae) found in aquatic environments of Colombian Amazon basin. *Caldasia* 20 (1): 5-11.
- Nygaard G., 1949. Hydrobiological studies in some Danish ponds and lakes. Part. II. The quantient hypotesis and some new or little know phytoplankton organisms. *Kon. Dansk. Vid. Selskad, Biol. Skr.* 7 nr 1.
- Obata, T., Fernie, A., y Nunes-Nesi, A. (2013). The Central carbon and energy metabolism of marine diatoms. *Metaboliste*, 325 - 346.
- Ocaña, D y A. Lot, 1966. Estudio de la vegetación acuática vascular del sistema fluvio-lagunar-deltaico del río Palizada en Campeche. *Anales del Instituto de Biología, UNAM México*. Vol 62, No. 002.
- Odum E. 1972. *Ecología*. 3ª. Ed. Interamericana, México.
- Odum, E. 1969. the strategy of ecosystem development. *Science, New Series*, 262 - 270.
- Oglesby, R. T.; C. A. Carlson y J. A. McCann. 1972. *River Ecology and Man*. Academic Press., New York.
- Ohle, W., 1934. Chemische und Physikalische Untersuchungen Norddeusher Seen. *Arch. Hydrobiol.* 36: 386-464.
- Ohle, W.1958a. Typologische Kennzeichnung der Gewässer auf Grund ihrer Bioaktivität. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 8: 196-211.
- Ohle, W.1958b. Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes. *Rapp. Proc. Ver. Cons. Explor. de la Mer.* 129-131.
- Okano, W.Y. (1980) Padrão de migração vertical e flutuação sazonal das principais espécies de Copepoda (Crustacea) do lago Dom Helvécio, Parque Florestal do Rio Doce, MG. Lago Dom Helvécio, Minas Gerais, Brasil. [Tese de Mestrado]. São Carlos, UFSCar.
- Olesen, J. (2009). Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) – Character Evolution and Contribution of Uniquely Preserved Fossils. *Arthropod Systematics y Phylogeny*, 67(1), 3-39. Museum für Tierkunde Dresden, ISSN 1864-8312, 17.6.2009
- Oliva, M., Garduño, G., Vilaclara, G., Ortega, M., García, M., y Pliego, A. (2010). *Diatomas Bacillariophyceae*. Mexico, distrito federal: Universidad Nacional Autónoma de México.

- Oliveira, L. H. y L. M. A. Krau. 1955b. Observações biogeográficas durante a abertura da lagoa de Saquarema. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 53: 436-449.
- Oliveira, L. H., 1948. Estudio hidrobiológico das lagoas de Piratininga e Itaipú. *Mem Inst Oswaldo Cruz.* 46: 673-718.
- Oliveira, L. H.; R. Nascimento; L. M. A. Krau, 1955a. Observações biogeográficas e hidrobiológicas sobre a lagoa de Maricá. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 53: 171-227.
- Olivero, J., B. Johnson. (2002). Contaminación con mercurio y salud pública en la costa Atlántica colombiana. *Biomédica.* 22 (S1): 52-53
- OMS, 1978. Procedimientos Simplificados para el Examen de Aguas. AWWA, Washington, D.C.
- ONU. PNUMA; Colombia, 2007. Departamento Administrativo Nacional de Estadística –DANE; Colombia.
- ONU. UNESCO-WWAP. 2º Informe de las Naciones Unidas sobre el Desarrollo de los Recursos Hídricos en el Mundo - El Agua una responsabilidad compartida. 2007
- Orejuela, Y. (2016). Evaluación limnológica del embalse La Regadera, sus tributarios y la zona de descarga del río Tunjuelo. Tesis de grado, Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá: 23 p.
- Orlova-bienkowskaja, M. Y. (2001). *Cladocera: Anomopoda. Daphniidae: Genus Simocephalus*. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 17. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing ISBN-10: 9057820900.
- Orr, B. K. y V. H. Resh. (1992). Influence of *Myriophyllum aquaticum* cover on *Anopheles* mosquito abundance, oviposition, and larval microhabitat. *Oecologia*, 90(4): 474-482.
- Ortega, L. (2006). *Los instrumentos económicos en la gestión del agua: el caso de Costa Rica*. CEPAL.
- Osorio-Marín., J.C. (2020). Cambios espacio-temporales de la estructura del zooplancton y su relación con variables ambientales en el sistema de embalses Punchiná-San Lorenzo. Tesis de grado, Universidad Católica de Oriente, Rionegro, 32 p.
- Pace M. L., y Orcutt JD Jr. (1981). The relative importance of protozoans, rotifers and crustaceans, in a freshwater zooplankton community. *Limnology and Oceanography*, 26(5): 822-830. <https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.5.0822>
- Padial, J. M., A. Miralles, I. De la Riva y M. Vences, (2010). The integrative future of taxonomy. *Front Zool* 7:14 <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>.
- Padilla, J. H. R., Rincón, M. A. P., Malheiros, T. F., Parra, C. A. M., Prota, M. G., y Dos Santos, R. (2013). Análisis comparativo de modelos e instrumentos de gestión

- integrada del recurso hídrico en Suramérica: los casos de Brasil y Colombia. *Ambiente y Agua-An Interdisciplinary Journal of Applied Science*, 8(1), 73-97.
- Padisák, J. (2003). Phytoplankton. In P. E. O'Sullivan y C. S. Reynolds (Eds.), *The Lakes Handbook 1. Limnology and Limnetic Ecology* (pp. 251–308.). Oxford: Blackwell Science Ltd. *Limnology and Limnetic Ecology* (pp. 251–308.). Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Páez, C., 1977. Contribución al conocimiento del zooplancton de las aguas del altiplano andino-oriental. Universidad Nacional, Bogotá.
- Paggi, J. C. (1995). Crustacea Cladocera. En: Lopretto, E. y Tell, G. (eds.) Ecosistemas de aguas continentales: Metodología para su estudio. 909-951. La Plata, Argentina: Ediciones Sur.
- Paijmans, K., Galloway, R. W., Faith, D. P., Fleming, P. M., Haantjens, H.A. , Heyligers, P.P., Kalma, J.D. y Loeffler, E. 1985. Aspects of australian wetlands. CSIRO Division of water and Land Resources Technical Paper. N° 44. En: Timms, B. C. 1992. Lakes Geomorphology. Gleneagles Publishing. Australia. 180 p.
- Palacio, J. 1983. Die benthische Makroinvertebranten Fauna der Tropischen Astuarregion Ciénaga Grande de Santa Marta (Kolumbien) und ihre activität im Wechsel zwischen trocken-und regenzeit. Diss. Dr. rer. nat. Univ. Bochum, Alemania Federal.
- Palacio, J., 1977. Invertebrados de área estuarica de la Ciénaga Grande de Santa Marta con énfasis en la fauna acompañante de la ostra *Crarssostrea rhizophorae*. Inst. Invest. Mar. de Punta de Betín. Tesis de grado, Santa Marta.
- Palacio, S. 2015. Evaluación del índice autotrófico y su relación con la calidad fisicoquímica y bacteriológica del agua de tres sistemas lóticos antioqueños. Trabajo de grado, Universidad de Antioquia.
- Palmer, C. M., 1969. A composite rating of algae tolerating organic pollution. *J. Phycol.*, 5: 78-82.
- Palmer, M. 1977. Algae and water pollution. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati, Ohio.
- Panitz, C. M. N., 1980. Estudo comparativo do perifiton em diferentes sustratos artificiais na Represa do Lobo (Broa), São Carlos, SP. Dissertação de Mestrado UFS Car. 224 p.
- Pannier, F. 1958. El consumo de oxígeno de plantas acuáticas en relación a distintas concentraciones de oxígeno. Parte II. *Acta Cient. Venez.* 9: 2-13.
- Pannier, F., 1957. El consumo de oxígeno de plantas acuáticas en relación a distintas concentraciones de oxígeno. Parte I. *Acta Cient. Venez.* 8: 148-161.
- Papa, R.D.S. y M.K. Holynska (2013). An overview of the limnetic Cyclopidae (Crustacea, Copepoda) of the Philippines, with emphasis on *Mesocyclops*, *J.Limnology* 72 (2): 290-312. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.s2.e14>.

- Páramo, R. y G. Pinilla (1996): Estructura de la comunidad planctónica de pequeños lagos artificiales en la microcuenca de la quebrada La Playa (Caldas, Boyacá). en: G. Pinilla (ed.). Memorias Seminario-Taller de Limnología, “Investigaciones recientes en ecosistemas acuáticos tropicales”, Univ. Jorge Tadeo Lozano / Conciencias.
- Parra, O., C. Valdovinos, R. Urrutia, M. Cisternas, E. Habit y M. Mardones. 2003. Caracterización y tendencias tróficas de cinco lagos costeros de Chile central. *Limnetica*, 22(1-2): 51-83.
- Parra-García, E. A., Rivera-Parra, N., Picazo, A., y Camacho, A. (2020). Detrital food chain as a possible mechanism to support the trophic structure of the planktonic community in the photic zone of a tropical reservoir. *Limnetica*, 39 (1), 511-524. <https://doi.org/10.23818/limn.39.33>
- Parsons, T. R. y J. D. H. Strickland, 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. Mar. Res.* 21: 155-163.
- Parsons, T., Masayuki, T., y Hargrave, B. 1984. *Biological oceanographic processes*. Oxford: Pergamon press.
- Pascual, U., Balvanera, P., Díaz, S., Pataki, G., Roth, E., Stenseke, M., ... y Yagi, N. (2017). Valuing nature’s contributions to people: the IPBES approach. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 26, 7-16.
- Pascher, A. (1914). Über Flagellaten und Algen. *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 32, 136–160.
- Patiño, A., 1986. Guía práctica de piscicultura artesanal. Asociación Nacional de Pescadores Artesanales de Colombia (ANPAC). Bogotá.
- Patrick, R. 1950. Biological Measure of Stream Conditions. *Sewage. Ind. Water.* 22, 926-939.
- Patrick, R., y Reimer, C. (1966). *The Diatoms of the United State*. Philadelphia: Monographs of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Patrick, R., y Reimer, C. (1975). *The diatoms of the United States, exclusive of Alaska and Hawaii, Volumen 2, Part 1 -Entomoneidaceae, Cymbellaceae, Gomphonemaceae, Epithemaceae*. Philadelphia: Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Patrick, R., 1949. A proposed biological measure stream conditions, based on a survey of de Conestuga Basin, Lancaster County. *Pen. Proc. Acad. Nat. sci. Philad.* 101,277.341.
- Paz, A., Gonzalez M., Crawford, A. (2011). Códigos de barras de la vida: introducción y perspectiva. *Acta biol. Colomb*, 1 6(3): 161 – 176. ISSN 0120-548X
- Pearse, A.S. (1915), An account of the Crustacea collected by the Walker Expedition to Santa Marta, Columbia, *Proc.U.S.natl.mus.* 49: 531-556. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.49-2123.531>

- Pearse, M.A. (1915): An account of the Crustacea collected by the Walker Expedition to Santa Marta, Colombia. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 49 (21/23): 531-5556.
- Pedraza, A. Y. B. (2010). Gestión del agua—una preocupación de las empresas ambientalmente responsables. *Revista Universidad y Empresa*, 12(19), 87-106. Aguas continentales: Metodología para su estudio. 909-951. La Plata, Argentina: Ediciones Sur.
- Pegado-Albilio, F., A. Fonseca-Gessner, R. Lunginho-Leite y R. Leite de Melo. (2006). Gastrópodos e outros invertebrados do sedimento e associados no macrófita *Eichhornia crassipes* de uma açude hipertrófico do semiárido Paraibano. *Bioterra*, 1: 165-178.
- Pejler, B. y B. Berzins. 1994. On the ecology of *Lecane*. *Hydrobiologia*, 273: 77-80.
- Pennak, R. W., 1978. Freshwater Invertebrates of the United States. 2nd. edit.
- Perbiche-Neves, G., Allan G., Previattelli D., Gomes M., Falavigna Da Rocha C. (2015). Identification guide to some Diaptomid species (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) of “de la Plata” River Basin (South America). *ZooKeys* 497: 1–111. <https://doi.org/10.3897/zookeys 497.8091>
- Perbiche-Neves, G., Pomari J., Serafim-Júnior M., Gomes-Nogueira M. (2021). Cyclopoid copepods as indicators of trophic level in South American reservoirs: A new perspective at species level based on a wide spatial-temporal scale. *Ecological Indicators* 127:107744. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107744>
- Perea-Saavedra, Z., I. Bocanegra-Chung y M. Alvan-Aguilar M. (2011). Evaluación de comunidades de macroinvertebrados asociados a tres especies de macrófitas acuáticas en la laguna de Moronacochoa, Iquitos. *Ciencia Amazónica*, 1 (2): 96-103.
- Pérez, A. P., 1976. Tota... más que un lago un conflicto. Ed. Stella. Bogotá.
- Pérez, G. y G. Roldán, 1978. Niveles de contaminación por detergentes y su influencia en las comunidades bénticas del río Rionegro (Ant.). *Actual. Biol.* 7 (24): 27.36.
- Pérez, L. 1984. Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque. *Soc. Cien. Nat. La Salle*. Tomo XLIV (121): 143-162.
- Pérez, L., 1977. Observaciones ecológicas y ensayos de cultivo de la ostra del mangle (*Crassostrea rhizophorae* Guildin) en la Ciénaga Grande de Santa Marta. Inst. Invest. Mar. de Punta de Betín, Tesis de grado, Santa Marta.
- Pérez-Rojas, A., Roberto Torres-Orozco B., Erick Morales-Gutiérrez y Esther Pérez-Méndez, 2000. Textura, composición y contenido de materia orgánica de los sedimentos recientes de un lago tropical de México. *Hidrobiológica* vol.10 (1). México. *Versión impresa* ISSN 0188-8897.
- Perkins, B. D. (1978). Enhancement of effect of *Neochetina eichhorniae* for biological control of water hyacinth. Proc. 4th Int. Conf. Biol. Control of weeds. Gainesville, Florida. (ed. Freeman, T.E.) 87-92.

- Peters NE, Böhlke JK, Brooks PD, Burt TP, Gooseff MN, Hamilton DP, Mulholland PJ, Roulet NT and Turner JV (2011) Hydrology and Biogeochemistry Linkages. In: Peter Wilderer (ed.) *Treatise on Water Science*, vol. 2, pp. 271–304 Oxford: Academic Press
- Peters, R. H. 1986. The role of prediction in limnology. *Limnol. Oceanogr.* 31: 1143-1159.
- Peters, W. L. y G. F. Edmunds, 1972. A Revision of Generic Classification of Certain Leptophlebiidae from Southern South America (Ephemeroptera) *Ann. Ent. Soc. Am.* 65(6): 1398-1414.
- Petry, P., P.B. Bayley y D. F. Markle. (2003). Relationships between fish assemblages, macrophytes and environmental gradients in the Amazon River floodplain. *Journal Fish Biology*, 63: 547-579.
- Philbrick, C.T. (1988). Evolution of underwater outcrossing from aerial pollination system: a hypothesis. *Ann. Missouri Bot. Garden* 75, 836-841.
- Pieczynska, E. 1986. Sources and fate of detritus in the shore zone of lakes. *Aquatic Botany* 25: 153-166.
- Piedrahita, H. S. y A. M. Montoya, 1988. Manual de piscicultura (versión revisada).
- Pieczynska et al. 1984. Detritus in the littoral zone of several Masurian lakes (sources and fates). *Ekol. Pol*, 32: 387-440.
- Pinilla, G. 1998. Indicadores biológicos en ecosistemas acuáticos continentales de Colombia. Bogotá. Fundación Universitaria Jorge Tadeo Lozano. Centro de investigaciones. 67pp.
- Pinilla, G. A., Canosa, A., Vargas, A., Gavilán, M., y López, L. (2007). Acoplamiento entre las comunidades planctónicas de un lago amazónico de aguas claras (lago Boa, Colombia). *Limnetica*, 26 (1), 053-65. ISSN 0213-8409.
- Pinto-Coelho, R. M., Giani, A., y Bezerra-Neto, J. F. (2005). The nutritional status of zooplankton in a tropical reservoir: effects of food quality and community structure. *Brazilian Journal of Biology*, 65(2), 313-324. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842005000200016>.
- Pinzón, E., 1978. Estudios morfológicos, biológicos y taxonómicos de la ostra *Crassostrea rhizophorae* Guildin en la Ciénaga Grande de Santa Marta. Inst. Invest. Marinas de Punta de Betín, Santa Marta.
- Pires, A. C. y L. Marinoni, (2010). DNA barcoding and traditional taxonomy unified through Integrative Taxonomy: a view that challenges the debate questioning both methodologies. *Biota Neotrop* 10(2):339-346 <https://doi.org/10.1590/s1676-06032010000200035>
- Pizarro, H. y M. Alemanni., 2005. Variables físico-químicas del agua y su influencia en la biomasa del perifiton en un tramo inferior del Río Luján (Provincia de Buenos Aires). *Ecología Austral*, 15: 73-88.

- Pizzolon, L. (1990). Estimación de la productividad primaria con el método del oxígeno en aguas de bajo estado trófico: posibilidades y límites. *Asociación de ciencias naturales del litoral*, 61 - 68.
- Plafker, G., 1964. Oriented Lakes and Lineaments of Northeastern Bolivia. *Bull. U.S. Geol. Survey*, 75: 503-522. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Plieninger, T., Dijks, S., Oteros-Rozas, E., y Bieling, C. (2013). Assessing, mapping, and quantifying cultural ecosystem services at community level. *Land use policy*, 33, 118-129.
- Poff NL, Allan JD, Bain MB, Karr JR, Prestegard KL, Richter BD, Sparks RE, Stromberg JC (1997) The natural flow regime. *BioScience*, 47: 769-784.
- Poi, A. S. G., J. J. Neiff, S. L. Casco y L. I. Gallardo. (2020). Macroinvertebrates of *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) roots in the alluvial floodplain of large tropical rivers (Argentina). *Revista de Biología Tropical*, 68 (Suppl. 2): 104-115.
- Pollinger, U. 1981. The structure and dynamics of the phytoplankton assemblages in lake Kinneret, Israel. *Journal of Plankton Research*, 3: 93-105.
- Poole, G. C., Frissell, C. A., y Ralph, S. C. 1997. In-stream habitat unit classification: inadequacies for monitoring and some consequences for management. *Journal of the American Water Resources Association*, 33(4), 879–896. doi: 10.1111/j.1752-1688.1997.tb04112.x.
- Poole, H. H. y W. R. G. Atkins. 1929. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. *J. Mar. Bio. Assoc. U. K.* 16: 297-34.
- Poppe, S. A., 1892. Ein neuer *Díaptomus* aus Brasilien. *Zool. Anz.*, 368.
- Posada, J.A y G. Roldán, 2003. Clave ilustrada y diversidad de las larvas de Tichoptera en el Nor-occidente de Colombia. *Caldasia* 25 (1): 169-192.
- Posada, J.A., G. Roldán y J.J. Ramirez, 2000. Caracterización físicoquímica y biológica de la calidad de aguas de la quebrada Piedras Blancas, Antioquia, Colombia. *Rev. Biol.Trop.*, 48(1): 59-70.
- Posada-García, J. A. (2016). Plantas acuáticas invasivas y su relación con la salud en Colombia. pp. 110-122. En: Campo-Morales, K. y A. Caselles-Osorio (Eds). *Especies invasoras acuáticas y salud. Memorias del II seminario sobre especies invasoras en humedales, calidad de agua y desarrollo de vectores de enfermedades (InvaWet)*. - Universidad del Atlántico, 1a ed. -Barranquilla-Colombia. 194 p. www.invawet-cyted.org. Libro digital, ISSN 2539-2050.
- Potapova, M., y Charles, D. (2002). Benthic diatoms in USA rivers: distributions along spatial and environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 167 - 187.
- Pott, A., Pott, V.J. Features and conservation of the Brazilian Pantanal wetland. *Wetlands Ecol Manage* 12, 547–552 (2004). <https://doi.org/10.1007/s11273-005-1754-1>

- Pouil, S., Samsudin, R., Slembrouck, J., Sihabuddin, A., Sundari, G., Khazaidan, K., Kristanto, A.H., Pantjara, B., Caruso, D., (2019). Nutrient budgets in a small-scale freshwater fish pond system in Indonesia. *Aquaculture* 504, 267–274.
- Pourriot R. y Meybeck M., Ed. (1995). *Limnologie générale*. Collection d'Ecologie 25. Editorial Masson, Paris. 956. ISBN : 2-225-84687-
- Powles, S. B. (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann. Rev. Plant Physiol*, 35: 15-44.
- Pozo-García, M. I., J. A. Posada-García. y A. Caselles-Osorio. (2018). Plantas acuáticas con potencial invasivo en la ciénaga de Santo Tomás (Atlántico, Colombia). pp. 138-154. En: INVAWET. Humedales tropicales, especies invasoras y salud. Red temática INVAWET 2015-2018 del Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, CYTED (Madrid-España). 456 p. www.invawetcyted.org. Libro digital ISBN 978-958-48-3828-5.
- Prat N, Rieradevall M. 1998. Criterios de evaluación de la calidad del agua en lagos y embalses basados en los macroinvertebrados bénticos. *Actual. Biol.* 20: 137-147.
- Prat, N y A. Muné, 1999. Determinación de regiones ecológicas de la cuenca del Ebro. Universidad de Barcelona.
- Prescott, G. W., 1980. How to know the aquatic plants. 2nd edit. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque. Iowa.
- Prigogine, I. 1983. *¿Tan solo una ilusión? Una exploración del caos al orden*. Tusquets.
- Pritchard, D. W., 1967. What is an estuary: physical view point. (En: Estuaries, Edit. George H. Lauff. W. K. Kellogg Biological Station, Michigan State University. Publication No. 83 *Am. Assoc. for Adv. of Sciences*, Washington, D.C.
- Pritchard, D. W., 1974. Circulation and mixing in coastal regions and estuaries. En: R. C. Wetter, Ed. *Oceanography, The last frontier*. Voice of America, Washington, D.C.
- Putt, M. 1990. Metabolism of photosynthate in the chloroplastretaining ciliate *Loboea strobila*. *Marine Ecology Progress Series*, 60: 271-282.
- Quiñones, N., Martínez, R., Rodríguez, L., y Romero, C. (1990). Trophic classification of Cuban Reservoirs. Paper presented at the Water Resources Management and Protection in Tropical Climates. Selected Papers from the First International Symposium, Havana, Cuba.
- Quiñones-Márquez, F. 1980. Limnology of Lago Loaiza, Puerto Rico. U.S. Geological Survey. Water Resources Investigations 79-97. San Juan, Puerto Rico, 113 pp. DOI 10.3133/wri7997
- Quiñonez, M. L y J. J. Ramírez, 1998. Estructura numérica de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos derivadores en la zona rital del río Medellín. *Actual. Biol.*, 20: 61-73.

- Raasveldt H. C. y A. Tomic., 1958. Lagunas Colombianas. *Rev. Acad. Col. Cien. Exact. Fís. y Nat.* 10(40): 175-198.
- Rai. H. y G. Hill, 1982. On the nature of the ecological cycle of lago Janauari: a Central Amazonian Ria/Várzea Lake. *Tropical Ecology*, 23(1): 1-49.
- Rainwater, F. H. y L. L. Thatcher, 1960. Methods for collection and analysis of water samples. U.S. Geol. Surv. water-supply Paper 1454. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- Ramírez J. J. y Alcaráz, H. 2002. “Dinámica de la Producción Primaria Fitoplanctónica en un Sistema Eutrófico Tropical: Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia”. *Caldasia*, 24: 411-423.
- Ramírez, A. y P. E. Gutiérrez-Fonseca. 2016. Sobre ensamblajes ecológicos - respuesta a Monge-Nájera. *Revista de Biología Tropical* 64 (2): 817-819.
- Ramírez, J. J., Gutiérrez, F. L., y Vargas, A. (2005). Respuesta de la comunidad fitoplanctónica a experimentos de eutrofización artificial realizados en la represa La Fe, El Retiro, Antioquia, Colombia. *Caldasia*, 27(1), 103–115.
- Ramírez, J.J, Bicudo, C.E. de M., Roldán, G. 2000. Temporal and vertical variations in phytoplankton community structure and its relation to some morphometric parameters of four Colombian reservoirs. *Caldasia*, 22 (1): 108-126.
- Ramírez. 2012. Limnological conditions at La Plata reservoir in Puerto Rico: 2008 to 2009. *The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 96(1-2): 1-22. <https://doi.org/10.46429/jaupr.v96i1-2.243>
- Ramos, A., 1982. La ictiofauna frente al desarrollo hidroeléctrico: El Proyecto Cañafisto. *Rev. Universidad de Caldas*. 3 (2-3): 122-134.
- Ramos, F. J., Quiroz, A. de J., J. Ramírez, J. P. y Lot A. 2004. Manual de Hidrobotánica. Muestreo y análisis de la vegetación acuática. AGT Editor. México, D. F. 158 p.
- Ramos, H. A., 1973. Centro de Experimentación Piscícola. Informe Técnico N° 1. Universidad de Caldas, Manizales.
- RAMSAR. (2002). Especies invasoras y humedales. Resolución VIII.18. 8ª. Reunión de la Conferencia de las Partes Contratantes en la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971. Valencia, España. http://archive.ramsar.org/pdf/res/key_res_viii_18_s.pdf).
- Raspopov, I. M. (1978). Some concepts in hydrobotany (A survey). *Hydrobiological Journal* 14 (3): 15-20.
- Raunkier, C. (1934). *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford University Press. Oxford UK.
- Ravinovich, J. y D. Novoa, 1982. El río Orinoco y su futuro, una aproximación al análisis de impacto ambiental que tendrán los distintos usos, especialmente el aprovechamiento

- hidroeléctrico (En: Novoa, D. los recursos pesqueros del río Orinoco y su explotación. Edit. Arco, Caracas).
- Rawson, D. S., 1939. Son physical and Chemical factors in the metabolism of lakes. Pages 9-26 (En: Moueton, ed. Problems of lake biology. Publ. 10, A.A.A.S. Washington, D.C.).
- Raymont, J. 1980. *Plankton and productivity in the oceans*. Londres: Pergamon Press. 189-211.
- Reczuga, M. K., Swindles, G. T., Grewling, Ł., y Lamentowicz, M. (2015). *Arcella peruviana* sp. nov.(Amoebozoa: Arcellinida, Arcellidae), a new species from a tropical peatland in Amazonia. *European Journal of Protistology*, 51 (5): 437-449. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2015.01.002>
- Reid, G. K., 1966. *Ecology of Inland Waters and Estuaries*. Reinhold Publishing Corporation, New York.
- Reid, J.W. (1985). Chave de Identificação e lista de referências bibliográficas para espécies continentais sudamericanas de vida livre da orden Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bolm. Zool., Univ. S. Paulo.*, 9: 17-143. <https://doi.org/10.11606/issn.2526-3358.bolzoo.1985.122293>.
- Reid, J.W. (1988), *Thermocyclops decipiens* (Copepoda Cyclopoida): an example of taxonomic confusion, *Thermocyclops decipiens* (Copepoda Cyclopoida): Exemplo de confusão taxonômica. *Acta Limnol.Brasil.*, 11: 479-499.
- Reid, J.W. (2007), *Arctodiaptomus dorsalis* (Marsh): A case study of copepod dispersal, *Banisteria* (30) 3-18. Research Associate. Virginia Museum of Natural History. Martinsville, Virginia 24112.
- Reid, J.W., Molina, J.A., Fukushima M.M. (1990). *Metacyclops leptopus totaensis*, new subspecies (Crustacea: Copepoda) from Lago de Tota, Colombia. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103 (3): 674–680.
- Reid, W. V., Mooney, H. A., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S. R., Chopra, K., ... y Zurek, M. B. (2005). *Ecosystems and human well-being-Synthesis: A report of the Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press.
- Reinoso-Flórez, G., Villa-Navarro, F.A., Guevara, G., Losada-Prado, S., Ramírez-Francel, L. A., Lozano-Bravo, J.L., García-Melo, J.E., Duarte-Ramos, E.J., Guzmán-Ruíz, C.A., Bedoya-Giraldo, D. y Carranza-Castillo, H.E. (2019). Amoyá: río y quebrada ancestral. Universidad del Tolima: Ibagué (Colombia). 205 p.
- Reissig, M., Modenutti, B., Balseiro, E., y Queimaliños, C. (2004). The Role of the Predaceous Copepod *Parabroteas Sarsi* in the Pelagic Food Web of a Large Deep Andean Lake. *Hydrobiologia.*, 524(1), 67-77. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000036120.33105.05>.

- Rejas, D., Declerck, S., Auwerkerken, J., Tak, P., y Meester, L. D. (2005). Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control. *Freshwater Biology*, 50 (1): 52-69. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01306.x>.
- Rengfors, K., y Kremp, A. (2018). The ecology of freshwater dinoflagellates. In Ø. Moestrup y A. J. Calado (Eds.), *Flora of Central Europe* (1a ed., pp. 27–36). Berlin: Springer Spektrum.
- Rentería, B., 1977. Fauna planctónica de la Ciénaga Grande de Santa Marta y su relación con el medio. *Divulgación Pesquera*. N^{os} 4-5. Bogotá.
- Restrepo, J. D. 2015. Causas naturales y humanas de la erosión en la cuenca del río Magdalena. Resumen para tomadores de decisión. Pp. 291-314. En: Para dónde va el río Magdalena. Riesgos sociales, ambientales y económicos del proyecto de navegabilidad. Friedrich-Ebert-Stiftung en Colombia (Fescol), Foro Nacional Ambiental.
- Retallack, M. (2021). The intersection of economic demand for ecosystem services and public policy: A watershed case study exploring implications for social-ecological resilience. *Ecosystem Services*, 50, 101322.
- Retallack, M. (2021). The intersection of economic demand for ecosystem services and public policy: A watershed case study exploring implications for social-ecological resilience. *Ecosystem Services*, 50, 101322.
- Reynolds, C. 2006. *Ecology of Phytoplankton*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds, C. S. 1997. *Vegetation Processes in the Pelagic: a Model for Ecosystem Theory*. Excellence in Ecology, vol. 9. Ecology Institute, Oldendorf Lake, Germany.
- Reynolds, C. S., y Descy, J. P. (1996). The production, biomass and structure of phytoplankton in large rivers. *Large Rivers*, 161-187.
- Reynolds, C.S. (1980). Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying systems. *Holarctic Ecol.* Vol. 3. Págs. 141-159
- Reynolds, C.S. (1984) a. Phytoplankton periodicity: interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biology*, 14: 111-142.
- Reynolds, C.S. 2006. *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge. Cambridge University Press. 535 p.
- Reynolds, C.S. and Descy, J.P., (1996). The production, biomass and structure of phytoplankton in large rivers. *Archiv für Hydrobiologie*, 113 (4): 161-187. <https://doi.org/10.1127/lr/10/1996/161>.
- Reynolds, C.S.(1988). Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In: C. D. Sandgren (ed.), *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 388 – 433.

- Reynolds, C.S., Huszar, V.L.M., Kruk, J., Naselli-Flores, L., Melo, S., (2002). Towards a functional classification on the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24: 417-428.
- Rial, A. 2001. El concepto de planta acuática en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Mem. Fund. La Salle de Cienc. Nat.*, 155: 119-132.
- Rial, A. 2009. Plantas acuáticas de los Llanos del Orinoco de Venezuela. Editorial Orinoco-Amazonas Caracas, Caracas, Venezuela. 392 pp.
- Rial, A. 2013. Plantas acuáticas: aspectos sobre su distribución geográfica, condición de maleza y usos. *Biota Colombiana*, 14 (2): 79-91.
- Rial, A. 2014. Diversity, bioforms and abundance of aquatic plants in a wetland of the Orinoco floodplains, Venezuela. *Biota colombiana*, 15(1).
- Ricaurte, L. F y J. E. Patiño, Luisa Fernanda Ricaurte y Jorge E. Patiño y Diego Fernando Restrepo Zambrano y Juan Carlos Arias-G y Oscar Acevedo y Cesar Aponte y Ruth Medina y Mauricio González¹ y Sergio Rojas¹ y Carlos Flórez y Lina M. Estupinan-Suarez¹ y Úrsula Jaramillo y Ana Carolina Santos y Carlos A. Lasso y Andrés Alberto Duque Nivia y Santiago Restrepo Calle y Jaime Ignacio Vélez⁴ y José Humberto Caballero Acosta y Santiago R. Duque y Marcela Núñez-Avellaneda⁶ y Iván Darío Correa y Jenny Alexandra Rodríguez-Rodríguez y Sandra P. Vilarity Q y Adriana Prieto-C y Agustín Rudas-Ll y Antoine M. Cleef y C. Max Finlayson y Wolfgang J. Junk, 2019. A Classification System for Colombian Wetlands: an essential step wetlands forward in open environmental policy-making. Society of Wetland Scientists. *Springer* 5:1-19p. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01149-8>.
- Ricci, C. y D. Fontaneto. 2009. The importance of being a bdelloid: ecological and evolutionary consequences of dormancy. *Italian Journal of Zoology* 76: 240-249. <https://doi.org/10.1080/11250000902773484>.
- Richards, F. A. y Th. G. Thompson 1952. The estimation and characterization of planckton populations by pigment analysis. *J. Mar. Res.*, 11 (2): 156-171.
- Richards, J. H., Troxler, T. G., Lee, D. W., y Zimmerman, M. S. 2011. Experimental determination of effects of water depth on *Nymphaea odorata* growth, morphology and biomass allocation. *Aquatic Botany*, 95(1): 9-16.
- Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta y C. J. West. 2000. Naturalización e invasión de plantas alienígenas: conceptos y definiciones. *Diversidad y Distribuciones*, 6: 93-107.
- Richerson, P. J.; C. Widmer y Kittel, 1977. The Limnology of Lake Titicaca (Perú-Bolivia) Int. Ecol. Publ., 14. University of California, Davis.
- Richerson, P. J.; C. Widmer; T.Kittel y A. Landa, 1974. A survey of the physical limnology of lake Titicaca. *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 19: 1498-1503.

- Richmond, A. 1986. Cell response to environmental factors. pp: 69-99. En: Richmond, A. (ed.). Handbook of Microalgal Mass Culture. CRC Press Inc. Boca Raton, Florida.
- Richter, S., Olesen, J., y Wheeler, W. C. (2007). Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) based on a combined analysis of morphological data and six molecular loci. *Cladistics*, 23 (4): 301-336. doi:10.1111/j.1096-0031.2007.00148.x.
- Ridge, I. (1987). Ethilene and growth control in amphibious plants. In: R. M. M. Crawford (Ed.), Plant life in aquatic and amphibious habitats. pp. 53-76. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Riemer D. N. 1984. Introduction to Freshwater Vegetation. AVI Publishing. Westport. Connecticut, USA. 207 p.
- Rigler F. H. y R. H. Peters 1995. Science and Limnology. Ecology Institute Germany. 239 p.
- Riley, S. J., R. F. Warner, y W. Erskine. 1984. Classification of waterbodies in New South Wales. Water Resources Commission New South Wales, Sydney. En: Timms, B. C. 1992. Lakes Geomorphology. Gleneagles Publishing. Australia. 180 p.
- Ringuelet 1962. Ecología acuática continental, EUDEBA, Buenos Aires. 138 pp
- Rinke, K., Hübner, I., Petzoldt, T., Rolinski, S., König-Rinke, M., Post, J., Lorke, A., y Benndorf, J. (2007). How internal waves influence the vertical distribution of zooplankton. *Freshwater Biology*, 52(1): 137-144. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01687.x>.
- Ríos-Pulgarín, M.I., Benjumea-Hoyos C.A., Villabona-González, S.L. 2020. Cambios y tendencias en la Limnología de un sistema de embalses andino. 10 años de estudio de los ecosistemas del complejo Punchiná-San Lorenzo-Calderas. Fondo editorial Universidad Católica de Oriente ISBN: 978-958-5518-40-7
- Ríos-Touma, B, A. Encalada y N. Prtat, 2011. Macroinvertebrate Assemblages of an Andean High-Altitude Tropical Stream: The Importance of Season and Flow. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 96 (6): 667–685.
- Ríos-Touma, B, N. Prtat, A. Encalada, 2012. Invertebrate drift and colonization processes in a tropical Andean stream. *Aquatic Biology*. 14: 233–246.
- Ríos-Villamizar, Eduardo Antonio., J. Marion Adeney., Maria Teresa Fernández Piedade., Wolfgang Johannes Junk. 2020. Hydrochemical classification of amazonian rivers: a systematic review and meta-analysis. *Revista cCminhos de Geografia.*, 21, (78): 211-226.
- Rivera, A. Zapata, G. Pinilla, J. Donato, J. Chaparro, P. Jiménez. “Comparación de la estimación de la clorofila-A mediante los métodos espectrofotométrico y fluorométrico”. *Acta Biológica Colombiana*. Vol. 10. 2005. pp. 95-103.

- Rivera-Usme, J. J., G. A. Pinilla-Agudelo y J. O. Rangel-Ch. (2013). Ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos y su relación con las variables físicas y químicas en el humedal de Jaboque-Colombia. *Caldasia*, 35 (2): 389-408.
- Rizo, E. Z., Xu, S., Tang, Q., Papa, R. D. S., Dumont, H. J., Qian, S. S., y Han, B.-P. (2019). A global analysis of cladoceran body size and its variation linking to habitat, distribution and taxonomy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 187(4), 1119-1130. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz053>.
- Rocha, C.E.F. y M.H.G. Carvalho-Bjornberg (1988), *Allocyclops silvaticus sp.n.* (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopidae), the first representative of the genus in South America, *Hydrobiologia* 167/168: 445-448. <https://doi.org/10.1007/BF00026337>.
- Rocha, C.E.F. (1985), Freshwater copepods of the genus *Oithona* Baird, 1843 from the Amazonian region (Brazil), *Rev.hydrobiol.trop.* 18: 213-220.
- Rocha, C.E.F. (1986), Copepods of the Genus *Oithona* Baird, 1843 from mangrove areas of Central and South America, *Hydrobiologia*, 135: 95-107. <https://doi.org/10.1007/BF00006462>.
- Rocha, M. C., 1994. Diversidad en Colombia de los cangrejos del género *Neostrengeria*. *Acad. Col. Cienc. Exact. Fis. Nat.* Colección Jorge Alvarez Lleras No. 5. 143 pp
- Rocha, O. y M. Tundisi, 1976. Atlas do zooplancton. Vol. I. Copepoda. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos.
- Rodríguez, J. A., 2015. Trayectorias de rehabilitación del bosque de manglar de la Ciénaga Grande de Santa Marta, luego de su reconexión con el río Magdalena. Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de: Magister en Ciencias, Biología. Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Estudios en Ciencias del Mar - CECIMAR. Convenio Universidad Nacional de Colombia - INVEMAR. Santa Marta, D.T.C.H., Colombia. 94.
- Rodríguez, K. J., y Ávila Foucat, V. S. (2014). Instrumentos de política pública para la conservación: su nacimiento y evolución en Colombia. *Perfiles latinoamericanos*, 22(43), 127-158.
- Rodríguez, R. Jerónimo, 2020. Retos jurídicos y científicos de la delimitación y gestión integral de los humedales continentales en Colombia. Documento de trabajo. 50pg. Bogotá.
- Rodríguez, R. S., y Irgang, B. E. (2001). Potamogetonaceae Dumort. no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Serie Botânica*, 56, 3-49. DOI: 10.1590/2175-7860201768117.
- Rodríguez-Olarte, D., J. I. Mojica C. y D. C. Taphorn B. 2011. Northern South America, Magdalena and Maracaibo basins (chapter fifteen). Pp. 243-258. En: J. S. Albert y R. E. Reis (eds.), *Historical biogeography of neotropical freshwater fishes*. University of California Press. Berkeley and Los Angeles.

- Rodríguez-Reyes, J. C., A. E. Marcano-Cumana y J. C. Salazar-López. (2005). Efecto de la suplementación con bloques multinutricionales a base de *Eichhornia crassipes* sobre la producción de leche de vacas de la raza cebú x criollo. *Pastos*, 35 (2): 179-189.
- Roessler, E.W. 1995. Review of Colombian Conchostraca (Crustacea) ecological aspects and life cycles families Lynceidae, Limnadiidae, Leptestheriidae and Metalimnadiidae. *Hydrobiologia*, 298: 125-132.
- Rojas, M. D. C., Fermepín, M. R., Martínez, F. G., y Costamagna, S. R. (2017). Presencia de *Acanthamoeba* spp. en agua para consumo ganadero en la provincia de La Pampa, Argentina. *Revista argentina de microbiología*, 49(3): 227-234. ISSN: 0325-7541.
- Roldán, G y E.Ruíz, 2001. Development of Limnology in Colombia. In: Wetzel, R y B. Gopal. (eds.) *Limnology in development countries*. 3: 69-119.
- Roldán, G, 2020. Revisión histórica de la Limnología en Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*. (44) (171): 303-328.
- Roldán, G, A. Bohorquez, J. L. Ardila, 2000. Estudio limnológico del embalse de El Guavio. *Rev. Acad. Col. Cien. Exact. Fís. Nat.* XXIV (90): 73-84.
- Roldán, G, J.A. Posada y J.C. Gutiérrez, 2001. Estudio Limnológico de los Recursos Hídricos del Parque de Piedras Blancas. *Acad. Col.Cien. Exac.Fís. Nat.* Colección Jorge Álvarez Lleras No. 18. 137p.
- Roldán, G. 1980. Estudios limnológicos de cuatro ecosistemas neotropicales diferentes con especial referencia a su fauna de efemerópteros. *Actual. Biol.* 9(34): 103-117.
- Roldán, G. 1982. Algunas consideraciones ecológicas acerca de los embalses. *Rev. Cont. Amb.* 6 (10): 13-20.
- Roldán, G. 1985. Contribución al conocimiento de las ninfas de los efemerópteros (Clase: Insecta, Orden: Ephemeroptera) en el departamento de Antioquia. *Actual. Biol.* 14 (51): 3-13.
- Roldán, G. 1988. Guía para el Estudio de los Macroinvertebrados Acuáticos del Departamento de Antioquia. Fondo FEN-Colombia, Ed. Presencia Ltda., Bogotá.
- Roldán, G. 2002. Limnología y eutrofización de embalses en Colombia. En: A. Fernández y G. Chalar: El Agua en Iberoamérica: de la Limnología a la gestión en Sudamérica. CYTED XVII: 107-122.
- Roldán, G. 2002. Treating industrial wastes in Colombia using water hyacinth. *Waterlines*. 21(1): 6-8.
- Roldán, G. R., y Ramírez, J. J. (2008). Fundamentos de Limnología neotropical. Universidad de Antioquia, Medellín. ISBN 978-958-714-144-3
- Roldán, G. y L. F. Álvarez, 2002. Aplicación del jacinto de agua (*Eichhornia crassipes*) para el tratamiento de aguas residuales y opciones de reuso de la biomasa producida. *Revista Universidad Católica de Orient.* 15: 56-71.

- Roldán, G., 1997. Development of Limnology in the Neotropics. In: Wissenschaftler Austausch und Entwicklungszusammenarbeit vor der Jahrtausendwende. *Nomos Verlagsgesellschaft*, Baden, Baden pp. 367-370.
- Roldán, G., 1999. Los macroinvertebrados como indicadores de la calidad del agua. *Acad. Col. Cien. Exac. Fís. Nat.* XXIII (88): 375-387.
- Roldán, G., 2003. Bioindicación de la calidad del agua en Colombia-Uso del método BMWP/Col. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín, 170p.
- Roldán, G.; J. Builes; C. M. Trujillo y A. Suárez, 1973. Efectos de la contaminación industrial y doméstica sobre la fauna béntica del río Medellín. *Actual. Biol.* 2 (5): 54-64.
- Roldán, G.; M. Correa; T. Machado; J. J. Ramírez, L. F. Velásquez y F. Zuluaga, 1984. Estudio Limnológico de la represa El Peñol. *Actual. Biol.* 13 (50): 95-105.
- Roldán, M. Hidalgo del Águila, 2014. Métodos de colecta, identificación y análisis de comunidades biológicas: plancton, perifiton, bentos (macroinvertebrados) y necton (peces) en aguas continentales del Perú. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Museo de Historia Natural, Departamentos de Limnología e Ictiología, Lima, Perú. 73p.
- Roldán, G., 1978. Problemas de eutrofización en lagos y embalses colombianos. *Rev. Con.Amb.* 2 (3): 51-56.
- Ros, J., 1979. Prácticas de Ecología. Edit Omega, SA., Barcelona.
- Rosales-Loaiza N, Guevara M, Lodeiros C, Morales E. Crecimiento y producción de metabolitos de la cianobacteria marina *Synechococcus* sp. (Chroococcales) en función de la irradiancia. *Rev. Biol. Trop.* 2008, 56 (2): 421-9.10: 95-103.
- Ross, R., Cox, E. J., Karayeva, N. I., Mann, D. G., y Paddock, T. B. (1979). An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. *Nova Hedwigia Beih.* 512 - 533. Round, F. E. (1991). Diatoms in river water-monitoring studies. *Journal of Applied Phycology*, 129 - 145.
- Rossa C, D., Bonecker C., Fulone L., J. (2007). Biomassa de rotíferos em ambientes dulcícolas: revisão de métodos e fatores influentes. *Interciencia*, 32 (4): 220-226. ISSN 0378-1844.
- Rossa C, D., Bonecker C., Fulone L., J. (2007). Biomassa de rotíferos em ambientes dulcícolas: revisão de métodos e fatores influentes. *Interciencia*, 32 (4): 220-226. ISSN 0378-1844.
- Rossa, D.C., F. Lansac-Tôha, C. Bonecker y L. Velho. (2001). Abundance of cladocerans in the littoral regions of two environments of the upper Paraná river floodplain, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 61: 45-53.

- Round (1964). The ecology of benthic algae. En: D. Jackson (Ed) *Algae and man*. Nueva York, Plenum.
- Round 1965. The epipsammon: a reality unknown freshwater algae association, *British Phycol. Bull*, 2: 456-492.
- Round, F. E., Crawford, R. M., y Mann, D. G. (1990). *The Diatoms: biology y morphology of the genera*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rowan K. *Photosynthetic Pigments of Algae*. 1989. Cambridge University Press USA. New York. pp. 20-22.
- Rúa-García, G. (2015). Macroinvertebrados acuáticos asociados a raíces de *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms, en la ciénaga de Zapayán, Magdalena-Colombia. *Rev. Intropica.*, 10: 52-59.
- Rubén Rasines Ladero. 2017. La ecología de la zona hiporreica asociada a los ríos Henares y Tajuña (cuenca hidrográfica del Jarama, España). Directores de la Tesis: Sandra Iepure (dir. tes.), Universidad Rey Juan Carlos (España).
- Ruíz, E. y J. Gómez, 1988. Calidad de Agua en Colombia. Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras (HIMAT)-Ministerio de Agricultura, Bogotá.
- Ruíz, J. E.; J. A. Molina; G. E. Saavedra; M. Contreras y J. I Mojica, 1984. Incidencia de la precipitación, eutroficación y calidad bacteriológica en la composición planctónica del lago La Tota. HIMAT, Div. de Hidrobiología, Bogotá.
- Ruíz, M y J. López-Portillo, 2014. Spatial-temporal variation of the macroinvertebrate epibiont community on red mangrove prop roots *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) at La Mancha coastal lagoon. *Revista de Biología Tropical*. Vol (12) No (4). Veracruz, Mexico
- Ruíz, R.L. y N.N. Bahamonde (1989), Cladóceros y copépodos límnicos en Chile y su distribución geográfica. Lista sistemática, *Publ.ocas.mus.nac.hist.nat. Santiago de Chile* 45, 48pp.
- Rull, V; T. Vegas y J. Navarro. 1984. Extinción de la luz en los embalses españoles. Relaciones con la concentración de clorofila y las partículas en suspensión. *Oecologia aquatica* 7: 25-36.
- Russell, R. J., 1967. Origins of Estuaries. En: *Estuaries*, Georg. H Lauff Edit., W.K. Kellogg Biological Station, Michigan State University. Publ. N° 83. *Am. Assoc. for Adv. of Scierices*. Washington. D.C.
- Rutishauser, R. (1997). Structural and developmental diversity in Podostemaceae (river-weeds). *Aquatic Botany.*, 57 (1-4), 29-70.
- Ruttner, F., 1975. *Fundamentals of Limnology*, 3 ed. University of Toronto Press, Toronto and Buffalo.

- Ruttner-Kolisko, A. (1974). *Plankton Rotifers. Biology and Taxonomy*. Stuttgart: Die Binnengewässer 26/1, suppl. <https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.1.0183b>
- Ruttner-Kolisko, A. (1977). Suggestions for biomass calculations of plankton rotifers. *Arch. Hydrobiol.*, 8: 71-76.
- Ryding, S y Rast W. 1992. El control de la eutrofización en lagos y pantanos. Madrid, edic. Piramide SA, pp
- Rzóska, J., 1978. On the Nature of Rivers, with case stories on Nile, Zaire and Amazon. Dr. W. Junk by Publ. The Hague-Boston-London.
- Saavedra, G. E. (1984): Contribución al conocimiento del zooplacton de aguas continentales frías, Embalse del Sisga.- Tesis de grado, Pontificia Univ. Javeriana, Bogota, 55 pp.
- Sala, S. E, S. Duque, Núñez, M y Lamaro, A., 1999. Nuevos registros de diatomeas (Bacillariophyceae).
- Sala, S., y Ramírez, J. (2008). *Cyclotella Katiana* sp. nov. from La Reina Swamp, Parque Nacional Natural Los Katios, Colombia. *Diatoms Research*, 147 - 157.
- Sala, S., Duque, S., Núñez, M., y Lamaro, A. (2002). Diatoms from the Colombian Amazon: some species of the genus *Eunotia* (Bacillariophyceae). *Acta Amazónica*, 589 - 603.
- Sala, S., Nuñez, M., Duque, S., y Lamaro, A. (1999). Nuevos registros de diatomeas (Bacillariophyceae) de la Amazonia Colombiana. *Cladisia*, 26 - 37.
- Sala, S., Ramírez, J., y Plata, Y. (2008). Diatoms from lentic and lotic systems in Antioquia, Chocó and Santander Departments in Colombia. *Biología Tropical*, 1159 - 1178.
- Sala, S., Ramírez, J., Vouilloud, A., y Plata, Y. (2013). *Surirella antioquiensis* sp. nov. and *S. rafaelli* sp. nov. (Bacillariophyta) from Colombia. *Acta Nova*, 17 - 35.
- Sala, S., Vouilloud, A., Plata, Y. P., y Pimienta, A. (2014). *Nupela* especies (Naviculales, Bacillariophyceae) from Colombian lowland waters: *N. acaciensis* nov. sp. and *N. catatumbensis* nov. sp. *Biología Tropical*, 241 - 265.
- Sala, S., Vouilloud, A., Plata, Y., Pedraza, E., y Pimienta, A. (2015). Taxonomía y distribución de diatomeas epilíticas registradas por primera vez en Colombia. I. *Caldasia*, 125 - 141.
- Salamanca, L. H., 1973. Realidades amazónicas. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá.
- Salas, H. J. y G. Limon, 1985. Desarrollo de metodologías simplificadas para la evaluación de eutrofización de lagos cálidos tropicales. Memoria del 3er. Encuentro del Proyecto Regional. OMS-Cepis, Lima.

- Salas, H. J. y P. Martino, 1988. Desarrollo de metodologías simplificadas para la evaluación de eutroficación en lagos cálidos tropicales. Memoria de IV Encuentro del Proyecto Regional. OMS-Cepis, Lima.
- Salazar, A. y R. Díez de Arango. (1987). Control de plantas acuáticas en el embalse La Fe. *Revista Ainsa*. 2: 7-31.
- Salazar, C. V. 1998. Perifiton: un problema de escala. Anais do IV Congresso Latinoamericano de Ficologia. Sao Paulo: Sociedade Ficológica de América Latina e Caribe 1: 307-317.
- Salgado-Negret, B. y Paz, H. 2015. Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp
- Salgado-Negret, B. (ed). 2015. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp.
- Salmaso, N., Padisak, J. (2007). Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy an lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*, 578: 97-112.
- Salvatierra, Thelma, 2014. Macroinvertebrados acuáticos como indicadores de calidad de las aguas en tres microcuencas en Tola, Rivas, Nicaragua. *Revista Agua y Conocimiento CIRA -UNAN*, 1 (1). pp. 1-12.
- Samanez, I y D. López, 2014. Geographical distribution of *Boeckella* and *Neoboeckella* (Calanoida: Centropagidae) in Perú. *Rev. Perú Biol.* vol.21 no.3 Lima dic. 2014. <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v21i3.10895>
- Sánchez, G., 1976. Estudio limnológico de los embalses de Muña, Neusa, Sisga y Tominé. Universidad de los Andes. Tesis de magíster. Bogotá.
- Sánchez, J. Y y J. J. Ramírez, 2000. Dinámica de la comunidad zooplanctónica (excepto Protozoa) en las zonas limnética y litoral de la laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. *Actual. Biol.* 22 (72): 65-82.
- Sánchez, M, A. Olaya, J. Rojas y H. I. Zambrano, 2001. Aproximación al ecosistema acuático del alto Magdalena en el Huila. Universidad Surcolombiana-Cormagdalena, Neiva, 108 p.
- Sánchez, S y M. Álvarez, 2018. Limnología de la laguna Somolinos. Biblioteca de Ciencias, No. 46. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 354p.
- Sánchez-Botero J.I y A. R. M. Araújo-Lima. (2001). As macrófitas aquáticas como berçário para a ictiofauna da várzea do rio Amazonas. *Acta Amazonica*, 31 (3): 437-447.
- Sánchez-Botero J.I., M. L. Farias, M. T. F. Piedade y D. S. Garcez. (2003). Ictiofauna associada ás macrófitas aquáticas *Eichhornia azurea* (SW.) Kunth. *Eichhornia*

- crassipes* (Mart.) Solms no lago Camaleão, Amazônia Central, Brasil. *Acta Scientiarum*, 25: 369-273.
- Santana, M. A. C., Catian, G., y Scremin-Dias, E. (2019). Respostas morfológicas de *Ludwigia helminthorrhiza* (Mart.) H. Hara (Onagraceae) á sazonalidade hídrica do pantanal. *Oecologia Australis*. 23(4):874-890.
- Santo, L. E. y M. S. Paulo, 1985. Limnología de reservatorios do sudeste de São Paulo. I. Climatología. *B. Inst. Pesca.*, 12(1): 1-10.
- Santos, G.M. (1981). Estudos de alimentação e hábitos alimentares de *Schizodon fasciatus* Agassiz, 1829 e *Rhytiodus microlepis* Kner, 1859, do lago Janauacá-Am. *Acta Amazonica* 12: 713-739.
- Sarma, S. S. S., Nandini, S., y Gulati, R. D. (2005). Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia*, 542(1), 315-333. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-3247-2>.
- Sartory, D. P. y J. U. Grobbelaar. 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric análisis. *Hydrobiologia* 114: 177-187
- Sawyer, C. N. y P. L. McCarty, 1967. Chemistry for Sanitary Engineers. 2d Ed. McGraw-Hill Company.
- Sawyer, C. N., 1966. Basic Concepts of Eutrofication. *Journ. Water Poll. Fed.* 38: 737-744.
- Scendacz, S. y E. Kubo, 1982. Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de reservatorios do Estado de São Paulo. *B. Inst. Pesca* (único): 51-89.
- SCOR-UNESCO, 1966. Determination of photosynthetic pigments. Monographs on Oceanographic methodology. N° 1: 9-19.
- Scremin-Dias, E. (2009). Tropical aquatic plants: morphoanatomical adaptations. Del-Claro, K. and Rico-Gray (Eds.). *Encyclopedia of Tropical Biology and Conservation Management*. Paris: UNESCO/EOLSS, 84-132.
- Scremin-Días, E., Lorenz-Lemke, A. P., y Oliveira, A. K. M. (2011). The floristic heterogeneity of Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian Journal of Biology*, 71 (1), 275-282.
- Sculthorpe, C. D. (1967). *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold, London, U.K. 610 pp.
- Schade, J.D.; E. Martí J.R. Welter; S.G. Fisher, N.B. Grimm. 2002. Sources of nitrogen to the riparian zone of a desert stream: implications for riparian vegetation and nitrogen retention. *Ecosystems.*, 5: 68-79
- Schäfer, Alois. 1985. Fundamentos de ecologia e biogeografia das águas continentais. Ed. Da Universidade, UFRGS. 523 p.

- Schäfer., A. 1989. Struktur und funktion südbrasilianischer Küstenseen als Indikatoren ökosystemarer Dynamik und Geschichte der Restinga. Saarbrücken, Universität des Saarlandes, 194 p. (tese de livre-docência). En: Schäfer, A. 1992. Ecological characteristics of the coastal lakes in southern Brazil: a synthesis. *Acta Limnol. Brasil.*, 4: 111-122.
- Scheffer, M., Van-Geest, G., Zimmer, K., Jeppesen, E., Sondergaard, M., Butler, M., Hanson, M., Declerck, S., De-Meester, L. (2006). Small habitat size isolation can promote species richness, second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, 112: 227-231.
- Schiemer, F and K.T. Boland, 1996. Perspectives in tropical limnology. SPB Academic Publishing, v/Amsterdam/The Netherlands.
- Schindler, O. 1955. Limnologische studien am Titicaca see. *Arch. Hydrobiol.* 51: 118-124.
- Schmidt-Mumm, U. (1998). Vegetación y palustre de la sabana de Bogotá y plano del río Ubaté. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Santa Fé de Bogotá. 181 pp.
- Schmidt-Mumm, U. y J.A. Posada, 2000. Adiciones a las Haloragaceae de Colombia: *Proserpinaca palustres*. *Caldasia* 22 (1): 146-149.
- Schreider, H. y F. Schreider. 1970. Exploring. The Amazon. National Geographic Society, Washington, D.C.
- Schubert, C., 1980. Contribution to the paleolimnology of lake Valencia, Venezuela. Seismic stratigraphy. *Catena. Braun schweig*, 7: 275-292.
- Schubert, E. 2003. Nonmotile coccoid and colonial green algae, p. 253-307. En J.D. Wehr y R. Sheath (eds.). Freshwater algae of North America: ecology and classification. California, EEUU
- Schwarzbold, A. y A. Schäfer. 1984. Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil. *Amazoniana* 9: 87-104.
- Schwarzbold, A. 1990. Métodos ecológicos aplicados ao estudo do perifiton. *Acta. Limnol. Bras.* 2: 545-592.
- Schwentner, M., Richter, S., Rogers, D. C., y Giribet, G. (2018). Tetraconatan phylogeny with special focus on Malacostraca and Branchiopoda: highlighting the strength of taxon-specific matrices in phylogenomics. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences.*, 285(1885), Article ID 20181524. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1524>
- Schwind, L. T. F., Dias, J. D., Joko, C. Y., Bonecker, C. C., y Lansac-Tôha, F. A. (2013). Advances in studies on testate amoebae (Arcellinida and Euglyphida): a scientometric approach. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 35(4), 549-555. <https://doi.org/10.4025/actasciobiolsci.v35i4.18184>

- Schwoerbel, J. 1971. El Einführung in die limnologie. Berlin. Gustav Fischer Verlag.
- Schwoerbel, J. 1975. Métodos de Hidrobiología (Biología del agua dulce). H. Blume ediciones. Madrid.
- Schwoerbel, J. 1980. Methoden der hydrobiologie süßwasserbiologie. Gustav Fisherg VerlagStuttgart. Sciences, Washington D.C.
- Seckbach, J., y Kociolek, P. (2011). *Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. The Diatoms World*. Dordrecht: Springer. *Scientiarum. Biological Sciences*, 35 (4): 549-555. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsoci.v35i4.18184>.
- Segers, H. (1995). Rotifera. Volume 2: The Lecanidae (Monogononta). In Dumont H.J.F. (Ed.). Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 6. The Hague: SPB Academic Publishing. 226.
- Segers, H. (2007). Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa* 1564: 1-104. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1564.1.1>.
- Segers, H. (2013). Rotifera check List (generated Thu Jun 27 16:41:35 þ0200 2013 from FADA website<http://fada.biodiversity.be/CheckLists/Rotifera.pdf>. 68 pp.
- Sendacz, S. y E. Kubo. (1982). Copepoda (Calanoida e Cylopoida) de reservatorios do estado de Sao Paulo. *B. Inst. Pesca.*, 9 (único): 51-89. Advances in studies on testate amoebae (Arcellinida and Euglyphida): a scientometric approach. *Acta*
- Shannon, C. E. y W. Weaver, 1949. The mathematical theory of communication. The University of Illinois Press, Urbana.
- Sharma, P., y Kotov, A. A. (2013). Molecular approach to identify sibling species of the *Ceriodaphnia cornuta* complex (Cladocera: Daphniidae) from Australia with notes on the continental endemism of this group. *Zootaxa*, 3702(1), 79-89. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3702.1.5>
- Sharma. (1998). Fungal associations in the roots of three species of *Isoetes* L., Aquatic Botany, Volume 61, Issue 1, Pp. 33-37.
- Shield, R.J. y Kosté, W. (1992). Rotifera from Australian inland waters VIII. Trichoceridae. *Transactions of the Royal Society of South Australia* (113), Parts 1 y 2: 85-114.
- Shimamura, S., Yamamoto, R., Nakamura, T., Shimada, S., y Komatsu, S. (2010). Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. *Annals of Botany.*, 106 (2): 277-284. DOI: 10.1093/aob/mcq12.
- Shubert, L.E. 2003. Nonmotile Coccoid and Colonial Green Algae. En: Wehr, J.D., Sheath, R.G. (Eds.), *Freshwater Algae of North America Ecology and Classification*. Academic Press, Elsevier Science, New York, pp. 253-309.

- Shurin, J. B., Havel, J. E., Leibold, M. A., y Pinel-Alloul, B. (2000). Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation. *Ecology*, 81 (11), 3062-3073. <https://doi.org/10.2307/177401>.
- Sierra, O y J. J. Ramirez, 2000. Variación espacio-temporal de biopelículas en la represa La Fe, El Retiro, Antioquia (Colombia). *Actual. Biol.*, 22 (73): 153-168.
- Sifton, H.B. (1945). Air-space tissue in plants I. *Bot. Rev.*, 11: 108-143.
- Sifton, H.B. (1957). Air-space tissue in plants II. *Bot. Rev.*, 23:303-313.
- Sigala, I., Lozano-García, S., Escobar, J., Pérez, L., y Gallegos-Neyra, E. (2016). Testate amoebae (Amebozoa: Arcellinida) in tropical lakes of Central Mexico. *Revista de biología tropical*, 64 (1), 377-397. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v64i1.18004>.
- Sigeo D.C. (2005). Freshwater microbiology: biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the freshwater environment. John Wiley y Sons Ltd., England. 524 p. ISBN: 978-0-471-48529-2
- Silva, J. A. M., M. Pereira-Filho y M. I. de Oliveira-Pereira. (2000). Seasonal variation of nutrients and energy in tambaqui (*Colossoma macropomum* Cuvier, 1818) natural food. *Revista Brasileira de Biologia.*, 60 (4): 599-605.
- Silva-Briano, M., Arroyo-Bustos, G., Beltrán-Álvarez, R., Adabache-Ortiz, A., y Galván de la Rosa, R. (2010). *Daphnia Ctenodaphnia lumholtzi* G. O. Sars, 1885 (Crustacea: Cladocera); un cladócero exótico en México. *Hidrobiológica*, 20(3), 275-280.
- Simões, N. R., Dias, J. D., Leal, C. M., Braghin, L. D. S. M., Lansac-Tôha, F. A., y Bonecker, C. (2013). Floods control the influence of environmental gradients on the diversity of zooplankton communities in a neotropical floodplain. *Aquatic Sciences*, 75 (4): 607-617. <https://doi.org/10.1007/s00027-013-0304-9>.
- Simões, N. R., Robertson, B. A., Lansac-Tôha, F. A., Takahashi, E. M., Bonecker, C. C., Velho, L. F. M., y Joko, C. Y. (2009). Exotic species of zooplankton in the Upper Paraná River floodplain, *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Branchiopoda). *Brazilian Journal of Biology.*, 69: 551-558. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842009000300010>.
- Simony, F., 1850. Die Seen des Salzkammergutes, S.B., *Akad. Wiss. Wien. Math. Nat.* VI, 4: 542-566.
- Sioli H. (1984) The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. In: Sioli H. (eds) *The Amazon. Monographiae Biologicae*, vol 56. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-009-6542-3_5
- Sioli, H. 1950. Das wasser in Amazonasgebiet. *Fosch. Fortschr.*, 26 (21/22): 274-280.
- Sioli, H., 1949. O Rio Cupari. I. Topografía e Hidrografia. *B. Tec. Inst. Agr. Norte Belem.*, 17: 1-50.

- Sioli, H. 1964. General Features of the Limnology of Amazonia. *Internat. Verein. Limnol.*, XV: 1053-1058.
- Sioli, H. 1984. Introduction: history of the Discovery of the Amazon and of Research of Amazonian Waters and Landscapes. In: Sioli, H. (ed). *Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. The Hague, Dr. W. Junk, pp. 1-13.
- Sládeček, U.. 1973. System of water quality from the biological point of view. *Ergebnisse der Limnologie*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart.
- Slembrouck, J., Samsudin, R., Pantjara, B., Sihabuddin, A., Legendre, M., Caruso, D., (2018). Choosing floating macrophytes for ecological intensification of small-scale fish farming in tropical areas: a methodological approach. *Aquat. Living Resour.* 31: 1–9. <https://doi.org/10.1051/alr/2018017>.
- Smirnov, N. N. (1988). Cladocera (Crustacea) from Nicaragua. *Hydrobiologia.*, 160 (1), 63-77. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00014279>.
- Smirnov, N. N. (1992). The Macrothricidae of the World. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 1. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing. The Hague, 143.
- Smirnov, N.N. (1996) Cladocera: the Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the world. *In: Dumont, H.J. (Ed.)*, Guides to the identification of the microivertebrates of the continental waters of the world. Vol. 11. SPB Academic Publishing, Amsterdam, 1–197
- Snedaker, S. C. y Ch. D. Geffer, 1985. Pautas para el manejo de los Recursos Costeros. Serie de Información sobre Recursos Renovables. Publicación N° 2 sobre Manejo de Costas. Research Planning Institute, Inc. Columbia-National Park Service-U.S. Dpt. of Interior. AID.
- Soininen, J. (2007). Environmental and spatial control of freshwater diatoms-a review. *Diatom Research*, 473 - 490.
- Soininen, J. (2012). Macroecology of unicellular organisms patterns and processes. *Environ Microbiol*, 4(1): 10 - 22.
- Soininen, J., Heino, J., Kokocinski, M., y Muotka, T. (2009). Local-regional diversity relationship varies with spatial scale in lotic diatoms. *Journal of Biogeography*, 720 - 727.
- Solabatierra, M. E. y F. H. Weibezahn, 1980. Distribución y abundancia de los macroinvertebrados bénticos del lago Valencia, Venezuela. *Acta Cient. Venezolana.*, 31: 247-274.
- Solbrig, O. T. 1993. Plant traits and adaptative strategies: their role in ecosystem function. In Schulze, E. D. y H. A. Mooney, *Biodiversity and Ecosystem Function*. Ecological Studies. Springer-Verlag, Berlin: Págs. 97-116.

- Soler, E., 1983. Contribución al estudio taxonómico de caracoles (pulmonados) de agua dulce de la Sabana de Bogotá (Tesis Dipl. Biología. Universidad Nacional, Bogotá).
- Sorensen, K. H., y Sterner, R. W. (1992). Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biology*, 28 (2): 257-262. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.1992.tb00582.x>
- Sousa, F. D. R., y Elmoor-Loureiro, L. M. A. (2018). Cladocera from the Upper Xingu River Basin with the description of a new genus of the Chydoridae (Crustacea: Branchiopoda: Anomopoda). *Zootaxa*, 4418 (6): 545-561. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4418.6.3>
- Sousa, F. D. R., Elmoor-Loureiro, L. M. A., Mendonça-Galvão, L., Panarelli, E. A., Arruda, T. F., y Fagundes, B. G. (2018). Cladoceran (Crustacea: Branchiopoda) biodiversity of protected areas in a Brazilian hotspot. *Invertebrate Zoology*, 15 (3): 309-322. <http://dx.doi.org/10.15298/invertzool.15.3.09>
- Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15 (1): 353-391. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002033>.
- Spangler, P. J., 1966c. The Catherwood Foundation Peruvian Amazon Expedition. Insect. Part. XIII. The Aquatic Coleoptera (Dytiscidae, Noteridae, Dascillidae, Helodidae, Psephenidae, Elmidae). Monogr. *Acad. Nat. Sci. Philadelphia*. 14: 377-443.
- Spaulding, S., y Edlund, M. (2008). *Diatoms of North America*. Obtenido de Diatoms of North America: <https://diatoms.org>
- Sperling, E. 1994. Morphometric features of some lakes and reservoirs in the State of Minas Gerais. Págs. 71-76 en: Pinto-Coelho, R., A. Giani y E. Sperling (eds.). Ecology and human impacts on lakes and reservoirs in Minas Gerais with special reference to future developments and management strategies. Segrac, Belo Horizonte.
- Sperling, E. 1999. Morfologia de lagos y represas. DESA/UFMG. Belo Horizonte. 138p.
- Spreading of the invasive dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans throughout the Paraíba do Sul ecoregion, South America , Brazil. *Limnetica*, 40(2). <https://doi.org/10.23818/limn.40.16>.
- Springer, M., 2010. Macroinvertebrados de agua dulce en Costa Rica. Universidad de Costa Rica. Editores: Mónica Springer, Alonso Ramirez y Paul Hanson. Universidad de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 240p.
- Squires, H. J. y G. Riveros, 1971. Algunos aspectos de la biología del ostión (*Crassostrea rhizophorae*) y su producción potencial en la Ciénaga Grande de Santa Marta. Estudios e Investigaciones, Nº 6, Bogotá
- Stemann Nielsen, E., 1952. The use of radioactive carbon (C-14) for measuring Organic production in the sea. *J. Conseil. Int. Expl. Mer.*, 18: 117-140.

- Sterza, J. M., y Fernandes, L. L. (2006). Distribution and abundance of Cladocera (Branchiopoda) in the Paraíba do Sul River estuary, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 54(4): 193-204. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592006000300003>.
- Stevenson, R. (1997). Scale-dependent determinants and consequences of benthic algal heterogeneity. *Journal of the North American Benthological Society*, 248 - 262.
- Stingelin, TH. (1914): Cladoceren aus den Gebirgen von Kolumbien. *Mém. Soc. Neuchatel. Scienc. Nat.*, 5: 600 – 638.
- Stockner, J. G. y Shortreed, K. R. S. 1978. Enhancement of autotrophic production by nutrient addition in a coastal rainforest stream on Vancouver Island. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35, 28-34.
- Straškaba M, Tundisi JG. y Duncan A. 1993. State-of the-art of reservoir limnology and water quality management. En: Straškaba M, Tundisi JG, Duncan A (eds.). Comparative reservoir Limnology and water quality management. Netherlands, Kluwer academic Publishers, pp. 213-288.
- Straškraba, M., Fott, J., Holčík, J., Komárková-Legnerová, J., Holčíková, K., y Pérez Eiriz, M. C. (1969). Primera contribución al conocimiento limnológico de las lagunas y embalses de Cuba. *Academia de Ciencias de Cuba serie Biol.*, 4: 1-44.
- Strickland, J., y Parsons, T. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. Ottawa: Fisheries research board of Canada.
- Stürck, J., Poortinga, A., y Verburg, P. H. (2014). Mapping ecosystem services: The supply and demand of flood regulation services in Europe. *Ecological Indicators*, 38, 198-211.
- Suárez, M. F., Ayala, D., Nelson, M. J., y Reid, J. W., 1984. Hallazgo de *Mesocyclops aspericornis* (Daday)(Copepoda: Cyclopidae) depredador de larvas de aedes aegypti en Anapoima Colombia (1). *Biomédica.*, 4 (2): 74-76. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v4i2.1885>.
- Suárez-Morales E., Gutiérrez-Aguirre, M.A., Gómez, S., Perbiche-Neves, G., Previattelli D., dos Santos-Silva E.N., da Rocha, C., Mercado-Salas N.F., Marques T. M., Cruz-Quintana Y. y Santana-Piñeros A.M.(2020). Chapter 21 - Class Copepoda. In Thorp and Covich Freshwater Invertebrates (Fourth Edition). D. C. Rogers, C. Damborenea and J. Thorp, Academic Press: 663-796. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-804225-0.00021-6>.
- Suárez-Morales, E., J.W. Reid, T.M. Iliffe y F. Fiers (1996), Catálogo de los copépodos (Crustacea) continentales de la Península de Yucatán, México. ECOSUR/CONABIO Mexico, 296pp. ISBN 9686780137.
- Suding, K. N., y L. J. Goldstein. 2008. Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist*, 180:559-562.

- Suthers, I., Rissik, D. y Richardson, A. (Eds.), 2019. Richardson, A. (Eds.) (2019). Plancton: guía para su ecología y monitoreo de calidad del agua. Publicación CIRO. ISBN 9780367030162.
- Szeszesztay, K., 1973. Hidrology and Man Made Lakes. En: Ackermann, et. al. Takino, M.; M. H. Mair y D. Camargo dos Santos, 1985. Limnología da represa do Borda, Pindamonhangaba, São Paulo, Brasil. I. *Qualidade da agua. B. Int. Pesca.*, 12 (2): 67-76.
- Taller de la Tierra - Cristina Uribe Eds., 1995. Catena Manoa Todas las Aguas. Taller de la Tierra, Consultores Ambientales, Bogotá.
- Talling, J. F. y D. Driver, 1963. Some problems in the stimation of chlorophyll *a* in phytoplankton. *Proc. Conf. Primary production Measurment Marine Freshwater*. University of Hawaii, US, atomic Commission, TID 7633: 142-146.
- Talling, J. F.; R. Wood, M. V. Prosser y R. M. Baxter, 1973. The upper limitit of photosynthetic productivity by phytoplankton: evidence from, Ethiopian soda lakes. *Freshwat. Biol.* 3: 53-76.
- Tanji. S.; M. Mishima y R. Pozzi, 1983. Cultivo de *Chlorella ellipsoidea* S-1 em sacos plásticos. *B. Inst. Pesca* 10 (único): 9-16.
- Teixeira, C., y Gaeta, S. 1991. Variacao nictemeral da clorofila a, producao primária do fitoplancton e fatores ambientais da regioa de Ubatuba (lat 23°30'S Long. 45°06'W). *Bom Inst. oceanogr*, 15 - 24.
- Thiele, J., Albert, C., Hermes, J., y von Haaren, C. (2020). Assessing and quantifying offered cultural ecosystem services of German river landscapes. *Ecosystem Services*, 42, 101080.
- Thienemann, A. (1926). Der Narhrungskreislauf in Wasser. *Verh. Deutsch. Zool. Gesell.* 31: 29-79.
- Thiery, A, 1978. Étude des communautés d´invertébrates aquatics dans different biotopes des marais du Plan du Boiurg. These de spaialité, Université de Droi, Economie des Sciences de marceille. En: : Alonso: Las lagunas de España peninsular. *Limnetica*, 15: 1-176.
- Thomaz, S. M., y Bini, L. M. (2003). Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas. Maringá: Universidade Estadual de Maringá: 341 pp.
- Thomaz, SM., Bini, LM. y R.L. Bozelli. 2007. "Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems". *Hydrobiologia.*, 579 (1): 1-1.
- Thornton WK, Kennedy RH, Magoun AD y Saul GE. 1982. Reservoir water quality sampling design. *Water Resour. Bull.*, 18: 471-480.
- Thornton WK. 1990. Perspectives on reservoir Limnology. En: Thornton WK, Kimmel B, Payne FE (eds.) 1990. *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. New York, Wiley, pp. 1-13.

- Thornton WK. 1990. Sedimentary Processes. En: Thornton WK, Kimmel B, Payne FE (eds.) 1990. *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. New York, Wiley, pp. 43-69.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., y Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science.*, 277 (5330), 1300-1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>.
- Timms, B. C., 1992. Lakes Geomorphology. Gleneagles Publishing. Australia. 180 p.
- Tolotti, M., Rott , E., Thies, H., Psenner, R. 2005. Functional species groups of phytoplankton in relation to lake restoration: a long-term study of Piburger See, Austria. *Verhandlungen der Vereinigung fuer theoretische und angewandte Limnologie*, 29: 891–894.
- Tollinger, M. Sr y S.St, Annuciata, 1911. Die geographische vertretung der Diptomidien. *Zool. Jb.Abt. syst. Geograph. Biol.* En: Alonso: Las lagunas de España peninsular. *Limneica*, 15: 1-176.
- Torrente, A., 1989. Análisis de correlación entre peces, larvas de mosquito y parámetros fisicoquímicos de lagunas de Urabá (Ant.). Trabajo de grado. Universidad de Antioquia. Medellín.
- Torres, C. H, 1979. Influencia de la precipitación y algunos iones en la sucesión ecológica del fitoplancton en el embalse La Fe. Proy. Grado. Universidad de Antioquia, Medellín.
- Torres-Bejarano, A. 2013. Ecología trófica y dinámica del zooplancton en dos lagos de inundación de la amazonia colombiana. Sede Amazonía. Tesis de maestría Universidad Nacional de Colombia Sede Amazonia, Leticia, 121 p.
- Torres-Bejarano, A., S.R. Duque, Caraballo, P. 2014. Papel trófico del zooplancton a través del análisis de isótopos estables en un lago de inundación en la amazonia colombiana. *Caldasia.*, 36 (2):331-344. <http://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v36n2.47488>
- Tortajada, C. (2010). Water governance: Some critical issues. *International Journal of Water Resources Development*, 26(2), 297-307.
- Trabucchi, M., O'Farrell, P. J., Notivol, E., y Comín, F. A. (2014). Mapping ecological processes and ecosystem services for prioritizing restoration efforts in a semi-arid Mediterranean river basin. *Environmental management*, 53(6), 1132-1145.
- Tsyganov, A. N., Babeshko, K. V., y Mazei, Y. A. 2016. A Guide to Testate Amoebae with the Keys to Genera: monograph. Penza University Press. ISBN 978-5-906913-19-7
- Tundisi JG, Matsumura Tundisi T. y Calijuri MC. 1993. Limnology and management of reservoirs in Brazil. En: Straškaba M, Tundisi JG, Duncan A (eds.). *Comparative reservoir Limnology and water quality management*. Netherlands, Kluwer academic Publishers.

- Tundisi JG. 1984. Estratificación hidráulica em reservatórios e suas conseqüências ecológicas. *Ciência e Cultura.*, 36: 1489-1496.
- Tundisi JG. 1985. Represas artificiais: perspectivas para o controle e manejo da qualidade da água para usos múltiplos. *Anais do VI Simpósio Brasileiro Hidrologia e Recursos Hídricos, São Paulo.* 4: 38-59.
- Tundisi JG. 1986. The Lobo (Broa) ecosystem. *Ciência Interamericana.* 25: 18-31.
- Tundisi JG. 1999. Reservatórios como ecossistemas complexos: teoria, aplicações e perspectivas para usos múltiplos. En: Henry R. (ed.) *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais.* Botucatu, Fundibio: Fapesp, pp. 19-38.
- Tundisi, J. G. 1981b. Tipology of reservoirs in southern Brazil. *Verh Int. Ver. Limnol.*, 21: 1031-1039.
- Tundisi, J. G., 1977a Produção Primária, “Standing Stock”, fracionamento do fitoplankton e factores ecológicos em ecossistema lacustre artificial (Represa do Broa, São Carlos). São Paulo, USP
- Tundisi, J. G., 1981a. Shallow waters in South America: present Knowledge and perspectives for future research and management. (In: *Dinamics of Continental Wetlands and Water Bodies, URSS, Scope/UNEP.* p. 12-26).
- Tundisi, J. G., 1986. Ambiente. Represas e Barragens. *Ciencia Hoje.*, 5 (27): 49-54.
- Tundisi, J. G.; T. M. Tundisi; O. Rocha; J. G. Gentil y N. Nakamoto, 1977b. Primary production Standingstock of phytoplankton and ecological factors in a shallow tropical reservoir (represa do Broa, São Carlos, S.P.). *Sem. Medio Ambiente y Represas.* 1:138-172.
- Tundisi, J., Matsumura-Tundisi, T. (2008). *Limnología. Oficina de Textos.* São Paulo (Brasil). 632 p.
- Tundisi, J.G. y K. Hino, 1981c. List of specics and growth sea sons of phytoplankton from Lobo Broa Reservoir. *R. Bras. Biol.*, 41: 63-68.
- Ueda H. y J. W. Reid (Eds.). (2003). *Copepoda: Cyclopoida. Genera Mesocyclops and Thermocyclops. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 20.* Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing. ISBN: 9789057821264.
- Umaña, G., 2014. Diez años de monitoreo limnológico de un lago natural modificado en los trópicos: Lago Cote, Costa Rica. *Revista Biología Tropical.* 62 (2): 576-578.
- UMPE-Unidad de Planeación Minero Energético-, 2014. Estudio de la cadena del mercurio en Colombia con énfasis en la actividad minera de oro- Tomo 3. Ministerio de Minas y Energía - Unidad de Planeación Minero Energético y Universidad de Córdoba, Minminas, Bogotá. 240p.

- United Nations-UN, Informe Mundial de Naciones Unidas sobre el Desarrollo de los Recursos Hídricos 2019: No dejar nadie atrás. UNESCO, Paris.
- United Nations-UN, The United Nations World Water Development Report 2021: Valuing Water. UNESCO, Paris.
- Universidad del Norte, 1986. Memoria del Foro sobre Contaminación del río Magdalena y sus alternativas de solución. Colección Archivo, Ediciones Uninorte, Barranquilla.
- Universidad del Salvador, 2010. Guía ilustrada para el estudio ecológico y taxonómico de los insectos acuáticos inmaduros de San Salvador, Salvador. Editores: Mónica Springer y José Miguel Sarmiento. OEA, SEDI-AICD.
- Universidad Federal de Mato Grosso, 1988. 2º Congreso Brasileiro de Limnología, 24-28 de Julho de 1988. Univ. Fed. Mato Grosso, Brasil.
- Urban, M. C. (2004). Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology*, 85 (11): 2971-2978. School of Forestry and Environmental Studies, Yale University, 370 Prospect Street, New Haven, Connecticut 06520 USA.
- Uribe, A. y G. Roldán, 1975. Estudio comparativo de algunas características fisicoquímicas y biológicas del embalse El Peñol (Nare). *Actual. Biol.*, 4 (11): 2-12.
- USDA. United States Department of Agriculture. <https://www.plants.usda.gov>.
- Usinger, R. L., 1956. Aquatic insect of California. Univ. California Press. Berkeley, 508 p.
- Uyaban Sandoval, A. D. P. (2018). Identificación de protozoarios en aguas del Cementerio Campos de Cristo (Soacha-Cundinamarca). Tesis de grado, Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, 61 p.
- Vadrucci M.R., Cabrini M., Basset A. 2007. Biovolume determination of phytoplankton guilds in transitional water ecosystems of Mediterranean Ecoregion. *Transitional Waters Bulletin TWB, Transit. Waters Bull.* 2: 83-102.
- Valderrama BM. 1987. Análisis de la situación actual y perspectivas de desarrollo pesquero en embalses de Colombia. *Divulgación Pesquera.*, 22: 73-91.
- Valderrama, J., 1984. Estudio Limnológico del embalse del Neusa, Bogotá (sin más datos).
- Valderrama, M., 1984. Análisis de la situación actual y perspectivas de desarrollo pesquero en embalses de Colombia. *Divulgación Pesquera.*, XXII (2, 3, 4): 72-91.
- Valdez-Moreno, M., M. Mendoza-Carranza, E. Rendón-Hernández, E. Alarcón-Chavira y M. Elías-Gutiérrez. 2021. DNA Barcodes applied to a rapid baseline construction in biodiversity monitoring for the conservation of aquatic ecosystems in the Sian Ka'an Reserve (Mexico) and adjacent areas. *Diversity*, 13, 292. <https://doi.org/10.3390/d13070292>

- Van Dam, H., Mertenes, A., y Sinkeldam, J. (1994). A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 117 - 133.
- Van Damme, K., y Kotov, A. A. (2016). The fossil record of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): Evidence and hypotheses. *Earth-Science Reviews*. 163: 162-189. <http://dx.doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.10.009>.
- Van Donselaar, J. 1968 Water and marsh plants in the artificial Brokopondo lake (Surinam, South America) during the first three years of its existence. *Acta Bot. Neer.*17: 183-196.
- Van Vierssen, W. (1993). Relationships between survival strategies of aquatic weeds and control measures. In: Pieterse, A.J., Murphy, K.J. (Eds.), *Aquatic Weeds: The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation*. Oxford University Press, Oxford, pp. 238–253.
- Vannote RL, Minshal GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. 1980. The River Continuum Concept. *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- Vannote, R. L.; G. W. Minshall; K. W. Cummins; J. R. Sedell y C. E. Cushing. 1980. The river Continuum Concept. *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- Vanormelingen, P., Verleyen, E., y Vyverman, W. (2008). The diversity and distributions of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism. *Biodivers Coserv*, 393 - 405.
- Vanzolini, P. E., 1964. Historia natural de organismos acuáticos do Brasil. Bibliografía Comentada. Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo, São Paulo.
- Vargas, P. y Zardoya, R. (eds.). 2015. El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos. Reverté. Madrid, 2012.
- Vásquez, E., 1984. Estudio de las comunidades de rotíferos del Orinoco medio, bajo Caroni y algunas lagunas de inundación (Venezuela). *Soc. Cien. Nat. La Salle*. Tomo XLIV (121): 95-108.
- Vásquez, E., Pardo, M.J., Zoppi de Roa, E. y López, C. (1998) Rotifer fauna from Venezuela. Amazoniana: *Limnologia et Oecologia Regionalis Systematis Fluminis Amazonas*. 15 (1/2): 11–24.
- Vásquez, E. 1984. El zooplancton de 1a sección baja de un río de aguas negras (río Caroni) y de un embalse hidroeléctrico (Macagua I), Venezuela. *Soc. Cien. Nat. La Salle*. Tomo XLIV (121): 109-129.
- Vásquez, E. y L. Sánchez, 1984. Variación estacional del plancton en dos sectores de río Orinoco y una laguna de inundación adyacente. *Soc. Cien. Nat. La Salle*. Tomo XLIV (121): 11-31.
- Velásquez, J. (1994). Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 992 pp.

- Velásquez-Duque, Y., Villabona-González, S. L., y Palacio-Betancur, H. (2021). Influencia de palizadas en la estructura del zooplancton en un embalse tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.1269>
- Velthuis, Mandy, Kosten, Sarian, Aben, Ralf, Kazanjian, Garabet, Hilt, Sabine, Peeters, Edwin T.H.M., Donk, Ellen, Bakker, Elisabeth L., et al., 2018. Warming enhances sedimentation and decomposition of organic carbon in shallow macro- phyte-dominated systems with zero net effect on carbon burial. *Global Change Biology*. 24 (11): 5231–5342. <https://doi.org/10.1111/gcb.14387>.
- Venrick, E. L. 1978. Sampling techniques: Water bottles. In: Sournia, A. (ed.). *Phytoplankton Manual*. I; UNESCO. Paris: 33-40.
- Verdejo, E., J. A. Palmerín, J. Aibar, A. Cirujeda, A. Taberner y C. Zaragoza. (2006). El lirio de Agua *Eichhornia crassipes*. Plantas Invasoras. Ministerio de Medio Ambiente.
- Vervier, P; M. Dobson; J. Pinay. 1993. Role of interactions zones between surface and groundwaters in DOC transport and processing: consideration for river restoration. *Freshwater Biology*. 29: 275-284.
- Victoria, G. y L. García, 1983. Efectos del desarrollo hidroeléctrico sobre las poblaciones de peces de ríos con planicie inundable. En: Ramos, A. y G. Corredor (edit) *Sistemas de acuicultura para Colombia*. Simposio Univ. de Caldas, Manizales. Publ. IFCES: 99-114
- Vigna, M. S. y S. Duque, 1999. Silica-scaled chrysophytes from the Amazonian region in Colombia. *Nova Hedwigia*. 69 (1,2): 151, 162.
- Vila, I. y R. Pardo. 2003. Respuesta de la estructura fitoplanctónica a las perturbaciones antrópicas de un lago templado. *Limnetica*, 22(1-2): 93-102.
- Vila, I. M. Contreras, V. Montecino, J. Pizarro y D. Adams. 2000. Rapel: A 30 years temperate reservoir. Eutrophication or contamination? *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.*, 55: 31-44.
- Villabona-González, S. (2015). Relaciones ecológicas de la biomasa de las poblaciones de rotíferos y microcrustáceos en la zona fótica del embalse Riogrande II, Antioquia, Colombia. Tesis de Doctorado Universidad de Antioquia. 141 p.
- Villabona-González, S. L. V., Ramírez-Restrepo, J. J., Palacio-Baena, J. A., y Bonecker, C. C. (2015). Respuesta de la biomasa zooplanctónica a los gradientes de estado trófico y precipitación de un embalse tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 39 (152), 374-388. <http://dx.doi.org/10.18257/raccefyn.203>
- Villabona-González, S. L., N. J. Aguirre-R. y Estrada-P., A. L. (2011). Influencia de las macrófitas sobre la estructura poblacional de rotíferos y microcrustáceos en un plano de inundación tropical. *Rev. Biol. Trop.* 59 (2): 853-870.

- Villabona-González, S. L., Ramírez Restrepo, J. J., Palacio Baena, J. A., y Buitrago Amariles, R. F. (2014). Biomasa de rotíferos de dos embalses con diferentes estados tróficos (Antioquia, Colombia) y su relación con algunas variables limnológicas. *Actualidades biológicas*, 36(101): 149-162.
- Villabona-González, S., Gavilán-Díaz, R. A., y Estrada-Posada, A. L. (2007). Cambios nictemerales en la distribución vertical de algunos microcrustáceos en un lago artificial del Neotrópico (Colombia). *Limnetica*, 26(1), 75-88. <http://dx.doi.org/10.23818/limn.26.07>
- Villalobos, I. (1994): Zooplankton of Andine temperate lakes of South-America, with special emphasis on the *Daphnia* species: taxonomy, geographical distribution, ecology and functional morphology of the filtering apparatus.- Tesis doctoral, Universidad de Konstanz (Alemania), 192 pp.
- Vinebrooke, R.D., Dixit, S.S., Graham, M.D., Gunn, J.M., Chen, Y.W., Belzile, N. 2002. Whole-lake algal responses to a century of acidic industrial deposition on the Canadian Shield. *Can J Fish Aquat Sci*, 59: 483–493.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional, *Oikos*, 116: 882–892
- Volaire F, Gleason SM, Delzon S. 2020. What do you mean “functional” in ecology? Patterns versus processes. *Ecol Evol.*, 00:1–11. <https://doi.org/10.1002/ece3.6781>
- Vollenweider, R. A., 1968. Scientific Fundamentals of the Eutrophication of Lakes and Flowing Waters, with Particular Reference to Nitrogen and Phosphorus as Factor in Eutrophication. Paris Rep. Organization for Economic Cooperation and Development. 192 pp. (DAS/CSI/68.27).
- Vouilloud, A., Plata, Y., Pedraza, E., Pimienta, A., Heguilor, S., Lamaro, A., y Sala, S. (2016). Distribución de *Eunotia parasiolii* (Bacillariophyceae) en ríos neotropicales (Colombia) y su implicancia en la taxonomía de la especie. *Hidrobiologica*, 241 - 250.
- Vouilloud, A., Sala, S., Núñez, M., y Duque, S. (2010). Diatoms from the Colombian and Peruvian Amazon: The genera *Encyonema*, *Encyonopsis* and *Gomphonema* (Cymbellales: Bacillariophyceae). *Biología Tropical*, 45 - 62.
- Vouilloud, A., Sala, S., Núñez, M., Montoya, Y., y Duque, S. (2013). *Brachysira* (Naviculales, Bacillariophyceae) in lowland waters from Colombia. *Diatom Research*, 147 - 163.
- Walker, L. 2005. Margalef y la sucesión ecológica. *Ecosistemas*. 14 (1): 66 – 78.
- Walter, T.C. y Boxshall, G.A. (Eds.), 2021. World of Copepods Database, accessed at <http://www.marinespecies.org/copepoda> on 2021-02-20. <https://doi.org/10.14284/356>

- Walter, T.C. 1989. Review of the new world species of *Pseudodiaptomus* (Copepoda: Calanoida), with a key to the species, *Bull. Mar. Sci.* 45 (3): 590 - 628. University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science.
- Wallace, R.L. y Snell, T.W. (2010). Rotifera. Chapter 8. In: Ecology and Classifications of North American Freshwater Invertebrates, 3rd edition. pp 173–235. (Jim Thorp and Alan Covich, eds.) Elsevier. Oxford ISBN: 9780080889818
- Wallace, R.L. (2002). Rotifers: exquisite metazoans. *Integrative and Comparative Biology* 42: 660-667 <https://doi.org/10.1093/icb/42.3.660>
- Wallace, R.L., T. Snell y H.A. Smith. (2015). Rotifer: Ecology and General Biology. Pages 225-271 in: J.H. Thorp y D.C. Rogers (eds.), Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Elsevier, Waltham, MA. ISBN: 9780123850263
- Wallace, R.L., T.W. Snell, C. Ricci, y T. Nogrady. (2006). Rotifera: Volume 1 Biology, Ecology and Systematics (2nd ed.). Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 23 (Segers, H, ed.). Kenobi Productions, Ghent, and Backhuys Publishers, Leiden. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9003-7>
- Warming, E. (1881). Familien Podostemaceae (Vol. 1). B. Lunos.
- Warming, E. (1909). Oecology of Plants, an Introduction to the Study of Plant Communities. Oxford Univ. Press, Londres. 422 pp.
- Warren, C. E., 1971. Biology and Water Pollution Control. W. B. Saunders Company. Philadelphia.
- Warwick, F. y.; V., Wurtsbaugh; C. L. Vincent y P. J. Richerson, 1984. Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high-altitude lake (Lake Titicaca, Perú-Bolivia): Application of Physiological bioassays. *Am. Soc. Limnol. Oceanogr.* p. 540-551.
- Washington. H. U., 1984. Diversity, Biotic and Similarity Indices. A Review with Special Relevance to Aquatic Ecosystems. *Water Res.* 18 (6): 653-694.
- Watanabe, T., 1985. Etude de la Relation entre Le Peryphyton et la Qualité Chimique De L'eau des Riviers: Utilisation de Bioessais "in situ" (Substrats artificiels) pour caracteriser L'etat de pollution des eaux. Tesis de doctorado, Universite Paul Sabatier de Toulouse.
- Watson, V. J., y Gestring, B. 1996. Monitoring algae levels in the Clark Fork River. *Intermountain Journal of Science.* 2:17-26.
- Weaver, J. E. y F. E. Clements. 1929. Plant Ecology. Mc Graw-Hill, N.Y.
- Webb, C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 33: 475–505.

- Weber, C. I. 1973. Recent developments in the measurements of the response of plankton and periphyton to changes in their environment. 132-138. En: *Bioassay Techniques and Environmental Chemistry*. GE Glass (ed.). *Ann Arbor Sci. Pub. Ann Arbor, USA*. 138 pp.
- Wedler, E., 1973. Die Hydroiden der Ciénaga de Santa Marta (Kolumbien) und einiges zu ihrer ökologie. *Mitt. Inst. Colombo-Alemán. Inv. Cient.* 7: 31-39.
- Wedler, E., 1998. Introducción en la acuicultura con énfasis en los neotrópicos. Santa Marta. Litflash.
- Wedler, E., L. Pérez. J. Palacio y E. Pinzón, 1978. Ostricultura en la Ciénaga Grande de Santa Marta. - INVEMAR, Santa. Marta.
- Weibezahn, F.; J. M. Volcán; A. González y F. Reyes, 1970. Estudio morfométrico e hidrográfico de dos lagunas en los Andes de Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Cien. Nat.* 28: 447-455.
- Weigand, H., A. J. Beermann, F. Ciampor, F. O. Costa, Z. Csabai, S. Duarte, M. F. Geiger, M. Grabowski, F. Rimet, B. Rulik, M. Strand, N. Szucsich, A. M. Weigand, E. Willassen, S. A. Wyler, A. Bouchez, A. Borja, Z. Ciamporova-Zat'ovicova, S. Ferreira, K. D. B. Dijkstra, U. Eisendle, J. Freyhof, P. Gadawski, W. Graf, A. Haegerbaeumer, B. B. van der Hoorn, B. Japoshvili, L. Keresztes, E. Keskin, F. Leese, J. Macher, T. Mamos, G. Paz, V. Pesic, D. M. Pfannkuchen, M. A. Pfannkuchen, B. W. Price, B. Rinkevich, M. A. L. Teixeira, G. Varbiro y T. Ekrem, (2019). DNA barcode reference libraries for the monitoring of aquatic biota in Europe: Gap-analysis and recommendations for future work. *Sci Total Environ* 678:499-524 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.247>.
- Weiher, E., Keddy, P. A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 74: 159–164.
- Weithoff, G. (2003). The concepts of ‘plant functional types’ and ‘functional diversity’ in lake phytoplankton – a new understanding of phytoplankton ecology?. *Freshwater Biology*, 48: 1669-1675.
- Welch, P. S. 1948. *Limnological Methods*. McGraw Hill Book Co., Inc. New York. 381p.
- Welch, P., 1935. *Limnology*. New York. McGraw-Hill.
- Weldon, L. W.; R. D. Blackburn, y D. S. Harrison, 1973. *Common Aquatic Weeds*. Dover Publications, Inc., New York.
- Wesenberg-Lund, 1939. *Biologie der Süßwassertiere. Wirbellose Tiere*. Tradu. O. Storch Springer, Wien.
- Wesenberg-Lund .1980. *Biologie der Süßwasserinsekten*. Verlag J. Springer, Berlin.
- Westlake, D. F. (1963). Comparisons of plant productivity. *Biological Reviews*. 38 (3), 385-425.

- Westlake, D.F., 1963. Comparisons of Plant Productivity. *Biol. Rev.* 38: 385-425.
- Wetzel, G. R. 1983, Edit. Periphyton of Freshwater Ecosystems. Dr. W. Junk Publishers, the Hague/Boston.
- Wetzel, G. R., 1983. Limnology. 2nd. edition. Saunders College Publishing. New York.
- Wetzel, R. y G. E. Likens. 1991. Limnological analysis. 2nd ed. Springer Verlag. Berlin. 391p.
- Wetzel, R. (1982) Freshwater ecology: changes, requirements, and future demands. *Limnology*. 1, 3-9.
- Wetzel, R. (2001). *Limnology: lake and river ecosystems*. San Diego: Academic Press.
- Wetzel, R. 1964. A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. 49: 1-61.
- Wetzel, R. 1979. Periphyton measurements and applications. En: Wetzel, R. L. (ed.). Methods and measurements of periphyton communities: a review. American Society for Testing and Materials. Special technical publication 690. Philadelphia.
- Wetzel, R. 1981. Limnología. Ediciones Omega, S. A. Barcelona. 677p
- Wetzel, R. G. (2001). Limnology: lake and river ecosystems. (3rd ed.). Gulf Professional Publishing. USA. ISBN: 012744760.1
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: Lake and river ecosystems*. 3^a ed. Academic Press. San Diego.
- Wetzel, R. y G. E. Likens, 1979. Limnological Analisis. W. B. Saunders Company. Philadelphia.
- Wharfe, J. R; Taylor K. S. y H. A. 1984. The growth of *Cladophora glomerata* in a river receiving sewage effluent. *Water Res.* 18: 971-979.
- Whittaker R. H. 1969. New concepts of kingdoms or organisms. Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdoms. *Science*, 163: 150-194.
- Whittaker, R. H. y G. E. Likens. 1973. Carbon in the biota. In: Mitsch, W. J. (ed.). *Global Wetlands: old world and new*. Elsevier. Amsterdam.
- Whitton, R. S., 1975. Rivr ecology. *Estud. Ecol.* 2: 1-725.
- Wiedeman, U. H., 1973. Reconainsance of the Ciénaga Grande de Santa Marta. Colombia: Physical Parameters and Geological History. *Mitt. Inst. Colombo-Aleman. Invest. Cient.* 7: 85-119.
- Wienberg, S. 1976. Submarine daylight and ecology. *Mar. Biol.* 37: 291-304.

- Wilson, E. M., 1983. Engineering Hydrobiology. MacMillan.
- Wilson, L. R. (1939). Rooted aquatic plants and their relation to the limnology of freshwater lakes. American Association for the Advancement of Science. 142 pp.
- Williamson, E. B., 1918. A collecting trip to Colombia, South America. University of Michigan, Museum of Zoology. Miscellaneous Publications,
- Woese C. R., Kandler, O., y Wheelis M. L. .1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87 (12): 4576-4579. doi:10.1073/pnas.87.12.4576
- Woese, C. R. y George E. Fox. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms (archaeobacteria/eubacteria/urkaryote/16S ribosomal RNA/molecular phylogeny).
- Wojewódka, M., Zawisza, E., Cohuo, S., Macario-González, L., Schwalb, A., Zawiska, I., y Pérez, L. (2016). Ecology of Cladocera species from Central America based on subfossil assemblages. *Advances in Oceanography and Limnology*. 7 (2). <https://doi.org/10.4081/aiol.2016.6266>.
- Wolf, M.; U. Matthias y G. Roldán, 1989. Estudio del desarrollo de los insectos acuáticos su emergencia y ecología en tres ecosistemas diferentes en el departamento de Antioquia. *Actual. Biol.* 17 (63): 2-27.
- Wong, C. P., Jiang, B., Bohn, T. J., Lee, K. N., Lettenmaier, D. P., Ma, D., y Ouyang, Z. (2017). Lake and wetland ecosystem services measuring water storage and local climate regulation. *Water Resources Research*, 53(4), 3197-3223.
- Wong, C. P., Jiang, B., Kinzig, A. P., Lee, K. N., y Ouyang, Z. (2015). Linking ecosystem characteristics to final ecosystem services for public policy. *Ecology letters*, 18(1), 108-118.
- Wood, D. R., 1975. Hydrobotanical Methods. Univ. Park Press. Baltimore.
- Woodland, J., Astrachan, L., y Sweeney, B. (1961). A persistent daily rhythm in photosynthesis. *the Journal of general Physiology*, 69 - 76.
- Wunderlich, W. O. y R. A. Elder. 1973. Mechanics of Flow Through Man Made Lakes. En: Ackerman et. al., Man Made Lakes: Their Problems and Enviromental Effects. *Am. Geoph. Union*. Washington, D.C.
- Würtz P, Annila A. 2010. Ecological succession as an energy dispersal process. *BioSystems*. No 100: 70 – 78.
- Wylie, R. B. (1922). Biology of Aquatic Plants. 222 pp.

- Yang, J. H. y X. W. Zhang, (2020). DNA metabarcoding in zooplankton improves the ecological status assessment of aquatic ecosystems. *Environ Int.* 134: 9 <https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.105230>.
- Yang, J. H., X. W. Zhang, W. W. Zhang, J. Y. Sun, Y. W. Xie, Y. M. Zhang, G. A. Burton y H. X. Yu, (2017). Indigenous species barcode database improves the identification of zooplankton. *PLoS One* 12(10):15 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185697>.
- Ymas-González, I. D. L. C. Y., y Prieto-Trueba, D. P. (2012). Lista taxonómica de los protozoos ciliados (Protozoa: Ciliophora) del río Cojimar, La Habana, Cuba/ Taxonomic list of ciliated protist (Protozoa: Ciliophora) in Cojimar river, Havana, Cuba. *Revista Cubana de Ciencias Biológicas*, 1(1), 70-74.
- Zagarola, J. P. A. (2012). A socio-ecological assessment of watershed ecosystem services of southern Patagonia. University of North Texas.
- Zaiss, U., 1976. Physiologische and ökologische Untersuchungen zur Regulation der Phosphotscherung bei *Oscillatoria redekei*. Germany, Kiel Universität. 213 p.
- Zalba S. M. y S. R. Ziller. (2007). Herramientas de prevención de invasiones biológicas. Washington: I3N/Iabin. <http://i3n.iabin.net>
- Zamora, H y E. Roesler, 1995. Descripción morfológica y taxonómica de una nueva especie de *Anacroneuria* (Insecta – Plecoptera). *Rev. Asoc. Col. Cien. Biol.* 9 (4-2): 85-98.
- Zamora, H y E. Roesler, 1997. Número de estadios nayadales, ciclo biológico y patrón de crecimiento de *Anacroneuria caucana* (Insecta, Plecoptera). *Unicauca Ciencia* 2: 15-24.
- Zanata, L. H., Güntzel, A. M., Rodrigues, T. A. R., Soares, M. P., y Silva, W. M. d. (2017). Checklist de Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) do Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, 107(suppl). <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2017113>.
- Zapata, A., y Donato, J. (2005). Cambios diarios de las algas perifíticas y su relación con la velocidad de corriente en un río tropical de montaña (río Tota - Colombia). *Limnetica*, a, 24(3-4): 327 - 338
- Zaret, T. M. (1972). Predators, invisible prey, and the nature of polymorphism in the Cladocera (Class Crustacea). *Limnology and Oceanography*. 17 (2): 171-184. <https://doi.org/10.4319/lo.1972.17.2.0171>.
- Zhang, H., Bhattacharya, D., y Lin, S. (2005). Phylogeny of dinoflagellates based on mitochondrial cytochrome *b* and nuclear small subunit rDNA sequence comparisons. *Journal of Phycology*, 41, 411–420. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.04168.x>

- Zhang, H., J. Hollander and L. A. Hansson. (2017). Bi-directional plasticity: Rotifer prey adjust spine length to different predator regimes. *Sci Rep* 7 (1): 10254 <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08772-7>
- Zhang, W., K. D. Lemmen, L. Zhou, S Papakostas, S. A. J. Declerck, 2019. Patterns of differentiation in the life history and demography of four recently described species of the *Brachionus calyciflorus* cryptic species complex. *Freshwater Biology*. 64:1994-2005 <https://doi.org/10.1111/fwb.13388>
- Zhang, X.L., Gituru, R.W., Yang, C.F., Guo, Y.H. (2012). Exposure to water increased pollen longevity of pondweed (*Potamogeton* spp.) indicates different mechanisms ensuring pollination success of angiosperms in aquatic ecosystems.
- Zoppi de Roa, E., y López, C. (2008). An updated checklist of inland Cladocera (Crustacea: Orders Ctenopoda and Anomopoda) from Venezuela. *Zootaxa*. 1919 (1), 45-57. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1919.1.3>
- Zúñiga de Cardozo, M.C, M. Rojas y G. Caicedo, 1997. Indicadores ambientales de calidad del agua en la cuenca del río Cauca. En: *Bioindicadores ambientales de la calidad del agua.*, Universidad del Valle, Cali.

La limnología es la ciencia a través de la cual podemos entender los fenómenos físicos, químicos y biológicos que ocurren en los ecosistemas acuáticos y conocer la flora y fauna que en ellos habita. Mediante los métodos establecidos para los estudios de campo y laboratorio, podemos tener criterios para la evaluación del estado ecológico de los ríos, lagos, embalses y humedales y determinar así el grado de deterioro que las actividades antrópicas están causando sobre ellos. La contaminación por las aguas residuales domésticas, la industria, la agricultura, la minería y la deforestación están causando daños irreparables en los recursos hídricos a nivel mundial, cuyas consecuencias los gobiernos aún no han alcanzado a dimensionar. El agua es la base para la vida y es el único recurso natural que no se puede reemplazar.

