

Ecología del fitoplancton
en un lago amazónico de aguas claras
(Lago Boa, Caquetá Medio
República de Colombia)

Gabriel A. Pinilla Agudelo

Facultad de Biología Marina



UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO

www.utadeo.edu.co

Ecología del fitoplancton en un lago
amazónico de aguas claras
(*Lago Boa, Caquetá Medio República de Colombia*)

GABRIEL A. PINILLA AGUDELO, PH. D.

ECOLOGÍA DEL FITOPLANCTON
EN UN LAGO
AMAZÓNICO DE AGUAS CLARAS
(LAGO BOA, CAQUETÁ MEDIO REPÚBLICA DE COLOMBIA)



UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE BIOLOGÍA MARINA
BOGOTÁ, D.C., COLOMBIA, 2005

Gabriel A. Pinilla Agudelo, Ph. D.

Ecología del fitoplancton en un lago amazónico de aguas claras (Lago Boa, Caquetá Medio República de Colombia) Bogotá: Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Facultad de Biología Marina, 2005.

258 págs. 17 x 24 cm

ISBN 958-9029-75-2

FUNDACIÓN UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO -
FACULTAD DE BIOLOGÍA MARINA
Carrera 4 No. 22-61 – PBX: 242 7030 – www.utadeo.edu.co

RECTOR: JAIME PINZÓN LÓPEZ
DIRECTOR EDITORIAL: ALFONSO VELASCO ROJAS

ISBN 958-9029-75-2
PRIMERA EDICIÓN: Noviembre, 2005

DECANO FACULTAD DE BIOLOGÍA: IVÁN REY CARRASCO

© GABRIEL A. PINILLA AGUDELO, PH. D.
© FUNDACIÓN UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO

DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN: PATRICIA CARO MARTÍNEZ (SERVIGRAPHIC LTDA.)
DISEÑO DE CARÁTULA: PATRICIA CARO MARTINEZ
CORRECCIÓN DE ESTILO: XIMENA TORRES, ANGELA M^a. ECHEVERRY
REVISIÓN FINAL: LUCELI CASTILLO QUINTERO
IMPRESIÓN: SERVIGRAPHIC LTDA.

PROHIBIDA LA REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL DE ESTA OBRA
POR CUALQUIER MEDIO SIN AUTORIZACIÓN DEL EDITOR

IMPRESO EN COLOMBIA
PRINTED IN COLOMBIA

RESUMEN

En este trabajo se presentan los resultados del estudio de la comunidad fitoplanctónica del lago Boa, un lago de meandro de aguas claras ubicado en la cuenca media del río Caquetá, Amazonia colombiana. Se realizaron siete visitas, desde mayo de 1999 a mayo de 2000, que abarcaron los distintos momentos del ciclo hidrológico de la región (aguas altas, en descenso, aguas bajas y en ascenso). Los resultados físicos y químicos mostraron que se trata de un ambiente desmineralizado, transparente, ácido, con abundante materia orgánica, que fluctúa desde condiciones oligotróficas (en aguas altas) hasta eutróficas (en aguas bajas) y muy dinámico debido a los fuertes cambios hidrológicos. En este ambiente variable se desarrolla una comunidad fitoplanctónica igualmente dinámica, que sufre ostensibles cambios en abundancia y dominancia de las especies de algas; estas fluctuaciones son más fuertes en términos estacionales que en sentido vertical dentro de la columna de agua. Otras comunidades limnéticas, como el bacterioplancton, los protozoos nanoplanctónicos y el zooplancton, mostraron cambios semejantes en sus abundancias, con cierto grado de acoplamiento con las variaciones del fitoplancton. La modelación matemática de algunos fenómenos físicos y químicos reflejó la fuerte influencia del pulso de inundación; este ejercicio, junto con la medición de la producción primaria, permitió determinar que el lago Boa presenta una fase potamal y otra léntica con condiciones contrastantes. En la primera de ellas, el lago se comporta como una extensión del río que lo inunda y por lo tanto es de características heterotróficas; en la segunda se aísla del río y el fitoplancton cumple un importante papel en la fijación de carbono orgánico, dándole un carácter autotrófico al sistema. La elevada abundancia del bacterioplancton hace pensar que el flujo energético a través de las vías detriticas puede cumplir un papel muy importante en la producción biológica del lago. Al comparar la eficiencia fotosintética del fitoplancton del lago Boa con aquella de un lago de la región andina (Guatavita), se encontró que en los dos ambientes el flujo de fotones fue bajo, lo que señala fenómenos de estrés fisiológico para las algas; sin embargo, dicha eficiencia fue moderadamente mayor en el lago amazónico. El estudio incluye la definición de algunas pautas de manejo aplicables a lagos amazónicos semejantes al Boa; también se señalan ciertas áreas que requieren mayor investigación hacia el futuro.

ABSTRACT

This work reports the results of the study of the phytoplanktonic community at the Lake Boa, a meandric lake of clear waters located in the middle basin of the Caquetá River, Colombian Amazon. Seven surveys were realized between May 1999 and May 2000, which included different periods of the hydrological cycle (high, falling, low and rising waters). Physical and chemical results showed that it is a low mineralized lake, transparent, acid, with high organic matter, that fluctuates from oligotrophic conditions (high waters) to eutrophic ones (low waters) which is and very dynamic because of the strong hydrological changes. In this variable environment grow a similarly dynamic phytoplanktonic community, that tolerates substantial changes in algal abundance and dominance; this fluctuations are more intense seasonally than vertically in the water column. Other limnetic communities, like bacterioplankton, nanoplanktonic protozoa and zooplankton displayed analogous changes in their abundance, with some grade of coupling with the phytoplanktonic variations. Mathematical modeling of some physical and chemical phenomena reflected the powerful flood pulse influence; this exercise, together with the primary production determinations, allowed to state that Lake Boa has both a potamal and a lentic phase, which one with contrasting conditions. Within the first, the lake behaves like an extension of the river that floods it, and consequently has heterotrophic characteristics; in the second phase the lake isolates from the river and phytoplankton carry out an important function in the fixation of organic carbon, giving the system an autotrophic feature. High abundance of bacterioplankton leads to think that the detritic energetic flow would be very significant for the biological production of the lake. Comparison of the phytoplankton photosynthetic efficiency between Lake Boa and one on the Andean Mountains (Lake Guatavita), revealed that in both lakes photon fluxes were low, which indicates physiological stress to the algae; however such efficiency was moderately higher at the Amazon lake. This study also include the definition of some management guidelines applicable to Amazon lakes similar to Lake Boa; moreover, certain areas that require further research effort are suggested.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se realizó dentro del proyecto de investigación 1203-13-220-97, cofinanciado por Colciencias y la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano (UJTL); agradezco el apoyo financiero de estas instituciones y en especial el de la UJTL, la que además costó en gran medida mis estudios de doctorado en la Universidad del Valle. También debo reconocer la cooperación de la Universidad Javeriana, cuyo proyecto en el lago de Guatavita fue ocasión para realizar los muestreos de fluorescencia; del Instituto Nacional de Salud (Laboratorio de Química Orgánica), entidad que facilitó el contador de centelleo para hacer las lecturas de carbono 14; y del Portland State University, donde realicé una pasantía en un proyecto de investigación en lagos del oeste de Estados Unidos.

Debo mencionar con suma gratitud la cooperación de los siguientes grupos de investigación, cuyo personal y recursos me fueron brindados incondicionalmente: Grupo de Limnología de la UJTL, Grupo de Microbiología de Aguas de la UJTL y Grupo de Ecología y Sistemática de la Universidad Javeriana. Igualmente, es preciso reconocer la permanente ayuda del personal administrativo y operativo de la Dirección de Investigaciones de la UJTL.

Siempre conté con la guía desinteresada de mis maestros y amigos, John Donato, Jaime Cantera, Richard Petersen y Abdón Cortés; a ellos agradezco sus consejos y orientaciones y si en este trabajo se encuentran errores o fallas ha de ser porque no siempre les hice suficiente caso. De igual forma, debo reconocer la invaluable colaboración de mis compañeros de investigación Amparo Canosa, Jaime Díaz y Antonio Vargas, a quienes profesó un inmenso cariño y agradecimiento. Otras personas que me es imposible dejar de mencionar son Luz Myriam Moncada, Marcela Gavilán, Liliana López, Pilar Pinzón, Jairo Pasachoa, Jackeline Chaparro, Rebecca Lee, Carlos Rivera, Ángela Zapata, Alexandra Arteaga y Carolina Vázquez, quienes, de una u otra manera, dejaron su huella en este estudio y en mí. Un lugar muy especial en mi corazón lo ocupan Luis Ángel Trujillo y su familia indígena, nuestros guías y anfitriones en el río Metá.

Pero todo lo dicho y hecho no hubiera sido posible sin la comprensión, amor y estímulo de mi esposa Susana y mis hijos Gabriela y Mario Simón. A ellos va dedicado este trabajo.



GABRIEL ANTONIO PINILLA AGUDELO

Gabriel Pinilla es Biólogo egresado de la Universidad Nacional de Colombia del año 1986. Terminó sus estudios de Maestría en Ecología en la misma Universidad en 1995 y obtuvo el Doctorado en Ciencias – Biología de la Universidad del Valle en 2004. Trabajó desde 1987 hasta el presente año en la Universidad Jorge Tadeo Lozano, en la cual desempeñó el cargo de Profesor Investigador, dictando la cátedra de Ecología en la Facultad de Biología Marina. También ha sido catedrático de la Universidad Pedagógica Nacional, de la Javeriana y de la UDCA.

El profesor Pinilla ha realizado varias investigaciones sobre limnología de distintas áreas del país con la financiación de entidades como la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología del Banco de la República, el Fondo FEN y COLCIENCIAS. También ha realizado estudios para la Corporación de Investigación y Fomento Forestal (CONIF) sobre el impacto ambiental de las plantaciones forestales sobre la fauna y la flora nativas. Sus trabajos incluyen varios libros, capítulos de libros y numerosos artículos publicados en revistas nacionales y extranjeras. Dentro de las áreas de interés científico del profesor Pinilla se cuenta el uso de metodologías estadísticas multivariadas para el manejo de información ecológica y la modelación de los procesos que se dan al interior de los ambientes acuáticos.

Además de su labor como profesor universitario e investigador científico, Gabriel Pinilla también se ha desempeñado como metodólogo de la investigación, evaluador de proyectos de investigación, conferencista, consultor y director, asesor y evaluador de tesis de grado en ecología.

En la actualidad, el profesor Gabriel Pinilla trabaja como docente de tiempo completo en el Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia.

CONTENIDO

RESUMEN	5
ABSTRACT	6
AGRADECIMIENTOS	7
LISTA DE FIGURAS	14
LISTA DE TABLAS	19
PRÓLOGO	23
CAPÍTULO 1	
INTRODUCCIÓN GENERAL DEL ESTUDIO Y DEFINICIÓN DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	25
Introducción	25
Identificación de la situación problemática general	26
Análisis del problema	27
Enunciado del problema específico	29
Hipótesis planteadas	29
Cómo leer este libro	30
Bibliografía	31
CAPÍTULO 2	
ELEMENTOS CONCEPTUALES PARA LA COMPRENSIÓN DE LOS PROCESOS ECOLÓGICOS EN LOS SISTEMAS ACUÁTICOS DE LA REGIÓN AMAZÓNICA	33
Limnología física y química de la región Amazónica	33
<i>Tipos de aguas</i>	34
<i>Las aguas claras</i>	35
<i>Dinámica del agua</i>	36
<i>Nutrientes</i>	38

<i>Materia orgánica</i>	39
<i>Reacciones de oxidación – reducción</i>	40
Bacterioplancton	42
Fitoplancton y producción primaria	43
<i>El fitoplancton de la región amazónica</i>	43
<i>Producción primaria</i>	44
<i>Actividad de la clorofila a</i>	45
<i>Fluorescencia del fitoplancton y eficiencia fotosintética</i>	45
Zooplancton	48
Síntesis	49
Bibliografía	50
CAPÍTULO 3	
DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	59
Ubicación	59
Geología y geomorfología	59
Litología	61
Clima	62
Hidrología	64
Vegetación	65
Actividad antrópica	66
Bibliografía	66
CAPÍTULO 4	
AMBIENTE QUÍMICO DEL RÍO CAQUETÁ, EL RÍO METÁ Y EL LAGO BOA (CAQUETÁ MEDIO, AMAZONAS COLOMBIANO)	69
Resumen	69
Abstract	70
Introducción	70
Metodología	71
<i>Área de estudio y estaciones de muestreo</i>	71
<i>Medición de las variables químicas</i>	72
<i>Análisis de datos</i>	72
Resultados	73
<i>Ambiente químico general</i>	73
<i>Química de la columna de agua del lago Boa</i>	78
Discusión	82
Bibliografía	87
CAPÍTULO 5	
NUTRIENTES Y MATERIA ORGÁNICA EN EL RÍO CAQUETÁ, EL RÍO METÁ Y EL LAGO BOA (CAQUETÁ MEDIO, AMAZONAS COLOMBIANO)	91
Resumen	91
Abstract	92

Introducción	92
Metodología	93
<i>Área de estudio y estaciones de muestreo</i>	93
<i>Medición de los nutrientes y la materia orgánica</i>	94
<i>Análisis de datos</i>	94
Resultados	95
<i>Elementos bioactivos en los diferentes ambientes</i>	95
<i>Nutrientes y materia orgánica en la columna de agua del lago Boa</i>	99
Discusión	101
Bibliografía	105

CAPÍTULO 6

AMBIENTE FÍSICO DEL RÍO CAQUETÁ, EL RÍO METÁ Y EL LAGO BOA (CAQUETÁ MEDIO, AMAZONAS COLOMBIANO)	109
Resumen	109
Abstract	109
Introducción	110
Metodología	111
<i>Área de estudio y estaciones de muestreo</i>	111
<i>Medición de las variables físicas</i>	111
<i>Análisis de datos</i>	112
Resultados	112
<i>Características físicas generales</i>	112
<i>Condiciones físicas de la columna de agua del lago Boa</i>	115
<i>La luz en el perfil vertical del lago Boa</i>	117
Discusión	118
Bibliografía	121

CAPÍTULO 7

MODELACIÓN DEL PULSO DE INUNDACIÓN EN EL LAGO BOA	125
Resumen	125
Abstract	125
Introducción	126
Metodología	127
<i>Área de estudio</i>	127
<i>Definición de variables</i>	127
<i>Presupuestos de los modelos</i>	129
Resultados	130
<i>Fluctuaciones del volumen de agua</i>	130
<i>Influencia del pulso de inundación sobre las variables químicas</i>	132
Discusión	139
Bibliografía	141
Anexo de ecuaciones de los modelos desarrollados	142

CAPÍTULO 8	
ECOLOGÍA GENERAL DE LAS COMUNIDADES PLANCTÓNICAS DEL LAGO BOA	147
Resumen	147
Abstract	148
Introducción	148
Metodología	149
<i>Área de estudio y estaciones de muestreo</i>	149
<i>Estudio de las comunidades planctónicas</i>	150
<i>Análisis Numérico</i>	151
Resultados	151
<i>El Bacterioplancton</i>	151
<i>El Fitoplancton</i>	152
<i>El Nanozooplancton</i>	154
<i>El Zooplancton</i>	155
<i>Relaciones entre comunidades</i>	157
Discusión	162
<i>Las comunidades planctónicas del lago Boa</i>	162
<i>El acoplamiento de las comunidades</i>	166
<i>El circuito microbiano en el lago Boa</i>	169
Bibliografía	171
CAPÍTULO 9	
INFLUENCIA DEL AMBIENTE FÍSICO Y QUÍMICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN VERTICAL DEL FITOPLANCTON EN EL LAGO BOA	177
Resumen	177
Abstract	178
Introducción	178
Metodología	180
<i>Área de estudio</i>	180
<i>Medición de las variables físicas y químicas</i>	180
<i>Muestreo y cuantificación del fitoplancton</i>	181
<i>Análisis de datos</i>	181
Resultados	181
<i>Cambios del fitoplancton en la columna de agua</i>	181
<i>Ordenación de las algas en el perfil vertical</i>	186
<i>Influencia del ambiente físico y químico sobre el fitoplancton vertical</i>	188
Discusión	190
Bibliografía	196
CAPÍTULO 10	
PRODUCCIÓN PRIMARIA EN EL LAGO BOA	201
Resumen	201
Abstract	201

Introducción	202
Metodología	202
<i>Área de estudio</i>	202
<i>Medición de la producción primaria</i>	202
<i>Análisis de datos</i>	203
Resultados	203
Discusión	205
Bibliografía	208

CAPÍTULO 11

COMPARACIÓN DE LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA DEL FITOPLANCTON EN UN LAGO AMAZÓNICO (LAGO BOA) Y EN UN LAGO ANDINO (LAGO GUATAVITA)	211
Resumen	212
Abstract	212
Introducción	213
Metodología	214
<i>Lagos estudiados</i>	214
<i>Medición de las variables físicas y químicas y determinación de la eficiencia fotosintética en campo</i>	215
<i>Experimentación en laboratorio</i>	215
<i>Análisis de datos</i>	216
Resultados	216
<i>Cambios en la eficiencia fotosintética de acuerdo con las provincias consideradas</i>	216
<i>La eficiencia fotosintética en condiciones de laboratorio</i>	221
Discusión	223
Bibliografía	226

CAPÍTULO 12

SÍNTESIS GENERAL DE LA ECOLOGÍA DEL LAGO BOA	231
Una revisión de las preguntas e hipótesis planteadas	231
Resumen de la ecología del lago Boa	233
Implicaciones para el uso y conservación de los sistemas acuáticos amazónicos	237
Necesidades futuras de investigación	238

ANEXO FOTOGRÁFICO

ALGUNAS ESPECIES FITOPLANCTÓNICAS DEL LAGO BOA	243
--	-----

ANEXO TAXONÓMICO

LISTA COMPLETA DE LAS ESPECIES FITOPLANCTÓNICAS DEL PERFIL VERTICAL DEL LAGO BOA	249
---	-----

LISTA DE FIGURAS

Figura 3.1	Área de estudio localizada en la parte media de la cuenca del río Caquetá, Amazonia colombiana (modificado de Díaz y Hernández 2000).	60
Figura 3.2	Detalle del área de trabajo en el plano de inundación de los ríos Caquetá y Metá. En el recuadro interior ampliado se muestran los lagos Gavilán (inferior) y Boa (superior), próximos al río Metá	61
Figura 3.3	Precipitación mensual promedio en Araracuara (estación del IDEAM) para el periodo 1990-2000	63
Figura 4.1	Fotografía aérea del lago Boa (Instituto Geográfico Agustín Codazzi, vuelo M-1430 de febrero 3 de 1972).	72
Figura 4.2	Caudal del río Caquetá en La Pedrera (1994 y 1995) y profundidad de la estación central del lago Boa (Amazonas) durante el periodo de estudio	74
Figura 4.3	Concentración promedio de iones en los ecosistemas acuáticos del Caquetá Medio	75
Figura 4.4	Variaciones de potencial redox (a) y (b) pH en los ambientes acuáticos del Caquetá Medio	76
Figura 4.5	Biplot de las estaciones-muestreos y de las variables químicas seleccionadas de los sistemas acuáticos del Caquetá Medio en los dos primeros ejes de ordenación mediante el segundo ACP realizado	77
Figura 4.6	Relaciones de la proporción de cationes (a) y la proporción de aniones (b) con la conductividad del agua (modelo de Gibbs) de los ambientes acuáticos del Caquetá Medio	78
Figura 4.7	Diagrama de Piper de las aguas del Caquetá Medio.	79
Figura 4.8	Isolíneas profundidad-tiempo de oxígeno disuelto (mg l^{-1}) en el lago Boa.	80

Figura 4.9	Isolíneas profundidad-tiempo de (a) pH y (b) potencial rédox en el lago Boa.	80
Figura 4.10	Isolíneas profundidad-tiempo de sodio (mg l^{-1}) en el lago Boa.	81
Figura 4.11	Isolíneas profundidad-tiempo de cloruro (mg l^{-1}) en el lago Boa.	81
Figura 4.12	Isolíneas profundidad-tiempo de hierro (mg l^{-1}) en el lago Boa.	82
Figura 4.13	Relación entre el potencial rédox (representado como concentración de electrones) y el pH (concentración de protones) en el lago Boa.	86
Figura 5.1	Fotografía aérea del lago Boa (Instituto Geográfico Agustín Codazzi, vuelo M-1430 de febrero 3 de 1972). Se señalan las estaciones de muestreo en el lago y sistemas adyacentes.	94
Figura 5.2	Caudal del río Caquetá en La Pedrera (1994 y 1995) y profundidad de la estación central del lago Boa (Amazonas) durante el periodo de estudio.	96
Figura 5.3	Variaciones de (a) fósforo total y (b) nitrógeno total en los ambientes acuáticos del Caquetá Medio.	97
Figura 5.4	Relación N:P en los sistemas acuáticos del Caquetá Medio.	97
Figura 5.5	Índices del Estado Trófico (IET) para el lago Boa con base en el fósforo total y el nitrógeno total.	98
Figura 5.6	Variaciones de (a) carbono orgánico disuelto y (b) tanino y lignina en los sistemas acuáticos del Caquetá Medio.	99
Figura 5.7	Isolíneas profundidad-tiempo de PO_4 (mg l^{-1}) en el lago Boa.	100
Figura 5.8	Isolíneas profundidad-tiempo de NO_3 (mg l^{-1}) en el lago Boa.	100
Figura 5.9	Isolíneas profundidad-tiempo de NH_4 (mg l^{-1}) en el lago Boa.	101
Figura 5.10	Isolíneas profundidad-tiempo de (a) carbono orgánico disuelto y (b) tanino y lignina en el lago Boa.	101
Figura 6.1	Fotografía aérea del lago Boa (Instituto Geográfico Agustín Codazzi, vuelo M-1430 de febrero 3 de 1972).	111
Figura 6.2	Caudal del río Caquetá en La Pedrera (1994 - 1995) y profundidad de la estación central del lago Boa (Amazonas) durante el periodo de estudio.	113
Figura 6.3	Variaciones de (a) temperatura y (b) conductividad en los ecosistemas acuáticos del Caquetá Medio.	114
Figura 6.4	Relación entre (a) la temperatura y (b) la conductividad superficiales con el nivel del agua en el lago Boa.	115
Figura 6.5	Perfiles de temperatura en el lago Boa.	116

Figura 6.6	Isolíneas profundidad-tiempo de conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$) en el lago Boa	117
Figura 6.7	Relación entre la intensidad de la luz (Iz) y la profundidad en los diferentes muestreos en el lago Boa.	119
Figura 7.1	Caudal del río Caquetá en La Pedrera (1994 y 1995) y profundidad de la estación central del lago Boa (Amazonas) durante el periodo de estudio	128
Figura 7.2	Modelo conceptual del pulso de inundación en el lago Boa	130
Figura 7.3	Resultado de la modelación del pulso de inundación en el lago Boa.	131
Figura 7.4	Comparación entre el volumen de agua medido y el calculado en el lago Boa	131
Figura 7.5	Modelo conceptual del balance de masas en el lago Boa	132
Figura 7.6	Resultado de la modelación del balance de masas en el lago Boa	133
Figura 7.7	Valores medidos y calculados para a) COD, b) DQO y c) T&L en el lago Boa.	133
Figura 7.8	Valores medidos y calculados para a) ortofosfatos, b) fósforo total, c) nitrógeno total y d) nitratos, en el lago Boa.	134
Figura 7.9	Valores medidos y calculados para a) sodio, b) potasio, c) calcio y d) magnesio, en el lago Boa.	134
Figura 7.10	Modelo conceptual del balance de masas para el fósforo total en el lago Boa	135
Figura 7.11	Resultado de la modelación de la concentración de fósforo total (mg l^{-1}) en el lago Boa	136
Figura 7.12	Resultado de la modelación del balance de masas del fósforo total en el lago Boa.	136
Figura 7.13	Comparación entre el fósforo total medido y el calculado en el lago Boa	137
Figura 7.14	Modelo conceptual del balance de masas para el COD en el lago Boa	138
Figura 7.15	Resultado de la modelación de la concentración de COD (mg l^{-1}) en el lago Boa	138
Figura 7.16	Comparación entre el COD medido y el calculado en el lago Boa	139
Figura 8.1	Fotografía aérea del lago Boa (Instituto Geográfico Agustín Codazzi, vuelo M-1430 de febrero 3 de 1972).	150

Figura 8.2	Variación de la densidad promedio del bacterioplancton en el lago Boa. Se muestran las diferencias entre las aguas superficiales y las de fondo	153
Figura 8.3	Variación de la densidad promedio del fitoplancton en el lago Boa. Se muestran las diferencias entre las aguas superficiales y las de fondo	153
Figura 8.4	Diversidad del fitoplancton (Índice de Shannon) en el lago Boa, sin considerar el bloom de la chlorococal.	154
Figura 8.5	Variación de la densidad promedio del zooplancton en el lago Boa.	155
Figura 8.6	Diversidad promedio del zooplancton (Índice de Shannon) en el lago Boa.	156
Figura 8.7	Relaciones entre las abundancias logaritmizadas de las comunidades planctónicas del lago Boa.	157
Figura 8.8	Triplot de las estaciones-muestréos y de las abundancias del fitoplancton en respuesta a las abundancias del zooplancton en el lago Boa	160
Figura 8.9	Detalle del cuarto cuadrante de la figura 8.8	160
Figura 8.10	Detalle del tercer cuadrante de la figura 8.8	161
Figura 8.11	Detalle del primero y segundo cuadrantes de la figura 8.8	162
Figura 8.12	Relación lineal entre la abundancia del bacterioplancton y la concentración de COD en el lago Boa	167
Figura 9.1	Variaciones verticales de la abundancia (org l^{-1}) de las divisiones del fitoplancton en el lago Boa, en los diferentes meses de muestreo	183
Figura 9.2	Variaciones verticales de la abundancia (org l^{-1}) de algunas especies de cianobacterias en el lago Boa, en los diferentes meses de muestreo	183
Figura 9.3	Variaciones verticales de la abundancia (org l^{-1}) de algunas especies de clorofíceas en el lago Boa, en los diferentes meses de muestreo.	184
Figura 9.4	Variaciones verticales de la abundancia (org l^{-1}) de algunas especies de criptofíceas, euglenofíceas, dinofíceas y bacillariofíceas en el lago Boa, en los diferentes meses de muestreos	184
Figura 9.5	Cambios verticales de la diversidad (H') a lo largo del tiempo en el lago Boa	185
Figura 9.6	Cambios en la relación logarítmica entre el número de individuos y el número de especies fitoplanctónicas a lo largo del ciclo hidrológico en el lago Boa.	185

Figura 9.7	Triplot obtenido mediante el ACCD de variables fisicoquímicas, profundidades y algunos taxones fitoplanctónicos en la época de aguas bajas en el lago Boa.	186
Figura 9.8	Triplot obtenido mediante el ACCD de variables fisicoquímicas, profundidades y algunos taxones fitoplanctónicos en la época de aguas altas de 1999 en el lago Boa	187
Figura 10.1	Curvas de producción primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en la columna de agua del lago Boa, en las épocas de aguas en descenso (a) (agosto de 1999) y aguas altas (b) (mayo de 2000)	204
Figura 10.2	Curvas de producción primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en la columna de agua del lago Boa, en las épocas de aguas bajas (a) (enero de 2000) y final del periodo de aguas bajas (b) (marzo de 2000)	205
Figura 11.1	Curvas de temperatura y OD en la columna de agua del lago Guatavita en las épocas de estratificación (junio de 2000 y diciembre de 2002) y mezcla (octubre de 2000)	218
Figura 11.2	Curvas de NH_3 y PO_4 en la columna de agua del lago Guatavita en las épocas de estratificación (junio de 2000) y mezcla (octubre de 2000)	218
Figura 11.3	Curvas de eficiencia fotosintética del fitoplancton (F_v/F_m) en la columna de agua del lago Boa, en las épocas de aguas en descenso (agosto de 1999), final de aguas bajas (marzo de 2000) y aguas altas (mayo de 2000)	219
Figura 11.4	Curvas de eficiencia fotosintética del fitoplancton (F_v/F_m) en la columna de agua del lago Guatavita, en las épocas de estratificación (junio de 2000 y diciembre de 2002) y mezcla (octubre de 2000)	219
Figura 11.5	Curvas de eficiencia fotosintética del fitoplancton (F_v/F_m) del lago Guatavita en condiciones de laboratorio, durante los periodos de estratificación (junio de 2000) y mezcla (octubre de 2000)	222

LISTA DE TABLAS

Tabla 3.1	Comparación entre las variables físicas y químicas del río Metá (Díaz 1995, Camacho 1998) con los valores característicos de aguas claras (Sioli 1967)	64
Tabla 4.1	Métodos químicos para el análisis de las muestras de agua	73
Tabla 4.2	Promedios, desviaciones estándar (D.E.), valores máximos y valores mínimos de las variables químicas durante el período de estudio (mayo 1999 – mayo 2000)	74
Tabla 4.3	Promedios de los balances iónicos en los ambientes acuáticos del Caquetá Medio	75
Tabla 4.4	Valores propios de las variables químicas en los tres primeros ejes de ordenación para el primer ACP realizado	76
Tabla 4.5	Variables químicas en el perfil vertical del lago Boa durante el periodo de estudio (mayo 1999 – mayo 2000)	79
Tabla 5.1	Métodos utilizados en el análisis de nutrientes y materia orgánica de las muestras de agua	95
Tabla 5.2	Promedios, desviaciones estándar (D.E.), valores máximos y valores mínimos de los nutrientes y la materia orgánica durante el período de estudio (mayo 1999 – mayo 2000)	96
Tabla 5.3	Nutrientes y materia orgánica en el perfil vertical del lago Boa durante el periodo de estudio (mayo 1999 – mayo 2000)	99
Tabla 6.1	Métodos físicos utilizados en el análisis de las muestras de agua	112
Tabla 6.2	Promedios, desviaciones estándar (D.E.), valores máximos y valores mínimos de las variables físicas durante el período de estudio (mayo 1999 - mayo 2000)	114

Tabla 6.3	Variables físicas en el perfil vertical del lago Boa durante el periodo de estudio (mayo 1999 – mayo 2000)	116
Tabla 6.4	Coefficientes de extinción de la luz (K_d) en función de la profundidad en el lago Boa	118
Tabla 8.1	Promedios de densidad de las comunidades planctónicas en el lago Boa durante el periodo de estudio (mayo 1999 – mayo 2000).	152
Tabla 8.2	Coefficientes canónicos de las variables físicas y químicas con mayor influencia sobre las comunidades planctónicas del Caquetá Medio, obtenidos mediante Análisis de Correlación Canónica	152
Tabla 8.3	Resultados de las regresiones múltiples entre las comunidades planctónicas del lago Boa.	158
Tabla 8.4	Resultados del ACC para las matrices de abundancia por especie del fitoplancton y el zooplancton del lago Boa.	159
Tabla 9.1	Asociaciones significativas (>95%) entre la abundancia vertical de algunos taxones fitoplanctónicos con las variables físicas y químicas en los meses de octubre de 1999, enero y marzo de 2000 (época de aguas bajas) en el lago Boa (la primera fila corresponde al valor del r de Spearman, la segunda a la probabilidad de significancia de la asociación).	189
Tabla 9.2	Asociaciones significativas (>95%) entre la abundancia vertical de algunos taxones fitoplanctónicos con las variables físicas y químicas en los meses de mayo y julio de 1999 (época de aguas altas) en el lago Boa (la primera fila corresponde al valor del r de Spearman, la segunda a la probabilidad de significancia de la asociación).	190
Tabla 10.1	Producción primaria en el lago Boa ($\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$) a diferentes profundidades y en distintos momentos del ciclo hidrológico.	204
Tabla 10.2	Producción primaria integrada (m^{-2}) en la columna de agua del lago Boa, en diferentes momentos del ciclo hidrológico.	205
Tabla 10.3	Producción primaria ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) en ecosistemas amazónicos con diferentes tipos de aguas.	207
Tabla 11.1	Promedios y desviaciones estándar de algunas variables físicas y químicas en la columna de agua de los lagos estudiados.	216
Tabla 11.2	Promedios y desviación estándar de la eficiencia fotosintética (F_v/F_m) del fitoplancton en la columna de agua de los lagos Boa y Guatavita.	220
Tabla 11.3	Diferencias significativas (95%) en la eficiencia fotosintética de los lagos Boa y Guatavita, halladas mediante la comparación de	

	promedios con el estadístico t de Student (la primera fila corresponde al valor t y la segunda a la probabilidad).	220
Tabla 11.4	Fluorescencia mínima (F_o) y máxima (F_m) y eficiencia fotosintética (F_v/F_m) del fitoplancton del lago Guatavita bajo condiciones de laboratorio, en junio (Jn) y octubre (Oc) de 2000.	221
Tabla 12.1	Comparación entre las hipótesis planteadas al inicio de la investigación y los resultados obtenidos en el lago Boa.	233

PRÓLOGO

Desde la fundación de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, hace ya más de cincuenta años, el interés por el estudio integral de los ecosistemas acuáticos continentales ha sido una constante en el devenir de la institución. Particular importancia para la UJTL ha tenido la cuenca amazónica colombiana donde se han realizado una serie de trabajos que buscan la caracterización limnológica de algunos ambientes acuáticos no intervenidos. Es así como el presente trabajo se ha centrado en la comprensión de la dinámica de un lago de esta región, tanto desde el punto de vista biológico como desde el fisicoquímico, para comprender su funcionamiento y establecer modelos que permitan entender las diversas interrelaciones entre las variables consideradas.

El contenido del presente libro abarca distintas temáticas sobre la ecología del lago Boa que se pueden resumir en los siguientes aspectos:

- Los elementos conceptuales que establecen los fundamentos teóricos que permiten comprender la dinámica de los diferentes procesos ecológicos de los sistemas acuáticos amazónicos.
- La descripción detallada de las características del área estudiada, su ambiente físicoquímico, los nutrientes y la materia orgánica.
- La modelación del pulso de inundación del lago, fenómeno que controla la ecología general de las comunidades planctónicas presentes.
- El análisis de las comunidades planctónicas del lago, en especial con respecto al fitoplancton.
- La comparación, basada en la eficiencia fotosintética, del lago amazónico estudiado con un lago andino.
- Una síntesis general sobre la ecología del lago Boa.

Con base en lo anterior, el trabajo de investigación que se presenta en este libro permite obtener una visión general del comportamiento del fitoplancton del lago Boa teniendo en cuenta sus interrelaciones con otros microorganismos y con su entorno. Pero el estudio no solo se limita al campo científico, sino que deja planteadas algunas medidas que deben implementarse para la adecuada conservación de este ecosistema, así como también, señala los temas de investigación que deberían abordarse en el futuro para completar el conocimiento integral de este lago, que aún se considera no intervenido. La complejidad y urgencia de esta actividad científica justifica ampliamente que, además de los esfuerzos de carácter nacional, se adelante una acción conjunta que permita potenciar y complementar la capacidad investigativa de la subregión y sentar las bases de toma de decisiones sobre el manejo de los recursos naturales.

La región amazónica, que cubre cerca del 30% del territorio nacional, debe ser objeto de ordenamiento biológico y físico ya que siendo la principal área cubierta de bosques naturales del mundo, presenta procesos de colonización acelerados. Se espera que este tipo de trabajos contribuyan a estos propósitos de conservación.

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN GENERAL DEL ESTUDIO Y DEFINICIÓN DEL PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

INTRODUCCIÓN

Los sistemas acuáticos amazónicos son valiosos desde diferentes perspectivas, albergan en general una elevada diversidad biológica, tienen una alta trascendencia socioeconómica debido a que soportan una gran actividad pesquera, tanto comercial como de consumo local (Araujo-Lima *et al.* 1998), e incluso juegan un papel destacado en el ciclo de carbono a escala global (Wis-smar *et al.* 1981, Mayorga y Aufdenkampe 2001). Sin embargo, en la Amazonia colombiana los estudios limnológicos son relativamente escasos y se desconocen las características funcionales de los ambientes acuáticos, como la producción primaria, los cambios en la composición y abundancia de los organismos como consecuencia de las variaciones en el medio físico y la manera en que se acoplan las distintas comunidades planctónicas. Esto es especialmente cierto para la cuenca del río Caquetá, donde los trabajos en ecología acuática han sido limitados. El presente estudio se acerca a la comprensión del funcionamiento ecológico de un tipo de sistema acuático, característico de la cuenca media del río Caquetá (un lago meándrico de aguas claras), con especial referencia a la comunidad fitoplanctónica.

Aunque el énfasis principal se hace sobre la comunidad de microalgas planctónicas, se incluyen otros componentes del ambiente limnético, todos ellos influenciados por las características hidrológicas de la cuenca, que a su vez definen las variaciones en las condiciones físicas y químicas del agua. De esta manera, el estudio abarca un ciclo de inundación y estiaje, ciclo que constituyen el fenómeno físico determinante en el funcionamiento ecológico de los ambientes acuáticos y de sus áreas inundables (Junk *et al.* 1989, Junk 1997). También se realiza una comparación de la eficiencia del fitoplancton del lago Boa con la de un lago andino (lago de Guatavita) a fin de observar los

cambios producidos por la ubicación en pisos altitudinales diferentes. Debe destacarse de igual manera, el desarrollo de algunos modelos de funcionamiento, que son un primer paso hacia la prospección y uso sostenible de estos ambientes, aislados por el momento de la intervención humana.

La mayor parte de la información que aparece en este trabajo se acopió durante el desarrollo de un proyecto de investigación financiado por Colciencias y la Universidad Jorge Tadeo Lozano (UJTL)¹ entre 1998 y 2000. Tanto los datos sobre los ríos y planos de inundación del Caquetá como los del lago Boa se tomaron dentro del desarrollo de dicho proyecto. La información sobre la laguna de Guatavita se obtuvo al interior de otro proyecto de investigación de la Universidad Javeriana (UJ), también cofinanciado por Colciencias² en los años 2000 y 2002. En estos proyectos participaron varios investigadores y tesistas de los Grupos de Limnología y de Microbiología Acuática de la UJ y de Ecología y Sistemática de la UJ.

IDENTIFICACIÓN DE LA SITUACIÓN PROBLEMÁTICA GENERAL

Los estudios limnológicos en Colombia han sido preferentemente de tipo descriptivo y los aspectos funcionales y dinámicos apenas se empiezan a abordar. En la región amazónica esta situación es más evidente, dadas las condiciones de poca accesibilidad y las limitaciones técnicas y logísticas para la investigación en esta zona de importancia mundial.

¿Cómo es la productividad de la comunidad fitoplanctónica? ¿Qué papel cumple el bacterioplancton? ¿Cómo se ven afectadas las comunidades planctónicas por los fenómenos macroescalares (pulso de inundación)? ¿Qué importancia tienen los aportes de materia orgánica de la selva? ¿Cómo se acoplan entre sí las diferentes comunidades acuáticas? ¿Cómo influye el ambiente físico y químico en la distribución vertical de las algas? ¿Qué tan eficiente es el proceso fotosintético de la comunidad de algas? ¿Es posible modelar algunas de tales situaciones? Estos son varios de los interrogantes que se deben responder para entender el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos y terrestres

1 Influencia del pulso de inundación en la producción y acoplamiento del bacterioplancton, el fitoplancton y el zooplancton en ambientes acuáticos de planos inundables amazónicos (Caquetá Medio - Colombia). Código Colciencias: 1203-13-220-97.

2 La productividad de los lagos andinos: un problema de escala espacial y temporal. Código Colciencias: 1203-13-203-99.

del plano inundable, los cuales están íntimamente ligados a través de las inundaciones periódicas. La relevancia de estas preguntas se destaca si se considera que la zona del Caquetá Medio carece completamente de este tipo de información limnológica, a pesar de la importancia que reviste por sus condiciones de alta diversidad biológica y por su notable producción pesquera (Rodríguez 1991, Agudelo *et al.* 2000). A partir del panorama general señalado se seleccionaron y concretaron algunos tópicos, que se abordaron en el problema específico de este trabajo, cuyo enunciado se presenta más adelante.

ANÁLISIS DEL PROBLEMA

Cuando se estudian las interrelaciones existentes entre las diferentes comunidades planctónicas y entre éstas y su ambiente físico se habla de una visión funcional del ecosistema, que abarcan varios factores. En el capítulo 2 se mencionarán algunos de ellos, pero en este aparte se hace una síntesis de los que se pretenden abordar en este estudio:

1. *Los tipos de aguas en la Amazonia:* las aguas de la gran cuenca amazónica se han catalogado tradicionalmente en blancas (de origen andino), claras (de origen amazónico sobre el Escudo Guyanés), negras (de origen amazónico, con taninos) y mixtas (mezcla de blancas con claras o negras). En la región del Caquetá Medio se presentan estas clases de aguas y cada una tiene características físicas y químicas distintas que influyen en la composición de las comunidades planctónicas. Para este trabajo se escogió primordialmente un lago de aguas claras (lago Boa, alimentado por el río Metá, también de aguas claras), que eventualmente puede tener influencia de aguas blancas (río Caquetá) durante el periodo de inundación.
2. *Los tipos de sistemas acuáticos:* existen ecosistemas lóticos (ríos, quebradas), lénticos (lagos) y léntico-lóticos temporales (selva inundada durante el desbordamiento de los ríos). La velocidad de la corriente, la permanencia del agua y la inundación temporal de cada tipo de ecosistema determinan aspectos tales como la facilidad de establecimiento de las comunidades acuáticas, los aportes y lavados de nutrientes y la productividad, entre otros. La investigación se centró en un ecosistema léntico (lago Boa), que se ve fuertemente influenciado por un ecosistema lótico (río Metá) durante la época de inundación (se incluye otro sistema léntico, el lago de Guatavita en los Andes, con el que se compara la eficiencia fotosintética de las algas).

3. *El pulso de inundación:* la inundación anual que se presenta entre los meses de abril y septiembre es el fenómeno físico de mayores dimensiones y de máxima importancia en el comportamiento de las variables bióticas y abióticas de los ecosistemas acuáticos de la región. Durante el ciclo hidrológico hay una expansión y contracción de los cuerpos de agua, que define, en gran medida, su funcionamiento. Igualmente, en dicho periodo se presentan grandes aportes de materia orgánica desde la selva inundada hacia los ambientes acuáticos.
4. *Las comunidades biológicas:* se sabe que las aguas amazónicas son particularmente pobres en nutrientes, razón por la cual el fitoplancton sería aparentemente poco productivo. Además, hay un escaso conocimiento sobre la abundancia del bacterioplancton, que puede ser muy importante para las cadenas tróficas que, por vías de pastoreo y detriticas, se sustentan en estas comunidades. El papel del bacterioplancton puede verse magnificado por la abundancia de materia orgánica que se produce en la selva. El zooplancton constituye el nivel consumidor que puede utilizar el fitoplancton y los detritos ricos en poblaciones bacterianas. Una porción de esta comunidad está constituida por protozoos (nanozooplancton), cuyo papel parece ser fundamental para reincorporar materia orgánica de origen bacteriano a los niveles tróficos superiores.
5. *El acoplamiento entre comunidades y entre éstas y su entorno físico:* las diferentes comunidades planctónicas se acoplan entre sí, de manera que unas pueden depender de otras o sus abundancias se pueden alternar a lo largo del ciclo hidrológico. Así mismo, los fenómenos físicos de diferente escala espacial y temporal (desde aquellos que afectan grandes regiones en lapsos de tiempo prolongados, como el pulso de inundación; hasta los de corta duración y espacio restringido, como las lluvias torrenciales locales) provocan, a través de cambios físicos y químicos del agua, distintas respuestas en las comunidades planctónicas. De esta manera, cada una responderá con cambios estructurales (composición y abundancia) y funcionales (productividad) particulares. Dentro del zooplancton existen especies con diferentes hábitos alimenticios (detritívoros, bacteriófagos, fitoplanctófagos, zooplanctófagos, omnívoros), de manera que las abundancias de cada una de estas fracciones pueden indicar las cantidades relativas de las comunidades de fitoplancton y bacterioplancton de las que se alimentan.

ENUNCIADO DEL PROBLEMA ESPECÍFICO

Según lo expuesto se plantea a continuación, a manera de preguntas, el problema científico que se trabajó en la investigación:

¿Cómo es la dinámica de las comunidades planctónicas (fito, zoo y bacterioplancton) con respecto a los cambios físicos y químicos en algunos ambientes acuáticos del Caquetá Medio (río Caquetá, río Metá, lago Boa y plano inundable) en diferentes momentos del ciclo hidrológico (aguas bajas, en ascenso, altas y en descenso)? Específicamente, ¿cómo se relaciona la distribución vertical de la comunidad de fitoplancton y sus cambios estructurales en abundancia, composición y diversidad con las variaciones físicas y químicas en el lago Boa a lo largo del ciclo hidrológico? Y relacionado con lo anterior, ¿cómo es la productividad primaria de esta comunidad en dicho lago y cómo es su eficiencia fotosintética comparada con la del fitoplancton de un lago andino (laguna de Guatavita)?

HIPÓTESIS PLANTEADAS

Las hipótesis que se pretendieron verificar fueron:

1. Los lagos de aguas claras de origen meándrico, en el área de estudio, tienen un comportamiento multitrófico a lo largo del ciclo hidrológico. El aumento del nivel del agua durante la época de inundación provoca la disolución de los nutrientes y un lavado de los mismos. Esto haría que el lago Boa fuese oligotrófico con respecto al fósforo y al nitrógeno durante la inundación. Sin embargo, durante este mismo periodo también se presentan grandes aportes de materia orgánica alóctona, que haría que el lago Boa tendiese a un mayor grado de saprobieidad durante esta fase del ciclo hidrológico.
2. Algunos grupos de algas (euglenófitas y criptofíceas, por ejemplo) se concentran en la oxiclina debido a la adaptación de tales grupos a las bajas concentraciones de oxígeno y a que el potencial rédox muy bajo limita el crecimiento de otras algas. Esta distribución vertical se presentaría principalmente durante el periodo de aguas bajas, cuando puede existir un proceso de estratificación más fuerte en el lago.
3. Las comunidades fitoplanctónicas en la región amazónica tienen una baja producción primaria y su eficiencia fotosintética es reducida, razón por la cual la producción biológica de estos ambientes se sustenta en otros componentes como el bacterioplancton.

CÓMO LEER ESTE LIBRO

El segundo capítulo de este documento se refiere al bagaje teórico que sustenta el estudio y que guía la concepción y el desarrollo del mismo. Se discuten brevemente temas como las características físicas, químicas y biológicas que definen la estructura y función de los ambientes acuáticos amazónicos, el papel e importancia del pulso de inundación en dicha definición, las particularidades de la comunidad fitoplanctónica y algunas especificidades sobre su capacidad fotosintética. Estas cuestiones conforman un conjunto de teorías y paradigmas sobre las que se construye la investigación.

En el capítulo tres se resumen las características biofísicas de la cuenca media del río Caquetá que afectan, en gran medida, el funcionamiento ecológico de los sistemas acuáticos de la región. Los diferentes aspectos que se tocan en los capítulos cuatro a once se han escrito a manera de artículo científico (con su metodología particular) y abordan desde el ambiente físico y químico de los ríos y el lago amazónico estudiados (capítulos cuatro a seis), hasta el estudio comparativo de la eficiencia fotosintética con los lagos Boa y Guatavita (capítulo 11), pasando por la modelación del funcionamiento físico del lago Boa (capítulo 7), por los cambios verticales en composición y abundancia del fitoplancton en este lago (capítulo 9) y por sus características productivas (capítulo 10). Mención especial requiere el capítulo ocho, en el que se presenta una visión general de las distintas comunidades planctónicas del lago y sus interrelaciones; la mayor parte de la información consignada en este apartado proviene del proyecto de la UJTL mencionado en la introducción. Cada uno de estos capítulos se puede leer independientemente, pero en su conjunto siguen una línea conceptual que parte de la base física, sigue con los aspectos estructurales de las comunidades planctónicas y termina en los temas funcionales del fitoplancton.

En el capítulo 12 se ha intentado hacer una síntesis de toda la información mostrada en las secciones precedentes, tarea un tanto difícil que se espera cumpla las expectativas del lector. En cualquier caso, muchas preguntas quedan por resolver y tal vez la definición de tales interrogantes sea uno de los principales aportes que el autor quisiera, modestamente, dejar para aquellos que quieran continuar con las investigaciones limnológicas en la región amazónica.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUDELO, E., SALINAS, Y., SÁNCHEZ, C., MUÑOZ, D., ALONSO, J., ARTEAGA, M., RODRÍGUEZ, O., ANZOLA, N., ACOSTA, L., NÚÑEZ, M. y VALDÉS, H. 2000. Bagres de la Amazonía Colombiana: Un recurso sin fronteras. SINCHI Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá. 253 p.
- ARAUJO-LIMA, C. A., GOULDING, M., FOSBERG, B., VICTORIA, R. and MARTINELLI, L. 1998. The economic value of the Amazonian flooded forest from a fisheries perspective. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, Vol. 26, pp. 2177-2179.
- JUNK, W. (Edit.). 1997. The Central Amazon Floodplain. Ecology of a pulsing system. Springer, Berlín. 525 p.
- JUNK, W., BAYLEY, P. and SPARKS, R. 1989. The flood pulse concept in river flood-plain systems. In: Dodge, D. P. (Edit.). Proceedings of International Large River Symposium. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* No 106, pp. 110-127.
- MAYORGA, E. and AUFDENKAMPE, A. 2001. Processing of bioactive elements in the Amazon River system. University of Washington, School of Oceanography, Seattle, 50 p.
- RODRÍGUEZ, C. A. 1991. Bagres, malleros y cuerderos en el Bajo Río Caquetá. Tropenbos, Bogotá. 152 p.
- WISSMAR, R., RICHEY, J., STALLARD, R. and EDMOND, F. 1981. Plankton metabolism and carbon processes in the Amazon River, 175 tributaries and floodplain waters, Perú-Brazil, May-June 1977. *Ecology*, Vol. 62, No 6, pp. 1622-1633.

Capítulo 2

ELEMENTOS CONCEPTUALES PARA LA COMPRESIÓN DE LOS PROCESOS ECOLÓGICOS EN LOS SISTEMAS ACUÁTICOS DE LA REGIÓN AMAZÓNICA

LIMNOLOGÍA FÍSICA Y QUÍMICA DE LA REGIÓN AMAZÓNICA

Las características químicas y físicas de las aguas amazónicas han sido estudiadas por Sioli (1967, 1984), Junk y Furch (1980), Rai y Hill (1980), Wissmar *et al.* (1981), Tundisi *et al.* (1984), Payne (1986), Esteves (1988), Furch y Junk (1993) y Weber (1997), entre otros. Los nutrientes en general son bajos, pero existen cambios fuertes asociados a los periodos de inundación y sequía que llevan a los sistemas acuáticos desde condiciones oligotróficas a momentos de eutrofia. Las aguas (especialmente las negras y claras) son de muy baja mineralización (Payne 1986). Todos los ecosistemas acuáticos de la región presentan contenidos altos de dióxido de carbono y concentraciones elevadas de carbono orgánico (Wissmar *et al.* 1981, Richey *et al.* 1990). Los lagos de los planos de inundación tienden a mezclarse diariamente, en especial en las épocas de aguas bajas (Tundisi *et al.* 1984, Furch y Junk 1993). Estos lagos dependen de los aportes de los ríos, pero a su vez pueden influir sobre las características químicas de aquellos (Fisher y Parsley 1979). Tundisi (1994) ha hecho un completo resumen sobre los conocimientos limnológicos de que se dispone para la región amazónica suramericana; en su trabajo señala que la ecología del sistema hidrológico amazónico está determinada por tres factores principales: las fluctuaciones del nivel del agua que reflejan las interacciones entre los ríos y los planos de inundación, la naturaleza cambiante de los planos de inundación como consecuencia de la dinámica de los ríos y el estrecho contacto entre las comunidades acuáticas y las del bosque.

En Colombia, el trabajo de Duque *et al.* (1995) demostró que el río Caquetá es más pobre en iones y nutrientes que el Putumayo y éste que el Amazonas, a pesar de que los tres son sistemas de aguas blancas. El tamaño de la cuenca de cada río y los sustratos geológicos que recorren explican estas

diferencias. Agudelo *et al.* (2000), recopilaron importante información limnológica sobre los ríos de la Amazonia colombiana. Según estos autores, de los cuatro principales ríos de origen andino que recorren la región amazónica colombiana (Guaviare, Caquetá, Putumayo y Amazonas), solo el Amazonas muestra un importante grado de mineralización y un pH con mayor tendencia a la neutralidad. En los demás ríos es notoria la conductividad reducida y el pH bajo, condiciones que se van haciendo más agudas a medida que los tributarios nacidos en la selva se incorporan a sus aguas. De esta manera hay un gradiente de mayor a menor mineralización y de menor a mayor acidez que sigue el sentido oeste-este, es decir desde el piedemonte andino hacia el límite con el Brasil. De los cuatro ríos, el Caquetá es el más pobre en iones, lo que muestra posiblemente una influencia más destacada de rocas precámbricas en su cuenca media. En consecuencia, este río es de productividad biológica menor, en comparación con los otros sistemas de la llanura amazónica colombiana (Agudelo *et al.* 2000).

Tipos de aguas

Sioli (1967) concluyó que hay tres tipos de aguas en la región amazónica: blancas, negras y claras. Las primeras corresponden a ríos de origen andino que conducen abundantes sedimentos en suspensión y disueltos y mayor cantidad de nutrientes; sus aguas son poco transparentes y con pH cercano a la neutralidad. Las segundas se originan en la planicie selvática, con altos contenidos de sustancias húmicas, mayor transparencia, muy baja conductividad eléctrica, reducidos nutrientes y pH ácido. Las aguas claras también son transparentes, de baja conductividad, escasos nutrientes y pH ácido, pero nacen en zonas de la planicie de origen precámbrico del escudo guyanés o sobre suelos de tipo oxisol; su color es claro debido a que llevan menos ácidos húmicos. Adicionalmente, puede existir un cuarto tipo de aguas, intermedias o mixtas, que se presenta en los lugares donde confluyen aguas blancas con alguno de los otros tipos (Rai y Hill 1980).

En Colombia se destaca el trabajo de Duque *et al.* (1995) sobre la tipificación de los ambientes acuáticos de la Amazonia en el eje Apaporis - Tabatinga, que incluye una caracterización física y química puntual de los diversos tipos de aguas de la zona. Estos autores encontraron que en el sector estudiado se hallan los cuatro tipos de aguas, pero que algunas variables, como la conductividad, presentan rangos fluctuantes espacial y temporalmente, no necesariamente similares a los reportados para la región brasileña. A continuación se detallan algunos aspectos de las aguas claras por ser las predominantes en el ecosistema estudiado (lago Boa).

Aguas claras

Los distintos tipos de aguas en la región amazónica tienen su origen en condiciones particulares de litología, suelos, aportes y características de la materia orgánica y en procesos climáticos. Las aguas claras provienen principalmente, aunque no en forma exclusiva, de las regiones geológicas más antiguas de la Amazonia, los escudos precámbricos de las Guyanas y la región central brasileña (Marlier 1967). Estas regiones tienen rocas muy primitivas y meteorizadas, y por ello sus aportes minerales a las corrientes de agua que por ellas transitan son reducidos. Su pH es generalmente bajo, aunque puede incrementarse si los ríos atraviesan depósitos geológicos particularmente ricos en materiales calcáreos. Por ello, las variaciones en este parámetro en las aguas claras son mayores que en los otros tipos de aguas amazónicas (4.5 a 7.8). Sioli (1967) describe las aguas claras en los siguientes términos: “Ríos con aguas más transparentes con color amarillento a verde y verde oliva y una transparencia entre 60 cm y 4 m”. Según este autor, los ríos de aguas claras tienen sus áreas de captación en los relieves menos escabrosos y realmente planos de las antiguas masas geológicas del Brasil Central y de las Guyanas (rocas graníticas gneisíticas), o en los sedimentos terciarios de los planos de tierra firme amazónicos. En resumen, las aguas claras están asociadas a relieves planos y a suelos arenosos tipo latosol (Agudelo *et al.* 2000), pobres en sustancias húmicas. Las grandes variaciones en el pH de las aguas claras y su amplia distribución en la región amazónica indican que el término que las denomina es sólo un nombre colectivo de un conjunto de ambientes heterogéneos en sus condiciones químicas y biológicas, que sólo tienen en común la escasez de materiales suspendidos (Sioli 1967).

Como el mismo Sioli lo reconoció y fue comprobado luego en Colombia (Duque *et al.* 1995), las aguas claras tienen transiciones de diferentes grados con los sistemas de aguas blancas y negras. La composición mineralógica de los suelos define en gran medida la química de las aguas claras. Su conductividad es muy baja pero se incrementa cuando el pH supera las 5 unidades; por debajo de este valor la conductividad aumenta también a medida que el pH desciende (Sioli 1967). La mayor transparencia de las aguas claras permite que el fitoplancton prospere bien en estos sistemas y que incluso se produzcan florecimientos, limitados en este caso por los contenidos de nutrientes inorgánicos.

Las aguas claras son las de menor contenido de sustancias húmicas: 2,26 mg l⁻¹ en el río Tapajós, en comparación con 14,1 mg l⁻¹ en el río Amazonas y 26,6 mg l⁻¹ en el río Negro, (Prance 1979); esto las distingue apreciablemente

de las aguas negras. Estas sustancias húmicas corresponden a ácidos orgánicos de bajo peso molecular que son muy refractarios, es decir, que tienen baja biorreactividad (Lemke *et al.* 1998, Bianchessi y Bianchini 2002). Por ello, las aguas claras son relativamente más ricas en materia orgánica disuelta, utilizable por los microorganismos heterótrofos. En este sentido, los ambientes de aguas claras presentan aportes importantes de materia orgánica durante los periodos de aguas altas, pero la utilización de esta fuente de carbono por el bacterioplancton sólo es posible si el fósforo no es limitante (Farjalla *et al.* 2002). En general, la relación entre carbono orgánico disuelto y carbono inorgánico disuelto, aunque es baja, es mayor que la encontrada en aguas blancas (Duivenvoorden y Lips 1993), lo que confirma la importancia de la materia orgánica disuelta en estos ambientes.

Dinámica del agua

El pulso de inundación se ha considerado como el fenómeno físico determinante en la ecología de los ambientes acuáticos de los planos inundables de la Amazonia (Junk *et al.* 1989, Junk 1997) y de otras regiones del mundo (Hamilton y Lewis 1987, Wen 1992, Heckman 1998, Vazzoler *et al.* 1997, Oliveira y Calheiros 2000), debido a los cambios extremos que causa sobre las características ambientales y sobre las comunidades bióticas. Heckman (1998) describe, por ejemplo, grandes diferencias en la concentración de nutrientes entre las distintas épocas del ciclo hidrológico del Pantanal, lo mismo que en la productividad biológica y en las estrategias de sobrevivencia de las especies. Esta dinámica del agua influye de manera determinante en los aportes de nutrientes y materia orgánica, en su dilución en la columna de agua y en la distribución de la producción en los primeros eslabones tróficos. Específicamente para el fitoplancton, el pulso de inundación es el principal factor que provoca cambios en la composición y abundancia de especies (Oliveira y Calheiros 2000) y en la producción primaria (Rai y Hill 1980, Hill y Rai 1982). Por otra parte, la inundación anual no es simultánea en todos los lagos; cada uno tiene periodos diferentes de acuerdo con su morfología, distancia al río y cantidad de agua que le entra (Tundisi 1994). A esto se añade la distinta posición de cada lago en la cuenca.

El pulso de inundación en el Caquetá Medio responde al régimen hidroclimático regional. Se presenta una época de aguas bajas entre los meses de diciembre y febrero (temporada de menor precipitación) y un aumento posterior del nivel de agua que comienza a inundar el bosque y a permitir la intercomunicación de diferentes sistemas como ríos, canales laterales, quebra-

das y lagos de meandros abandonados. Los niveles máximos ocurren entre mayo y agosto (época de alta precipitación) (Duque *et al.* 1995). Hay que tener presente que el plano de inundación del río Caquetá en su trayecto colombiano es relativamente estrecho y su cauce es levemente trenzado y meándrico (Agudelo *et al.* 2000), por lo que gran parte de los sedimentos que transporta no se depositan en el llanura aluvial, dando como resultado que los ambientes acuáticos del plano de inundación reciban una carga mineral baja.

Además de la influencia periódica del régimen hidroclimático, existe otra serie de eventos arrítmicos, como las lluvias torrenciales, los vientos y los cambios de temperatura, que pueden crear o romper estratificaciones leves o patrones de circulación muy localizados (Esteves 1988). Como resultado, se originan movimientos de las masas de agua, cuyas variaciones en la magnitud y la velocidad del flujo, en los patrones de circulación y en los tiempos de residencia no se conocen hasta el momento para los ambientes acuáticos amazónicos de Colombia. Como lo señala Tundisi (1994), los lagos de los planos de inundación de la región amazónica presentan dos mecanismos de regulación superpuestos: los de orden diario (estratificación y mezcla, fenómenos nictimerales) y los de tipo anual (asociados al pulso de inundación); los primeros tienen gran influencia sobre la dinámica de los gases disueltos y de los nutrientes inorgánicos. La depleción severa de oxígeno y la mezcla completa, ambas causadas por los “friajes” (frentes fríos provenientes del polo sur), producen muertes masivas de peces en algunos lagos amazónicos (Tundisi 1994). En el Caquetá Medio los friajes afectan los ecosistemas acuáticos durante varios días en los meses de julio o agosto.

Recientemente McClain *et al.* (2001), recopilaron información básica sobre diferentes aspectos de la biogeoquímica de la región amazónica. En su documento tratan temas que van desde los componentes químicos atmosféricos y su influencia sobre los sistemas acuáticos y terrestres, hasta los cambios que ocurren en los flujos de los elementos particulados y disueltos cuando el río se mezcla con el mar. Otras cuestiones incluidas en este trabajo se refieren al ciclo de nutrientes en la selva de tierra firme y en el cerrado brasileño, al papel de los horizontes profundos del suelo en el almacenamiento de elementos, a los procesos biogeoquímicos al interior de las pequeñas quebradas de la selva, al control de la circulación de los elementos por parte de las plantas superiores en los planos de inundación y a los ciclos mismos de tales sustancias en dichos planos. Los autores hacen énfasis en la importancia de entender cómo los nutrientes, iones, materia orgánica y metales circulan por los dife-

rentes compartimentos de la cuenca amazónica, para desarrollar prácticas adecuadas de manejo y conservación de los ecosistemas allí presentes.

Nutrientes

Las aguas de la cuenca amazónica son muy pobres en electrolitos y nutrientes (Sioli 1968, Schmidt 1972a, 1972b). El río Caquetá es aún más pobre debido a que atraviesa áreas de la llanura amazónica con suelos de baja mineralización e incluso pasa por sectores del escudo guyanés (Duque *et al.* 1995). La mayor parte de las sustancias disueltas y suspendidas, aportadas a los planos de inundación, parecen provenir de los ríos principales de origen andino (aguas blancas), como el Amazonas (Furch y Junk 1993). Por esto, las condiciones apropiadas para el crecimiento de algas suspendidas y epifíticas en los ambientes acuáticos de estos planos de inundación dependen de la influencia estacional de tales ríos.

Si bien el nitrógeno y el fósforo que hacen parte de los sedimentos de los ríos de aguas blancas, como el Amazonas, parecen ser suficientes y estar disponibles para soportar el crecimiento del fitoplancton, Engle y Melack (1993) señalan que este último no puede ser fotosintéticamente activo si los sedimentos del agua no disminuyen para que pase la luz. Estos autores realizaron estudios en un lago del plano de inundación del río Amazonas y observaron que los nitratos y los fosfatos desaparecen rápidamente en aguas de inundación, lo que podría deberse al crecimiento del fitoplancton en zonas de mezcla. Así mismo, determinaron que el nitrato se remueve más rápido del agua que el fosfato, de manera que la relación N:P se reduce en las zonas de incremento de clorofila *a*. El nitrógeno se convierte así en factor limitante, periódicamente, en la varzea (se entiende por varzea el plano inundado por un río de aguas blancas o por la mezcla de éstas con aguas negras o claras; e igarapé o igapó, el inundado por un río de aguas negras o claras), llegando a valores N:P menores a 5 (Tundisi 1994).

Por otra parte, en estos lagos de inundación periódica se han observado deficiencias de fitoplancton durante la época en que los ríos de aguas blancas aportan nutrientes. Esto podría estar relacionado con procesos de advección (Engle y Melack 1993) y con el consumo de los nutrientes por parte de las algas no planctónicas y de las macrófitas (Furch y Junk 1993), que compiten con el fitoplancton por estos recursos.

Durante las épocas de aguas bajas se puede esperar un enriquecimiento de nutrientes por evaporación u otros efectos, como el aumento de amonio por los excrementos de las aves cuando se alimentan de peces. En esta época

los árboles almacenan nutrientes en sus tejidos y los liberan durante la inundación (Furch y Junk 1993). De acuerdo con estas evidencias, los lagos podrían responder como ambientes multitróficos de acuerdo a los cambios del nivel del agua: en aguas bajas serían eutróficos y en aguas altas pasarían a oligotróficos (Rai y Hill 1984).

Además del aporte de nutrientes por los ríos andinos, la dinámica de estos elementos en el plano de inundación también está determinada por la descomposición y la mineralización de la hojarasca. Los nutrientes se liberan del "litter" durante las aguas altas y su concentración desciende cuando baja el nivel (Furch *et al.* 1989). Los aportes de nutrientes básicos (N, P, K) y de calcio y magnesio a partir de la hojarasca son especialmente altos en los ambientes de aguas negras, donde una gran parte de estos compuestos se incorpora a los productores primarios del sistema en forma de sustancias inorgánicas disueltas (Furch *et al.* 1989).

Otros elementos químicos (como los metales alcalinotérreos), de gran importancia biológica debido a su escasez, parecen existir en mayor cantidad en las zonas del escudo guyanés que en las planicies del terciario (Schmidt 1972a).

Aunque se ha demostrado que en algunas varzeas existe un enriquecimiento biogénico de nutrientes, este aspecto no se ha explorado en los igarapés, pero se puede esperar que en éstos últimos tales elementos sean rápidamente captados por los consumidores, ya que su deficiencia allí es generalmente alta (Furch *et al.*, 1989).

Materia orgánica

La materia orgánica disuelta y particulada es un sustrato importante para los organismos heterótrofos (Hedges *et al.* 1994). El carbono orgánico disuelto representa entre el 50 y el 70% del carbono orgánico total y es una de las reservas mayores de carbono en la biosfera (Amon y Benner 1996).

Según la teoría del río como un continuum (Vannote *et al.* 1980 citado por Junk 1997), el carbono orgánico que llega a los sistemas fluviales depende principalmente del carbono alóctono aportado por la cuenca. Por el contrario, en los ríos que responden al concepto del pulso de inundación, como el Amazonas y el Caquetá, la mayor parte del carbono orgánico se produce dentro del plano de inundación, el cual se convierte en un sistema completamente integrado al ambiente lótico (Junk 1997). Las comunidades terrestres producen materia orgánica particulada que empieza a ser degradada y convertida

en sustancias disueltas en el suelo y en los lagos de los planos inundables. En sistemas como el Amazonas, las mayores diferencias composicionales se han encontrado entre la materia particulada gruesa, pobre en nitrógeno y en aminoácidos, y la materia particulada fina, rica en ambos compuestos (Hedges *et al.* 1994). El carbono orgánico disuelto representa el 50% de todo el carbono transportado por el río Amazonas. Las sustancias húmicas disueltas, que incluyen aquellos compuestos causantes del color café rojizo en las aguas amazónicas, constituyen el 60% de dicho carbono orgánico disuelto (Tundisi 1994).

Los ríos tropicales que se originan en las montañas tienen una carga de materia particulada en suspensión mucho mayor que los ríos de origen amazónico y las concentraciones de materia orgánica particulada son a su vez mayores en ríos y tributarios que en lagos (Wissmar *et al.* 1981). Esta materia orgánica particulada aumenta durante la época de inundación, a diferencia del carbono orgánico disuelto que parece mantenerse en niveles semejantes durante aguas bajas y altas (Richey *et al.* 1990).

La menor concentración de carbono orgánico en aguas blancas limita el crecimiento y la respiración del bacterioplancton, mientras que en aguas negras hay una co-limitación por parte del carbono, el nitrógeno y el fósforo (Richey *et al.* 1990).

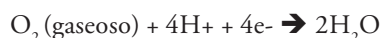
Reacciones de oxidación - reducción

Las reacciones de oxidación – reducción o reacciones “rédox” juegan un papel central en muchos de los fenómenos que ocurren en las aguas naturales. El comportamiento de los compuestos que contienen carbono, nitrógeno, sulfuro, hierro y manganeso está fuertemente influido por las reacciones rédox (Snoeyink y Jenkis 1980, Hongve 1997). Éstas, a su vez, pueden estar mediadas por la actividad de bacterias, algas y otros microorganismos (catalizadas por enzimas) y pueden ser muy importantes en la transformación de nutrientes, metales y otras especies químicas en las aguas naturales.

Las reacciones de oxidorreducción tienen dos partes: una de oxidación, en la que una sustancia pierde o dona electrones, y otra de reducción, en la cual una sustancia gana o acepta electrones. El acoplamiento entre estas dos reacciones está mediado por los electrones generados (por oxidación) o consumidos (por reducción). La sustancia que dona electrones se llama agente reductor, ya que es el causante de la reducción de otra sustancia. La sustancia que recibe electrones se denomina agente oxidante, debido a que provoca la oxidación de otra sustancia.

En estos procesos, los organismos implicados no realizan las reacciones químicas sino que las catalizan y las usan como fuente de energía para sus procesos metabólicos o como fuente de materiales para la biosíntesis (Snoeyink y Jenkis 1980). El ciclo del nitrógeno constituye una buena demostración de la importancia biológica de las reacciones rédox: la fijación de nitrógeno atmosférico y su conversión a NH_4 , por ejemplo, se da en el interior de las células de algunas cianofíceas (*Microcystis*, *Anabaena*, *Aphanizomenon*), dentro de las cuales existen condiciones altamente reductoras. Gracias a la actividad biológica es posible romper el triple enlace que une los dos átomos de nitrógeno gaseoso ($\text{N} \equiv \text{N}$) para formar compuestos como amonio, nitritos y nitratos. El proceso contrario (la desnitrificación) es mediado también por bacterias.

Por otra parte, las reacciones químicas que ocurren y los tipos de organismos que predominan en un ambiente determinado son diferentes si el sistema es anaerobio o aerobio. En un sistema aerobio las condiciones rédox del agua son controladas por la reacción:



En un ambiente anaerobio las condiciones rédox son determinadas por otras reacciones, como la desnitrificación, la reducción de nitrato, la fermentación, la reducción de sulfatos y la producción de metano (Snoeyink y Jenkis 1980). Los microorganismos utilizan estas reacciones de reducción para consumir los electrones generados por la oxidación de un sustrato energético. Dicho sustrato puede ser nitrato, sulfato o gas carbónico, pero puede existir una gran variedad de sustancias que cumplen este fin. Sin embargo, la producción de nitrógeno gaseoso a partir de nitratos (desnitrificación) parece ser la fuente más importante de electrones para los microorganismos en condiciones anaeróbicas.

Las comunidades anaeróbicas obligadas no se pueden desarrollar en presencia de oxígeno. Usando el mismo sustrato, los organismos anaerobios obtienen menos energía por mol mediante su oxidación que los organismos aerobios. Por lo tanto, no pueden crecer tan rápido, de manera que los aerobios los superan rápidamente. En este sentido general, las condiciones rédox del agua pueden determinar el tipo de comunidad biológica que se desarrolle, pero es necesario tener en cuenta que este efecto puede ser atenuado por la capacidad de algunos microorganismos de usar el oxígeno o el nitrato como aceptor de electrones (anaerobios facultativos). Es factible pensar entonces que algunas algas con capacidad de consumir materia orgánica (heterotrofia

facultativa), como las euglenofíceas, puedan verse favorecidas por las condiciones reductoras del agua, a diferencia de otros organismos fitoplanctónicos exclusivamente autótrofos.

BACTERIOPLANCTON

Las actividades de los microorganismos en océanos, lagos, marismas y corrientes de agua dulce son múltiples e incluyen muchos procesos relacionados con las cadenas alimentarias y los flujos de energía (Campbell 1987, Sullivan 1990). Estos microorganismos acuáticos se pueden clasificar como autóctonos y alóctonos (Rheinheimer 1987). Los primeros serían originarios del agua y por lo tanto estarían adaptados a las condiciones del hábitat, en tanto que los alóctonos permanecerían transitoriamente en el ecosistema, un corto o un largo tiempo dependiendo de las características del medio. Sin embargo, no existe una delimitación clara entre unos y otros.

En general, se observa que el desarrollo de la microbiología acuática, analizado desde una perspectiva ecológica, es relativamente inmaduro. En Colombia la mayoría de los estudios se limitan a las bacterias coliformes (totales y fecales), lo que ha llevado a un pobre progreso de la microbiología acuática. Incluso los grandes ríos como el Magdalena, el Cauca, el Orinoco, el Meta y el Caquetá son poco o nada conocidos. Para la región amazónica se han realizado algunas investigaciones (Rai y Hill 1984, Benner *et al.* 1995), pero éstas se circunscriben a la zona central del Brasil.

El término bacterioplancton se refiere básicamente a la fracción picoplanctónica del plancton, es decir, a los microorganismos con tamaños entre 0,2 y 2 μm (Fogg 1995). El fitoplancton tiene mayores dimensiones (2 a 200 μm) y parece estar muy relacionado con el bacterioplancton, ya que le suministra carbono orgánico disuelto y particulado. Además, se ha demostrado que las algas al morir liberan cantidades importantes de estos compuestos (Krstulovic *et al.* 1995, Fogg 1995, Coveney y Wetzel 1995, Troussellier 1993). El carbono orgánico que sirve de sustrato al bacterioplancton también puede provenir de fuentes alóctonas, ya sean sintéticas o naturales (Kroer 1993). Lo anterior provoca una producción heterotrófica alta por parte de esta comunidad, que puede superar en ocasiones entre 1,33 y 3,35 veces la producción autotrófica del fitoplancton (Coveney y Wetzel 1995).

En ambientes con gran variabilidad temporal y espacial en la disponibilidad de carbono orgánico, el bacterioplancton posee un potencial fisiológico alto que le permite adaptarse a tales condiciones cambiantes, ya que conforma

la mayoría de las biosuperficies pelágicas (lo cual le permite acceder a varias fuentes de alimento) y posee tasas de recambio rápidas. De esta manera, la comunidad bacteriana responde casi inmediatamente a los cambios ambientales. Para el caso del río Caquetá, es probable que la descomposición de materia orgánica exógena por parte de los hongos y de otros microorganismos, sustente una comunidad bacterioplanctónica abundante, la que puede ser, a su vez, regulada por el zooplancton.

El trabajo de Benner *et al.* (1995) señala que en las aguas del río Amazonas la eficiencia de las bacterias es máxima durante aguas altas, época en la que presentan una elevada producción y una baja tasa de respiración. Las bacterias son el componente dominante en este sistema, donde representan un 50% o más de la respiración total durante todas las épocas hidrológicas. En el período de aguas altas, cuando la interacción río - varzea es máxima, las eficiencias de crecimiento son consistentemente mayores (Benner *et al.* 1995).

La gran cantidad de bacterias impartiría a los sistemas ricos en materia orgánica, como el Amazonas y el Caquetá, un alto carácter heterotrófico, aunque la actividad bacteriana podría estar limitada por la calidad del sustrato. El sustrato que corresponde a materia orgánica particulada, en especial la de peso molecular alto, es el más biorreactivo (Benner *et al.* 1995). Dicha apreciación está de acuerdo con el modelo de biorreactividad de Amon y Benner (1996), según el cual ésta disminuye a medida que se pasa de partículas grandes a pequeñas y de recientes a viejas.

FITOPLANCTON Y PRODUCCIÓN PRIMARIA

El fitoplancton de la región amazónica

Son muchos los trabajos realizados en torno a la taxonomía del fitoplancton amazónico y la mayoría de ellos se han recopilado en el libro editado por Sioli (1984). El fitoplancton de estos ambientes se caracteriza por su gran diversidad y reducida abundancia, reflejo de las condiciones oligotróficas del agua. En algunos estudios se han reportado entre 292 y 319 especies de algas para los ambientes acuáticos más diversos del Brasil (Uherkovich y Franken 1980, Putz y Junk 1997). Se sabe que la mayor multiplicidad específica no está en las aguas blancas sino en las claras y negras. Se han registrado reproducciones masivas de algas cosmopolitas y la ocurrencia de formas típicas tropicales endémicas que son predominantes. Los grupos de algas más representativos en las aguas amazónicas son las cianofíceas, las bacillariofíceas, las eugle-

nofíceas, las zignematales (desmidias) y algunas clorofíceas (Sioli 1984, Putz y Junk 1997). Tundisi (1994) encontró que las clorofíceas dominaron en un pequeño lago del Mato Grosso Brasileño. Los principales limitantes para el desarrollo del fitoplancton en aguas amazónicas son la transparencia en ambientes de aguas blancas, y la disponibilidad de nutrientes en aguas claras y negras (Rai y Hill 1984).

Últimamente se han realizado algunas investigaciones sobre el fitoplancton en la Amazonia colombiana, como las de Duque y Donato (1993, 1994, 1995), Duque (1993, 1994a, 1994b, 1995, 1997), Bahamón (1994), Díaz (1995a, 1995b), Vargas (1996) y Marín (2000), la mayoría de ellas referidas a aspectos taxonómicos básicamente. Estos estudios coinciden en reportar diversidades altas y cambios estacionales apreciables en la composición del fitoplancton. El trabajo de Díaz (1995b) se refiere específicamente a los ambientes acuáticos del Caquetá Medio visitados durante la Expedición Inia 94. El estudio más reciente en la zona de interés es el de Camacho (1998), sobre la composición y abundancia del fitoplancton de los lagos Boa y Gavilán en dos momentos del ciclo hidrológico.

Producción primaria

En los sistemas acuáticos la producción primaria planctónica se refiere a la producción de carbono orgánico por las microalgas. Para el caso de la región amazónica se han detectado valores más altos de lo esperado (102 a 104 mg C m⁻²d⁻¹, según Hill y Rai 1982), a pesar de las reducidas concentraciones de fitoplancton. Al parecer, las tasas de renovación del fitoplancton son extremadamente rápidas y permiten que el carbono se renueve completamente entre 0,3 y 1,7 días y que se produzcan de 3 a 5 toneladas de C ha⁻¹año⁻¹ (Schmidt 1976, Putz y Junk 1997). Wissmar y colaboradores (1981) midieron promedios cercanos a 26,4 mg C m⁻³h⁻¹ en las varzeas y 4 mg C m⁻³h⁻¹ en los ríos. Sin embargo, estos datos pueden diferir mucho de una zona a otra y sistemas como los que se encuentran en la cuenca media del río Caquetá, aparentemente más pobres en iones y nutrientes que otros ríos de la región, pueden tener un comportamiento diferente.

En la Amazonia colombiana no se ha podido establecer con claridad qué tan productiva es la comunidad fitoplanctónica, ya que los métodos utilizados no son lo suficientemente sensibles ni comparables con los datos existentes en otras áreas de la región.

Actividad de la clorofila a

La temporalidad en la producción y en la biomasa del fitoplancton y de la clorofila a depende del régimen hidrológico y de las características físicas y químicas del agua que influyen sobre determinado ecosistema (Engle y Melack 1993). La fotosíntesis de la comunidad fitoplanctónica depende a su vez de la distribución de los fotopigmentos y de su respuesta a la radiación disponible para la fotosíntesis (radiación PAR).

La turbidez origina, por efectos espectrales, la atenuación de la luz y de la fotosíntesis. La turbidez abiótica es naturalmente alta en los lagos, los ríos y el plano de inundación amazónicos, con una influencia difícil de predecir, ocasionada por la composición mineral, el tamaño de las partículas y la trayectoria química del sedimento (Engle y Melack 1993). La variación espacial de la turbidez y la entrada de sedimentos al plano de inundación son muy amplias y se comportan de manera irregular debido a la dependencia de los canales laterales, a la magnitud de las corrientes y a la carga de sedimentos. De la carga total transportada por el río, las partículas menores a 2 μm penetran en el plano de inundación algunos cientos de metros con respecto al cauce, ocasionando cierto grado de turbidez inorgánica. Las partículas mucho menores alcanzan unos pocos kilómetros plano adentro (Engle y Melack 1993). Hay, por tanto, una estrecha relación entre las variaciones en la concentración de clorofila y la turbidez en los distintos ecosistemas y en las diferentes épocas del año.

Fluorescencia del fitoplancton y eficiencia fotosintética

La propiedad fluorescente de los pigmentos fotosintéticos del fitoplancton se ha utilizado para medir la concentración de las clorofilas, asumiendo que la emisión de radiación es isotrópica e independiente de la forma celular y de la especie de microalga (Gordon *et al.* 1993). A la fecha, las técnicas fluorométricas están bien establecidas para las mediciones cualitativas y cuantitativas de clorofilas y feopigmentos y han desplazado incluso a otros métodos menos sensibles y más complejos, como las determinaciones espectrofotométricas. La combinación con otras mediciones simultáneas mediante el empleo de sondas, como la radiación (PAR) y el oxígeno disuelto, permiten tener una imagen casi instantánea de la producción del sistema y de sus tendencias en el tiempo y en el espacio, aspectos que no se pueden evidenciar con un muestreo discreto (Madden y Day 1992). Debido a la mayor sensibilidad de la fluorimetría (0,03 mg m^{-3}) con respecto al método espectrofotométrico (0,08 mg

m³), Arar (1994) la recomienda para determinaciones de biomasa algal en sistemas oligotróficos, como puede ser el caso de la Amazonia.

Recientemente se ha empleado la fluorescencia como una técnica para estimar la eficiencia fotosintética de las algas planctónicas, mediante el uso de un herbicida inhibidor de la fotosíntesis, llamado DCMU [3-(3,4-diclorofenil)-1,1 dimetil urea]. Esta sustancia bloquea el flujo no cíclico de electrones en el fotosistema II. Como se sabe, la activación del fotosistema II provoca la transferencia de electrones a su aceptor primario, la coenzima Q (Steer 1997, Reynolds 1997). Este flujo de electrones a lo largo de una serie de conductores finalmente llega al centro de reacción del fotosistema I (la clorofila a). Por lo tanto, si es posible bloquear los centros de reacción del fotosistema II no habrá flujo de electrones y la clorofila a no podrá funcionar. Este es el papel que cumple el DCMU, ya que previene la reoxidación del aceptor primario de electrones del fotosistema II, la coenzima Q (Olson *et al.* 1996).

En la oscuridad, el centro de reacción del fotosistema II se encuentra reducido y la coenzima Q oxidada; se dice que en estas condiciones el fotosistema II está abierto. Cuando se exponen a la luz, los pigmentos fotosintéticos absorben los fotones y la energía de excitación se transfiere al centro de reacción, llamado P₆₈₀, lo que provoca la transferencia de un electrón. Durante este evento, la P₆₈₀ se oxida y la coenzima Q se reduce. El centro de reacción (la P₆₈₀) no puede usar la energía de otro fotón absorbido (se dice que está cerrado) hasta que se reduzca y la coenzima Q se oxide. La fluorescencia se produce entonces cuando el fotosistema II está cerrado, ya que la P₆₈₀ se excita pero no puede absorber la energía que le llega.

A temperaturas fisiológicas, la fluorescencia emana casi completamente del fotosistema II (Kolber y Falkowski 1993). Las bases teóricas que relacionan la fotosíntesis con la fluorescencia postulan que la energía de excitación entregada al fotosistema II puede tomar varios caminos: convertirse en energía química, gracias a la separación fotoquímica de cargas, reemitirse como fluorescencia o disiparse no radiactivamente como calor. Si el centro de reacción está abierto, la probabilidad de que la energía de excitación sea reemitida como fluorescencia es ~0,02. Si el centro de reacción está cerrado, esta probabilidad de reemisión fluorescente se incrementa a ~0,05 (Kolber y Falkowski 1993). Kirk (1996) describe este proceso de la siguiente manera: en condiciones normales las algas pierden como fluorescencia cerca de un 1% de la energía absorbida. Si la fotosíntesis se inhibe (ya sea porque los centros de reacción están cerrados o porque el fotosistema II se bloquea con una sustancia como el DCMU) la fluorescencia se incrementa hasta cerca del 3% de la luz

absorbida. En la oscuridad, cuando la coenzima Q está completamente oxidada, la fluorescencia se encuentra en su nivel mínimo (F_0). Bajo luz ambiente el campo de fluorescencia se incrementa en la medida que la coenzima Q se reduce, alcanzando un nivel máximo (F_m) cuando todos los centros de reacción están cerrados. La fluorescencia variable (F_v) se puede definir entonces como $F_m - F_0$. De esta manera, los cambios relativos en el campo cuántico de la fluorescencia reflejan el nivel de reducción de la coenzima Q. El campo cuántico corresponde entonces a la máxima eficiencia fotosintética de las algas y está tan estrechamente relacionado con la fracción F_v/F_m (Magnusson 1997) que puede estimarse de las medidas de dicho cociente.

En la práctica, la fluorescencia sufre un “apagamiento” por fenómenos que reducen la fluorescencia, como el mismo estado redox de la coenzima Q (“apagamiento” fotoquímico), el potencial electroquímico de las membranas y los gradientes de pH dentro de los cloroplastos, la conversión de la fluorescencia a calor por medio de los carotenoides en el ciclo de la xantofila, el flujo cíclico de electrones alrededor del fotosistema II y la fotodegradación de los centros de reacción de dichos fotosistemas (Kolber y Falkowski 1993). Por lo tanto, la fluorescencia mínima (F_0) también se puede definir como la fluorescencia inducida por la iluminación inmediatamente después de la adaptación de las algas a la oscuridad, que es cuando el apagamiento de la fluorescencia por el flujo de electrones es máximo (Cullen *et al.* 1997). De igual manera, la fluorescencia máxima (F_m) ocurre cuando el apagamiento fotosintético se elimina mediante la reducción total de los centros de reacción del fotosistema II, ya sea sometiendo el sistema a un exceso de irradiación que cause su saturación o bloqueando el flujo de electrones con un inhibidor como el DCMU. En consecuencia, la fluorescencia variable ($F_v = F_m - F_0$) es una medida del apagamiento fotosintético máximo y por lo tanto de la capacidad de flujo no cíclico de electrones a través del fotosistema II. Como F_m está relacionada con la transferencia de cuantos absorbidos a los centros de reacción del fotosistema II, la proporción F_v/F_m es una medida de la eficiencia cuántica de la fotoquímica del fotosistema II (Cullen *et al.* 1997). Como se aprecia, las relaciones F_v y F_v/F_m son una buena estimación de la tasa fotosintética e indirectamente de la productividad del fitoplancton. Cullen *et al.* (1986) demostraron que la absorción de carbono radiactivo tiene una elevada correlación con la fluorescencia variable. Las medidas de fluorescencia tienen la ventaja adicional de ser un método no destructivo del fitoplancton.

ZOOPLANCTON

Los aspectos estudiados sobre el zooplancton de la región amazónica se centran también en la taxonomía de estos organismos. En la actualidad se conocen cerca de 250 especies de rotíferos; este grupo generalmente supera en número a las especies de cladóceros y copépodos. Aproximadamente 16 especies de rotíferos se han registrado como dominantes en sistemas limnéticos (de aguas libres). De éstas, *Brachionus zanzibiseri gessneri*, *B. zanzibiseri reductus* y *Keratella americana* son características de sistemas de aguas negras y claras, mientras que *Brachionus falcatus*, *Conochilus dossaurius* y posiblemente *Filina longiseta* son especies propias de ambientes de aguas blancas (Robertson y Hardy, 1984). Se destacan los estudios sobre el filum Rotatoria realizados por Koste (1974, 1978, 1988), Koste y Böttger (1989, 1992), Koste y Robertson (1983, 1990), Koste y Hardy (1984) y Koste *et al.* (1984). Estos autores han descrito algunas especies exclusivamente amazónicas como *Anuraeopsis sioli* y *Paranuraeopsis quadriantennata*. Un grupo zooplanctónico poco conocido es el de los protozoos, los cuales, sin embargo, pueden alcanzar el 30% de la abundancia total de la comunidad (Tundisi 1994).

Los cladóceros tienen representantes de las familias Bosminidae, Daphniidae, Sididae, Moinidae, Holopedidae, Macrothricidae y Chydoridae. Las especies más representativas son *Bosminopsis deitersi*, *Ceriodaphnia cornuta*, *Moina minuta*, *M. reticulata* y *Daphnia gessneri*. A veces se presentan especies de los géneros *Bosmina* o *Diaphanosoma* y ocasionalmente *Holopedium amazonicum* (Robertson y Hardy 1984). En el río Negro, sistema típico de aguas negras, son frecuentes las especies *B. deitersi*, *C. cornuta*, *M. minuta*, *Diaphanosoma sarsi* y *D. fluviatilis* (Goulding *et al.* 1988).

Las especies de copépodos limnéticos encontrados en lagos y ríos de la Amazonia son alrededor de 40, de las cuales la mayoría son copépodos calanoideos. La comunidad de copépodos en estos cuerpos de agua está normalmente compuesta por 1 a 4 especies de calanoideos y 1 a 3 de ciclopoideos (Robertson y Hardy 1984). Para la parte baja del río Negro estos autores reportan 14 especies de calanoideos y según Goulding *et al.* (1988), solamente se conocen 3 especies de ciclopoideos en esta zona del río.

Otros estudios representativos para la Amazonia Central brasileña son los de Bozelli (1992, 1994), quien estudió la taxonomía y la composición del zooplancton en relación con la turbidez del agua en el lago Batata; el de Hardy (1992), sobre los cambios en la composición de especies zooplanctónicas y la disponibilidad de alimento en el lago Jacaretinga; los de Robertson y Har-

dy (1984) y Brandorff y Andrade (1978), que se refieren a la relación entre el zooplancton y las fluctuaciones de nivel de agua en el lago Camaleao y en el lago Jacaretinga, respectivamente; y el de Brandorff (1978), que compara los crustáceos planctónicos de un lago de aguas blancas y otro de aguas negras.

En Colombia, las investigaciones sobre el zooplancton de la región amazónica son escasas. Duque *et al.* (1995) registraron algunas especies de cladóceros en el eje Apaporis - Tabatinga, de las cuales la mayoría pertenecen a la familia Sididae (varias especies del género *Diaphanosoma*). De la familia Bosminidae encontraron un representante del género *Bosmina* y otro del género *Bosminopsis*; igualmente, reportaron la especie *Moina minuta* y larvas del díptero *Chaoborus*. En el río Igara-Paraná, Vargas (1996) encontró gran diversidad en el zooplancton de los lagos de meandros (madreviejás) asociados al río. En estos ambientes dominaron en diversidad y abundancia los rotíferos, de los cuales se encontraron 40 especies (los géneros más representativos fueron *Brachionus*, *Trichocerca* y *Poliarthra*). Los copépodos estuvieron representados por dos especies de ciclopoideos (género *Mesocyclops*) y dentro de los cladóceros se hallaron los géneros *Bosmina*, *Bosminopsis*, *Diaphanosoma*, *Moina* y *Ceriodaphnia*. También se encontraron larvas de *Chaoborus*. Vargas (1996) observó marcadas diferencias entre las épocas de aguas altas y de aguas bajas en cuanto a composición y abundancia de las especies.

SÍNTESIS

De todo lo visto a lo largo de este capítulo se puede concluir que los estudios limnológicos en la Amazonia colombiana apenas comienzan a superar la etapa descriptiva y que falta conocer muchos aspectos sobre la dinámica de las comunidades planctónicas, especialmente sobre su productividad y sus cambios como respuesta al pulso de inundación. El bacterioplancton es un componente completamente desconocido en los ecosistemas acuáticos de la región colombiana. El río Caquetá ha sido poco estudiado y su importancia como hábitat con reducida intervención no se ha establecido. Los ecosistemas de aguas claras han sido, igualmente, los que han recibido menor atención en cuanto a sus características físicas y biológicas y a su funcionamiento ecológico.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUDELO, E., SALINAS, Y., SÁNCHEZ, C., MUÑOZ, D., ALONSO, J., ARTEAGA, M., RODRÍGUEZ, O., ANZOLA, N., ACOSTA, L., NÚÑEZ, M. y VALDÉS, H. 2000. Bagres de la Amazonía Colombiana: Un recurso sin fronteras. SINCHI Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá. 253 p.
- AMON, R. and BENNER, R. 1996. Bacterial utilization of different size classes of dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography*, Vol. 41, No 1, pp. 41-51.
- ARAR, E. 1994. Evaluation of a new fluorometric technique that uses highly selective interference filters for measuring chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. Environmental Monitoring Systems Laboratory Office of Research and Development. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati, 23 p.
- BAHAMÓN, N. 1994. Estudio limnológico con énfasis en la comunidad del fitoplancton en algunos lagos de inundación del río Amazonas. Tesis Biólogo, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá.
- BENNER, R., OPSAHL, S., CHIN-LEO, G., RICHEY, J. and FORSBERG, B. 1995. Bacterial carbon metabolism in the Amazon River system. *Limnology and Oceanography*, Vol. 40, No 7, pp. 1262-1270.
- BIANCHESSI, M. and BIANCHINI, I. 2002. Humic substance mineralization in a tropical oxbow lake (São Paulo, Brazil). *Hydrobiologia*, Vol. 468, pp. 33-43.
- BOZELLI, R. 1992. Composition of the zooplankton of Batata and Mussurá lakes and of the Tromberas river, state of Pará, Brazil. *Amazoniana*, Kiel (Alemania). Vol. 12, No 2, pp. 239-261.
- 1994. Zooplankton community density in relation to water level fluctuations and inorganic turbidity in an Amazonian lake "Lago Batata", state of Pará, Brazil. *Amazoniana*, Kiel (Alemania). Vol. 13, Nos 1 y 2, pp. 17-32.
- BRANDORFF, G. O. 1978. Preliminary comparison of the crustacean plankton of a white and black water lake in Central Amazonia. *Verh. Intern. Verein Limnol.* Vol. 20, pp. 1198-1202.
- BRANDORFF, G. O. and ANDRADE, E. R. de. 1978. The relationship between the water level of the Amazonas River and the fate of the zooplankton population in Lago Jacaretinga, a varzea lake in the Central Amazon. *Studies in Neotrop. Fauna and Environm.* Vol. 13, pp. 63-70.

- CAMACHO, K. 1998. Fitoplancton en dos lagos de meandro de la llanura de inundación del río Metá (Caquetá Medio) durante dos periodos del año. Tesis Bióloga, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 77 p.
- CAMPBELL, R. 1987. Ecología microbiana. Limusa, México. 268 p.
- COVENEY, M. and WETZEL, R. 1995. Biomass, production and specific growth rate of bacterioplankton and coupling to phytoplankton in an oligotrophic lake. *Limnology and Oceanography*, Vol. 40, No 7, pp. 1187-1200.
- CULLEN, J. J., ZHU, M. and PIERSON, D. C. 1986. A technique to assess the harmful effects of sampling and containment for determination of primary production. *Limnology and Oceanography*, Vol. 31, No 6, pp.1364-1373.
- CULLEN, J. J., CIOTTI, A. M, DAVIS, R. F. and LEWIS, M. R. 1997. Optical detection and assessment of algal blooms. *Limnology and Oceanography*, Vol. 42, No 5, pp.1223-1239.
- DÍAZ, J. 1995a. Caracterización limnológica preliminar de los lagos de El Correo, Tarapoto y Caballo Cocha, Amazonia Central (Colombia-Perú). Tesis Biólogo Marino, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Santafé de Bogotá. 65 p., anexos.
- 1995b. Expedición Inia 94. Limnología. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Centro de Investigaciones Científicas - South American Expedition Foundation, Santafé de Bogotá. 162 p. (Mecanografiado).
- DUIVENVOORDEN, J. y LIPS, J. 1993. Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Tropenbos Colombia, Santafé de Bogotá. 301 p.
- DUQUE, S. R. 1993. Inventario, caracterización y lineamientos para la conservación de los humedales en el Departamento del Amazonas. Universidad Nacional de Colombia, INDERENA, Leticia. 106 p., anexos (Mecanografiado).
- 1994 a. Productividad de lagos en Colombia, a través de la cuantificación de pigmentos clorofílicos. En: Curso Internacional "Aspectos educativos alrededor de la conservación de la biodiversidad en el neotrópico". Universidad Pedagógica Nacional, OEA, ICETEX, ICFES. Santafé de Bogotá (Mecanografiado).
- 1994 b. Composición de la comunidad de fitoplancton en algunos ambientes lénticos de la Amazonia colombiana. CINDEC, Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá. (Mecanografiado).
- 1995. Euglenófitas pigmentadas de la Amazonia colombiana. *Rev. Acad. Col. Cien.*, Vol. 19, No 75, pp. 651-659.

- 1997. Tipificación limnológica de algunos lagos de la Amazonía Colombiana a través de la composición, biomasa y productividad del fitoplancton. Tesis Maestría Biología – Línea Ecología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 34 p., anexos, tablas, figuras.
- DUQUE, S. R. y DONATO, J. 1993. Primeros registros de *Micrasterias* (Desmidiaceae) en lagos del río Amazonas de Colombia. *Caldasia*, Vol. 17, No 2, pp. 354-355.
- 1994. Primeros registros de *Closterium* (Desmidiaceae) en lagos de la orilla colombiana del río Amazonas. *Rev. Acad. Col. Cien.*, Vol. 19, No 73, pp. 259-264.
- 1995. Primeros registros de desmidias filamentosas (Zygophyceae) en lagos de la orilla colombiana del río Amazonas. *Boletín Ecológico*, No 29, pp. 1-10.
- DUQUE, S. R., RUÍZ, J. E., GÓMEZ, J. y ROSSLER, E. 1995. Tipificación ecológica de ambientes acuáticos en la Amazonia colombiana (Eje Aporis-Tabatinga). Universidad Nacional de Colombia, Ideam, Universidad de los Andes, Santafé de Bogotá. 74 p. (Mecanografiado).
- ENGLE, D. L. and MELACK, J. M. 1993. Consequences of riverine flooding for seston and periphyton to floating meadows in an Amazon floodplain lake. *Limnology and Oceanography*, Vol. 38, No 7, pp. 1500-1520.
- ESTEVEZ, F. A. 1988. Fundamentos de limnología. Editora Interciencia Ltda-FINEP. Rio de Janeiro, Brazil. 575 p.
- FARJALLA, V. F., ESTEVES, F. A., BOZELLI, R. L. and ROLAND, F. 2002. Nutrient limitation of bacterial production in clear water Amazonian ecosystems. *Hydrobiologia*, Vol. 489, pp. 197-205.
- FISHER, T. and PARSLEY, P. 1979. Amazon lakes: water storage and nutrient stripping by algae. *Limnology and Oceanography*, Vol. 24, pp. 547-553.
- FOGG, G. E. 1995. Some comments on picoplankton and its importance in the pelagic ecosystem. *Aquatic Microbial Ecology*, Vol. 9, pp. 33-39.
- FURCH, K., JUNK, W. and CAMPOS, Z. 1989. Nutrient dynamics of decomposing leaves from Amazonian floodplain forest species in water. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 11, No 1, pp. 91-116.
- FURCH, K. and JUNK, W. 1993. Seasonal nutrient dynamics in an Amazonian floodplain lake. *Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart (Alemania), Vol. 128, No 3, pp. 277-285.
- GORDON, H., VOSS, K. and KILPATRICK, K. 1993. Angular distribution of fluorescence from phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, Vol. 40, No 2, pp. 416-421.

- GOULDING, M., CARBALHO, M. and FERREIRA, E. 1988. Rio Negro, rich life in poor water: Amazonian diversity and foodchain ecology as seen through fish communities. SPB Academic Publishing, Netherlands. 200 p.
- HARDY, E. R. 1992. Changes in species composition of Cladocera and food availability in a floodplain lake, Lago Jacaretinga, Central Amazon. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 12, No 2, pp. 155-168.
- HAMILTON, S. K. and LEWIS, W. M. Jr. 1987. Causes of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Limnology and Oceanography*, Vol. 32, pp. 1277-1290.
- HECKMAN, Ch. W. 1998. Ecosystem dynamics in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, Vol. 26, pp. 1343-1347.
- HEDGES, J., COWIE, G., RICHEY, J., QUAY, P., BENNER, R., STROM, M. and FORSBERG, B. 1994. Origins and processing of organic matter in the Amazon River as indicated by carbohydrates and amino acids. *Limnology and Oceanography*, Vol. 39, No 4, pp. 743-761.
- HILL, G. and RAI, H. 1982. A preliminary characterization of the tropical lakes of the Central Amazon by comparison with polar and temperate systems. *Arch. Hydrobiol.*, Vol. 96, pp. 97-111.
- HONGVE, D. 1997. Cycling of iron, manganese, and phosphate in a meromictic lake. *Limnology and Oceanography*, Vol. 42, No 4, pp. 635-647.
- JUNK, W. (Edit.). 1997. The Central Amazon Floodplain. Ecology of a pulsing system. Springer, Berlín. 525 p.
- JUNK, W. and FURCH, K. 1980. Química de aguas e macrofitas acuáticas e rios Igarapes na bacia Amazônica em áreas adjacentes. Parte 1: Trecho Cuiaba-Perto Velho Manaus. *Acta Amazônica* Brazil, Vol. 10, No 3 pp. 611-633.
- JUNK, W., BAYLEY, P. and SPARKS, R. 1989. The flood pulse concept in river flood-plain systems. In: Dodge, D.P. (Edit.). Proceedings of International Large River Symposium. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* No 106, pp. 110-127.
- KIRK, J. T. 1996. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge Univ. Press, Bristol. 509 p.
- KOLBER, Z. and FALKOWSKI, P. G. 1993. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ. *Limnology and Oceanography*, Vol. 38, No 8, pp.1646-1665.

- KOSTE, W. 1974. Zur kenntins der rotatorienfauna der „schwimmenden Wiese“ einer uferlagune in der varzea Amazoniens, Braziliens. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 5, No 1.
- 1978. Rotatoria, die rädertiere Mitteleuropas, Ein Bestimmungswerk, begründet von Max Voigt. Überordnung Monogonta. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 673 p., 234 Tafeln.
- 1988. Über die rotatorien einiger stillgewaser in derumgebung der biologischen Station Paranguana im tropischen regenwald in Perú. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 10, No 3, pp. 303-325.
- KOSTE, W. and BÖTTGER, K. 1989. Rotatorien aus Gewässern Ecuadors. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 10, No 4, pp. 407-438.
- 1992. Rotifers from Ecuadorian Waters II. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 12, No 2, pp. 263-304.
- KOSTE, W. and ROBERTSON, B. 1983. Taxonomic studies of the Rotifera (Phylum Aschelminthes) from central Amazonian varzea lake, Lago Camaleao (Ilha Marchantaria, Rio Solimoes, Amazonas, Brazil). *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 8, No 2, pp. 225-254.
- 1990. Taxonomic studies of the Rotifera from shallow waters on the island of Maracá, Roraima, Brazil. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 11, No 2, pp. 185-200.
- KOSTE, W. and HARDY, E.R. 1984. Taxonomic studies of the Rotifera (Phylum Aschelmintha) from Río Jatapú and Uatuma, Amazonas, Brazil. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 9, No 1, pp. 17-29.
- KOSTE, W., ROBERTSON, B. and HARDY, E. R. 1984. Further taxonomical studies of the Rotifera from Lago Camaleao, a central Amazonian varzea lake (Ilha Marchantaria, Rio Solimoes, Amazonas, Brazil). *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 8, No 1, pp. 555-576.
- KROER, N. 1993. Bacterial growth efficiency on natural dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography*, Vol. 38, No 6, pp. 1282-1290.
- KRSTULOVIC, N., PUCHER-PETKOVIC, T. and SOLIC, M. 1995. The relation between bacterioplankton and phytoplankton production in the mid Adriatic sea. *Aquatic Microbial Ecology*, Vol. 9, pp. 41-45.
- LEMKE, M.J., CHURCHILL, P.F. and WETZEL, R.G. 1998. Humic acid interaction with extracellular layers of wetland bacteria. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, Vol. 26, pp. 1621-1624.
- MADDEN, C. and DAY, J. 1992. An instrument system for high-speed mapping of chlorophyll a and physico-chemical variables in surface waters. *Estuaries*, Vol. 15, No 3, pp. 421-427.

- MAGNUSSON, G. 1997. Diurnal measurements of F_v/F_m used to improve productivity estimates in macroalgae. *Marine Biology*, Vol. 130, pp. 203-208.
- MARÍN, Z.Y. 2000. Estudio de la composición, biomasa fitoplanctónica y productividad primaria en el lago Tarapoto (Amazonia Colombiana) durante dos periodos hidrológicos. Tesis Bióloga, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 82 p., tablas.
- MARLIER, G. 1967. Hydrobiology in the Amazon region. "Atas do Simposio sobre a biota amazonica, Brazil 1966". Vol. 3, pp. 1-7.
- McCLAIN, M., VICTORIA, R. and RICHEY, J. 2001. The biogeochemistry of the Amazon Basin. Oxford University Press, New York. 365 p.
- OLIVEIRA, M. D. and CALHEIROS, D. F. 2000. Flood pulse influence on phytoplankton communities of the south Pantanal floodplain, Brazil. *Hydrobiologia*, Vol. 427, pp. 101-112.
- OLSON, R. J., CHEKALYUK, A. M. and SOSIK, H. M. 1996. Phytoplankton photosynthetic characteristics from fluorescence induction assays of individual cells. *Limnology and Oceanography*, Vol. 41, No 6, pp.1253-1263.
- PAYNE, I. 1986. The ecology of tropical lakes and rivers. John Wiley, New York. p 301.
- PRANCE, G. T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia*, Vol. 31, No 1, pp. 26-38.
- PUTZ, R. and JUNK, W. 1997. Phytoplankton and periphyton. In: Junk, W.J. (Edit.). The Central Amazon Floodplain. Ecology of a pulsing system. Springer, Berlin. pp. 207-222.
- RAI, H. and HILL, G. 1980. Classification of central Amazon lakes on the basic on microbiological and physico-chemical characteristics. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, Vol. 64, pp. 141-146.
- 1984. Primary production in Amazonian aquatic ecosystems. In: Sioli, H. (Edit.). The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. (Monographie Biologicae, Vol. 56). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 269-293.
- REYNOLDS, C. S. 1997. Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. Ecology Institute, Germany. 371 p.
- RHEINHEIMER, G. 1987. Microbiología de las Aguas. Ed. Acirbia, España. 229 p.

- RICHEY, J., HEDGES, J., DEVOL, A., QUAY, P., VICTORIA, R., MARTINELLI, L. and FORSBERG, B. 1990. Biogeochemistry of carbon in the Amazon River. *Limnology and Oceanography*, Vol. 35, No 2, pp. 352-371.
- ROBERTSON, B. and HARDY, E. R. 1984. Zooplankton of the Amazonian lakes and rivers. In: Sioli, H. (Edit.). *The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin.* (Monographie Biologicae, Vol. 56). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 337-352.
- SCHMIDT, G. 1972a. Chemical properties of some water in tropical rain-forest region of Central Amazonia along the new road Manaus-Caracari. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 3 No 2, pp. 199-207.
- 1972b. Amounts of suspended solids and dissolved substances in the middle reaches of the Amazon over the course of one year (August 1969 - July 1970). *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 3 No 2, pp. 208-223.
- 1976. Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. IV. On the primary productivity of phytoplankton in a bay of the lower Rio Negro (Amazonas, Brasil). *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 4, No 4, pp. 517-528.
- SIOLI, H. 1967. Studies in amazonian waters. "Atas do Simposio sobre a biota amazonica, Brazil 1966". Vol. 3, pp. 9-50.
- 1968. Hydrochemistry and geology in the Brazilian Region. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 1, No 3, pp. 267-277.
- SIOLI, H. (Edit.) 1984. *The Amazonas. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin.* (Monographie Biologicae, Vol. 56). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. 736p.
- SNOEYINK, V. L. and JENKIS, D. 1980. *Water Chemistry.* John Wiley and Sons, New York. 463 p.
- STEER, J. 1997. Structure and reactions of chlorophyll. Imperial College of Science, Technology and Medicine, Department of Chemistry, London. Documento Web en: <http://www.ch.ic.ac.uk/local/projects/steer/>
- SULLIVAN, J. R. 1990. Viruses at the sea. *Sea Fisheries*. pp. 24-28
- TROUSSELIER, M. 1993. Distribution and dynamics of bacterial production in relation to wind perturbations in a Mediterranean lagoon. *Limnology and Oceanography*, Vol. 38, No 1, pp. 193-201.
- TUNDISI, J. G. 1994. Tropical South America: Present and perspectives. In: Margalef, R (Edit.). *Limnology now: a paradigm of planetary problems.* Elsevier, Amsterdam. pp. 353-424.

- TUNDISI, J., FORSBERG, B., DEVOL, A., ZATER, T., TUNDISI, T., DOS SANTOS, A., RIBEIRO, J. and HARDY, E. 1984. Mixing patterns in Amazon lakes. *Hydrobiologia*, Vol. 108, pp. 3-15.
- UHERKOVICH, G. and FRANKEN, M. 1980. Aufwuchsalgen aus zentralamazonischen Regenwaldbächen. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 7, No 1, pp. 49-79.
- VARGAS, A. 1996. Estructura y dinámica de la comunidad planctónica de algunos lagos de meandros del río Igará-Paraná (La Chorrera, Amazonas). Tesis Biólogo Marino, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Santafé de Bogotá. 185 p.
- VAZZOLER, A.E., AGOSTINHO, A. A. and HAHN, N. M. (Editores). 1997. A planície de inundação do alto rio Paraná. Aspectos físicos, biológicos y socioeconômicos. Eduem, Nupelia (Maringá, Brasil), 460 p.
- WEBER, G. E. 1997. Causes of hydrochemical seasonality of major cations in lake Camaleao, a Central Amazonian floodplain lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, Vol. 26, pp. 408-411.
- WEN, Y. H. 1992. Contribution of bacterioplankton, phytoplankton, zooplankton and detritus to organic seston carbon load in a Changjiang floodplain lake (China). *Arch. Hydrobiol.*, Vol. 126, pp. 213-238.
- WISSMAR, R., RICHEY, J., STALLARD, R. and EDMOND, F. 1981. Plankton metabolism and carbon processes in the Amazon River, 175 tributaries and floodplain waters, Perú-Brazil, May-June 1977. *Ecology*, Vol. 62, No 6, pp. 1622-1633.

Capítulo 3

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

UBICACIÓN

La región de interés se ubica en la parte media de la cuenca del río Caquetá, a partir del meridiano 72, en el occidente, hasta el límite entre Colombia y Brasil, al oriente y entre los 0° 50' y 1° 40' de latitud sur. Incluye parte del río Caquetá, los ríos Mirití Paraná, Yará, Cahuinarí y Apaporis y una serie de ríos menores y quebradas que desembocan en ellos (figura 3.1). El área de trabajo donde se centró el estudio corresponde al sector del río o quebradón del Metá y su desembocadura en el río Caquetá. El plano de inundación formado por la confluencia de estos dos ríos se ubica a 71° 36' 28" LW y 0° 56' 33" LS (Camacho 1998) (figura 3.2). A continuación se detallan algunas características importantes que definen en alto grado el comportamiento de los ecosistemas acuáticos de la zona y de sus comunidades biológicas asociadas.

GEOMORFOLOGÍA Y GEOLOGÍA

En el área del Caquetá Medio se han identificado cuatro unidades geomorfológicas (Duivenvoorden y Lips 1993):

1. *La llanura aluvial del río Caquetá.* Presenta planos de inundación frecuente y esporádica entre 3 y 7 km de ancho. Los sectores que se inundan habitualmente se localizan cerca del río. La topografía es convexa-cóncava con barras y depresiones que corren paralelas al cauce y controlan el drenaje. Sólo las quebradas mayores se mantienen perpendiculares al sistema de barras. Esta llanura presenta también terrazas altas y bajas. Las terrazas son más extensas que el plano inundable y su promedio de elevación con respecto al nivel del río es de 10 m. Sobre ellas discurren quebradas de cauces meándricos y valles superficiales hasta de 8 m de profundidad y de 10 a 100 m de ancho. Estas quebradas se

desbordan frecuentemente por la lluvia y en ellas las fluctuaciones del nivel del agua son ligeras (Van der Hammen *et al.* 1991 en Duivenvorden y Lips 1993).

2. *Las llanuras aluviales de los ríos de origen amazónico.* Estas llanuras presentan planos de inundación con ríos de alta sinuosidad, diques naturales poco desarrollados, bacines extensos y meandros abandonados frecuentes. El régimen de inundación es más irregular y depende de las lluvias torrenciales en las cuencas. También está regulado por fenómenos de estiaje cerca de las desembocaduras de los ríos en el Caquetá. De acuerdo con la frecuencia y duración de las inundaciones, se encuentran orillones bajos, recientes, en las partes interiores de las curvas de los meandros y orillones altos de costa y de menor frecuencia de inundación. Las terrazas se encuentran generalmente entre 10 y 30 m sobre el nivel bajo del río, son planas y poco disectadas, con texturas finas en la parte superior de la secuencia estratigráfica. El lago Boa se encuentra en la llanura aluvial del río Metá, muy cerca a su desembocadura en el río Caquetá.

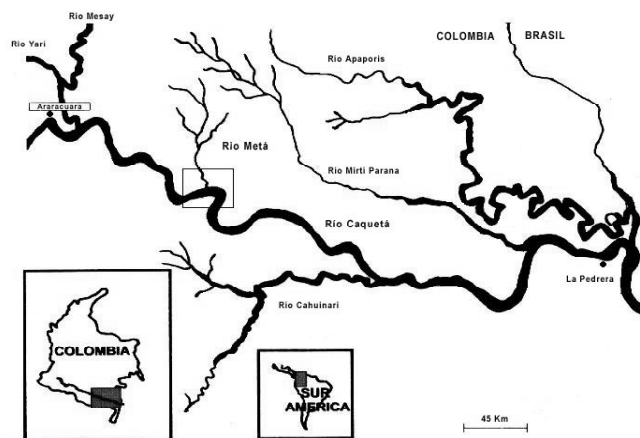


Figura 3.1 Área de estudio localizada en la parte media de la cuenca del río Caquetá, Amazonia colombiana (modificado de Díaz y Hernández 2000). El recuadro sobre el río Metá se detalla en la figura 3.2

3. *Los planos sedimentarios.* Son la unidad más extensa del Caquetá Medio, poseen partes planas poco disectadas y con tope de 70 m sobre el nivel bajo del río Caquetá; el promedio es de 40 m en la parte suroriental. Los sedimentos pueden ser del terciario superior o inferior y en ellos

se encuentran incluidas la mayor parte de las demás unidades geomorfológicas (planos inundables y terrazas cercanas a los cauces de los ríos).

4. *Las formas de roca dura.* De éstas existen dos masas de areniscas: la de Araracuara y la de Santa Isabel. Esta última es de edad paleozoica (precámbrica) y aflora sólo en los caños de su base. Existen también colinas aisladas de areniscas que son igualmente de origen precámbrico. La roca dura aflora en el cauce del río en época de aguas bajas. Estos afloramientos se presentan principalmente en Araracuara, el Chorro Yarí, el Chorro Sardina, la roca frente a la isla Zumaeta y el Chorro de la Campana (río Yarí); la placa rocosa de las islas Zumaeta y Miriñame es cuarcita de la formación Pedrera (precámbrico) (Proradam 1979). En época de aguas bajas afloran costras de arena y grava cimentadas con hierro secundario en los siguientes sectores: noroeste de la isla Miriñame, cerca de las bocas de las quebradas El Arroz y El Engaño, entre la isla El Sol y Santa Isabel y frente a la isla Solarte.

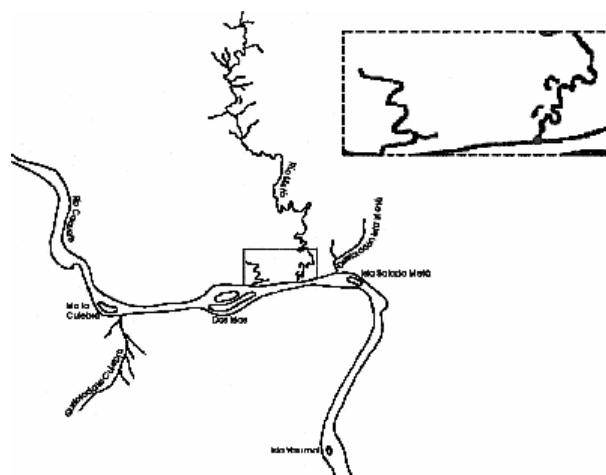


Figura 3.2 Detalle del área de trabajo en el plano de inundación de los ríos Caquetá y Metá. En el recuadro interior ampliado se muestran los lagos Gavilán (inferior) y Boa (superior) próximos al río Metá

LITOLOGÍA

La principal formación litológica de la región amazónica corresponde a una masa de roca cristalina muy antigua, de más de 600 millones de años, conocida como el Escudo Precámbrico (Putzer 1984), sobre la cual se han depositado sedimentos terciarios y cuaternarios y elementos de origen volcá-

nico. Al norte del río Amazonas el escudo precámbrico recibe el nombre de Escudo Guyanés y al sur se denomina Escudo Central Brasileiro. El Caquetá Medio se ubica al noroccidente de la gran cuenca amazónica. En esta región aflora el Escudo Guyanés, que ocupa gran parte del territorio ubicado al norte del río Caquetá (Agudelo *et al.* 2000). Las rocas precámbricas están compuestas de gneiss, migmatitas y granulitas altamente metamórficas, y de anfibolitas, granitos intrusivos, volcanitas ácidas y metasedimentos (cuarcita, filita, esquistos cristalinos) (Putzer 1984). La cuenca del río Metá que alimenta al lago Boa se encuentra dentro la unidad geomorfológica de planos sedimentarios (Duivenvoorden y Lips 1993), que se han formado sobre el Escudo Guyanés. Las arenas de estos planos sedimentarios presentan una composición química variable, aunque muy pobre: el SiO_2 representa entre el 97 y el 99%, mientras que el Fe_2O_3 fluctúa entre 0,5 y 0,1%; el MgO entre 0,02 y 0,04%; el CaO entre 0,04 y 0,05%; el Na_2O entre 0,05 y 0,06%; el K_2O entre 0,03 y 0,05%; el P_2O_5 entre 0,01 y 0,02% y el MnO entre 0 y 0,01% (Duivenvoorden y Lips 1993). En las arcillas terciarias también predomina el sílice (60 a 73%), pero otros minerales, como hierro, potasio, manganeso, sodio y calcio son más abundantes que en las arenas (Duivenvoorden y Lips 1993). En un pequeño sector del río Metá, cerca de su desembocadura sobre el río Caquetá, el proyecto Proradam (1979) encontró, además, un afloramiento del Complejo Migmatítico del Mitú, que es parte del Escudo Guyanés y está compuesto por metasedimentos arenáceos y pelíticos, metaígneos básicos y cuarzo-feldespáticos, blastomilonita y granitos migmatíticos, éstos últimos con una composición que varía desde alaskita hasta monzonita. Los gneises de Araracuara presentan concentraciones altas de K_2O (7,74%) y bajas de Na_2O (1,57%), en comparación con otras zonas de la región amazónica donde se presenta este Complejo. Esta composición litológica de los materiales parentales que conforman la cuenca del río Metá determinará parcialmente la química de sus aguas.

CLIMA

El clima de la región del Caquetá Medio se clasifica como AFI, según Koppen (1936 en Duivenvoorden y Lips 1993), sigla que designa climas con lluvia suficiente en todos los meses (>60 mm) y diferencia de temperatura menor a 5 °C entre el mes más cálido y el más frío. De acuerdo con la clasificación de Holdridge corresponde a bosque húmedo tropical (Bh-T).

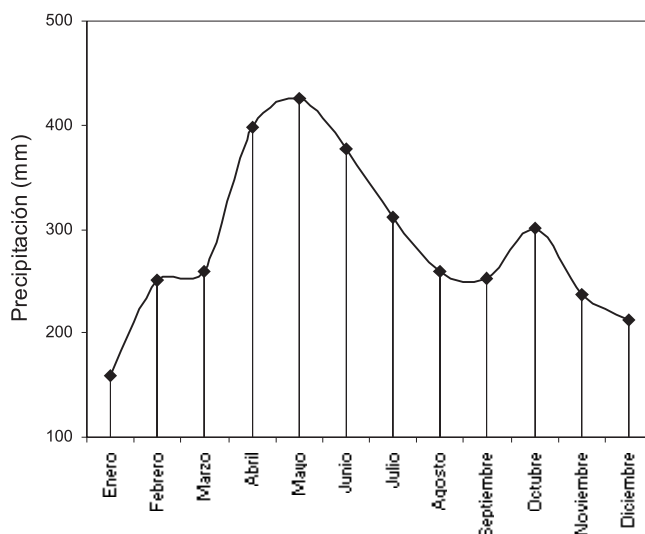


Figura 3.3 Precipitación mensual promedio en Araracuara (estación del IDEAM) para el periodo 1990-2000

El promedio de precipitación total anual de la Amazonia colombiana es de 2500 mm (Proradam 1979). Sin embargo, para el Caquetá Medio el promedio anual es de 3415 mm (periodo 1990-2000, según datos de la estación climática de Araracuara del IDEAM¹). En la figura 3.3 se puede ver el comportamiento mensual de las lluvias para el periodo señalado. El régimen tiende a ser unimodal con una temporada de menor precipitación (época seca) entre diciembre y febrero-marzo y un aumento de las lluvias entre abril y junio. Parece existir un veranillo entre agosto y septiembre. En octubre hay un leve incremento de la precipitación debido al paso de la confluencia intertropical. El promedio anual de días lluviosos es de 225. En la región son frecuentes los aguaceros torrenciales, con un promedio de 99 ± 10 mm, que constituyen el 70% de la lluvia caída; un 15% corresponde a aguaceros de más 50 mm.

La variación latitudinal y mensual de la temperatura en la Amazonia colombiana es poca (Proradam 1979). No obstante, las variaciones diarias son considerables ya que de 29-32 °C durante el día descienden a 21-23 °C en la noche. Durante los períodos de heladas o friajes provenientes del Brasil (generalmente 3 días a mitad de año), las temperaturas se reducen a 14 °C en el día y 8 °C en la noche.

¹ IDEAM. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales.

La velocidad media mensual del viento es muy baja. En la mañana fluctúa entre 1 y 24 m seg^{-1} y en la tarde oscila entre 0,4 y 0,8 m seg^{-1} , aun cuando aumenta durante los aguaceros. Los meses de mayor intensidad de vientos coinciden con la época seca, cuando se presenta la influencia de los Alisios del noreste.

El régimen de brillo solar es consistente con respecto a la distribución de la precipitación (Proradam 1979). Diciembre y enero son los meses de mayor brillo solar (5,5 horas día^{-1} , en promedio) y marzo y abril presentan los menores valores (3,5 horas día^{-1} , en promedio).

La evapotranspiración potencial promedio es de 1447 mm año^{-1} . Junio y julio muestran generalmente los menores valores, lo cual se debe a los niveles más altos de humedad relativa y a la reducción de la temperatura, la velocidad del viento y el brillo solar en estos meses. La precipitación anual siempre supera a la evapotranspiración potencial anual, lo que ocasiona exceso de agua en el suelo. Sin embargo, hay meses en que la evapotranspiración es mayor que la precipitación (época seca).

VARIABLE	UNIDAD DE MEDICION	VALOR	VALORES TIPICOS DE AGUAS CLARAS
pH	Unidades	4,65 – 6,1	4,5 – 7,8
Conductividad	microS cm^{-1}	4,9 – 18,6	Media
Transparencia	m	1 – 1,9	0,6 – 4,3
Color aparente	---	Verde oliva	Amarillo a verde oliva

Tabla 3.1 Comparación entre las variables físicas y químicas del río Metá (Díaz 1995, Camacho 1998) con los valores característicos de las aguas claras (Sioli 1967)

HIDROLOGÍA

La hoya del río Caquetá se ubica en la zona noroccidental de la gran cuenca amazónica. El río Caquetá nace en los Andes colombianos y desemboca con el nombre de Japurá en el Amazonas brasileño. Su extensión total es de 2200 km, de los cuales 1200 se encuentran en territorio colombiano. El curso del río presenta una sinuosidad baja con curvas largas, islas estables y un canal de 750 a 2000 m de ancho. Como se mencionó en el capítulo 2, el agua del río Caquetá se designa como blanca, según la clasificación propuesta por Sioli (1967) y sus conductividades son relativamente mayores (15-40 mS cm^{-1})

que las de los ríos amazónicos que lo alimentan. El pH es casi neutro y tiene una carga de sedimentos en suspensión considerablemente alta.

En la parte media de su curso en Colombia, el Caquetá recibe las aguas de otros ríos como el Yarí, el Mirití Paraná y el Apaporis, por su margen izquierda, y el Cahuinari, por su margen derecha, así como gran cantidad de ríos menores (quebradones) y quebradas de estas cuencas.

El río Mirití Paraná es de origen amazónico, posee aguas claras con bajo contenido de iones, alto contenido de carbono orgánico, pH más ácido que el del Caquetá y carga de materiales en suspensión baja. Tiene un curso largo y sinuoso en su parte baja, cerca de la desembocadura. Recibe la influencia de dos quebradas de aguas negras (Negra y Agua Negra) con un caudal considerable que hacen que el color y las características del agua cambien. Estas aguas poseen pH ácido, alto contenido de carbono orgánico y bajas concentraciones de electrolitos inorgánicos. Otros ríos de aguas claras de origen amazónico en la región del Caquetá Medio son el Cahuinari (que muestra valores más altos de conductividad y una mayor turbidez) y el río Apaporis (extenso, de gran caudal y sinuosidad baja con curvas amplias). El río o quebradón del Metá (área en la que se centró el estudio) es menos caudaloso que los ríos mencionados, pero es también de aguas claras, como se deduce de los datos químicos medidos por Díaz (1995) y Camacho (1998) (Tabla 3.1). Su desembocadura sobre el río Caquetá forma un plano de inundación que incluye dos lagos de meandro, el Gavilán y el Boa (figura 3.2). En este último se evaluaron en detalle las características de las comunidades planctónicas.

VEGETACIÓN

La vegetación del Caquetá Medio muestra alta diversidad, mayor en las tierras altas bien drenadas que en las bajas y podzolizadas (Duivenvoorden y Lips 1993). Según Proradam (1979), los bosques del área tienen el carácter de selva densa exuberante, con vegetación en estado de clímax y gran profusión de epifitas y parásitas.

El río Caquetá presenta principalmente bosques de vega baja y alta, así como de terrazas bajas cerca de su cauce, con diferentes grados de inundabilidad. La importancia de estas formaciones vegetales para los ecosistemas acuáticos radica en la gran producción de materia orgánica, que llega a los ríos, lagos y quebradas, especialmente en la época de inundación. Los bosques inundables, en especial, son los que aportan en mayor proporción carbono orgánico y otros elementos a los ríos y lagos (Furch *et al.* 1989). Urrego (1996), estudió estas formaciones vegetales en la región del Medio Caquetá y encon-

tró que hay siete clases diferentes de comunidades inundables. En general son de menor altura que otras formaciones vegetales de zonas no inundables, tienen menos biomasa aérea arbórea y presentan mayor densidad de palmas (*Mauritia flexuosa*, *Mauritella acuelata* y *Euterpe catinga*). Los árboles de más de 10 cm de diámetro son escasos y las familias más comunes son Lecythidaceae, Euphorbiaceae y Chrysobalanaceae.

ACTIVIDAD ANTRÓPICA

En el Caquetá Medio viven aproximadamente 1500 personas (con una densidad de 0,2 habitantes por km²), la mayoría indígenas asentados en áreas de reserva. Los principales asentamientos están concentrados a lo largo del Caquetá y en la cuenca del río Mirití Paraná. Entre las comunidades indígenas se encuentran los Yukuna, los Matapí, los Tanimuda, los Lethuama, los Jurume, los Jeruriwa, los Aweretú, los Bora, los Muinane y los Andoke (Van der Hammen 1992).

Las principales actividades humanas son la agricultura de pancoger en chagras que se rotan y abandonan, la recolección de productos del bosque, la pesca y caza de subsistencia, la extracción de madera, el pastoreo extensivo, la pesca comercial y algunas actividades oportunistas, como la caza de animales de piel e incluso el cultivo de plantas ilícitas y, últimamente, la extracción de oro del río Caquetá. El comercio se concentra principalmente en las poblaciones de Puerto Santander, María Manteca y La Pedrera, donde conviven colonos e indígenas.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUDELO, E., SALINAS, Y., SÁNCHEZ, C., MUÑOZ, D., ALONSO, J., ARTEAGA, M., RODRÍGUEZ, O., ANZOLA, N., ACOSTA, L., NÚÑEZ, M. y VALDÉS, H. 2000. Bagres de la Amazonía Colombiana: Un recurso sin fronteras. SINCHI Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá. 253 p.
- CAMACHO, K. 1998. Fitoplancton en dos lagos de meandro de la llanura de inundación del río Metá (Caquetá Medio) durante dos periodos del año. Tesis Bióloga, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 77 p.
- DÍAZ, J. 1995. Expedición Inia 94. Limnología. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Centro de Investigaciones Científicas - South American Expedition Foundation, Santafé de Bogotá. 162 p. (Mecanografiado).

- DÍAZ, J. y HERNÁNDEZ, C.L. 2000. Biotopos de importancia para el delfín de río *Inia geoffrensis* en sistemas acuáticos de la cuenca media del río Caquetá. *Geotrópica*, Bogotá, Vol. 5, pp. 33-40.
- DUIVENVOORDEN, J. y LIPS, J. 1993. Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Tropenbos Colombia, Santafé de Bogotá. 301 p.
- FURCH, K., JUNK, W. and CAMPOS, Z. 1989. Nutrient dynamics of decomposing leaves from Amazonian floodplain forest species in water. *Amazoniana*, Kiel (Alemania), Vol. 11, No 1, pp. 91-116.
- PROGRAMA RADAGRAMÉTRICO DEL AMAZONAS (PRORADAM). 1979. La Amazonia colombiana y sus recursos. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá. 590 p., mapas.
- PUTZER, H. 1984. The geological evolution of the Amazon basin and its mineral resources. In: Sioli, H. (Edit.). The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. (Monographie Biologicae, Vol. 56). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 15-46.
- SIOLI, H. 1967. Studies in amazonian waters. "Atas do Simposio sobre a biota amazonica, Brazil 1966". Vol. 3, pp. 9-50.
- URREGO, L.E. 1996. Los bosques inundables del medio Caquetá (Amazonía colombiana). Fundación Tropenbos, Santafé de Bogotá. 558 p.
- VAN DER HAMMEN, M. 1992. El manejo del mundo. Naturaleza y sociedad entre los Yukuna de la Amazonía colombiana. Estudios en la Amazonía colombiana IV. Tropenbos Colombia, Bogotá. 376 p.

El texto principal de este libro
ha sido compuesto
en la tipografía de la familia
AmericanGaramond
con tamaño de doce puntos

Las labores de edición
fueron terminadas en la ciudad de Bogotá
durante el mes de noviembre del año dos mil cinco.

La impresión fue
realizada sobre papel Bond de 90 gramos
y encuadernación rústica
pegado al lomo por sistema hot-melt
en los talleres de Servigraphic Ltda.
Bogotá - Colombia



UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO
www.utadeo.edu.co

ISBN 958-9029-72-8



9 789589 029725