

## Acoplamiento entre las comunidades planctónicas de un lago amazónico de aguas claras (lago Boa, Colombia)

Gabriel A. Pinilla<sup>1,\*</sup>, Amparo Canosa<sup>2</sup>, Antonio Vargas<sup>2</sup>, Marcela Gavilán<sup>2</sup> y Liliana López<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Profesor Asistente, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Carrera 30 No 45-03 Edificio 421 Oficina 221, Bogotá, Colombia.

<sup>2</sup> Grupo de Microbiología Acuática, Facultad de Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano. Carrera 4 N° 22-61 Módulo 2 Piso 6, Bogotá, Colombia. amparo.canosa@utadeo.edu.co.

\* Autor responsable de la correspondencia: gapinillaa@unal.edu.co.

### RESUMEN

#### Acoplamiento entre las comunidades planctónicas de un lago amazónico de aguas claras (lago Boa, Colombia)

Las comunidades planctónicas de un lago están relacionadas entre sí de diversas maneras. Para los lagos amazónicos colombianos poco es lo que se conoce sobre este acoplamiento. Se realizaron siete visitas al lago Boa (Caquetá Medio) desde mayo de 1999 a mayo de 2000, durante las cuales se tomaron muestras de bacterioplancton, fitoplancton, nanozooplancton (protozoos) y rotíferos y crustáceos (mesozooplancton) para conocer sus variaciones y sus relaciones numéricas a lo largo del ciclo hidrológico. Los promedios de abundancias de individuos por litro fluctuaron entre  $4.1 \cdot 10^9$  a  $1.4 \cdot 10^{10}$  bacterias,  $5.5 \cdot 10^3$  a  $6.4 \cdot 10^6$  microalgas,  $2.2 \cdot 10^4$  a  $1.1 \cdot 10^5$  protozoos nanoplanctónicos y 8.1 a 240 organismos mesozooplanctónicos (rotíferos y crustáceos). Todas las comunidades tuvieron mayores abundancias en el periodo de aguas bajas, cuando el lago se desconectó del río Metá. El fitoplancton fue muy diverso y poco abundante; los grupos dominantes fueron las clorofitas, dinofitas y cianobacterias. El mesozooplancton fue escaso y estuvo compuesto principalmente por rotíferos. Dentro de los protozoos nanoplanctónicos predominaron los ciliados. Se halló una asociación estadística significativa entre las abundancias totales del fitoplancton y del bacterioplancton ( $p = 0.0001$ ), lo cual sugiere algún grado de interdependencia de las dos comunidades. Durante los meses de inundación la fuerza física del pulso hidrológico parece causar que las comunidades funcionen con mayor autonomía, ya que en esta época el lago Boa se comporta como un verdadero sistema lótico.

**Palabras clave:** Plancton, acoplamiento, abundancia, Caquetá, Amazonía, Colombia.

### ABSTRACT

#### Coupling between the planktonic communities of a clear water Amazon lake (Boa Lake, Colombia)

Planktonic communities of a lake are related in several forms. For Colombian Amazon lakes little is known about this coupling. Seven surveys in the Boa Lake (Middle Caquetá) were made between May of 1999 and May of 2000 to take samples of bacterioplankton, phytoplankton, nanozooplankton (protozoa) and rotifers and crustaceans (mesozooplankton), to study their variations and numerical relationships throughout the hydrological cycle. Average densities per liter were  $4.1 \cdot 10^9$  to  $1.4 \cdot 10^{10}$  bacteria,  $5.5 \cdot 10^3$  to  $6.4 \cdot 10^6$  phytoplankton,  $2.2 \cdot 10^4$  to  $1.1 \cdot 10^5$  nanoplanktonic protozoa and 8.1 to 240 mesozooplankton (rotifers and crustaceans). All the communities had higher abundances in the low water period, when the lake was disconnected from the Metá River. Phytoplankton was very diverse and scarce, but dominant groups were Chlorophyta, Dinophyta, and Cyanobacteria. Mesozooplankton was scarce and with low diversity, with rotifers as the most important group. Ciliates were predominant within nanoplanktonic protozoa. There was a significant statistical relationship between phytoplankton and bacterioplankton total densities ( $p = 0.0001$ ), which suggests some level of interdependence among these planktonic communities. During the flood months, the physical force of the hydrologic pulse seems to cause communities to become more autonomous, because at this time the Boa Lake acts more like a lotic system.

**Keywords:** Plankton, coupling, abundance, Caquetá, Amazon, Colombia.

## INTRODUCCIÓN

Las comunidades planctónicas juegan un papel fundamental en la ecología de los cuerpos de agua lénticos y en los lóticos de reducida velocidad. Son bastante conocidos los efectos de las microalgas sobre la dinámica de los gases disueltos y los nutrientes, así como su papel en la producción primaria acuática (Reynolds, 1997; Margalef, 2002). El bacterioplancton, por su parte, es esencial en la circulación de materia y energía a través de vías detriticas, fenómeno denominado “bucle” o circuito microbiano (Azam *et al.*, 1983; Laurion *et al.*, 1995). Además, la comunidad de bacterias del agua tiene un papel importante en la mineralización de la materia orgánica (Campbell, 1987; Steenbergen *et al.*, 1993) transformándola en elementos disponibles para las algas. Sobre el zooplancton también se conoce su función controladora del fitoplancton (Sterner, 1989) y de las bacterias (Gasol & Vaqué, 1993) y su labor como aportante de nutrientes al agua a través de sus exudados y desechos (Capblancq, 1990). De esta forma, los microcrustáceos, rotíferos y organismos nanozooplanktónicos cumplen un papel central en el control de las poblaciones de bacterias y algas (DeMott, 1989; Sterner, 1989). En general, las comunidades planctónicas están acopladas y presentan fenómenos de interdependencia que las liga no sólo por compartir un mismo ambiente (la columna de agua) y unos mismos recursos (nutrientes), sino porque sus actividades biológicas se influyen mutuamente (Trousselier, 1993; Kroer, 1993; Krstulovic *et al.*, 1995; Fogg, 1995; Coveney & Wetzel, 1995). En Colombia, y en especial en la región amazónica, es poco o nada lo que se conoce sobre la dinámica conjunta de estas comunidades.

El presente trabajo aborda el estudio comparativo de los tres componentes planctónicos principales (bacterioplancton, fitoplancton y zooplancton) del lago Boa a lo largo de un ciclo hidrológico. En el caso del zooplancton se consideran por separado los organismos mesozooplanktónicos (crustáceos y rotíferos) de los protozoos heterotróficos nanoplanktónicos, aunque es-

tos últimos no se tienen en cuenta en los análisis estadísticos. La hipótesis básica que se pretendió confrontar es que las abundancias de las distintas comunidades planctónicas se corresponden entre sí, es decir, que existe un acoplamiento entre ellas y que dichas relaciones se ven afectadas a su vez por el pulso de inundación, fenómeno físico que determina la ecología general de los ambientes acuáticos de los planos de inundación (Junk *et al.*, 1989; Junk, 1997).

## METODOLOGÍA

### Área de estudio y fechas de muestreo

El lago Boa es un antiguo meandro del río o quebradón del Metá, el cual es un sistema de aguas claras de la región amazónica colombiana (este quebradón es distinto al río Meta de la cuenca del Orinoco). El lago se encuentra en el plano de inundación formado por la desembocadura de este quebradón sobre el río Caquetá, en su cuenca media. Tiene forma de herradura y sus dimensiones son: longitud 680 m, ancho medio 46 m, perímetro 1540 m y profundidad fluctuante (entre 2 y 6 m) de acuerdo al periodo hidrológico. Se ubica a 71°36'28" LW y 0°56'33" LS, en el departamento del Amazonas, Colombia. En esta región el ciclo hidrológico se inicia con el ascenso de las aguas en los meses de marzo y abril, alcanza su máximo nivel entre mayo y julio, desciende paulatinamente hasta noviembre y llega al nivel mínimo entre diciembre y febrero (Duque *et al.*, 1996). Durante el presente estudio el periodo seco se inició en octubre, cuando el lago Boa se desconectó del río Metá. Las estaciones de muestreo se ubicaron en los sectores norte, centro y sur del lago. En cada estación se tomaron muestras de superficie y en el punto de compensación (determinado como la profundidad del disco Secchi multiplicada por 2.7 según Margalef *et al.*, 1976) en mayo, julio, agosto y octubre de 1999 y en enero, marzo y mayo de 2000. De los protozoos nanoplanktónicos sólo se tomaron muestras en agosto y octubre de 1999 y en marzo de 2000.

### Estudio de las comunidades planctónicas

Las muestras de bacterioplancton se preservaron en recipientes estériles con glutaraldehído en buffer fosfato (GTA-B) al 2.5 % V/V y se guardaron en oscuridad a 4 °C. Para su recuento se utilizó el conteo directo en el microscopio de epifluorescencia, con naranja de acridina como fluorocromo (Kepner & Pratt, 1994). Las muestras de fitoplancton se preservaron con lugol concentrado y se cuantificaron mediante sedimentación de volúmenes entre 5 y 50 ml en cámaras Utermöhl y observación al microscopio invertido (Lund *et al.*, 1958). Las muestras de mesozooplancton y nanozooplancton se extrajeron filtrando para cada caso 120 litros de agua a través de una malla de 32  $\mu\text{m}$  de diámetro de poro y se fijaron con solución de formalina y con lugol concentrado, respectivamente. Los rotíferos y crustáceos se cuantificaron al microscopio directo en submuestras de 7 a 10 ml y los protozoos nanoplanctónicos se contaron en cámaras de sedimentación al microscopio invertido. Simultáneamente se tomaron muestras en las que se analizaron el carbono orgánico disuelto (COD) mediante un analizador de carbono y el fósforo soluble ( $\text{PO}_4$ ) con un espectrofotómetro HACH®-DR2000; en los dos casos se siguieron las metodologías propuestas por Wetzel & Likens (1991) y APHA (1995).

### Análisis numérico

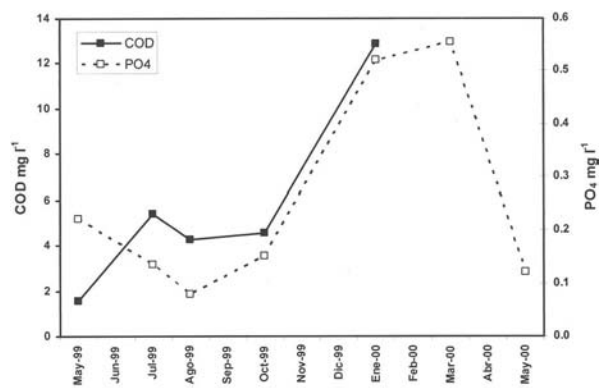
Las relaciones estadísticas entre pares de comunidades y entre las tres comunidades a un mismo tiempo se exploraron respectivamente mediante regresiones simples y múltiples de sus densidades. La regresión simple también se utilizó para explorar la relación entre la abundancia del bacterioplancton y la concentración de carbono orgánico disuelto (COD). El estudio conjunto de las matrices de especies de fitoplancton y mesozooplancton se efectuó con el Análisis de Correspondencia Canónica (ACC, programa Canoco, Ter Braak & Smilauer, 1998), el cual permite comparar las estructuras ecológicas de las comunidades biológicas a partir de las densidades de cada especie ( $\text{org/l}$  para el fitoplancton y  $\text{org/m}^3$

para el mesozooplancton) (Jongman *et al.*, 1987; Legendre & Legendre, 1998). En todos los casos, los datos de abundancia de organismos se transformaron previamente a logaritmos.

## RESULTADOS

### Carbono orgánico disuelto y fósforo soluble

El lago Boa es poco mineralizado, con amplias variaciones en nutrientes y pH, y con elevadas cantidades de materia orgánica; sus aguas son transparentes, cálidas y oxidantes (Pinilla, 2004). En general, este lago es de baja concentración de nutrientes, aunque el  $\text{PO}_4$  fue alto en aguas en la época seca (más de  $0.5 \text{ mg l}^{-1}$  en enero y marzo de 2000), como se ve en la figura 1. El COD estuvo entre  $1.5$  y  $5.4 \text{ mg l}^{-1}$  durante las fases de aguas altas y descenso en 1999, pero en enero de 2000 (periodo seco con el lago desconectado del río) superó los  $12 \text{ mg l}^{-1}$  (Fig. 1).



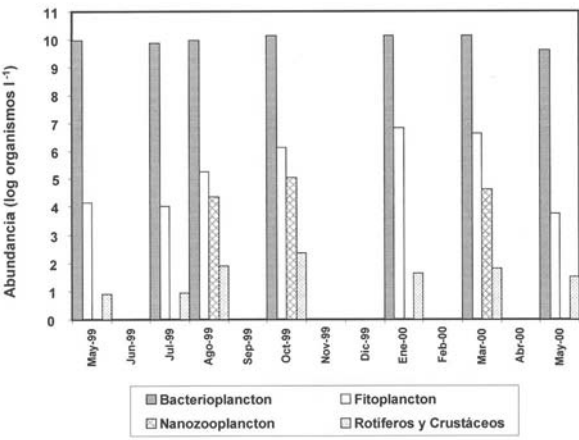
**Figura 1.** Carbono orgánico disuelto (COD) y fósforo soluble reactivo ( $\text{PO}_4$ ) en el lago Boa a lo largo del estudio (mayo 1999-mayo 2000). Aguas altas: mayo de 1999 y mayo de 2000; aguas en descenso: julio y agosto de 1999; desconexión entre el lago y el río: octubre de 1999; máximo periodo seco: enero de 2000; final del periodo de aguas bajas: marzo de 2000. *Dissolved organic carbon and soluble reactive phosphorus in the Boa Lake throughout the study period (May 1999-May 2000). High waters: May of 1999 and May of 2000; falling waters: July and August of 1999; disconnection between lake and river: October of 1999; maximum dry period: January of 2000; end of low waters period: March of 2000.*

Las abundancias de las comunidades planctónicas

Los promedios de bacterias en el lago Boa fluctuaron entre  $4.1 \cdot 10^9$  y  $1.4 \cdot 10^{10}$  cél/l (Fig. 2). En aguas altas, en descenso y en ascenso las densidades fueron notoriamente menores que en los meses en que el lago se desconectó del río Metá. El fitoplancton mostró un comportamiento similar, es decir, concentraciones de células especialmente altas en los meses secos, en los que alcanzó densidades entre  $1.29 \cdot 10^6$  y  $6.4 \cdot 10^6$  org/l (Fig. 2).

El número de taxones de organismos fotosintéticos registrados en el lago Boa fue de 196. Los grupos predominantes fueron Chlorophyta, Dinophyta y Cyanobacteria. Las clorofíceas como *Botryococcus* sp., *Treubaria* sp. y *Chlamydomonas* sp. y las cianobacterias del género *Chroococcus* presentaron grandes abundancias en los meses de enero y marzo de 2000 (mitad y final de la época de aguas bajas). También fueron importantes las especies *Cryptomonas* sp., *Gymnodinium* sp. y *Peridinium* cf. *umbonatum* en las mismas épocas, mientras que *Dinobryon sertularia* fue abundante al iniciarse el descenso de la inundación.

Las densidades de organismos nanozooplanktónicos fueron menores que las del fitoplancton y mayores que las del resto del zooplancton (Fig. 2). En octubre de 1999 el nanozooplankton aumentó en el lago, tal como ocurrió con las bacterias y las algas, es decir, que en la época de aguas bajas la densidad de organismos se incrementó considerablemente. Se encontraron 23 morfotipos de protozoos nanoplanctónicos; dos de ellos fueron sarcodinos, uno



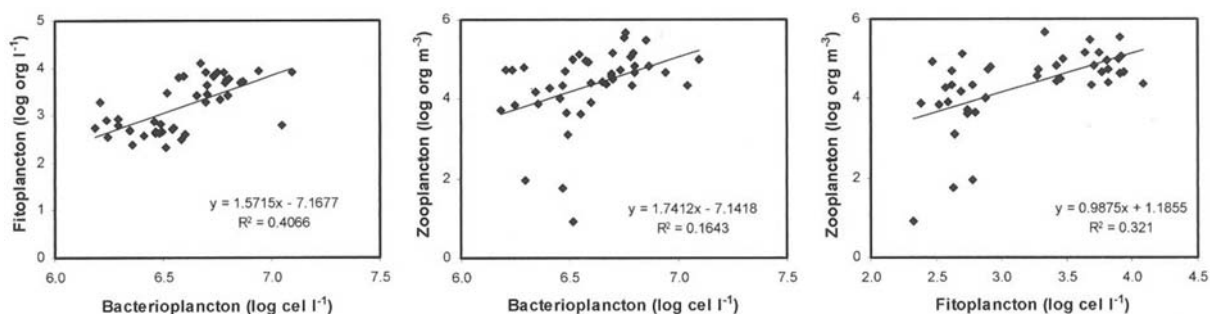
**Figura 2.** Promedios de abundancia de las comunidades planctónicas en el lago Boa durante el periodo de estudio (mayo 1999-mayo 2000). Los datos se registran como el logaritmo del número de células (bacterioplancton) y organismos por litro (demás comunidades). *Abundance averages for the planktonic communities in the Boa Lake during the study period (May 1999-May 2000). Data are registered as the logarithm of cells numbers (bacterioplankton) and organisms per liter (the other communities).*

flagelado y 20 ciliados. Las formas y tamaños fueron variadas entre los ciliados, pero predominaron las morfologías redondeadas.

Como ocurrió con el fitoplancton y las bacterias, se presentó un incremento notable de las poblaciones de rotíferos y crustáceos cuando el lago se desconectó del río (Fig. 2). La comunidad mesozooplanktónica del lago Boa estuvo compuesta por 34 especies, la mayoría rotíferos. Las especies más numerosas fueron *Polyarthra vulgaris* y *Anuraeopsis fissa*, las cuales alcanzaron en conjunto el 57 % de la abundancia total. En general, en las aguas superficiales fueron más abundantes los

**Tabla 1.** Regresiones múltiples entre las comunidades planctónicas del lago Boa. En cada caso la comunidad independiente se configura con base en las dos restantes. Todas las regresiones se calcularon con el logaritmo de las abundancias. *Multiple regressions between the planktonic communities of the Boa Lake. In each case the independent community forms based on the two others. All the regressions were calculated with the logarithm of the abundances.*

Comunidad Independiente	r <sup>2</sup> (%)	F	Probabilidad	Ecuación
Bacterioplankton	40.53	13.29	0	LOG(Bacte) = 21.0282 – 0.0056*LOG(Zoo) + 0.2663*LOG(Fito)
Fitoplancton	52.06	21.17	0	LOG(Fito) = –24.2418 + 1.2913*LOG(Bacte) + 0.2198*LOG(Zoo)
Mesozooplankton	27.55	7.42	0.0019	LOG(Zoo) = 5.2357 – 0.1108*LOG(Bacte) + 0.8841*LOG(Fito)



**Figura 3.** Relaciones entre las abundancias logaritmizadas de las comunidades planctónicas del lago Boa. Se incluyen las ecuaciones lineales y los valores de  $R$  cuadrado. *Relationships between the logarithmic abundances of the planktonic communities in the Boa Lake. Linear equations and  $R$  squared values are included.*

rotíferos *P. vulgaris*, *A. fissa*, *Trichocerca similis* y *Synchaeta* sp., mientras que el cladócono *Bosminopsis deitersi*, los rotíferos *Pertrichida* sp., *Conochilus* cf. *natans*, *Hexarthra intermedia braziliensis* y los copepoditos de Clanoida lo fueron en el fondo.

### Relaciones entre las comunidades

La figura 3 muestra las regresiones lineales entre las abundancias numéricas de las comunidades, las cuales constituyen un primer acercamiento a las relaciones cuantitativas entre los componentes planctónicos del lago Boa. La relación con el ajuste más alto ( $r^2 = 0.406$ ) se presentó entre las abundancias del bacterioplancton y del fitoplancton, mientras que la que se halló entre las bacterias y el mesozooplancton no fue significativa ( $r^2 = 0.164$ ). Por su parte, las regresiones múltiples calculadas entre las abundancias de las tres comunidades a un mismo tiempo se

presentan en la Tabla 1. Los datos indican que el logaritmo de la densidad del bacterioplancton está explicado en un 40.5 % por los logaritmos de las densidades de las otras dos comunidades planctónicas; puesto que la probabilidad es menor a 0.01 hay una relación estadística significativa entre el bacterioplancton, las algas y el mesozooplancton, con un 99 % de confiabilidad. El porcentaje más alto (52 %) se obtuvo cuando la abundancia del fitoplancton se relacionó con la de las bacterias y la del mesozooplancton. El menor porcentaje (27.5 %) se consiguió cuando la abundancia de rotíferos y crustáceos dependió de los números de algas y de bacterioplancton. Las ecuaciones indican que el bacterioplancton aumenta cuando disminuye el mesozooplancton y cuando se incrementa la densidad de algas; el fitoplancton prospera cuando tanto las bacterias como el mesozooplancton elevan sus densidades. Por supuesto, tanto las regresiones simples como las múltiples sólo explican

**Tabla 2.** Resultados del ACC para el fitoplancton y el mesozooplancton del lago Boa. Se incluye la prueba de Monte Carlo (9999 permutaciones) para comprobar la aleatoriedad de la correlación entre las especies de fitoplancton y las del zooplancton. *Results of the CCA for the phytoplankton and mesozooplankton of the Boa Lake. Monte Carlo test (9999 iterations) is included to verify the randomness of the correlation between the phytoplankton and zooplankton species.*

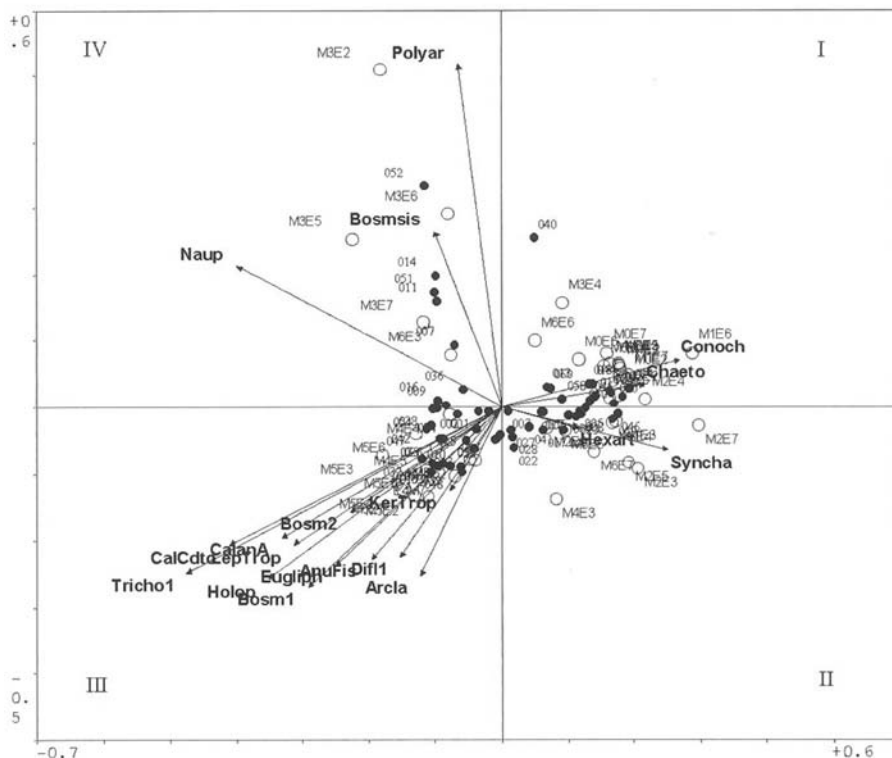
Parámetro	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Valor propio (Eigenvalue)	0.417	0.258	0.17	0.154
Correlación de Pearson entre el fito y el mesozooplancton	0.905	0.947	0.856	0.866
Porcentaje de varianza explicada para el fitoplancton	13.9	8.6	5.6	5.2
Porcentaje de varianza explicada para la relación fito-mesozooplancton	23.6	14.5	9.6	8.7
Prueba de Monte Carlo para el primer eje canónico y valor $F$		$p = 0.0009$	$F = 3.388$	
Prueba de Monte Carlo para todos los ejes canónico y valor $F$		$p = 0.0001$	$F = 1.509$	

parcialmente las relaciones entre los organismos planctónicos, ya que existen muchos fenómenos ecológicos que las abundancias no consideran. No obstante, constituyen un reflejo de cómo los cambios en una comunidad pueden estar afectados por las variaciones en las otras.

En la Tabla 2 se muestran los resultados del ACC. Los valores propios de los ejes fueron altos (los dos primeros ejes de ordenación canónica explicaron el 67.5 % de la varianza) y las correlaciones entre los espacios de ordenación construidos con el ACC fueron relativamente importantes. Los ejes canónicos 1 y 2 explicaron el 22.5 % de la varianza de la matriz de fitoplancton y el 38 % de la ordenación conjunta de las dos comunidades. Finalmente, la prueba de Monte Carlo indicó que las correlaciones halla-

das no se debieron al azar y fueron significativas.

La figura 4 muestra la ordenación conjunta de las especies de fitoplancton y mesozooplancton y la posición de los puntos de muestreo, obtenidos mediante el ACC. La posición de cada especie de fitoplancton constituye un centroide con respecto a las muestras en que fue abundante (Ter Braak & Šmilauer, 1998); así, la cercanía de determinadas taxones a un grupo de muestreos señala su mayor abundancia en esos sitios y épocas. Además, el ACC hace que las especies de fitoplancton sean una combinación lineal de las abundancias de rotíferos y crustáceos; en consecuencia, la ubicación de las especies de algas en la ordenación está restringida por las densidades de las especies mesozooplanctónicas, las cuales se grafican como vectores. La figura



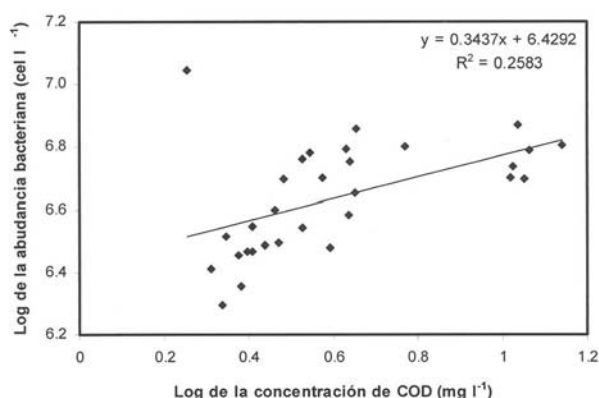
**Figura 4.** Triplot de las estaciones-muestreos y de las abundancias del fitoplancton en respuesta a las abundancias del mesozooplancton en el lago Boa. Se muestran los dos primeros ejes de ordenación mediante el Análisis de Correspondencia Canónica. El eje 1 (X) explica el 41.7 % de la varianza y el eje 2 (Y) el 25.8 %. Se indican los cuadrantes con números romanos. *Triplot for the stations-samplings and the phytoplankton abundances as a response to the mesozooplankton abundance in Boa Lake. The two first ordination axes obtained with the Canonical Correspondence Analysis are shown. The axis 1 (X) explains 41.7 % of the variance and the axis 2 (Y) explains the 25.8 %.* Quadrants indicated with roman numbers.

4 muestra que en términos generales hay una evidente segregación de puntos, los cuales se distribuyen en tres direcciones principales dentro de los cuatro cuadrantes de la imagen.

En el cuadrante IV (Fig. 4) se encuentran principalmente las estaciones pertenecientes al muestreo de octubre de 1999 (M3), mes en que se inició el periodo de aguas bajas en el lago Boa. En este cuadrante se ubicaron especialmente algunas clorofíceas (dentro de las cuales se destacaron tres especies de *Sphaerocystis*), junto con rotíferos (*Polyarthra vulgaris* -Polyar), copépodos (nauplios -Naup) y cladóceros (*Bosminopsis deitersi* -Bosmsis).

En el cuadrante III (Fig. 4) se encuentran los puntos correspondientes a los muestreos de enero y marzo de 2000 (M4 y M5) de aguas bajas e inicio de la inundación. Durante estas fases continuó el predominio de las clorofíceas (en especial del género *Staurostrum*) pero aparecieron en la columna de agua algunas diatomeas (*Fragilaria*, *Pinnularia*, *Navicula*), posiblemente de origen bentónico y perifítico. También fueron frecuentes algunas cianobacterias como *Microcystis* y *Rhabdoderma*. Los organismos zooplanctónicos asociados a estos muestreos fueron principalmente copépodos calanoideos y cladóceros como *Holopedium* (Holo) y *Bosmina* (Bosm1 y 2), pero también fueron importantes algunos rotíferos como *Trichocerca* (Tricho1), *Lepadella* (LepTrop) y *Anuraeopsis* (AnuFis).

Los meses de inundación y de aguas en descenso se ubicaron todos en los cuadrantes I y II de la figura 4 (M0, M1, M2 y M6). En dichos meses el lago Boa mantuvo su conexión con el río Metá, por lo que el sistema fue muy dinámico y tendió a tener características fluviales. En esta época los microcrustáceos perdieron importancia en la comunidad zooplanctónica y los rotíferos, representados por *Conochilus* (Conoch) y *Synchaeta* (Syncha), se convirtieron en los organismos dominantes. Las cianobacterias fueron predominantes en estos muestreos; las especies más abundantes pertenecieron a los géneros *Chroococcus*, *Dactylococcopsis* y *Microcystis*. Los vectores, que corresponden a las especies de mesozooplancton son de menor longitud en los cuadrantes I y II (Fig. 4) en comparación con los otros cua-



**Figura 5.** Relación lineal entre la abundancia del bacterioplancton y la concentración de COD en el lago Boa. Se incluye la ecuación y el valor de  $R$  cuadrado. *Linear relationship between bacterioplankton abundance and DOC concentration in the Boa Lake. Equation and R squared values are included.*

drantes, lo cual significa que la relación entre las algas y el zooplancton podría ser más débil en estos meses de aguas altas.

### Relación entre COD y abundancia de bacterioplancton

Se encontró una relación significativa entre la abundancia del bacterioplancton y la concentración de COD ( $r = 0.508$   $p < 0,001$ ). En la figura 5 se muestra la regresión lineal hallada cuando se utilizaron ambos parámetros a fin de estimar el papel que cumplen las bacterias en la degradación de la materia orgánica en la columna de agua del lago Boa.

## DISCUSIÓN

Los promedios de bacterias en el lago Boa fueron similares a los encontrados en la Amazonía brasilera. Wissmar *et al.* (1981) registraron abundancias bacterianas en diferentes ecosistemas del Amazonas que oscilan entre  $9 \cdot 10^8$  y  $1.1 \cdot 10^{10}$  células/l. Comparados con otros sistemas acuáticos no amazónicos y de diferente condición trófica, en los que los promedios de bacterias están alrededor de  $6 \cdot 10^8$  a  $1 \cdot 10^{10}$  células/l (Cole & Pace, 1995; Mariazzi *et al.*, 1998; Castillo *et al.*, 2004), los datos del lago Boa son semejantes. En regio-

nes de alta montaña españolas se han registrado abundancias bacterianas que fluctúan también entre  $6 \cdot 10^8$  y  $1 \cdot 10^{10}$  cél/l (Pulido-Villena *et al.*, 2003). Parece ser que las abundancias del bacterioplancton en la mayoría de los ecosistemas acuáticos de aguas dulces fluctúan en uno o dos órdenes de magnitud. Esto hace pensar que la cantidad de bacterias en las aguas continentales no presenta variaciones extremas, independientemente de las características ecológicas de estos ambientes (Rai & Hill, 1984a; Reche *et al.*, 1998; Mordy *et al.*, 1995; Canosa & Pinilla, 2001; Castillo *et al.*, 2004). Por supuesto, esta suposición requerirá en el futuro analizar exhaustivamente la mayor cantidad posible de datos disponibles.

En el periodo de aguas bajas la abundancia bacteriana se vio favorecida por las condiciones más estables del sistema léntico. En este periodo también se presentó una densidad elevada de algas. Podría suponerse que a mayores densidades de fitoplancton hay más producción de carbono orgánico disuelto (COD) por excreción, que promueve el desarrollo de las bacterias. El COD efectivamente fue mayor en la fase de aguas bajas, ya que pasó de 2.2 mg/l en aguas altas a 11.4 mg/l en aguas bajas (Fig. 1). Las bacterias podrían disponer entonces de mayor cantidad de COD en esta época, proveniente de la actividad fitoplanctónica. Los aportes alóctonos de carbono (tanto disuelto como particulado) procedentes de la selva seguramente constituyen otra fuente utilizable por las bacterias. La menor abundancia de bacterias en aguas altas también ha sido registrada por otros autores (Anesio *et al.*, 1997) y está probablemente relacionada con un efecto de dilución y con una menor cantidad de carbono orgánico en el agua en dicho periodo.

Al igual que las bacterias, las algas planctónicas tuvieron mayores abundancias en el periodo seco. Los valores promedio del lago Boa ( $1.74 \cdot 10^6$  org/l) fueron similares y en ocasiones mayores a los de otros lagos de la región Amazónica colombiana. Para algunos lagos asociados a los ríos Apaporis, Putumayo y Amazonas se han registrado abundancias entre  $5 \cdot 10^5$  y  $2.5 \cdot 10^6$  org/l (Duque, 1997) y en el lago Tarapoto, sobre el río Amazonas se han encontrado entre  $1 \cdot 10^2$  y  $2.5 \cdot 10^5$  org/l (Marín, 2000). En comparación con

otros lagos de la Amazonía brasileña, las abundancias de lago Boa están dentro de los valores registrados en ambientes del mismo tipo de aguas. En el lago Camaleão, de aguas blancas y por tanto turbias, las densidades de algas fueron de  $2$  a  $7 \cdot 10^3$  org/l (Ibáñez, 1997), pero en el lago Batata, de aguas claras como las del Boa, se han hallado hasta  $3 \cdot 10^6$  org/l (Bozelli & Garrido, 2000). En términos generales, las densidades fitoplanctónicas del lago Boa corresponden a ambientes oligotróficos, en especial durante el periodo de inundación, característica que es compartida por la mayoría de ambientes acuáticos de la selva lluviosa tropical (Rai & Hill, 1984b; Putz & Junk, 1997). El notable incremento en la abundancia algal durante las aguas bajas podría obedecer a la escasa profundidad del lago en esta época, lo que permite una mayor resuspensión de nutrientes provenientes del sedimento (el fósforo soluble llegó a 0.55 mg/l en la columna de agua, Fig. 1). También es posible que el clima lumínico mejore en esta época de aguas bajas, ya que la sedimentación de los sólidos en este periodo favorecería un rápido aumento en las densidades del fitoplancton, el cual cuenta con altas concentraciones de fósforo en la columna de agua.

En comparación con otras regiones de la Amazonía boliviana, donde los protozoos alcanzan hasta  $3.9 \cdot 10^6$  org/l (Rejas *et al.*, 2005), la densidad de esta comunidad en el lago Boa fue menor. No obstante, en número superó al mesozooplancton. Por otra parte, la dominancia de las formas pequeñas, redondeadas y con pocos flagelos podría ser un indicio de que las condiciones oligotróficas del lago Boa favorecen una estrategia en la que una relación área/volumen pequeña sería más apropiada para subsistir.

Las especies mesozooplanctónicas más abundantes en el lago Boa son cosmopolitas, a diferencia de lo observado en lagos de similares características aunque de aguas negras en el río Igara-Paraná (Amazonía colombiana), donde predominaron *Brachionus zanhiseri gessneri*, *B. zanhiseri reductus* y *Anuraeopsis sioli* (Vargas, 1996). Esto sugiere algunas diferencias en la composición del zooplancton entre aguas claras y negras, aunque especies predominantes en el lago Boa como *Polyarthra vulgaris* y *Ploesoma hud-*



*soni* estuvieron presentes también con alguna importancia en los lagos del Igara-Paraná. No se encontró en el lago Boa la asociación típica de zoomas de aguas de origen amazónico integrada por las especies mencionadas del género *Brachionus* y por *Keratella americana* (Schaden, 1978). La predominancia de rotíferos dentro de la comunidad mesozooplancónica del lago Boa podría deberse a que estos organismos son oportunistas y predominan en ambientes inestables o muy variables (Fonseca, 1997).

El ensamble entre bacterioplancton, fitoplancton y zooplancton no siempre se presenta en los ecosistemas acuáticos, y cuando ocurre el grado de dependencia es muy variable y cambia según la situación particular (Bell & Kuparien, 1984; Torrétón *et al.*, 1994; Del Giorgio *et al.*, 1997; Le *et al.*, 1994; Cimbliris & Kalff 1997; Reche *et al.*, 1998). Al parecer el acople entre algas y bacterias depende no sólo de la disponibilidad de COD, sino de otros factores como la limitación de nitrógeno o fósforo y la herbivoría. Parece razonable pensar que el acoplamiento entre bacterias y algas se da más a nivel metabólico (producción) que entre las abundancias o las biomásas y que este fenómeno es más intenso en lagos oligotróficos, donde la fuente principal de COD son las algas. Los datos analizados para el lago Boa, a pesar de ser numéricos, parecen señalar algún grado de integración entre estas comunidades, por lo que se esperaría que ocurra una clara correlación entre la producción primaria y la producción bacteriana. Mariazzi *et al.* (1998) han demostrado que estas dos producciones están significativamente correlacionadas (hasta en un 66 %), aunque la producción bacteriana no muestre correlación con la abundancia de bacterias. En el lago Boa tal acople podría variar a lo largo del ciclo hidrológico, de tal manera que puede ser más intenso en la época seca, cuando la producción fitoplanctónica y la consecuente liberación de COD pelágico son elevadas. Hipotéticamente, se podría proponer una relación entre las bacterias y el COD en el lago Boa. Como una primera aproximación a esta conjetura, se estableció que existe una relación estadísticamente significativa entre estas dos variables (Fig. 5). Sin em-

bargo, se requerirá un análisis espectral para determinar el origen del COD en la columna de agua, además de estudios de producción y actividad bacteriana en el lago Boa.

La elevada correlación entre bacterias y algas del lago Boa ( $p=0.0001$ ) parece confirmar el supuesto acoplamiento entre estas comunidades, según el cual el bacterioplancton juega un papel importante en la disponibilidad de nutrientes inorgánicos para las algas y éstas a su vez producen por excreción o muerte COD que sirve de sustrato a las bacterias (Kroer, 1993; Krstulovic *et al.*, 1995; Fogg, 1995; Coveney & Wetzel, 1995).

El zooplancton, en especial el mesozooplankton, es un componente que funciona en escalas espaciales y temporales más amplias; muestra además mayor independencia de los factores físicos y químicos del agua, por lo que los cambios en el ambiente son atenuados a través de las variaciones en bacterias y algas. Por ello sus correlaciones con las otras comunidades planctónicas fueron bajas. Es posible que la escasa asociación entre bacterias y organismos zooplanctónicos que se observa en la figura 4 se pueda incrementar si se incluye el nanozooplankton. La reducida disponibilidad de datos de esta fracción no permitió utilizarlos en los análisis, pero se puede esperar que la relación bacterias-rotíferos- crustáceos no sea directa y que esté mediada por los protozoos nanoplanctónicos.

Las regresiones simples y múltiples señalan un acoplamiento moderado entre el fito y el mesozooplankton. La relación entre las especies de algas, rotíferos y crustáceos sólo alcanzó un 23,6 % de explicación de la varianza (ACC, Tabla 2). No obstante, se pueden señalar algunas relaciones derivadas de la presencia conjunta de especies de fito y mesozooplankton. Al inicio del periodo seco (cuadrante IV, Fig. 4), la comunidad de algas verdes podría servir de alimento a crustáceos y rotíferos. En esta época *Sphaerocystis* fue importante y las especies de este género pueden ser consumidas por cladóceros (DeMott, 1989). Aun cuando los cladóceros son los principales consumidores de fitoplancton, no se puede despreciar el papel que tienen en ciertas ocasiones los rotíferos, ya que

estos pueden consumir algas como *Microcystis* y *Chlorella* (Reynolds, 1997). *Staurastrum*, que fue abundante hacia la mitad y final del periodo seco (cuadrante III, Fig. 4), es otro alimento utilizado por los cladóceros dentro del amplio espectro de algas que consumen (Sterner, 1989). Coesel (1997) ha demostrado que *Staurastrum* es un alga consumida y digerida fácilmente por *Daphnia galeata*. Sin embargo, en el lago Boa es poco probable que *Staurastrum* sirva de alimento a *Bosminopsis deitersi* debido al pequeño tamaño de este cladóceros (0.153 a 0.253 mm). Aunque en este trabajo no se hicieron estudios de contenidos estomacales, los resultados del ACC parecen señalar que hacia la mitad y final del periodo seco ciertas clorofíceas, diatomeas y cianobacterias podrían servir de alimento a algunos elementos de la comunidad mesozooplancónica, compuesta en tales épocas por cladóceros, copépodos y rotíferos.

En los meses de inundación (cuadrantes I y II, Fig. 4) predominaron las cianobacterias, de las que se sabe son poco consumidas por el zooplancton, a excepción de las especies de *Microcystis*, cuyas células son ingeridas por los rotíferos (Sterner, 1989). Al parecer, cuando se produce el pulso de inundación las comunidades de algas y zooplancton del lago Boa cambian fuertemente, pierden complejidad y presentan un menor grado de acoplamiento, de tal manera que el zooplancton cambiaría su dieta basada en las algas.

El ACC realizado supone un control del fitoplancton de tipo "top-down", es decir, considera al zooplancton como controlador de las algas debido a su actividad de herbivoría (Sterner, 1989). Sin embargo, no debe olvidarse que el control "bottom-up" es igual o más importante para el fitoplancton, ya que las algas están fuertemente influenciadas por la luz y los nutrientes del agua. Por otra parte, dichas variables del ambiente físico dependen a su vez de fenómenos escalares mucho más amplios, como el clima y el régimen hidrológico. El fitoplancton del lago Boa, por lo tanto, responde a fenómenos macroescalares (pulso de inundación) y microescalares (físicoquímica del agua, competencia, herbivoría).

Cuando en un lago dominan los copépodos y las cianobacterias, las eficiencias de transferen-

cia de carbono desde las bacterias hasta el zooplancton son extremadamente bajas (Havens et al., 2000). Lo anterior implica que si las bacterias no son consumidas por el nanozooplankton y estos por el mesozooplankton, se convierten en un sumidero de carbono y éste no pasa a los niveles tróficos superiores. Este no parece ser el caso del lago Boa, ya que en él predominan bacterívoros, tales como organismos nanozooplancónicos y rotíferos. En ambientes dominados por organismos mesozooplancónicos (crustáceos) se esperaría una mayor transferencia directa de carbono a partir de las algas, mientras que en sistemas donde son más importantes los rotíferos y los protozoos heterótrofos (como en el lago Boa), la transferencia de COD y su circulación a través de las bacterias adquiriría mayor trascendencia. El supuesto predominio de la transferencia de carbono a través de vías detriticas en el lago Boa podría ser consecuencia de la alta cantidad de materia orgánica, los fuertes cambios en la densidad de algas y la limitación por nitrógeno del sistema. De esta forma el establecimiento de una comunidad planctónica dominada por organismos heterotróficos sería el resultado de un conjunto de factores que harían del lago Boa un ambiente que digiere carbono. Las especies mesozooplancónicas registradas en el lago Boa son consumidoras de fitoplancton pero también de detrito orgánico y posiblemente muchas de ellas prefieren este último. Consumir detrito significa aprovechar las bacterias asociadas a dicho detrito (Infante, 1988). Esto reafirma la idea de que la energía que fluye por las vías detriticas y que llega al zooplancton podría tener gran importancia en el mantenimiento de la producción total del lago Boa. Estas hipótesis necesitan ser comprobadas midiendo la cantidad y las fuentes de carbono que efectivamente son utilizadas por las bacterias y que llegan finalmente a las distintas fracciones del zooplancton, aspectos aún por estudiar en los lagos amazónicos colombianos.

Los datos numéricos muestran que en el lago Boa hay abundantes bacterias planctónicas, las cuales podrían servir de alimento al nanozooplankton. Si éste está ligado tróficamente a los crustáceos y a los peces plantófagos, entonces el carbono que fluye por esta vía detritica –pelágica

podría ser muy importante para la producción íctica del lago. En los lagos amazónicos como el que se estudió en este trabajo, el circuito microbiano sería el responsable de transferir gran parte del carbono a los niveles tróficos altos, mientras que los enlaces directos algas– crustáceos ocuparían una posición secundaria.

En conclusión, en el lago Boa la densidad de organismos fluctúa entre valores altos (época seca) y abundancias reducidas (época de inundación). En este sentido, todas las comunidades responden de igual manera a la fuerza física que controla la actividad del lago y este resultado es más consecuencia del fenómeno hidrológico que una manifestación del funcionamiento ecológico de los organismos. Sólo durante la fase en la que el lago se separa del sistema lótico se puede ver una respuesta comunitaria y ecosistémica representada en las altas abundancias de bacterioplancton, fitoplancton y protozoos nanoplanctónicos (el mesozooplancton sólo es abundante al inicio del periodo seco). Es en esta época que se observa una integración más intensa entre algas y zooplancton. En general, el efecto del pulso de inundación es de dilución o lavado tanto de las comunidades biológicas como de las sustancias orgánicas e inorgánicas que se han acumulado en el lago durante la fase seca.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio hizo parte de un proyecto financiado por el Fondo de Investigaciones Científicas y Proyectos Especiales “Francisco José de Caldas” COLCIENCIAS y por la Universidad Jorge Tadeo Lozano (Contrato No 1203-13-220-97). Los autores agradecen al personal de los laboratorios de Microbiología y Limnología por su apoyo en los análisis de las muestras y a Luis Angel Trujillo por su colaboración durante el trabajo de campo. Igualmente, se reconocen los valiosos aportes del evaluador anónimo.

## BIBLIOGRAFÍA

APHA-AWWA-WPCF. 1995. *Standard Methods for Examination of Water and Wastewater*. 19<sup>th</sup>

- ed. Baltimore: United Book. 1536 pp.
- ANESIO, A. M., P. ABREU & F. ESTEVES. 1997. Influence of the hydrological cycle on the bacterioplankton of an impacted clear water Amazonian lake. *Microb. Ecol.*, 34: 66-73.
- AZAM, F., T. FENCHEL, J. G. FIELD, J. S. GRAY, L. A. MEYER-REIL & F. THINGSTAD. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 257-263.
- BELL, R. T. & J. KUPARINEN. 1984. Assessing phytoplankton and bacterioplankton production during early spring in lake Erken, Sweden. *Appl. Environ. Microb.*, 48: 1221-1230.
- BOZELLI, R. & A. GARRIDO. 2000. Gradient of inorganic turbidity and response of planktonic communities in an Amazonian lake, Brazil. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 27: 147-151.
- CAMPBELL, R. 1987. *Ecología Microbiana*. Limusa. México. 268 pp.
- CANOSA, A. & G. PINILLA. 2001. Total bacterial population in three lentic water bodies of the Colombian Andes using the epifluorescence technique. *Lakes Reser. Res. Manage.*, 2: 169-174.
- CAPBLANCQ, J. 1990. Nutrient dynamics and pelagic food web in oligotrophic and eutrophic environments: an overview. *Hydrobiologia*, 207: 1-14.
- CASTILLO, M., J. ALLAN, R. SINSABAUGH & G. KLING. 2004. Seasonal and interannual variation of bacterial production in lowland rivers of the Orinoco basin. *Freshwat. Biol.*, 49: 1400-1414.
- CIMBLERIS, A. & J. KALFF. 1997. Planktonic bacterial utilization of dissolved organic matter in lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 467.
- COESEL, P. 1997. The edibility of *Staurastrum chaetoceras* and *Cosmarium abbreviatum* (desmidiaceae) for *Daphnia galeata/hyalina* and the role of desmids in the aquatic food web. *Aquat. Ecol.*, 31: 73-78.
- COLE, J. & M. PACE. 1995. Bacterial secondary production in oxic and anoxic freshwaters. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1019-1027.
- COVENEY, M. & R. WETZEL. 1995. Biomass, production and specific growth rate of bacterioplankton and coupling to phytoplankton in an oligotrophic lake. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1187-1200.
- DeMOTT, W. R. 1989. The role of competition in zooplankton succession. In: *Plankton Ecology. Succession in plankton communities*. U. Sommer (ed.): 195-252. Springer-Verlag, Berlín.

- DEL GIORGIO, P. A., J. J. COLE & A. CIMBLE-RIS. 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature*, 385: 148-151.
- DUQUE, S. R. 1997. *Tipificación limnológica de algunos lagos de la Amazonía Colombiana a través de la composición, biomasa y productividad del fitoplancton*. Tesis Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 34 pp.
- DUQUE, S. R., J. E. RUIZ, J. GOMEZ y E. ROSSLER. 1996. *Tipificación ecológica de ambientes acuáticos del Eje Apaporis-Tabatinga (Amazonía Colombiana)*. Universidad Nacional de Colombia, IDEAM, Universidad de los Andes. Bogotá. 32 pp.
- FOGG, G. E. 1995. Some comments on picoplankton and its importance in the pelagic ecosystem. *Aquat. Microb. Ecol.*, 9: 33-39.
- FONSECA, C. P. 1997. Plankton community dynamics over short periods at Jacaré-Pepira reservoir, State of São Paulo, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 472-477.
- GASOL, J. & D. VAQUÉ. 1993. Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: a general phenomenon across aquatic systems? *Limnol. Oceanogr.*, 38: 657-665.
- HAVENS, K. E., K. A. WORK & T. L. EAST. 2000. Relative efficiencies of carbon transfer from bacteria and algae to zooplankton in a subtropical lake. *J. Plankton Res.*, 22: 1801-1809.
- IBÁÑEZ, M. S. R. 1997. Phytoplankton biomass of a central Amazonian floodplain lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 605-609.
- INFANTE, A. 1988. *El plancton de las aguas continentales*. Washington D.C.: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. 130 pp.
- JONGMAN, R. H., C. J. TER BRAAK & O. F. VAN TONGEREN. 1987. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Wageningen: Pudoc. 299 pp.
- JUNK, W. (ed.). 1997. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. Berlín: Springer. 525 pp.
- JUNK, W., P. BAYLEY & R. SPARKS. 1989. The flood pulse concept in river flood-plain systems. In: Proceedings of International Large River Symposium. D.P. Dodge (ed.). *Can. Spe. Pub. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 110-127.
- KEPNER, R. & J. PRATT. 1994. Use of fluorochromes for direct enumeration of total bacteria in environmental samples: past and present. *Microb. Rev.*, 58: 603-615.
- KROER, N. 1993. Bacterial growth efficiency on natural dissolved organic matter. *Limnol. Oceanogr.*, 38: 1282-1290.
- KRSTULOVIC, N., T. PUCHER-PETKOVIC & M. SOLIC. 1995. The relation between bacterioplankton and phytoplankton production in the mid Adriatic Sea. *Aquat. Microb. Ecol.*, 9: 41-45.
- LAURION, I., S. DEMERS & A. VÉZINA. 1995. The microbial food web associated with the ice algal assemblage: Biomass and bacterivory of nanoflagellate protozoans in Resolute Passage (High Canadian Arctic). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 120: 77-87.
- LE, J., J. D. WHER & L. CAMPBELL. 1994. Uncoupling of bacterioplankton and phytoplankton production in fresh waters is affected by inorganic nutrient limitation. *Appl. Environ. Microbiol.*, 60: 2086-2093.
- LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE. 1998. *Numerical Ecology*, 2<sup>nd</sup> ed. Amsterdam: Elsevier. 853 pp.
- LUND, J. W., C. KIPLING & E. D. LE CREEN. 1958. The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11: 143-170.
- MARGALEF, R., D. PLANAS, A. VIDAL, N. PRAT, J. ARMENGOL, A. GUISET, J. TOJA & M. ESTRADA. 1976. *Limnología de los embalses españoles*. Publicaciones del Ministerio de Obras Públicas, Madrid. 452 pp.
- MARGALEF, R. 2002. *Teoría de los Sistemas Ecológicos*. México: Alfaomega. 290 pp.
- MARIAZZI, A., M. DI SIERVI, J. DONADELLI & L. ALBINO. 1998. The annual cycle of bacterial numbers, biovolumes and productivities in the Exequiel Ramos Mexía reservoir (Río Negro, Argentina). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 1631-1635.
- MARÍN, Z. Y. 2000. *Estudio de la composición, biomasa fitoplanctónica y productividad primaria en el lago Tarapoto (Amazonía Colombiana) durante dos periodos hidrológicos*. Tesis Bióloga, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 82 pp.
- MORDY, C., D. PENNY & C. SULLIVAN. 1995. Spatial distribution of bacterioplankton biomass and production in the marginal ice-edge zone of the Weddel-Scotia Sea during austral winter. *Marine Ecol. Progr. Ser.*, 122: 9-19.
- PINILLA, G. A. 2004. *Ecología del fitoplancton en un lago amazónico de aguas claras (Lago Boa, Caquetá Medio)*. Tesis Doctoral, Universidad del Valle, Cali, Colombia. 168 pp.

- PULIDO-VILLENA, E., E. ORTEGA-RETUERTA, R. MORALES-BAQUERO & I. RECHE. 2003. El papel de la escala en los patrones de variación del bacterioplancton en lagunas de alta montaña. *Limnetica*, 22: 183-193.
- PUTZ, R. & W. JUNK. 1997. Phytoplankton and periphyton. In: *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a pulsing system*. W.J. Junk, (ed.): 207-222. Springer, Berlin.
- RAI, H. & G. HILL. 1984a. Microbiology of Amazonian waters. In: *The Amazon. Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. H. Sioli (ed.): 413-441. Junk Publishers, Dordrecht.
- RAI, H. & G. HILL. 1984b. Primary production in Amazonian aquatic ecosystems. In: *The Amazon. Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and its Basin*. H. Sioli (ed.): 269-293. Junk Publishers, Dordrecht.
- RECHE, I., P. CARRILLO, P. LAVANDIER & L. CRUZ-PIZARRO. 1998. Comparative analysis of bacteria-phytoplankton relationship in two ecosystems of different trophic status. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 1645-1649.
- REJAS, D., K. MUYLAERT & L. DE MEESTER. 2005. Nutrient limitation of bacteria and sources of nutrients supporting nutrient-limited bacterial growth in an Amazonian floodplain lake. *Aquat. Microb. Ecol.*, 39: 57-67.
- REYNOLDS, C. S. 1997. *Vegetation Processes in the Pelagic: a Model for Ecosystem Theory*. Oldendorf/Luhe: Ecology Institute. 371 pp.
- SCHADEN, R. 1978. Zur diversität und identität amazonischer rotatorienzone. *Amazoniana*, 6: 347-371.
- STEENBERGEN, C., J. P. SWEERTS & T. CAPPENBERG. 1993. Microbial biochemical activities in lakes: stratification and eutrophication. In: *Aquatic Microbiology: an ecological approach*. T. Ford (ed.): 139-165. Blackwell Scientific Publications, London.
- STERNER, R. W. 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. In: *Plankton Ecology. Succession in plankton communities*. U. Sommer (ed.): 107-170. Springer-Verlag, Berlín.
- TER BRAAK, C. & P. ŠMILAUER. 1998. *CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows*. Wageningen: Center for Biometry. 351 pp.
- TORRETON, J., M. BOUVY & R. ARFI. 1994. Diel fluctuations of bacterial abundance and productivity in a shallow eutrophic tropical lagoon. *Arch. Hydrobiol.*, 131: 79-92.
- TROUSSELIER, M. 1993. Distribution and dynamics of bacterial production in relation to wind perturbations in a Mediterranean lagoon. *Limnol. Oceanogr.*, 38: 193-201.
- VARGAS, A. 1996. *Estructura y dinámica de la comunidad planctónica de algunos lagos de meandros del río Igara-Paraná (La Chorrera, Amazonas)*. Tesis Biólogo Marino, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá. 185 pp.
- WETZEL, R. & G. LIKENS. 1991. *Limnological Analyses*. New York: Springer. 391 pp.
- WISSMAR, R., J. RICHEY, R. STALLARD & J. EDMOND. 1981. Plankton metabolism and carbon processes in the Amazon River, its tributaries and floodplain waters, Perú-Brazil, May-June. *Ecology*, 62: 1622-1633.

