

VARIACIÓN TEMPORAL DE LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA EN LA LAGUNA
"AGUAS TIBIAS" POR MEDIO DE LA RELACIÓN
PRODUCTIVIDAD PRIMARIA / BIOMASA

MARIO FERNANDO MEDINA TOMBÉ

UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2008

VARIACIÓN TEMPORAL DE LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA EN LA LAGUNA
"AGUAS TIBIAS" POR MEDIO DE LA RELACIÓN
PRODUCTIVIDAD PRIMARIA / BIOMASA

MARIO FERNANDO MEDINA TOMBE

Trabajo de Grado para optar al título de Biólogo

Director

CAMILO ANDRADE. MSc. Mg
Universidad del Cauca

Asesores

JOHN JAIRO RAMÍREZ Ph.D
Universidad de Antioquia

SANTIAGO R. DUQUE MSc.

Universidad Nacional de Colombia - Sede Amazonia

UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN
2008

Nota de aceptación

Director. CAMILO ANDRADE. MSc. Mg

Jurado. GERARDO NAUNDORF MSc. Mg

Jurado. SANDRA MORALES MSc.Mg

Fecha de Sustentación, 28 de Mayo de 2008

A mi Mama Ligia quien es el motor de mi vida, siempre a estado en los momentos de alegría y sobretodo en los momentos de tristeza, a quién le debo lo que soy y a quien va dedicado todo mi esfuerzo en este trabajo, a mis tres hermanas Marta, Isabel y Sonia por confiar y apoyarme incondicionalmente, a mis sobrinos Isabella, Juan Felipe y Ángel David quienes me roban una sonrisa cada día y también va dedicado a ellos.

AGRADECIMIENTOS

A DIOS, por darme la vida y ser la luz en el camino que decidí tomar.

A la Universidad del Cauca y al departamento de Biología, por la formación académica,

Al grupo de Recursos Hidrobiológicos Continentales y a las diferentes cohortes de maestría con quienes compartí algunas clases y salidas de campo, por sus valiosos aportes en los énfasis y facilitarme el laboratorio, reactivos y equipos con los cuales se realizó este proyecto.

A John Jairo Ramírez profesor de la Universidad de Antioquia, quien me dio la base y fue el gestor de este proyecto, por la bibliografía que me facilitó y las valiosas sugerencias para enriquecer este trabajo y sobre todo por creer en mí.

A Santiago Duque profesor de la Universidad Nacional – sede Leticia Amazonas, que sin conocerme me facilitó el equipo de producción primaria y siempre estuvo dispuesto a resolver dudas, corregir y aportar con sus conocimientos para mejorar este trabajo.

A Gerardo Naundorf profesor de la Universidad del Cauca, por gestionar el transporte, la lancha, acompañarme en la mayoría de las salidas de campo y ayudarme en la fase de laboratorio y sus aportes en este trabajo. Y no se me olvida que le debo un trapo, una chaqueta y una sudadera y por poco también un ojo.

A mis Amigos durante mi formación académica, Cristian, Beller, Vélez, Sandra, Yaliana, Carolina, Miller y todos los que hicieron parte de estos maravillosos años y por brindarme su amistad.

A Camilo Andrade Profesor de la Universidad del Cauca, a quien siempre estaré agradecido por enseñarme a redactar un trabajo, manejar Excel a querer la estadística y otras tantas cosas que se me pasan. Por gestionar el préstamo del equipo de productividad, por su paciencia y dedicación en las largas jornadas de trabajo, por aguantar tanta llamadera por teléfono y por que más que un profesor se convirtió en un Amigo que siempre estuvo cuando lo necesite Gracias Amigo.

Y a todas las personas que en el momento no tengo presente pero que de una u otra manera me apoyaron y aportaron muchas cosas para terminar de buena manera esta etapa de mi vida.

CONTENIDO

	pág.
INTRODUCCION	8
1. PREGUNTA	10
2. JUSTIFICACIÓN	11
3. OBJETIVOS	12
3.1 OBJETIVO GENERAL	12
3.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS	12
4. MARCO TEORICO	13
4.1 FOTOSÍNTESIS Y RESPIRACIÓN	13
4.2 RELACION PRODUCTIVIDAD / BIOMASA	14
4.3. FACTORES QUE INFLUYEN EN LA RELACIÓN PRODUCTIVIDAD PRIMARIA / BIOMASA	16
4.3.1 Luz	16
4.3.2 Temperatura	17
4.3.3 Nutrientes	17
4.3.4 Pigmentos	18
4.3.5 Zona fótica	19
4.3.6 Morfometría	20
4.4 PRINCIPIOS DE SUCESION	20
5. ANTECEDENTES	23

6. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	30
6.1 LOCALIZACION GEOGRAFICA	30
1.1 Localización	30
6.1.2 Geología	31
6.1.3 Clima	31
7. METODOLOGIA	35
7.1 PERIODOS DE MUESTREO	35
7.2 PRODUCTIVIDAD PRIMARIA	35
7.2.1 Montaje en campo	36
7.2.2 Conversión de los datos de Oxígeno a carbono	38
7.3 BIOMASA	39
7.4 DETERMINACION DE LA EFICIENCIA FOTOSINTETICA	41
7.5 DETERMINACION DE OTRAS VARIABLES	41
7.6 TRATAMIENTO DE DATOS	43
8. RESULTADOS	44
8.1 ASPECTOS ATMOSFÉRICOS	44
8.2 VARIABLES FISICAS Y QUIMICAS	45
8.2.1 Profundidad y penetración lumínica	45
8.2.2 Temperatura Hídrica	48
8.2.3 pH	48
8.2.4 Alcalinidad	49

8.2.5 Calcio	50
8.2.6 Dureza Carbonacea	50
8.2.7 Dureza Total	50
8.2.8 Conductividad	51
8.2.9 Salinidad	52
8.2.10 Cloruros	52
8.2.11 Sulfuros	52
8.2.12 Oxígeno	53
8.2.13 CO ₂	54
8.2.14 Nutrientes	54
8.2.15 Fosfato	55
8.3 VARIABLES BIÓTICAS	57
8.3.1 Producción Primaria	57
8.3.2 Clorofila-a	59
8.3.3 Eficiencia Fotosintética	61
8.4 RELACIÓN ENTRE VARIABLES BIÓTICAS Y ABIÓTICAS	63

9. DISCUSIÓN	65
9.1 Temperatura, pH e iones disueltos	65
9.2 Nutrientes disueltos	68
9.3 Producción primaria, Biomasa y eficiencia fotosintética	69
10. CONCLUSIONES	79
BIBLIOGRAFIA	
ANEXOS	

LISTA DE FIGURAS

	pág.
Figura 1. Ubicación del municipio de Cocónuco en el departamento del Cauca.	33
Figura 2. Ubicación de la laguna Aguas Tibias en el Municipio de Cocónuco.	34
Figura 3. Ubicación de las botellas claras y oscuras a tres profundidades de absorción de luz.	38
Figura 4. Comportamiento temporal de las Variables físicas y químicas.	46
Figura 5. Comportamiento temporal de las Variables físicas y químicas.	47
Figura 6. Comportamiento temporal de Nitratos, Nitritos y Fosfatos.	56
Figura 7. Comportamiento temporal de la producción primaria.	58
Figura 8. Comportamiento temporal de la clorofila-a.	60
Figura 9. Comportamiento temporal de la eficiencia fotosintética.	62

LISTA DE FIGURAS DE LA DISCUSION

	Pag.
Figura 1. Índice de Margalef y la Riqueza entre meses.	73
Figura 2. Comportamiento temporal de los individuos dentro del sistema.	74

LISTA DE TABLAS

	pág.
Tabla 1. Clasificación de los lagos de acuerdo a la producción primaria bruta	14
Tabla 2. Clasificación de los lagos europeos de acuerdo con El contenido de amonio, nitratos y nitritos	17
Tabla 3. Conversión del Oxígeno liberado a Carbono fijado.	39
Tabla 4. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo para la temperatura hídrica.	48
Tabla 5. Post - test de Tukey, para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto al pH.	49
Tabla 6. Post - test de Tukey para las diferencias significativas Entre los meses de muestreo para la alcalinidad.	49
Tabla 7. Post - test de Tukey, para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto a la Dureza Total.	51
Tabla 8. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto a la conductividad.	52
Tabla 9. Post - test de Tukey, para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto al Oxígeno.	53

	Pág.
Tabla 10. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto al nitrato.	54
Tabla 11. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto a los fosfatos.	55
Tabla 12. ANOVA para la variable producción primaria bruta.	59
Tabla 13. Post - test de Tukey, para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto a la producción primaria bruta.	59
Tabla 14. Post – test U para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto a la clorofila-a.	61
Tabla 15. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto a la eficiencia fotosintética.	63
Tabla 16. Resultado de la correlación lineal simple.	64

INTRODUCCIÓN

La eficiencia fotosintética en la fijación de carbono se estima relacionando la producción primaria con la biomasa de la misma (Margalef, 1974). Estos son factores fundamentales en ecosistemas lacustre, el primero se define como la cantidad de biomasa que una comunidad genera por fotosíntesis en un volumen de agua y en un lapso de tiempo determinado y el segundo como el peso de la clorofila-a activa por unidad de volumen (Arboleda y Ramírez, 2002). Esta relación producción/biomasa, que es de gran interés en estudios limnológicos en sistemas lénticos, depende en gran medida de factores como la irradiación, temperatura, nutrientes, la morfología del lago, los aportes de la vertiente, la naturaleza y volumen de los ríos que lo alimentan (Thornton *et al.*, 1990; Harris y Baxter, 1996).

Los lagos ecuatoriales poseen una irradiación y temperatura más o menos constantes durante todo el año (Margalef, 1983), esta característica los diferencia de los lagos de zonas templadas donde existen las cuatro estaciones. Por esta razón, se ha podido determinar que en los lagos del neotrópico y sectores ecuatoriales estos dos factores no son limitantes para la eficiencia fotosintética, mientras que la concentración de nutrientes, en especial los fosfatos y nitratos, pueden limitar la productividad en un mismo ecosistema o alternarse a lo largo del año o en distintos ecosistemas dominar uno de ellos (Ramírez, 1991). Sin embargo, en algunos sitios durante ciertas épocas del año, la nubosidad extrema podría reducir la energía radiante que llega a los lagos o por el contrario, en ocasiones se podría presentar sobresaturación lumínica, de manera semejante a lo que ocurre al medio día en algunos ambientes tropicales y que Morris (1980) ha denominado depresión de la tarde; generándose en ambos casos disminuciones fotosintéticas.

Otros limitantes son la profundidad y la morfometría del lago, ya que influye en la presencia o no de estratificación térmica, que a su vez afecta la disponibilidad de nutrientes y la extensión de la zona fótica y de mezcla. Lewis (1983) concluye que la alta temperatura es el motor de la dinámica de los lagos tropicales, pues además que influencia la velocidad de reproducción del fitoplancton, influye directamente en las tasas de absorción de nutrientes, de descomposición de los detritos orgánicos y de respiración fitoplanctónica.

En el presente proyecto se propuso evaluar la eficiencia fotosintética, a través de la relación producción primaria / biomasa en la laguna “Aguas Tibias”, ubicada en el municipio de Puracé – Cocónuco, que se considera un ecosistema en “condiciones extremas” por sus características físicas y químicas, siendo catalogado como un sistema eutrófico. Se ubica en esta categoría por su alto contenido de clorofila-a (promedio de 620 mgChl-a.m⁻³, en perifirton y fitoplancton) que de acuerdo con la clasificación propuesta por Wetzel (1983) y Margalef (1983) ubican a este sistema en la categoría de eutrofizado. El ecosistema presenta además altas temperaturas y altas concentraciones de cloruros y sulfatos, los cuales se originan de una fuente termal proveniente del volcán Puracé (Escobar, 2004; datos sin publicar). Se realizaron perfiles térmicos, alcalinidad, calcio, dureza total y carbonacea, pH, cloruros, sulfatos, conductividad y nutrientes, con el fin de establecer como afectan la eficiencia fotosintética. Los muestreos se realizaron mensualmente durante un periodo de seis meses, que incluían las dos épocas climáticas (invierno y verano) y también algunos periodos coincidentes con el vaciado y recambio de parte del agua por manipulación artificial del ecosistema.

1. PREGUNTA

Considerando un periodo que incluían las dos épocas pluviales (lluvia y sequía) se busco contestar las siguientes preguntas:

¿Existen variaciones significativas durante el tiempo de muestreo en la eficiencia fotosintética en la laguna Aguas Tibias?

¿Que variables físicas y químicas pueden influenciar esta variable?

¿En que magnitud las épocas climáticas podrán influenciar la eficiencia fotosintética en el tiempo?

JUSTIFICACIÓN

En el Departamento del Cauca la mayor parte de las investigaciones limnológicas han sido enfocadas al estudio de peces y al uso macroinvertebrados acuáticos como bioindicadores en ecosistemas lóticos; sólo unos cuantos trabajos corresponden a ecosistemas lacustres como los realizados por Naundorf *et al*, en el embalse la salvajina, el lago el Bolsón (1989, 1994 y 2000) y otros ecosistemas lénticos. El desarrollo de este proyecto, permitirá comprender el comportamiento de la biota acuática en una laguna de aguas termales, de origen volcánico, con características físicas, químicas y biológicas, que se desvían de las condiciones usuales de la mayoría de ambientes en Colombia y el neotrópico, siendo, por tanto, su estudio de gran interés, sobre todo en este tipo de sistemas ya que son muy escasas las investigaciones sobre este tópico en nuestro país y en el contexto limnológico en general.

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Establecer la eficiencia fotosintética de la laguna Aguas Tibias y las posibles variaciones en función de la época climática y las variables físicas y químicas en un periodo de seis meses.

3.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

- En un periodo de seis meses analizar las posibles variaciones temporal de la eficiencia fotosintética (razón producción/biomasa), la biomasa y la productividad y en la laguna Aguas Tibias.

- Determinar la relación de estas variables con los cambios en atributos como porcentaje de extinción de luz, perfil térmico, conductividad, pH, alcalinidad, calcio, cloruros, sulfuros y nutrientes (amonio, nitritos, nitratos y fosfatos), con el fin de cuantificar su influencia en el comportamiento temporal de la eficiencia fotosintética en la laguna estudiada.

4. MARCO TEORICO

4.1 Fotosíntesis y respiración

La fotosíntesis en organismos acuáticos capta la energía lumínica y utiliza dióxido de carbono y agua; la respiración transfiere y libera la energía, liberando dióxido de carbono y agua. Estos dos procesos son así una parte importante de lo que frecuentemente se conoce como balance de la naturaleza (Jensen, 1988).

La fotosíntesis es el fenómeno mediante el cual el CO₂ se combina con el agua en presencia de luz y de clorofila-a, para formar carbohidratos y producir oxígeno.

La reacción universalmente conocida se expresa como:



Los organismos vivos autótrofos, también llamados fotoergónicos o fotosintéticos son capaces de absorber y utilizar la energía lumínica y convertirla en energía química (Azcon y Talón, 2000). Esta energía es transformada en los enlaces químicos de carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos que forman la estructura viva de las plantas (Jensen, 1988).

La respiración es una oxidorreducción en la que algunos compuestos se oxidan a CO₂ y el O₂ que se absorbe se reduce para formar H₂O (Salisbury y Ross, 1994).

La reacción universalmente conocida se expresa como:



La respiración transfiere la energía química de los enlaces de la cadena de carbono que fueron producidos durante la fotosíntesis, para su uso en otros procesos celulares (Azcon y Talón, 2000). Todas las células respiran de manera continua, y con frecuencia absorben el mismo volumen de O₂ que el que liberan de CO₂.

El fitoplancton es el responsable de la mayor parte de la producción primaria en los lagos. Es pues la puerta de entrada de la energía lumínica al ecosistema donde gracias a la fotosíntesis se convierte en energía química, representada por la síntesis de carbohidratos, proteínas y grasas (Roldán, 1992).

4.2 RELACIÓN PRODUCCIÓN / BIOMASA

La productividad es la capacidad o grado de producción de materia orgánica en un determinado nivel trófico por unidad de tiempo. Talling *et al.*, (1973) propuso rangos Para determinar este nivel de trofía en lagos (**Tabla 1**).

Tabla 1. Clasificación de los lagos de acuerdo a la producción primaria bruta Tomado de Talling *et al.*(1973).

Tipo de Laguna	PPB (mgC.m⁻³.h⁻¹)
Oligoproductivo (pobre)	0 – 77 mgC.m ⁻³ .h ⁻¹
Mesoproductivo	75 – 252 mgC.m ⁻³ .h ⁻¹
Productivo	> 252 mgC.m ⁻³ .h ⁻¹

Productividad y eficiencia ecológica son términos relacionados con la transferencia de biomasa (energía) entre niveles tróficos: se denomina producción a la velocidad de producción de biomasa, cuando los intervalos de muestreo son cortos; puede establecerse como el resultado de dividir la resta entre la biomasa inicial y la biomasa final por el intervalo de tiempo determinado. Se divide en producción primaria y secundaria (Wetzel, 1983).

Al analizar la producción en los ecosistemas resulta muy interesante el cociente producción/biomasa, llamados por Margalef (1974) eficiencia fotosintética. Así, por ejemplo, en una población de algas en la que cada una se dividiera en dos iguales cada 24 horas, ese cociente sería de 1 (eficiencia del 100%). Significa que cada gramo de algas dobla su peso en 24 horas (Margalef, 1983).

La relación producción/biomasa es muy alta en el plancton, pudiendo ser cercana al 100% diario. Esto quiere decir que la población se renueva con gran rapidez y que sus integrantes pueden llegar a tener tasas de renovación de hasta un día. En la vegetación terrestre el valor suele estar entre un 2 y un 100% anual lo que significa tasas de renovación de entre 1 y 50 años (Odum, 1972).

El cálculo de la razón producción/biomasa (P/B) o razón de Schrödinger permite establecer algunas características del sistema a ser investigado. Valores altos significan metabolismo de orden alotrófico, donde las entradas son de gran importancia. Por lo contrario, valores bajos hacen referencia a un sistema de carácter autotrófico.

4.3 FACTORES QUE INFLUYEN EN LA RELACIÓN PRODUCCIÓN PRIMARIA / BIOMASA

4.3.1 Luz. La luz que entra en el agua está relacionada con la latitud, altitud, época del año, hora del día y las condiciones climáticas. En aguas naturales, condiciones tales como la presencia de materia orgánica e inorgánica, el plancton y las partículas disueltas y en suspensión, hacen que el agua sea menos transparente, por lo tanto, la luz será reflejada en la superficie, trayendo como consecuencia una disminución en la penetración lumínica (Roldán, 1992).

Las condiciones de iluminación en que se encuentran las algas determina su actividad fotosintética y por esta razón las mismas pueden calcularse con relación a la insolación superficial o a la insolación que existe en la capa donde hay condiciones óptimas para la fotosíntesis (Pérez *et al.*, 1980).

La distribución vertical de la intensidad de la luz en el agua determina el espacio en el que se dan condiciones favorables para la producción y, por tanto, la intensidad en la superficie y el clima de luz dentro del agua son factores de producción fundamentales; cuando la intensidad de luz es muy alta, se tiene un efecto inhibitorio, que se atribuye a la destrucción de la clorofila por fotooxidación, indistintamente en los dos fotosistemas (Margalef, 1983).

La mezcla intensa aumenta también la cantidad de material particulado de origen inorgánico, que a su vez incrementa la atenuación lumínica y limita la acumulación de biomasa algal. Se considera entonces que en los ecosistemas poco profundos, es la radiación disponible para la fotosíntesis y no las concentraciones de nutrientes el factor más limitante (Reynolds, 1984).

4.3.2 Temperatura. A baja iluminación, la producción primaria aumenta poco cuando la temperatura asciende; para iluminaciones más intensas la producción primaria se incrementa, aunque con un coeficiente térmico menor que el de la respiración (Margalef, 1974).

La temperatura afecta directamente la tasa de renovación de los componentes celulares, a diversos procesos químicos, a la hidratación de las células, de manera que bajo temperaturas diversas, unos mismos organismos pueden tener distintas características (Margalef, 1983).

4.3.3 Nutrientes. Estos tienden a ser retenidos por los sistemas vivos y a recircular dentro de ellos en mayor medida; el carbono, hidrógeno, nitrógeno, fósforo y calcio, entre otros, son necesarios en cantidades relativamente grandes, por lo que se denominan macronutrientes (Odum, 1972). Generalmente los nitratos, nitritos y el amonio son utilizados para determinar el estado trófico. Vollenweider (1968) presenta una clasificación de los lagos europeos de acuerdo con el contenido de estos en un cuerpo de agua y que también es utilizado generalmente en estudios limnológicos en el neotrópico (**Tabla 2**).

Tabla 2. Clasificación de los lagos europeos de acuerdo con el contenido de amonio, nitratos y nitritos. Tomado de Vollenweider (1968).

Tipo de lago	Amonio mg/L	Nitratos mg/L	Nitritos mg/L
Oligotrófico	0,0 - 0,3	0,0 – 1,0	0,0 - 0,5
Mesotrófico	0,3 - 2,0	1,0 – 5,0	0,5 - 5,0
Eutrófico	2,0 – 15	5,0 – 50	5,0 – 15

En general, los nutrientes esenciales con relación a la producción primaria y la biomasa son, el nitrógeno y el fósforo; el primero es un gas y sus compuestos son solubles. El segundo forma compuestos insolubles y se puede hallar en equilibrio con algún reservorio natural, como el sedimento y las rocas, no con la atmósfera (Margalef, 1983).

La importancia del nitrógeno en el agua radica en que es el componente fundamental de las proteínas, las cuales constituye la base estructural de los seres vivos. Las proteínas están constituidas por aminoácidos, estructuras químicas formadas por un grupo amino (NH_2) y un grupo carboxilo (COOH). El fósforo es también un elemento importante en el metabolismo biológico y al igual que en nitrógeno, en ocasiones puede convertirse en un factor limitante en la producción primaria; también hace parte de las moléculas más esenciales para la vida como son el ATP, ADN y ARN (Roldán, 1992).

Para Beadle (1981), el principal factor de control de la producción primaria fitoplanctónica en el trópico es la disponibilidad de nutrientes.

4.3.4 Pigmentos. Los más estudiados a nivel del fitoplancton son; las clorofilas, carotenoides, feofitinas y ficobilinas. En nuestro estudio se le dio mayor importancia a la clorofila-a. Este es el pigmento implicado directamente en la transformación de la energía lumínica en energía química.

Cada clase de pigmento absorbe con mayor intensidad determinada longitud de onda, mientras que para otras es menor o nula; el color que un pigmento presenta corresponde a la longitud de onda que absorbe con menor intensidad. La mayor parte de los colores son absorbidos por la clorofila o los carotenoides, pero la menor absorción global está en la región del verde, que es el color que predomina en los órganos fotosintéticos (Schallenberg y Burns, 2004).

La clorofila-a es el pigmento fotosintético primario y está presente en todas las algas, correspondiendo entre el 1% y 2% del peso seco de los organismos. Su determinación provee un estimativo de la biomasa fitoplanctónica. De la producción primaria y puede ser utilizada en la determinación de la calidad del agua (Naundorf, 1994).

La distribución vertical del fitoplancton y de la clorofila resulta del ajuste de las poblaciones a la distribución de la luz y de los nutrientes, bajo las condiciones impuestas por la turbulencia del agua y la sedimentación de las células (Margalef, 1983).

Concentraciones altas de clorofila-a en un sistema turbio y de baja transparencia en el que la penetración de la luz se dificulte, se considerará que la eficiencia de la comunidad fitoplanctónica en la conversión de luz en energía química es baja. Consecuentemente, los valores de producción primaria bruta también serán bajos (Arboleda y Ramírez, 2002).

Los patrones de variación que durante el día muestra la clorofila-a están relacionados con el aumento de la irradiación subacuática, la cual es utilizada eficazmente por esta molécula en horas matutinas hasta llegar al punto de inhibición (9:00 / 12:00), ocasionado por el exceso de luz, presentándose lo que Morris (1980) denomina “depresión de la tarde”.

4.3.5 Zona fótica. Está región de la columna de agua depende principalmente de la capacidad del medio en atenuar la radiación subacuática (Esteves, 1988). Y se define como la distancia a la cual se extingue el 99% de la luz incidente. Esta zona representa la mínima intensidad de la luz que permite la fotosíntesis, la cual se ha

calculado que es aproximadamente al 1% de la luz incidente en la superficie, por debajo de esta zona la producción primaria es prácticamente nula (Roldán, 1992).

En la zona fótica influyen una serie de factores que afectan la producción primaria del fitoplancton, pero de ellos los dos más importantes son la distribución de las algas en la columna de agua y la penetración de la energía luminosa (Pérez *et al.*, 1980).

4.3.6 Morfometría. Lagunas como por ejemplo las que tienen cubetas cónicas, tienen un mayor volumen utilizable para producción primaria en las capas superiores de la zona trofógena en comparación con las inferiores; por ello, es muy importante la profundidad media de cada ambiente y la morfometría del mismo, pues esto influye el patrón de estratificación térmica que a su vez afecta la disponibilidad de nutrientes y la radiación subacuática (Ramírez, 1991).

En los lagos tropicales, poco profundos, sin ninguna estratificación y con grandes entradas de nutrientes, los valores de producción además de ser muy altos, son relativamente constantes durante todo el año, como ocurre en el lago George, en Uganda; este lago es poco profundo pero de gran extensión y con mezcla diaria, por lo que la penetración de la luz se ve perturbada por los sedimentos removidos y los componentes algales. De acuerdo con los resultados citados este lago se sitúa entre los más productivos del mundo (Esteves, 1988).

4.4 PRINCIPIOS DE SUCESION ECOLOGICA

La sucesión resulta de la mezcla de subdivisiones en etapas o fases individuales de las especies (Dispersión, establecimiento, supervivencia y reproducción) cada una de estas sustituye a la anterior en un proceso lento o gradual (Walker, 2005). Desde el punto de vista de Margalef (1983), es una variación de la transferencia

de energía (información) desde estados menos maduros y presumiblemente con pérdidas, hasta estadios más maduros y eficientes en el almacenaje de energía.

Odum (1972) y Margalef (1983) propusieron unas tendencias generales para caracterizar cambios en el funcionamiento de los ecosistemas a lo largo de la sucesión:

- Es el resultado de la modificación del entorno físico por parte de la comunidad. Esto significa que la comunidad controla el proceso de sucesión, aunque el entorno físico determine los patrones, el ritmo de los cambios y a menudo establezca los límites del crecimiento.
- El aumento de la biomasa total y muy principalmente de las porciones menos activas. Aquellos organismos o partes de organismos que tienen una tasa de renovación muy lenta y un metabolismo muy bajo aumentan relativamente más que otros.
- El aumento de la producción primaria. Dentro de la pirámide de tráfico de energía, los productores primarios son los que más proliferan.
- La disminución de la relación producción primaria/biomasa total, probablemente es el principal motor de la sucesión.
- Desarrollo de toda clase de mecanismos de homeostasis. Los sistemas más maduros ofrecen siempre una mayor constancia de todos sus parámetros globales o macroscópicos a través del tiempo. Probablemente tal cualidad se relacione con su capacidad de organizar el espacio.
- Ocurre el fenómeno de explotación; porque las fases tardías de la sucesión acumulan una mayor cantidad de información, gracias a un menor nivel de perturbación, que las iniciales. Paradójicamente, las fases tardías son más resistentes a la perturbación gracias al flujo de energía o transferencia de información. Una alteración en cualquier estadio provoca cambios rápidos,

catastróficos, caracterizados por una disminución de la madurez (*retrogresión*).

- El reciclado interno de nutrientes incrementa y la tasa de renovación disminuye.
- La sucesión es, por tanto, un proceso de auto-organización.

La entropía se puede considerar como una medida de lo próximo o no que se halla un sistema al equilibrio; también se puede considerar como una medida del desorden (espacial y térmico) del sistema la entropía nunca puede decrecer. Por tanto; cuando un sistema aislado alcanza una configuración de máxima entropía, ya no puede experimentar cambios “ha alcanzado el equilibrio”. Con el tiempo, cualquier sistema tiende a un desorden mayor; es decir, incrementa su entropía (Schincariol y Bicudo, 2006).

5. ANTECEDENTES

La bibliografía relacionada con la eficiencia fotosintética (la razón de Schrödinger) es escasa. En libros de limnología y publicaciones de revistas especializadas pueden citarse trabajos como:

Lewis (1974), en los lagos profundos como el Lanao en Filipinas y Valencia en Venezuela encontró que la producción primaria es principalmente influenciada por los patrones de estratificación y desestratificación que ocurría generalmente en invierno presentando valores bajos; por la disminución de la zona fótica y la resuspensión de sedimentos. Concluyendo que bajo estas condiciones, es la radiación disponible para la fotosíntesis y no la concentración de nutrientes el factor limitante.

Tundisi *et al.*, (1975), en la represa del Lobo (Brasil) encontraron que los mayores valores de producción se presentaron en periodos de lluvia y en los de mayor velocidad del viento. Al aumentar las lluvias, aumentaba paralelamente la concentración de nutrientes, lo que incidía de inmediato en la producción primaria del fitoplancton.

Estudios realizados en los embalses de Cuba por Pérez *et al.*, (1980), donde el objetivo principal era, establecer el carácter de la distribución de las algas y la intensidad fotosintética a lo largo de la zona fótica, observaron que la distribución de las algas en la columna de agua depende de la profundidad de los embalses, la estratificación de la temperatura, el mezclado producido por el viento y que estos factores determinaban la actividad fotosintética. La conclusión que sacaron era que los embalses con biomasa elevadas hacen que la intensidad de la fotosíntesis también sea alta.

Margalef (1983), habla de estudios realizados en aguas termales en el parque Yellowstone que está situado a más de 2200 m de altura, con temperaturas hídricas entre los 92 y 94 °C; los organismos encontrados a tan altas temperaturas fueron bacterias. También hace mención a manantiales termales en El Salvador donde se encontraron 38 especies de diatomeas a 31°C.

Naundorf (1989), en el embalse La Salvajina caracterizó la comunidad fitoplanctónica y determinó la producción primaria; obteniendo valores de 0 para la producción primaria mientras que la respiración varió entre 37.5 y 315 mg O₂ / m²/h. Indicando que el ecosistema presentaba ciclos cortos de fotosíntesis y respiración; de acuerdo con los datos obtenidos clasificaron el embalse como un sistema de tipo oligotrófico, concluyendo que la baja producción posiblemente se debía a la poca densidad poblacional de los organismos autotróficos y el poco tiempo de retención hidráulica.

Márquez y Hernández (1991), a La Ciénaga Grande de Santa Marta, la caracterizaron como una laguna eutrófica debido a la gran cantidad de materia orgánica y en especial de fósforo cuyo origen fue atribuible a vertimientos urbanos y agropecuarios que son directos e indirectos. El fitoplancton aprovecha esta situación y fija entre 0.11 a 1.35 gC/m²h durante todo el año por medio de mecanismos como el reciclaje y transporte de nutrientes.

Domitrovic *et al.*, (1998), en un lago subtropical de argentina observaron la variación espacial y temporal del fitoplancton en la composición, biomasa y diversidad de especies. Predominando las Cyanophyta durante todo el año. El contenido de clorofila-a vario entre 0,7 e 8 µg.L⁻¹, y una diversidad fitoplanctonica de 0,34 e 3,69 bits.ind⁻¹.

González y Ortaz (1998), estudiaron el efecto del enriquecimiento de nitrógeno y fósforo sobre la comunidad del fitoplancton en microcosmos del embalse La Mariposa. Observaron que las respuestas iniciales de la comunidad del fitoplancton ante un proceso de eutrofización, era el aumento de la biomasa (como concentración de clorofila-a), la desaparición de algunos grupos algales; el aumento de la dominancia de las Chlorophyta, en primera instancia, y de las Cyanobacteria y la disminución de la dominancia de las diatomeas.

Naundorf *et al.*, (2000), reportaron niveles de producción primaria en el embalse La Salvajina con base en la determinación de la clorofila-a. El promedio de clorofila-a fue de 50.2 mg / m³ en el periodo de abril – diciembre de 1999. En el período de mayores lluvias abril – junio la clorofila-a disminuyo un poco, julio y agosto fueron los meses de menor precipitación, la clorofila-a incremento en septiembre cuando se inició la temporada de lluvia; esto se explica por la dilución de nutrientes y la poca radiación solar en esta época del año.

Calijuri y Dos santos (2001), evaluaron la variación temporal de la producción primaria en la represa Barra Bonita en Brasil, durante 1 año, en períodos de invierno – verano; los periodos de más alta producción se observaron en abril (654 mgC.m⁻² h⁻¹), mientras que julio fue el de baja producción (20 mgC.m⁻² h⁻¹), concluyendo que los valores más altos de producción se midieron en verano; probablemente por la mayor concentración de nutrientes cuando hay baja precipitación.

Donato (2001), reportó que los valores de clorofila-a para los lagos de origen volcánico presentan una biomasa fitoplanctónica mayor con respecto a aquellos sistemas acuáticos de la misma latitud pero que tiene un origen glacial.

Arboleda y Ramírez (2002), en la laguna Francisco José de Caldas. Las concentraciones altas de clorofila-a en un sistema turbio y de baja transparencia en el que la penetración de la luz se dificulta, la eficiencia fotosintética de la comunidad fitoplanctónica en la conversión de la luz en energía química es baja. Los factores que controlaban la producción primaria fueron las concentraciones de clorofila-a, el régimen de luz subacuática y la disponibilidad de nutrientes. Esta última ligada al patrón de mezcla y a la alta temperatura que ocasionaba mayor tasa de descomposición.

Ramírez y Alcaraz (2002), en la Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. Encontraron que en este ecosistema parte de la biomasa no se respira, lo que implica que hay una producción neta disponible para los demás componentes de la cadena trófica y para ser reciclada dentro del lago. Durante el tiempo de muestreo la comunidad permaneció en el mismo estado sucesional, mostrando dominancia *B. braunii*. El valor medio de la Productividad Primaria Bruta fue alto comparado con el de otros lagos colombianos.

Dorador *et al.*, (2003), en el lago chungara en Chile. Estudiaron las variaciones temporales de los parámetros físicos, químicos y biológicos. Mostrando bajas en la temperatura entre profundidades y estaciones del año, disminución significativa en el volumen del lago y consecuentemente en la profundidad máxima. Conjuntamente la salinidad aumentó significativamente. Estos cambios pueden ser las causas de la modificación en composición y abundancia del fitoplancton, asociadas además, a la disminución significativa de la clorofila-a.

Branco *et al.*, (2005), en un lago tropical del estado de San Pablo, Brasil. La dinámica sucesional de la comunidad de macroalgas, donde la distribución secuencial en el periodo mas intenso del invierno; presentando cambios a través del proceso sucesional en el numero de especies entre muestreos, dominando las

algas filamentosas y coloniales, el fósforo fue el nutriente limitante dentro del sistema.

Contreras *et al.*, (2005), en una laguna costera tropical (La Mancha) en el Golfo de México evaluaron la relación entre los nutrientes y la producción primaria. Cuando la laguna permaneció comunicada con el mar, los parámetros medidos mostraron un aumento significativo respecto al periodo en el cual la laguna esta incomunicada.

Ramírez *et al.*, (2005), en la Represa La Fe, el Retiro, Antioquia, Colombia. Probaron el efecto de la adición de nitrógeno (nitrato de potasio) en tres concentraciones y de la adición de fósforo (fosfato ácido de potasio) en cuatro concentraciones. A muestras de agua superficial. Con excepción de los cuatro primeros tratamientos, hubo incrementos de biomasa fitoplanctónica en todos los demás. El incremento significativo de la biomasa fitoplanctónica en las bolsas con nitrato lleva a concluir que, para el día de la experimentación en la zona de muestreo fue el nitrógeno y no el fósforo el nutriente limitante.

Schincariol y Bicudo (2006), en una laguna oligotrófica tropical en San Pablo, Brasil. Estudiaron la biomasa, diversidad y estructura algal de la comunidad perifítica que esta influenciada por la sucesión ecológica. Con una diversidad relativamente estable entre los periodos de muestreo invierno y verano y el periodo de sucesión.

Pinilla (2006), en la laguna la Boa y Guatavita, relaciono la fluorescencia media y la fluorescencia máxima de las comunidades de algas, la cual es utilizada comúnmente como una medida de la eficiencia fotosintética del fitoplancton. Los resultados señalaron estrés fisiológico para las algas. La eficiencia fue mayor en aguas intermedias y presentó cambios fuertes entre épocas de muestreo y entre

ecosistemas. En aguas superficiales hubo fotoinhibición, la cual fue más fuerte en Guatavita. La eficiencia fotosintética fue menor en el lago andino debido posiblemente a diferencias climáticas, de altura sobre el nivel del mar y de estratificación.

Ramírez *et al.*, (2006), en dos zonas costeras del océano pacífico Colombiano realizaron estudios cualitativos y cuantitativos de la comunidad fitoplanctónica. Identificaron 43 especies, distribuidas en 19 de diatomeas y 24 de dinoflagelados. Los valores promedios de diversidad, la producción primaria y la concentración de clorofila-a fueron mayores en las estaciones costeras que en las oceánicas.

Zapata *et al.*, (2006), en la laguna Guatavita evaluaron la dinámica de los pigmentos fotosintéticos. El perfil vertical de la clorofila-a estaba relacionada con las concentraciones de nitrógeno y la estratificación térmica, por lo tanto; concluyeron que el nitrógeno era la variable limitante.

Iriarte *et al.*, (2007), en la bahía Mejillones, estudiaron la actividad enzimática del fitoplancton como un indicador de su metabolismo interno, relacionándola con la biomasa autotrófica. Observaron una disminución de la actividad de nitrato reductasa durante el desarrollo de una floración de una especie de dinoflagelado. Se detectó una elevada actividad de glutamina sintetasa (GS), ciertas especies de dinoflagelados prefieren las formas de nitrógeno reducido (amonio y urea) en comparación a nitrato o nitrito.

En Colombia no se encontró bibliografía relacionada con aguas termales, únicamente el trabajo realizado en la laguna Aguas Tibias por Escobar (2004, trabajo de grado), quien hizo un estudio preliminar de las características físicas, químicas, determinación de las comunidades productoras y la producción primaria del perifiton y del fitoplancton, encontrando un ecosistema en condiciones

extremas. Los datos más sobresalientes fueron: el pH entre 8.0 y 8.6, detectando así aguas con tendencia alcalina, conductividad que osciló entre 790 y 900 $\mu\text{mhos/cm.}$, los valores de clorofila-a promedio de $620 \text{ mgChl-a.m}^{-3}$ para dos sitios de muestreo. Teniendo en cuenta estos y otros parámetros tomados en los sitios de muestreo llegó a la conclusión que era un sistema eutrofizado.

6. DESCRIPCIÓN DEL AREA DE TRABAJO

6.1 LOCALIZACION GEOGRAFICA

6.1.1 Localización. El sitio de estudio se encuentra en el municipio Puracé – Cocónuco, ubicado en la zona centro-oriental del Departamento del Cauca, sobre la cordillera Central de Los Andes, hace parte del área del Macizo Colombiano. Entre los accidentes orográficos se destacan: Serranía los Cocónucos, los volcanes de Pan de Azúcar, Puracé y Sotará; Valle de Paletará, páramo Blanco y los cerros de Agua Blanca y Puzná (Diagnóstico territorial municipio Puracé-Cocónuco, 2000).

La laguna Aguas Tibias tiene su origen en una fuente de aguas termales provenientes del volcán Puracé. Se localiza a 02° 18' 38" latitud Norte y 76°30'75" longitud Oeste, a una altitud de 2.650 msnm y al noroccidente a 12.6 Km. del cráter del volcán Puracé en bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB) (Holdridge, 1978). La vegetación ribereña es principalmente herbácea, con algunas gramíneas, entre ellas: *Nasturtium officinale* (berros), *Eleocharis* sp. (Gramínea), *Equisetum bogotense* (cola de caballo) y *Pennisetum clandestinum* (Kikuyo). El lago presenta dos entradas de agua que aportan un caudal promedio de 8.8 L/s, temperatura hídrica promedio de 27°C, saturación promedio de oxígeno disuelto del 105% y pH 8.5 unidades. El sustrato es arcilloso. La fauna acompañante son principalmente coleópteros, lepidópteros, dípteros y los peces *Poecilia reticulata* (Guppys) (Longo, 2004).

Desde la ciudad de Popayán se viaja hasta el corregimiento de Cocónuco (22.7 Km.); desde allí se toma la vía hacia San José de Itsnos (Huila) y se avanza 4.6 km. Hasta el sitio conocido como “Balneario Agua Tibia” a 0.5 km., en los predios de la hacienda La Cascada (Figuras 1 y 2).

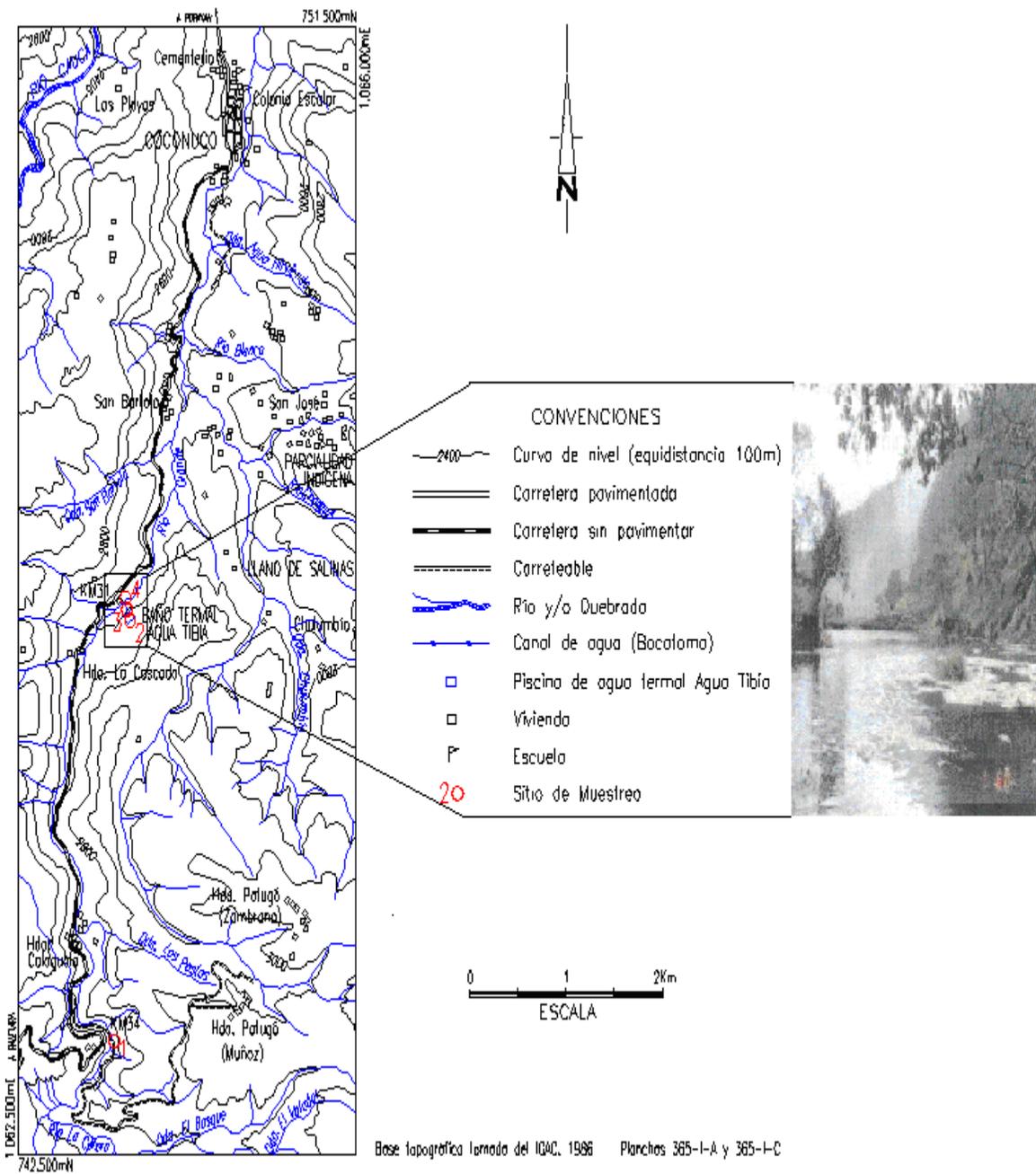
La laguna hace parte de un complejo turístico y es visitada frecuentemente, aunque no está permitido el ingreso de bañistas a ella, debido a las extensas floraciones algales, que se constituyen en un factor de riesgo para los visitantes.

6.1.2 Geología. El subsuelo del área está conformado por rocas metamórficas de edad Paleozoica, rocas ígneas de edad Triásico-Jurásico, rocas sedimentarias de edad Cretácea y en mayor cantidad por rocas volcánicas Terciario-Cuaternarias de la cadena volcánica de Los Cocónucos (IGAC, 1977).

El suelo es originado a partir de cenizas volcánicas depositadas sobre esquistos, con drenaje natural que varía de bueno a excesivo; erosión de ligera a suave con presencia de escurrimiento difuso, solifluxión y deslizamientos localizados. Es un suelo de clima altitudinal frío-húmedo, de montañas, abanicos y coluvios, con relieve quebrado a escarpado; de textura franco arenosa - arcillosa. Las características químicas del perfil son baja capacidad catiónica de cambio, bajo contenido de fósforo y bases, alto contenido de gas carbónico y aluminio, pH entre 5.3 y 5.9 y baja fertilidad (Diagnóstico territorial municipio Puracé-Cocónuco, 2000).

6.1.3 Clima. El sitio específico de muestreo pertenece a la unidad climática de tierra fría a 2650 msnm y a la zona de vida según Holdridge (1978) de bosque muy húmedo Montano Bajo (bmh-MB), la temperatura promedio oscila entre 12 y 18° C. (IGAC, 1977). Generalmente el régimen anual de lluvias es bimodal con dos períodos de valores máximos y dos de mínimos relativos, siendo influenciado este tipo de distribución por los desplazamientos de la Zona de Confluencia Intertropical (ZCIT). El área de estudio se caracteriza por presentar nubosidad de baja intensidad y poca frecuencia, vientos locales, y alta humedad relativa (IDEAM, 1999).

De acuerdo con los registros pluviométricos (de 20 años) de las estaciones meteorológicas de Puracé - Cocónuco y Paletará, la precipitación promedio es 1.904.36 mm anuales. En el primer semestre del año, el período de mayores lluvias corresponde a los meses de marzo, abril y mayo (212.98 mm mensuales). En el segundo semestre del año la mayor precipitación se presenta en los meses de octubre, noviembre y diciembre (291.52 mm mensuales). Los períodos con tendencia seca se presentan en los meses de enero, febrero, mediados de junio, agosto y septiembre (54.4–97.7 mm; IDEAM, 1999).



Fuente: Longo M. 2004.

Figura 2. Ubicación de la laguna Aguas Tibias en el municipio de Cocónuco.

7. METODOLOGÍA

7.1 PERIODOS DE MUESTREO

Se hicieron siete muestreos, en el período del 11 de noviembre del 2006 al 7 de junio del 2007:

Noviembre 11 del 2006

Diciembre 02 del 2006

Febrero 08 del 2007

Marzo 02 del 2007

Marzo 22 del 2007

Mayo 02 del 2007

Junio 07 del 2007

Según datos del IDEAM (1999) los periodos de lluvia o invierno se presentan en los meses de Marzo, Abril, Octubre, Noviembre y Diciembre, y los meses con tendencia seca o verano son los de Enero, Febrero, mediados de Mayo, Junio, Julio y Agosto. Con relación a estos datos se tomaron cuatro muestreos en el periodo de invierno y tres en los periodos con tendencia a verano.

7.2 PRODUCCIÓN PRIMARIA

El método del flujo de Oxígeno por medio de las botellas claras y oscuras fue desarrollado por Gaarder y Gran (1927). Ha sido considerado como un procedimiento estándar para estimar la tasa de producción en el mar y también en agua dulce, siendo la única técnica para medición directa de la productividad bruta (Ramírez, 1991).

Este método es inapropiado para aguas infértiles donde sería necesarios períodos de incubación muy largos para tener liberación de oxígeno medible, debido a la

relación negativa entre producción y respiración. En aguas fértiles constituye un excelente método (Moss, 1980). En términos generales, el método no es aplicable cuando las densidades de fitoplancton expresadas por concentraciones de clorofila-a son menores de 1 mgChl-a.m⁻³ (Ramírez, 1991). El estudio realizado por Escobar (2004) en la laguna Aguas Tibias nos indica que es un sistema eutrófico, con valores de clorofila-a que oscilaron entre los 600 y 620 mgChl-a.m⁻³, por ello, el método del oxígeno se constituyó como una técnica confiable en esta investigación.

7.2.1. Montaje en campo

El sitio de muestreo fue un lugar central entre el afluente y el efluente de la laguna; ya que en los estudios realizados por Escobar (2004), no se encontró diferencias estadísticas entre los puntos de muestreo. La profundidad de muestreo se determinó mediante la medición previa de la transparencia (disco Secchi), a partir de la cual se estimó la profundidad de la zona fótica multiplicando el valor obtenido por un factor de 2.70. Una vez conocido este dato, se escogieron las profundidades de extinción de la luz a las que se colocaron las botellas. Como el sistema es eutrófico, la distancia entre las profundidades a las cuales se colocaron las botellas fue pequeña. Se utilizaron profundidades correspondientes al 100% (sub-superficial), 50% de luz incidente sobre la laguna y a una profundidad promedio de 220 cm que correspondió a 10 cm sobre el fondo y equivale a un promedio de 14% de la luz incidente. El diseño estaba planificado para que las botellas más profundas quedaran al 1% pero no fue posible debido a la alta penetración de luz y escasa profundidad de la laguna.

Para determinar la profundidad de extinción de la luz se usó la fórmula siguiente (Ramírez *et al*, 1989).

$$Z = \frac{-\ln f}{1.7 / d}$$

Donde

Z = profundidad de atenuación de luz, equivalente a decir a esta profundidad solo queda, por ejemplo el 1% de la luz incidente, pues el 99% restante se ha atenuado por diferentes factores como el plancton mismo y otros materiales particulados.

F = un valor oscilante entre 0 y 1, así:

Al 100% de luz incidente (0% de atenuación), $f = 100 / 100 = 1$

Al 50% de luz incidente (50% de atenuación), $f = 1 / 50 = 0.5$

y así sucesivamente.

d = transparencia, estimada en disco Secchi.

1.7 = constante de Poole y Atkinson (1927).

Se instalaron seis botellas con capacidad de 250 ml para cada profundidad escogida. Tres de estas fueron pintadas de negro recubiertas con papel aluminio para evitar la entrada de la luz (botellas oscuras); las otras tres en condiciones normales (botellas claras). En botellas adicionales y previas a la instalación en cada profundidad escogida, se determino la concentración inicial de oxígeno en el agua.

Todas las botellas, excepto la que sirvió para medir la concentración inicial de oxígeno fueron colocadas en el agua a las mismas profundidades de donde se tomo la muestra (Figura 3). El tiempo de exposición de las muestras fue de tres horas. Después de esto se determino la concentración de oxígeno en cada una de las botellas mediante el método de Winkler.

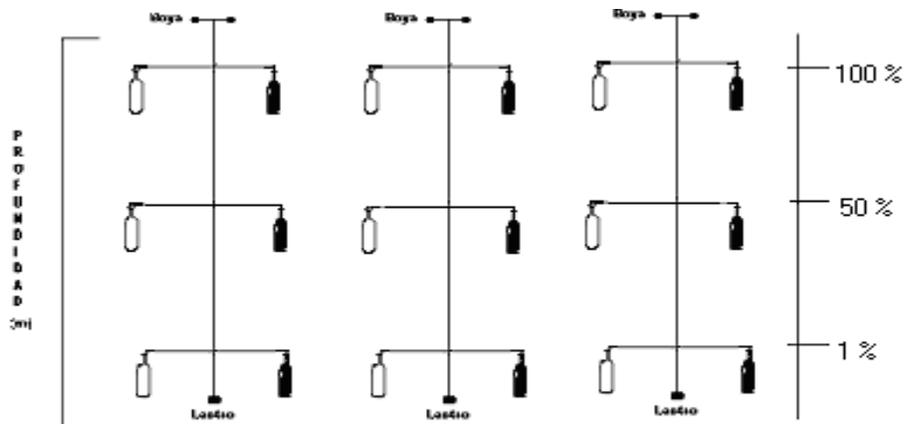


Figura 3. Ubicación de las botellas claras y oscuras a tres profundidades de absorción de la luz.

La botella que se dejó por fuera (C_1) sirvió para medir la concentración de Oxígeno inicial. En la botella clara se midió la producción de oxígeno por fotosíntesis (C_3) y su aumento se interpretó como una medida del carbono asimilado por la comunidad allí existente. En la botella oscura se midió el consumo de oxígeno por respiración (C_2); si otros procesos que consumen oxígeno están ausentes o si se asume que el consumo respiratorio no es alterado por la iluminación, entonces $C_1 - C_2$ representa la actividad respiratoria por unidad de volumen en el intervalo de tiempo. La diferencia $C_3 - C_1$ mide la productividad neta y, la suma algebraica de estos cambios $(C_3 - C_1) + (C_1 - C_2) = (C_3 - C_2)$ medirá la asimilación total de carbono o productividad bruta (Ramírez, 1991).

7.2.2. Conversión de datos de oxígeno a carbono.

Es más común expresar la producción primaria en términos de carbono fijado que de oxígeno liberado, por lo que se convirtieron los valores de oxígeno (O_2) a carbono. Un método sería asumir que un mol de oxígeno (O_2) es liberada por cada mol de dióxido de carbono (CO_2) que es fijada, según se observa en la fórmula de la fotosíntesis. La relación de los pesos moleculares del dióxido de Carbono (44) y de Oxígeno molecular (32) dará un valor de 1.375 que es un factor que permite

convertir el oxígeno molecular liberado a dióxido de carbono consumido. Similarmente, la razón de peso atómico del carbono (12) y del peso molecular del oxígeno (32) da un factor de 0.312 que fue el que se uso para convertir mg de oxígeno molecular a mg carbono.

El cociente fotosintético (PQ) es un número adimensional que indica las características relativas de oxígeno molecular y de carbono que intervienen en el proceso de la fotosíntesis. Se asume que durante la fotosíntesis se fija solamente una hexosa (CH_{12}O_6) entonces es la razón O_2 / CO_2 dará un PQ de 1.0. Pero el PQ no siempre es este valor ya que si se sintetizan grasas en un grado significativo, la razón toma un valor mayor que uno. Por ello, actualmente es costumbre usar un factor de 1.2 para convertir el oxígeno molecular liberado por fotosíntesis a carbono fijado (Ramírez, 1999). Por esta razón se utilizo el factor 0.312 según la tabla 3. Cole (1983).

Tabla 3. Conversión del Oxígeno liberado a Carbono fijado. Tomado de Cole (1983). Asumiendo un PQ de 1.2.

Para Convertir	A	Multiplique por
O_2 liberado	CO_2 absorbido	1.146
O_2 liberado	C fijado	0.312

Los valores resultantes estarán dados en $\text{mgC.l}^{-1}\text{h}^{-1}$ para expresarlo en $\text{mgC.m}^{-3}\text{h}^{-1}$ es necesario multiplicar el resultado por 1000.

7.3 BIOMASA

La biomasa fitoplanctónica, se determino mediante la concentración de clorofila-a, se escogió el método tricromatrico por medio de análisis espectrofotométrico.

En campo se tomaron muestras (tres réplicas) de agua de 1 litro con el muestreador Kemmerer por cada profundidad a la cual se incubaron las botellas (100% y 1% de luz incidente). Se colocaron en recipientes plásticos forrados con papel aluminio y bolsas plásticas negras incubadas a 4°C, para luego ser trasladadas al laboratorio.

Se filtro con la bomba de vacío un Litro de muestra proveniente de cada profundidad seleccionada, empleando una membrana filtrante de nitrato de celulosa, con 0.45 micras de poro y 47 mm de diámetro. Una vez filtrada la muestra se transfirieron a un tubo de centrífuga, adicionando 10ml de acetona al 90 % y dejando extraer los pigmentos durante 24 horas, evitando la exposición a la luz solar en forma directa con el fin de evitar la descomposición de la clorofila-a en feofitina, lo cual podría alterar el cálculo final por ello se forraron los tubos con papel de aluminio. Una vez culminado este tiempo se centrifugara para separar el material a 2.000 rpm por 15 minutos y utilizando el sobrenadante para la determinación de los pigmentos.

Una vez extraídos los pigmentos, se transfirieron a celdas espectrofotométricas para determinar la absorbancia así:

Se realizaron las lecturas de absorbancia a 750, 664, 647 y 630 nm utilizando como blanco el solvente empleado. La lectura a 750 fue el factor de corrección para la turbiedad causada por feofitina.

Se resto la lectura de 750 a los valores obtenidos para las otras longitudes de onda así:

Clorofila – $a = 11.58 (e_{664}) - 1.54(e_{647}) - 0.08(e_{630})$; (Valor derivado)

donde:

$(e_{664}) = 664 \text{ nm} - 750 \text{ nm}$

$(e_{647}) = 647 \text{ nm} - 750 \text{ nm}$

(e630) = 630 nm – 750 nm

Para convertir los datos a mg/m³ para las muestras originales, se emplea la formula:

$$\text{Clorofila-a} = \frac{\text{Valor derivado x Volumen del extracto (L)}}{\text{Volumen de la muestra (m}^3\text{)}}$$

7.4 DETERMINACIÓN DE LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA

Con los resultados obtenidos anteriormente se puede calcular la eficiencia fotosintética del sitio de muestreo, mediante la siguiente razón:

$$\frac{\text{máx. PPB en mgC.m}^{-3}\text{.h}^{-1}}{\text{Chl- a en mgChl-a.m}^{-3}}$$

Donde:

máx. PPB = máxima productividad primaria bruta

Chl-a = concentración de clorofila-a esa profundidad

7.5 DETERMINACIÓN DE OTRAS VARIABLES

Los análisis físicos y químicos hídricos se determinaron por métodos estándar, colorimétricos y potenciométricos. Para la medición de oxígeno se empleo el método Winkler el cual se basa en la reacción entre el oxígeno y una suspensión de hidróxido de magnesio en solución “fuertemente” alcalina acidificada en presencia de una solución de Ioduro. El hidróxido de magnesio es reducido de nuevo a magnesio por el Ioduro. El Ioduro liberado es equivalente a la cantidad de oxígeno que inicialmente se encontraba en la muestra en el cual se puede titular

con solución patrón de tiosulfato de sodio (Standard Methods, 1999). En la medición del pH, se utilizó un pH – metro Schott Gerate CG727; el cual indica la concentración de iones hidrógeno en una solución. Se trata de una medida de la acidez de la solución. La temperatura, la conductividad y la salinidad se determinaron con el YSI 33 sct-meter; está basado en la teoría que al colocar un electrodo positivo y otro negativo en una solución con iones, y aplicar a dichos electrodos una diferencia de potencial, los iones con carga positiva (cationes) se desplazan al electrodo negativo o cátodo, mientras que los iones con carga negativa (aniones) lo hacen hacia el electrodo positivo o ánodo. El resultado es que se establece una corriente eléctrica entre los electrodos. La intensidad de esta corriente dependerá de la diferencia de potencial entre los electrodos y de la concentración de iones en la solución. La zona fótica se estableció mediante el disco Secchi; que consta de un plato metálico de 20 a 25cm de diámetro, dividido en cuatro franjas, dos de color negro y dos de color blanco; el disco está sujetado por una cuerda graduada en metros se introduce en el agua y se deja caer hacia el fondo hasta que el observador lo pierda de vista y luego lo sube hasta que reaparezca. La distancia a la cual aparece de nuevo a la vista del observado reconoce como transparencia Secchi (Roldán, 1992). La determinación del CO₂ disuelto se realizó mediante el método estándar de titulación con hidróxido de sodio, utilizando fenolftaleína como indicador.

Se tomaron muestras de agua de las diferentes profundidades previamente establecidas en el método de las botellas claras y oscuras utilizando el muestreador Kemmerer. Los análisis químicos de las muestras se realizarán con base en el método Aquamerck Spectrquanty Aquaquant de Merck, empleando el espectrofotómetro SQ 118 de alta precisión. Los parámetros a analizar fueron: nitrógeno amoniacal (método 147520Spectroquant), nitratos (método 145569 Spectrquant), nitritos (método 147760 Spectroquant), fosfatos (método 14729 Spetroquant).

7.6 TRATAMIENTO DE DATOS

Para establecer si existían diferencias significativas en las variables dependientes: Biomasa ($\text{mgChl-a}\cdot\text{m}^{-3}$), producción primaria ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$) y eficiencia fotosintética ($\text{mgC}\cdot\text{mgChl-a}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$), respecto a los meses de muestreo, épocas climáticas, épocas de vaciado y profundidades, se verificaron primero los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas a través del test de Shapiro-Wilks respectivamente; para el caso de la producción fue posible aplicar un análisis de varianza (ANOVA) paramétrico, en los demás casos no fue posible ajustar los datos aun habiendo aplicado transformaciones, por lo que fue necesario aplicar el contraste no paramétrico ANOVA de Kruskal – Wallis y el post - test de Tukey (Zar, 1999). Las variables físico-químicas del agua fueron comparadas entre meses de muestreo, épocas climáticas, épocas de vaciado y profundidades, utilizando ANOVA de Kruskal – Wallis y el post – test de Tukey. El grado de dependencia entre variables bióticas y las físico-químicas se determinó a través de un modelo de regresión y correlación lineal simple, algunas variables fueron transformadas usando raíz cuadrada (Guisande *et al.*, 2005). Para estos análisis estadísticos se usaron los programas STATISTICA v 7.0 y SPSS 12.

8. RESULTADOS

8.1 ASPECTOS ATMOSFÉRICOS

El tiempo atmosférico por medio de observaciones en las fechas de muestreo presentó las siguientes características:

- Noviembre 11 del 2006 hubo una fuerte lluvia que se prolongo durante todo el tiempo de muestreo, una nubosidad muy alta y fuertes vientos.
- Diciembre 02 del 2006 se presentó un día con llovizna intermitente, por cortos periodos se despejaba y salía el sol, nubosidad media igual que los vientos.
- Febrero 08 del 2007
- Marzo 02 del 2007 día muy soleado, con alta temperatura, nubosidad cero, vientos muy fuertes y no se presentaron lluvias.
- Marzo 22 del 2007 al comienzo de la jornada se presentaba un sol fuerte, cerca de veinte minutos después se presentaron vientos muy fuertes y una neblina muy espesa bajó y cubrió toda la laguna y la visibilidad no era superior a 10 m, por lo tanto no permitió una buena penetración lumínica, la temperatura ambiente era muy baja, no se presentaron vientos, después de hora y media aproximadamente se despejo, la nubosidad fue baja presentándose el sol de una manera tenue.
- Mayo 02 del 2007 día muy soleado con alta temperatura ambiente aproximadamente de 18 °C a 20 °C muy despejado cero nubosidad, vientos moderados.
- Junio 07 del 2007 al comenzar la jornada de campo se presentaba un dia soleado con baja temperatura ambiente, vientos moderadamente fuertes, nubosidad media, una hora antes de terminar el muestreo se presento una lluvia de aproximadamente veinte minutos después de esto volvió el sol, se despejo, pero las temperaturas seguían siendo bajas.

Las fluctuaciones tanto espaciales (profundidad y altitud) como temporales (diaria y estacional) son con frecuencia factores limitantes para el fitoplancton (Reynolds, 2001). De acuerdo con esta definición, el sitio de estudio por encontrarse en una zona de vida de bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB) (Holdridge, 1978), temperaturas promedio de 12 °C - 18 °C, nubosidad alta, vientos locales y lluvias generalmente durante todo el año, no presentó diferencias marcadas entre las estaciones de verano e invierno. Por encontrarse en una zona muy cercana al páramo, por lo general en los días de muestreo se presentaron lluvias y alta nubosidad.

8.2 VARIABLES FÍSICAS y QUÍMICAS

Se tuvieron diferencias significativas entre los meses de muestreo en algunas variables, pero no entre las profundidades de muestreo, época climática, o épocas de vaciado y sin vaciado (**Anexo 4**); aun que si muestran algunas tendencias de cambio que se presentan en la **Figuras 4 y 5** y se describen a continuación.

8.2.1 Profundidad y penetración lumínica

La profundidad de la laguna es de 2.3 m en promedio sin fluctuaciones considerables. Sin embargo, para los meses de noviembre, diciembre y junio al momento de los muestreos se observó que la laguna había sido vaciada por que las floraciones de macrofitas eran muy elevadas y le daban un mal aspecto, teniendo en cuenta que el espejo de agua se encuentra dentro de un balneario. Para estos periodos el ecosistema se encontraba con aguas recientemente acumuladas y por lo tanto algunos parámetros presentan cambios bruscos en los diferentes muestreos.

El disco secchi fue de 193.71 cm, en promedio. El muestreo con menos transparencia fue en mayo (1.71 m) y la mayor transparencia fue en junio (2.29 m); ambos meses corresponden a periodos de verano pero el segundo coincide también con el reciente vaciado del sistema.

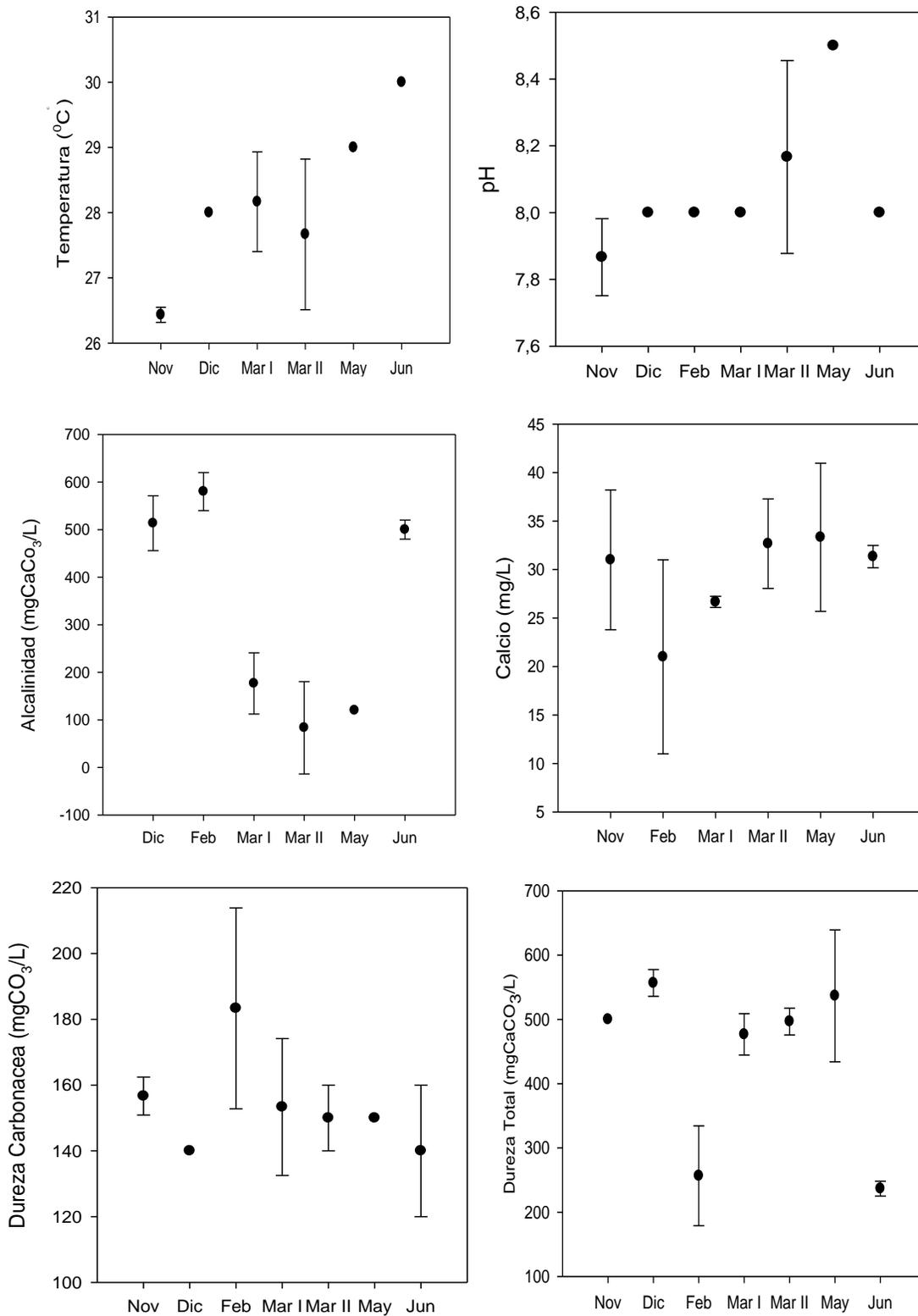


Figura 4. Comportamiento temporal de las Variables físicas y químicas. Promedio de los datos para todas las profundidades en cada mes y +/- una desviación estándar.

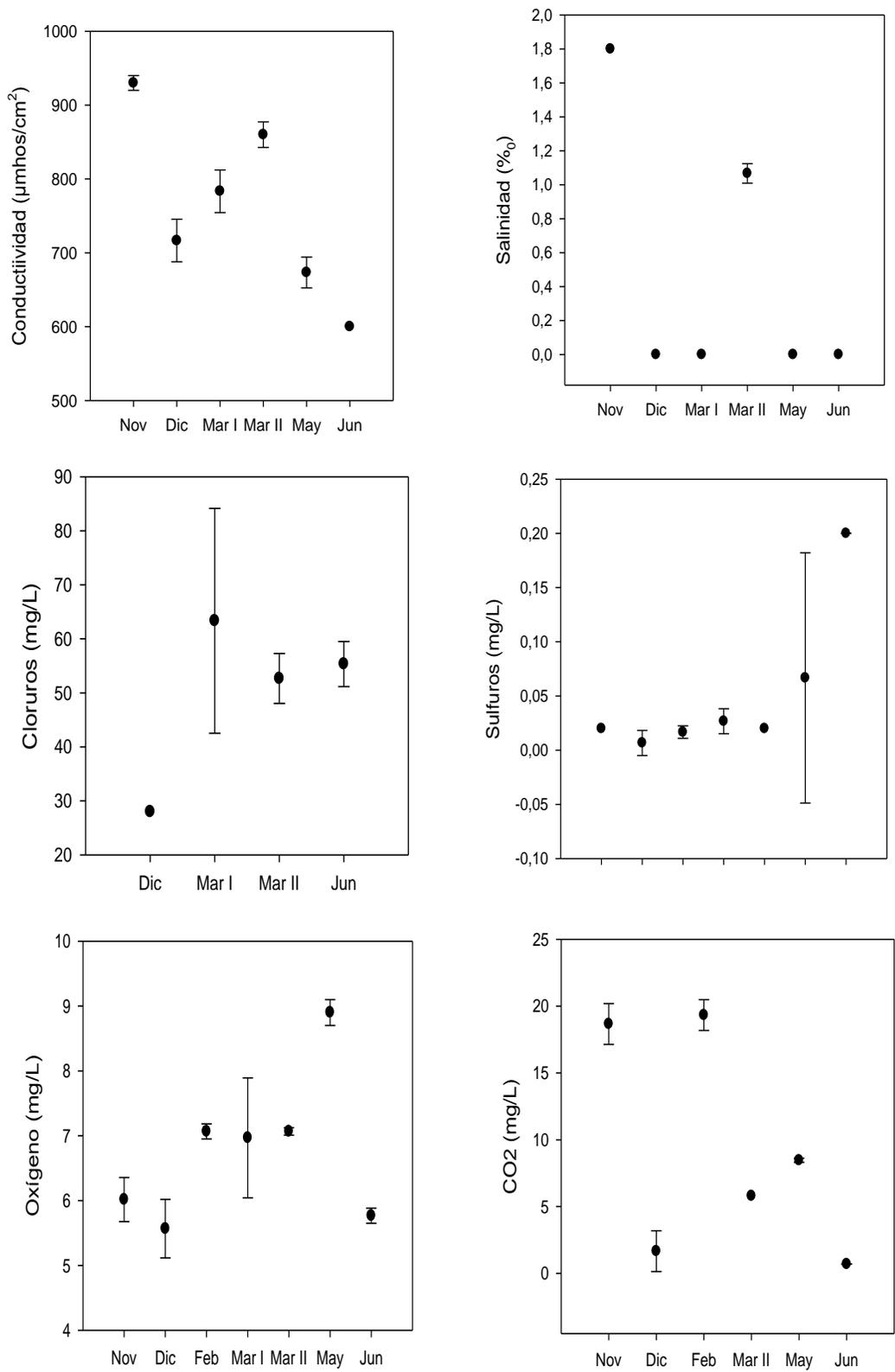


Figura 5. Comportamiento temporal de las Variables físicas y químicas. Promedio de los datos para todas las profundidades en cada mes y +/- una desviación.

8.2.2 Temperatura Hídrica

Los valores de temperatura hídrica presentaron uniformidad dentro de la columna de agua en cada muestreo. El promedio fue de 28.21 °C (CV: 4,37 %) para los siete muestreos, presentando diferencias significativas entre meses de muestreo ($H_{(5, N=18)} = 14,27295$ $p < 0,0140$), Noviembre fue significativamente diferente y se registraron las temperaturas más bajas, correspondiendo a uno de los meses del periodo de invierno, mientras que las más altas fueron en Mayo y Junio, coincidiendo con el segundo periodo de verano (**Tabla 4**).

Tabla 4. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo para la temperatura hídrica.

Comparación Meses	Diferencia de medias	Error Típico	p
Nov Vs Dic	-1,567	0,463	0,048
Nov Vs Mar I	-1,733	0,464	0,026
Nov Vs May	-2,567	0,464	0,001
Nov Vs Jun	-3,567	0,464	0,000
Dic Vs Jun	-2,000	0,464	0,010
Mar I Vs Jun	-1,833	0,464	0,018
Mar II Vs Jun	-2,333	0,464	0,003

8.2.3 pH

El comportamiento del pH correspondió siempre con condiciones básicas, el promedio fue de 8,076 (CV: 2,71%) presentando diferencias significativas entre meses de muestreo ($H_{(6, N=21)} = 15,52804$ $p < 0,0165$), debido a que en Mayo el valor fue significativamente superior a los demás (**Tabla 5**).

Tabla 5. Post - test de Tukey, para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto al pH.

Comparación Meses	Diferencia de medias	Error Típico	p
May Vs Nov	-0,6333	0,09595	0,000
May Vs Dic	-0,5000	0,09595	0,002
May Vs Feb	-0,5000	0,09595	0,002
May Vs Mar I	-0,5000	0,09595	0,002
May Vs Mar II	-0,3333	0,09595	0,045
May Vs Jun	-0,5000	0,09595	0,002

8.2.4 Alcalinidad

Esta variable tuvo un promedio de 328 mgCaCO₃ /L (CV: 65,88 %) y diferencias significativas entre meses de muestreo ($H_{(5, N=18)} = 14,78056$ $p < 0,0113$), con valores menores en la mayoría de aquellos en que no se presentó vaciado (**Tabla 6**).

Tabla 6. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo para la alcalinidad.

Comparación Meses	Diferencia de medias	Error Típico	p
Mar I Vs Dic	3,3667	0,45826	0,000
Mar II Vs Dic	4,3000	0,45826	0,000
May Vs Dic	3,3393	0,45826	0,000
Mar I Vs Feb	4,0333	0,45826	0,000
Mar II Vs Feb	4,9667	0,45826	0,000
May Vs Feb	4,6000	0,45826	0,000
Mar I Vs Jun	-3,2333	0,45826	0,000
Mar II Vs Jun	-4,1667	0,45826	0,000
May Vs Jun	-3,8000	0,45826	0,000

8.2.5 Calcio

Este elemento tuvo un promedio de 29.33 mgCa (CV: 23,36%), aunque no mostró un patrón claro tuvo la tendencia a aumentar desde febrero a mayo, periodo de relativa estabilidad del sistema dada la ausencia de vaciado por efectos antrópicos.

8.2.6 Dureza Carbonacea

Esta variable tuvo un promedio de 153.33 mgCO₃/L (CV: 12,77%) y una tendencia opuesta al calcio disminuyendo desde febrero hacia mayo.

8.2.7 Dureza Total

Presentó valores promedio de 437.14 mgCaCO₃/L (CV: 30,49%) para todo el periodo de muestreo, con una tendencia a aumentar de forma semejante al calcio. Se hallaron diferencias significativas entre meses de muestreo ($H_{(6, N=21)} = 15,78970$ $p < 0,0149$), debido a que en Febrero y Junio los valores fueron significativamente menores a los demás (**Tabla 7**).

Tabla 7. Post - test de Tukey, para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto a la Dureza Total.

Comparación Meses	Diferencia de medias	Error Típico	p
Feb Vs Nov	-0,243	0,042	0,001
Feb Vs Dic	0,300	0,042	0,000
Feb Vs Mar I	-0,220	0,042	0,002
Feb Vs Mar II	-0,240	0,042	0,001
Feb Vs May	-0,280	0,042	0,000
Jun Vs Nov	-0,263	0,042	0,000
Jun Vs Dic	-0,320	0,042	0,000
Jun Vs Mar I	-0,240	0,042	0,001
Jun Vs Mar II	-0,260	0,042	0,000
Jun Vs May	-0,300	0,042	0,000

8.2.8 Conductividad

La conductividad mostró un promedio de 760.5 $\mu\text{mhos}/\text{cm}^2$ (CV: 15,24%), los valores más altos corresponden a algunos de los periodos de invierno. Además, se presentaron diferencias significativas entre meses de muestreo ($H_{(5, N=18)} = 16,61672$ $p < 0,0053$), con una tendencia a que en los meses de vaciado fueron diferentes a los de no vaciado aunque no es muy clara (**Tabla 8**).

Tabla 8. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto a la conductividad.

Comparación Meses	Diferencia de medias	Error Típico	p
Nov Vs Dic	213,333	16,667	0,000
Nov Vs Mar I	146,666	16,667	0,000
Nov Vs Mar II	70,000	16,667	0,012
Nov Vs May	256,666	16,667	0,000
Nov Vs Jun	330,000	16,667	0,000
Dic Vs Mar I	-66,666	16,667	0,017
Dic Vs Mar II	-143,333	16,667	0,000
Dic Vs Jun	116,666	16,667	0,000
Mar I Vs Mar II	-76,666	16,667	0,006
Mar I Vs May	110,000	16,667	0,000
Mar I Vs Jun	183,333	16,667	0,000
Mar II Vs May	186,666	16,667	0,000
Mar II Vs Jun	260,000	16,667	0,000
May Vs Jun	73,333	16,667	0,009

8.2.9 Salinidad

El promedio de este parámetro fue de 0,5‰ (CV: 152,55%), con valores diferentes de 0.0 únicamente en Noviembre y Marzo (1,8 y 1.1‰ respectivamente), coincidiendo con los datos más altos de conductividad.

8.2.10 Cloruros

Esta variable mostró un promedio de 49.8 mg/L (CV: 33,34%), con valores bajos en Diciembre, el comportamiento en los demás meses fue similar entre ellos.

8.2.11 Sulfuros

Tuvo valores promedio de 0.051 mg/L (CV: 146,59%), registros valores superiores a 0.5 mg/L e incluso a 2.0 mg/L en Mayo y junio (periodos de verano) pero los demás meses fueron muy próximos a cero.

8.2.12 Oxígeno

El porcentaje de saturación de Oxígeno presentó un promedio de 111,52 %, los valores más bajos correspondieron con los meses en que se vació recientemente la laguna, pero en promedio no fueron inferiores al 100% de saturación en ninguno de los meses de muestreo, el registro más alto es en mayo coincidiendo con el periodo de verano y luego de varios meses de relativa estabilidad hidrológica. Este parámetro tuvo diferencias significativas entre meses de muestreo ($H_{(6, N=21)} = 16,09767$ $p < 0,0132$); en Diciembre y Junio los valores fueron significativamente menores, mientras que en Mayo fueron superiores (**Tabla 9**).

Tabla 9. Resultado del post - test de Tukey, para comparar diferencias entre los meses de muestreo respecto al Oxígeno.

Comparación Meses	Diferencia de medias	Error Típico	p
Dic Vs Feb	-1,500	0,344	0,009
Dic Vs Mar I	-1,400	0,344	0,015
Dic Vs Mar II	-1,500	0,344	0,009
Dic Vs May	-3,333	0,344	0,000
May Vs Nov	2,883	0,344	0,000
May Vs Feb	1,833	0,344	0,002
May Vs Mar I	1,933	0,344	0,001
May Vs MarII	1,833	0,344	0,002
May Vs Jun	3,133	0,344	0,000
Jun Vs Feb	-1,300	0,344	0,026
Jun Vs Mar I	-1,200	0,344	0,044
Jun Vs Mar II	-1,300	0,344	0,026

8.2.13 CO₂

El contenido de este gas en el cuerpo de agua estudiado tuvo un promedio de 9.1 mg/L (CV: 84,74%). No hay un patrón claro de cambio temporal en relación con el clima o el efecto del vaciado.

8.2.14 Nutrientes

Los nitratos fueron abundantes y tuvieron un promedio de 57.7 mg/L (CV: 62,98%), presentando diferencias significativas entre meses de muestreo ($H_{(5, N=18)} = 16,94295$ $p < 0,0046$) (**Figura 6**), hubo una tendencia que los valores más bajos se dieran en el periodo de vaciado, a su vez coincidiendo también con los valores bajos de clorofila-a (**Tabla 10**).

Tabla 10. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto al nitrato.

Comparación Meses	Diferencia de medias	Error Típico	p
Nov Vs Dic	5,0000	0,96225	0,002
Nov Vs Mar I	-75,0000	0,96225	0,000
Nov Vs Mar II	-75,0000	0,96225	0,000
Nov Vs May	-51,6667	0,96225	0,000
Dic Vs Mar I	-80,0000	0,96225	0,000
Dic Vs Mar II	-80,0000	0,96225	0,000
Dic Vs May	-56,6667	0,96225	0,000
Dic Vs Jun	-5,0000	0,96225	0,002
Mar I Vs May	23,3333	0,96225	0,000
Mar Vs Jun	75,0000	0,96225	0,000
Mar II Vs May	23,3333	0,96225	0,000
Mar II Vs Jun	75,0000	0,96225	0,000

La concentración de las demás formas inorgánicas de nitrógeno fue muy baja. Para los nitritos los pocos datos que se pudieron obtener correspondieron a un

promedio de $1,93 \times 10^{-4}$ mg/L (CV: 114,77%), con una tendencia a disminuir en el periodo de invierno. El amonio fue detectable solo en Noviembre.

8.2.15 Fosfato

Este parámetro mostró concentraciones muy bajas, con un promedio de $1,56 \times 10^{-4}$ mg/L (CV: 79,23%). No hay un patrón claro en su comportamiento, sin embargo hubo diferencias significativas entre meses de muestreo ($H_{(4, N=15)} = 12,52540$ $p < 0,0138$), pero el registro superior coincidió con el periodo de sequía en Mayo antes de vaciar la laguna (**Tabla 11**).

Tabla 11. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto a los fosfatos.

Comparación Meses	Diferencia de medias	Error Típico	p
Mar II Vs May	0,0003	0,00005	0,001
May Vs Jun	0,0003	0,00005	0,001

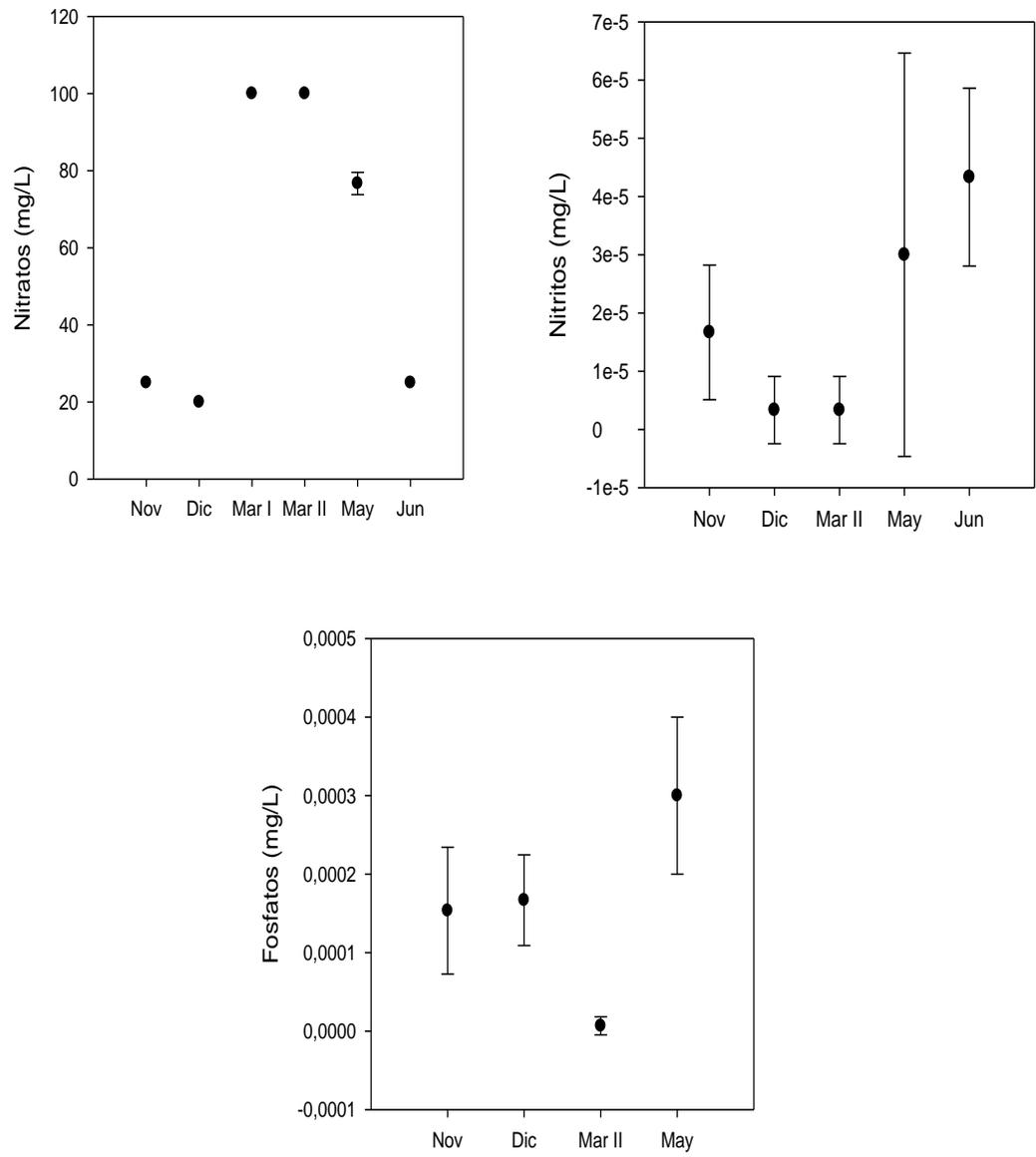


Figura 6. Comportamiento temporal de Nitratos, Nitritos y Fosfatos. Promedio de los datos para todas las profundidades en cada mes y +/- una desviación estándar.

8.3 VARIABLES BIÓTICAS

8.3.1 Producción Primaria

El promedio de producción en los siete muestreos fue de $131,176 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$, mínimos de $0 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ en Diciembre y máximos de $429 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ en Marzo. El promedio para la subsuperficie durante los siete muestreos fue de $139,595 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ (CV: 84,27%), para el 50% fue de $125,976 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ (CV: 90,17%) y cerca al fondo de $127,957 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ (CV: 80,75%), encontrándose así una alta varianza en los registros a través de los periodos de muestreo.

Inicialmente la producción primaria bruta presentó la tendencia a aumentar a medida que pasaban los muestreos, partiendo desde un mes en que artificialmente se habían removido grandes floraciones de algas, vaciado la laguna y renovada buena parte del agua en su interior. En Noviembre se reportaron los valores más bajos y aumentaron paulatinamente hasta el primer periodo de verano en febrero y luego la producción descendió en invierno, que corresponde a los muestreos de Marzo, mientras que para el último periodo de verano se obtuvieron los valores más altos del estudio en Mayo, pero luego en Junio disminuyen de manera significativa cuando se había vaciado y renovado parte del agua del ecosistema nuevamente (**Figura 7 y Anexo 1**).

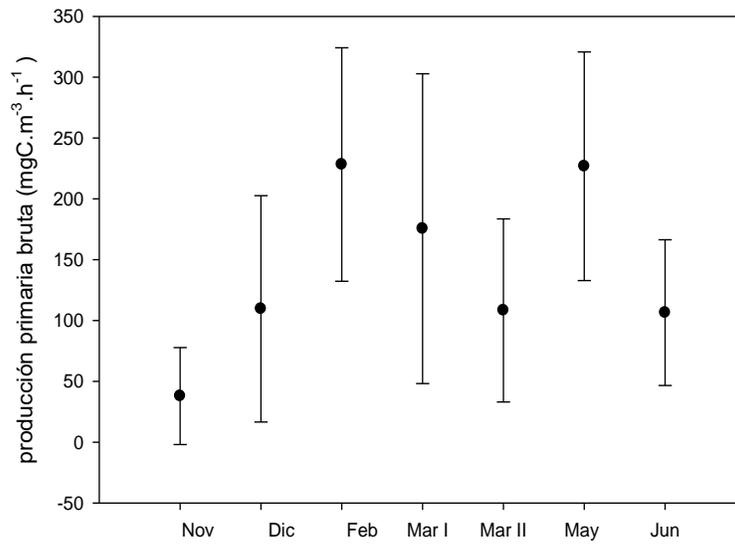


Figura 7. Comportamiento temporal de la producción primaria. Promedio de los datos para todas las profundidades en cada mes y +/- una desviación estándar.

El análisis estadístico arrojó diferencias significativas en la producción primaria bruta entre meses de muestreo, épocas climáticas y épocas de vaciado Vs. no vaciado (**Tabla 12**), y el post – test de Tukey indicó diferencias significativas entre los meses muestreo correspondientes a verano sin vaciado (Febrero y Mayo) con respecto al inicio del muestreo que coincidió con invierno y también con un periodo de vaciado (**Tabla 13**). No se encontraron diferencias significativas al comparar los datos de producción entre las profundidades de muestreo considerando el conjunto de valores de todo el estudio.

Tabla 12. ANOVA para la variable producción primaria bruta. PPB: producción primaria bruta, *PPB: datos transformados de producción primaria bruta (PPB²).

Variable Ind	Variable Dep	F	gl Inter-grupos	gl Intra-grupos	p
Mes	PPB	4,969	6	0,51	0,000
Vaciado	*PPB	16,953	1	0,55	0,000
Clima	*PPB	8,484	1	0,55	0,005

Tabla 13. Post – test de Tukey, para las diferencias entre los meses de muestreo respecto a la producción primaria bruta.

Comparación Meses	Diferencia de medias	Error Típico	P
Nov Vs Feb	-190,306	45,906	0,002
Nov Vs May	-188,861	45,906	0,003

8.3.2 Clorofila-a

El promedio en los siete muestreos fue de 20,705 mgChl-a.m⁻³, mínimos 0,000 mgChl-a.m⁻³ en Noviembre y máximos de 63,954 mgChl-a.m⁻³ en Mayo. El promedio para la subsuperficie durante los siete muestreos fue de 20,916 mgChl-a.m⁻³ (CV: 104,79%), para el 50% de 18,503 mgChl-a.m⁻³ (CV: 92,63%) y cerca al fondo de 22,930 mgChl-a.m⁻³ (CV: 90,78%).

La clorofila-a presentó diferencias significativas entre meses de muestreo ($H_{(6, N=55)} = 45,5759$ $p < 0,001$), estando influenciada por el proceso sucesional que inició a partir de los dos primeros meses, cuando se hizo el vaciado y limpieza de la

laguna, y también por la época climática. Los valores fueron significativamente menores en Noviembre y Diciembre (primeros dos vaciados y limpieza de la laguna) y aumentaron progresivamente hasta el primer muestreo de marzo, en el segundo muestreo de este mismo mes la clorofila-a tuvo un pequeño descenso, mientras que para el segundo periodo de verano, en Mayo, se obtuvieron los valores significativamente más altos para luego descender en Junio cuando nuevamente se limpio y renovó parcialmente el agua de la laguna (**Figura 8, Tabla 14 y Anexo 2**).

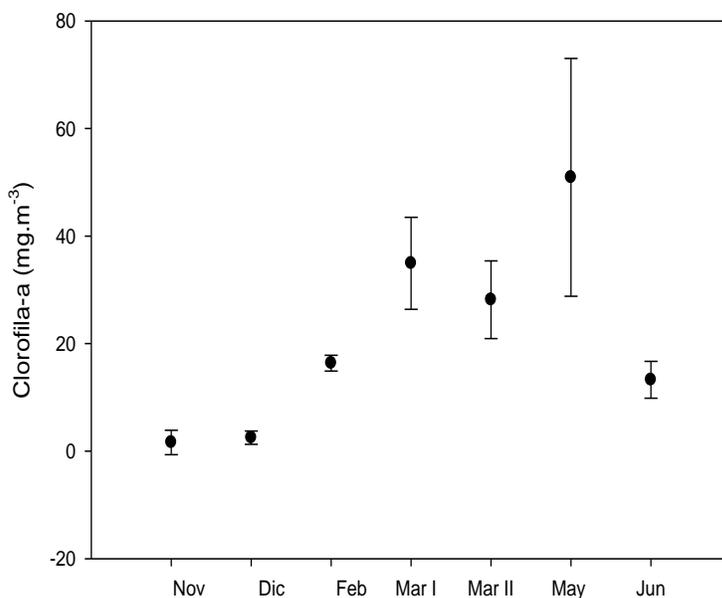


Figura 8. Comportamiento temporal de la clorofila-a. Promedio de los datos para todas las profundidades en cada mes y +/- una desviación estándar.

Tabla 14. Post – test U de Mann - Whitney para las diferencias entre los meses de muestreo respecto a la clorofila-a.

Comparación Meses	U	N Grupo 1	N Grupo 2	p
Nov Vs Feb	0,00	9	6	0,000
Nov Vs Mar I	0,00	9	5	0,000
Nov Vs Mar II	0,00	9	9	0,000
Nov Vs May	0,00	9	9	0,000
Nov Vs Jun	1,00	9	9	0,000
Dic Vs Feb	0,00	8	6	0,000
Dic Vs Mar I	0,00	8	5	0,001
Dic Vs Mar II	0,00	8	9	0,000
Dic Vs May	0,00	8	9	0,000
Dic Vs Jun	0,00	8	9	0,000
Feb Vs Mar I	0,00	6	5	0,004
Feb Vs Mar II	0,00	6	9	0,000
Feb Vs Jun	9,00	6	9	0,035
Mar I Vs Jun	0,00	5	9	0,000
Mar II Vs Jun	0,00	9	9	0,000
May Vs Jun	10,00	9	9	0,005

Al igual que en la producción, la biomasa en términos de clorofila-a fue significativamente menor para el conjunto de los datos de las temporadas de lluvia con respecto a la sequía ($H_{(1, N=55)} = 5,095861$ $P < 0,02$) y también fue menor en los meses de vaciado con respecto a los demás ($H_{(1, N=55)} = 36,43191$ $P < 0,01$).

8.3.3 Eficiencia Fotosintética

El promedio en los siete muestreos fue de $14,085 \text{ mgC.mgChl}^{-1}\text{-a.h}^{-1}$, mínimos $2,649 \text{ mgC.mgChl}^{-1}\text{-a.h}^{-1}$ en Mayo y máximos de $49,688 \text{ mgC.mgChl}^{-1}\text{-a.h}^{-1}$ en Diciembre. Con excepción del primer muestreo, en el que el estimativo de eficiencia está sesgado por los valores de Chl-a no detectables en la sub-superficie, en general los valores más altos de eficiencia se presentaron en los

meses en que se vació la laguna (Nov., Dic. y Junio) y un poco después de iniciar el proceso sucesional, mientras que los menores corresponden a fases más avanzadas (**Figura 9 y Anexo 3**), presentándose diferencias significativas entre meses de muestreo ($H_{(6, N=20)} = 15,7667$ $p < 0,0151$), particularmente relacionadas con periodos con y sin vaciado (**Tabla 15**). Al comparar los conjuntos de datos de vaciado respecto a los de no vaciado también se encontraron diferencias significativas ($U_{(1, N=8,12)} = 19,00000$ $p < 0,0252$).

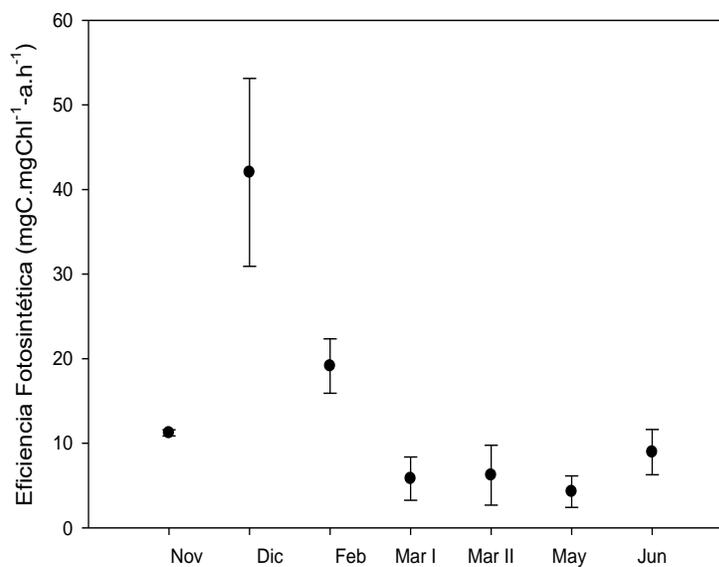


Figura 9. Comportamiento temporal de la eficiencia fotosintética. Promedio de los datos para todas las profundidades en cada mes y +/- una desviación estándar.

Tabla 15. Post - test de Tukey para las diferencias significativas entre los meses de muestreo respecto a la eficiencia fotosintética.

Comparación Meses	Diferencias de medias	Error típico	p
Mar I Vs Nov	-35,006	6,129	0,001
Mar II Vs Nov	-25,73	6,129	0,014
May Vs Nov	-48,489	6,129	0,000
Mar I Vs Dic	-34,876	5,482	0,000
Mar II Vs Dic	-25,590	5,482	0,006
May Vs Dic	-48,359	5,482	0,000
Mar I Vs Feb	-21,067	5,482	0,025
May Vs Feb	-34,549	5,482	0,000
Mar I Vs Jun	24,162	5,482	0,010
Mar II Vs May	-22,7587	5,482	0,015
May Vs Jun	37,645	5,482	0,000

El promedio para la subsuperficie durante los siete muestreos fue de 16,656 mgC.mgChl⁻¹-a.h⁻¹ (CV: 104,47%), para el 50% de 14,512 mgC.mgChl⁻¹-a.h⁻¹, (CV: 105,85%) y cerca al fondo de 11,4555 mgC.mgChl⁻¹-a.h⁻¹, (CV: 79,72%). No se hallaron diferencias significativas entre las tres profundidades de muestreo y tampoco entre épocas climáticas.

8.4 RELACIÓN ENTRE VARIABLES BIÓTICAS Y ABIÓTICAS

El análisis de correlación simple y regresión lineal mostró relación significativa entre las variables: 1. Oxígeno, pH, Cloruros, Nitratos y Alcalinidad con la Clorofila-a, todas en forma directa menos la alcalinidad que es inversa; 2. Oxígeno y salinidad con la producción primaria bruta en forma directa; 3. Clorofila-a con relación a la eficiencia fotosintética, en forma inversa (**Tabla 16**).

Tabla 16. Resultado de la correlación lineal simple (Chl-a: clorofila-a, PPB: producción primaria bruta, E.F: eficiencia fotosintética).

Variables	Variable					
Ind	Dep	r	R²	F	gl	p
Oxígeno	Chl-a	0,760	0,577	25,96	1,19	0,0001
PH	Chl-a	0,672	0,451	15,627	1,19	0,0009
Alcalinidad	Chl-a	0,752	0,565	20,826	1,16	0,0003
Cloruros	Chl-a	0,720	0,518	10,786	1,15	0,0082
Nitratos	Chl-a	0,774	0,600	24,017	1,16	0,0002
Oxígeno	PPB	0,479	0,229	5,375	1,18	0,0324
salinidad	PPB	0,491	0,241	4,771	1,15	0,0452
Chl-a	E.F	0,600	0,360	10,126	1,18	0,0052

9. DISCUSIÓN

9.1 Temperatura, pH e iones disueltos

La temperatura del espejo de agua no está determinada por la temperatura ambiente; ya que la fuente que surte la laguna proviene de aguas termales con temperaturas altas; mientras que la temperatura ambiental es mucho más baja por encontrarse en una zona cercana al páramo. De acuerdo con Schoeller (1962), la laguna se puede clasificar como hipotermal; ya que la temperatura hídrica está en un rango de 25 a 30 °C.

Durante el tiempo de estudio se presentaron temperaturas uniformes en la columna de agua en cada muestreo; por lo tanto, la propagación de calor a través del espejo de agua pudo ocurrir de manera eficiente y la densidad del agua es muy semejante en todas las profundidades, por consiguiente la laguna se encuentra en estabilidad térmica. En consecuencia los vientos, corrientes internas y agentes foráneos son indispensables para la mixtura de la columna de agua (Estévez, 1988).

Ecosistemas con pH de 8 unidades corresponden a ambientes acuáticos con altas tasas de fotosíntesis, donde el consumo de CO₂ es inmediatamente compensado en disociación de bicarbonato de calcio (Estévez, 1988); para Margalef (1983) cuando un espejo de agua está en equilibrio con el calcio los valores de pH están entre 8 – 10 unidades. Considerando el origen volcánico de la laguna el cual contiene aguas cloruradas, sulfatadas y carbonatadas en las cuales el pH tiende a estar cerca de 8 unidades, comienza a tomar importancia el CO₃⁼; ya que tiende a aumentar para formar carbonatos esta es una explicación de los altos valores de alcalinidad, dureza total y dureza carbonacea. El azufre es reducido a HS⁻ y SO₄⁼ en aguas con altos porcentajes de saturación de oxígeno como sucede en la laguna. Los valores de pH que se encontraron a través de los muestreos

presentan relación con los de calcio; ya que con pH entre 8 – 8.5 unidades los valores de Ca serán aproximadamente de 30 mg/L (Elliott *et al.*, 2001). Aguas con menos de 10 mg/L de calcio son poco productivas, entre 10 y 25 mg/L son medianamente productivas y como ocurre en el ecosistema de estudio, en condiciones con más de 25 mg/L de calcio las aguas son muy productivas (Decosta Y Preston, 1980). Aparentemente en Aguas Tibias este elemento se puede encontrar en mayor proporción libre en forma de cation (Ca^+) o en forma de cloruro de calcio (CaCl_2) el cual es cerca de 30000 veces más soluble que el CaCO_3 (Estéves, 1988); esto puede dar una explicación del por que la alcalinidad es baja a pesar de que la concentración de calcio sea alta.

La alcalinidad a través del tiempo de muestreo presentó un promedio de 328.8 mg/L; estos datos son muy altos dentro de los registros usuales para el neotrópico; donde valores por debajo de 75 mg/L CaCO_3 indican baja alcalinidad Kalff (2002). Como la alcalinidad es la forma de expresar las cantidades de iones bicarbonato (HCO_3^-) y carbonato (CO_3^-) presentes en el agua (Reynolds, 1984) se puede inferir también que las concentraciones de estos iones serán altas.

Los cloruros están representados en la naturaleza principalmente por sales de sodio, potasio y calcio; por lo regular la forma de cloruro de sodio es la que expresa en gran parte la salinidad en el agua (Cole, 1983). Los lagos y ríos de alta montaña presentan usualmente contenidos muy bajos (< 5 mg/L), en lagos de zonas bajas (aguas tróficas a eutróficas) incrementa su contenido debido a los minerales que son arrastrados por la lluvia (10 mg/L) (Wetzel, 1981). Relacionando los datos de campo con la bibliografía se puede inferir que los valores promedio de 49.8 mg/L que presenta la Laguna Aguas Tibias son muy altos con relación a otros sistemas hídricos a la misma altitud. Una posible explicación a este fenómeno esta en que el agua de esta laguna proviene principalmente de nacimiento de agua subterránea termal; como sucede en otros ambientes colombianos (Roldan, 1992) y ha sido descrito en sistemas como la

laguna del parque norte en Medellín que presenta valores de 755 mg/L debido a este fenómeno (Ramírez, 1987).

La dureza Carbonacea esta relacionado químicamente con la alcalinidad (Roldán, 1992). En este estudio este parámetro igual que la alcalinidad mostró valores altos y al compararlos con la clasificación Boyd (1990) corresponden al rango de aguas muy duras, que biológicamente se esperaba fueran productivas (Estéves, 1988).

La conductividad eléctrica mide la cantidad total de iones; incluyendo aniones (Cl^- , SO_4^{2-} , CO_3^{2-} , HCO_3^-) y cationes (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , Fe^{3+} , Mn^{2+}) (Esteves, 1988), por lo tanto; es de esperar que en aguas con mayores concentraciones iónicas, sea mayor la conductividad eléctrica. Los valores de conductividad en este trabajo fueron altos, con respecto a los hallados usualmente en lagunas de zonas altas tropicales (Donato, 2001). Como se observo anteriormente el ion carbonato y bicarbonato se encuentra en altas proporción en el cuerpo de agua, por lo que deben influir en gran medida en los valores tan altos de la conductividad.

El grado de salinidad en aguas naturales esta representado por sales de sodio, potasio y calcio (Cole, 1983). Esta laguna tuvo un promedio usual para sistemas dulceacuícolas, que es alrededor de 0,5 ‰ (Esteves, 1988), pero en los meses de noviembre y marzo los registros fueron altos (>1 ‰) coincidiendo con los mayores niveles de conductividad y también con los meses de lluvias que posiblemente arrastran iones que hacen que la salinidad aumente.

Los datos de sulfuros muestran que la laguna es muy pobre en el contenido de este ion ya que los promedios en aguas naturales van de 2.0 mg/L hasta 10 mg/L, excepto en algunas aguas de ambientes amazónicos donde las concentraciones son aun menores y muy pobres en sulfatos cerca de 0.5 mg/L (Roldan, 1992).

9.2 Nutrientes disueltos

La alta probabilidad de limitación por Nitrógeno para la producción primaria en los lagos tropicales, esta relacionada con el bajo suplemento externo de Nitrógeno y con la alta pérdida interna ocasionada por la desnitrificación (Ramírez *et al.*, 2005). Los nitratos y el ion amonio son los más importantes para los ecosistemas acuáticos por que constituyen la principal fuente de nitrógeno para los productores primarios; mientras que el nitrito se encuentra en bajas concentraciones, especialmente en aguas oxigenadas (Estéves, 1988). Los nitratos son la forma química bajo la cual las algas y las plantas pueden incorporar el nitrógeno en su citoplasma y utilizarlo para la síntesis de proteínas (Sánchez y Zea, 2000). Los nitratos presentaron valores muy altos en la laguna Aguas Tibias y de acuerdo con la clasificación de Vollenweider (1968), este ecosistema esta en el rango de eutrofia.

El contenido de fosfato de la Laguna Aguas Tibias es muy bajo ($X: 1,56 \times 10^{-4}$ mg/L). Según Roldán (1992) en los trópicos las altas temperaturas aumentan el metabolismo de las plantas y del fitoplancton, haciendo que los ortofosfatos se consuman más rápidamente y en ocasiones se hallen en concentraciones reducidas; a pesar que la laguna se encuentra en una zona de bosque muy húmedo montano bajo con temperaturas ambientales bajas, las temperaturas hídricas son altas debido a la influencia de aguas termales que afloran en esta región, que esta dentro de la zona de influencia del volcán Puracé. Además, las condiciones oxidativas y un pH alto en toda la columna de agua y junto con las altas concentraciones de calcio en todos los periodos de muestreo, son favorables para que el fosfato se ligue al calcio formando la calcita y se precipita rápidamente, lo que determinan un deficit en todo el sistema, como ya ha sido registrado en otros lagos de montaña neotropicales (Casallas y Gunkel, 2001). También las altas concentraciones de oxígeno cerca del fondo, se mantiene una película de oxidación en la parte superior del sedimento sobre la franja de

reducción, que evita que se produzca liberación de fosfato hacia la columna de agua (Esteves 1988; Gunkel, 2002).

9.3 Producción primaria, Biomasa y eficiencia fotosintética

Durante el tiempo de muestreo en la laguna Aguas Tibias se presentaron tres factores importantes que afectaron el comportamiento de las variables bióticas: la variabilidad temporal, la época climática y los vaciados con posterior renovación de agua en la laguna. La profundidad en la cual eran colocadas las botellas claras y oscuras para la medición de producción primaria, no parece haber sido afectadas en forma considerable debido a la escasa profundidad (2,3 m). Ya que la penetración lumínica cerca del fondo tuvo un porcentaje próximo al 14% (sin existir una auténtica zona trofólitica en la columna de agua) y quizá también la circulación parcial de agua debida al ingreso permanente del afluyente termal y la constante salida de agua a través del efluente. Todo esto no permitió la formación estable las tres zonas que se diferencian usualmente en un lago: zona de inhibición fotosintética, donde hay exceso de radiación, zona de radiación de saturación y zona de limitación por escasez de radiación (Ramírez, 1991); esta última probablemente no se alcanzaba a desarrollar en este sistema y en consecuencia la zona fótica de la laguna fue desde la superficie hasta el fondo.

Temporalmente la producción primaria vario a tal punto que corresponde con diferentes niveles de acuerdo con la clasificación de Talling *et al.* (1973): 1. Oligoproductivo en Noviembre; 2. Mesoproductivo en Diciembre, los dos muestreos de Marzo y en Junio; 3. Productivo en Febrero y Mayo.

Aun que la temperatura del agua no se correlacionó con la producción primaria, quizá debido a la estabilidad térmica que le confiere el ingreso permanente de aguas termales, la condición oligoproductiva solo coincidió con el mes que tuvo significativamente menor temperatura. Este es un parámetro que afecta la producción, ya que las altas temperaturas influyen el metabolismo y la

velocidad de reproducción y crecimiento del fitoplancton e influyen directamente en la tasa de absorción de nutrientes disueltos; por lo tanto, los ciclos de nitrógeno, fosfatos y ortofosfatos se aceleran y estos nutrientes se consumen más rápidamente y se reciclan de igual manera (Esteves, 1988; Ramírez, 1991). En condiciones de elevada temperatura se incrementa también la tasa de descomposición de los detritos orgánicos y la de respiración fitoplanctónica (Ramírez, 1991; Roldan, 1992). En ocasiones es tan rápido el consumo de estos nutrientes que los organismos no pueden asimilarlos, por esta razón estos nutrientes se convierten en limitantes para la biota acuática y en algunos ecosistemas es imperceptible identificarlos (Contreras *et al*, 2005), como ocurrió para el fosfato en algunos meses de muestreo para la Laguna Aguas Tibias.

Las diferencias significativas en la producción entre épocas climáticas, puede deberse a que en la zona de muestreo en el periodo de invierno se presenta una alta nubosidad, que disminuye la radiación incidente, y posiblemente precipitaciones de lluvias que junto con vientos puedan hacer resuspender algunos sedimentos, aun que esto último no corresponde con los registros de la profundidad de secchi, ya que esta no se relacionó con algún periodo climático en particular y tampoco mostró grandes variaciones en el tiempo. Al multiplicar la profundidad media de la laguna por la biomasa promedio encontrada en cada muestreo, los valores estuvieron en un rango de 3,73 - 117,12 mgChl-a.m⁻², con un promedio de 48,56 mgChl-a.m⁻² (CV: 85,14 %), hallándose siempre por debajo del máximo teórico de 300 – 500 que según Ahlgren (1970) al ser superado indicaría limitación por luz más que por nutrientes. Según Kalff (2002) y Knoll *et al.*, (2003), la alta radiación, combinada con las altas temperaturas, conlleva a una biomasa elevada y tasas altas de producción por unidad de área, variables que en la laguna Aguas Tibias parecen están limitadas por los nutrientes más que por la disponibilidad de luz en la columna de agua.

Los vaciados o limpieza y renovación de parte del agua de la laguna, también influenciaron la producción primaria, ya que en los periodos donde se presentó

este fenómeno los valores fueron significativamente más bajos. Esto se debe posiblemente que en el momento del vaciado son arrastrados algunos componentes bióticos y abióticos del sistema, y luego cuando se llena nuevamente la laguna con aguas de origen termal, se genera un fenómeno de dilución, por lo menos de nitratos y de algunas formas algales, y un reinicio del proceso sucesional posterior al disturbio. Esto es evidente en junio cuando a pesar de corresponder a un periodo de verano la producción declina fuertemente al tiempo que lo hace la concentración de oxígeno disuelto y los nitratos.

Estos eventos de vaciado y cambios en estados sucesionales, junto con el efecto de los periodos climáticos, determinaron también las variaciones temporales significativas en la clorofila-a; explicando los bajos promedios durante los dos primeros meses de muestreo (1,62 y 2,51 mgChl-a.m⁻³), su incremento paulatino hasta obtener el mayor promedio en Mayo (50,1 mgChl-a.m⁻³), luego de varios meses sin vaciar la laguna y coincidiendo con un periodo de verano, y el descenso solo un mes después estando también en época de verano pero presentándose nuevamente un disturbio, aunque más leve, al extraer parte del agua acumulada en la laguna y renovarla con aguas termales.

El disturbio afecto en gran medida los valores de clorofila-a ya que en trabajos anteriores a este; en los cuales la laguna tuvo un tiempo muy largo donde no se presentaron intervenciones antrópicas los valores de clorofila-a llegaron a alcanzar los 620 mgChl-a.m⁻³ (Escobar, 2004 datos sin publicar) teniendo en cuenta que se hicieron muestreos de perifiton y fitoplancton, comparándolos con los de este estudio que no superaron los 63 mgChl-a.m⁻³. Respecto a las variables físico químicas hubo un comportamiento similar entre los dos estudios.

De acuerdo con Odum (1972) la sucesión puede interpretarse como un proceso de acumulación de información con las etapas iniciales poco organizadas que reciben el impacto del ambiente físico y sus cambios, a medida que pasa el tiempo la información de entrada (entiéndase como aumento en los valores de biomasa,

también llamado alto contenido de información) se expresa como nueva organización, dándose cambios previsible en el ambiente y además, la misma organización es capaz de controlar el ambiente (Reynolds, 1997; Wetzel, 1983). Este proceso sucesional se hace evidente al analizar los resultados de Salazar e Irurita (2008), obtenidos paralelamente al presente estudio, en el cual tomaron muestras en las tres profundidades en las cuales eran colectadas las muestras de clorofila-a para estimar la biomasa fitoplanctónica. Se Observo como la estructura del ensamblaje de algas varía a través del tiempo, incrementando la diversidad, medida como la relación entre riqueza y densidad (Índice de Margalef), y también la equitatividad en la distribución de abundancias (Equitatividad con base en Shannon) (**Figuras 1** de discusión). Cuando los ambientes sufren cambios bruscos ya sea por las intervenciones antrópicas o propias del sistema, las especies deben usar ambientes diferentes para subsistir e igualmente las perturbaciones interrumpen el curso de la exclusión competitiva, por lo tanto, los procesos en el ecosistema son independientes de las densidades poblacionales (Margalef, 1983). Esto puede ser una explicación a que en los en los primeros muestreos la densidad algal, especialmente de Bacillariophyceae, fuera alta y disminuyera al pasar el tiempo de manera opuesta a la biomasa y también a la productividad (**Figura 2** de la discusión). Estas altas densidades iniciales podrían además estar relacionadas con resuspensión desde el fondo iluminado o desde la vegetación acuática y las masas de filamentos de Durante el vaciado y limpieza de la laguna.

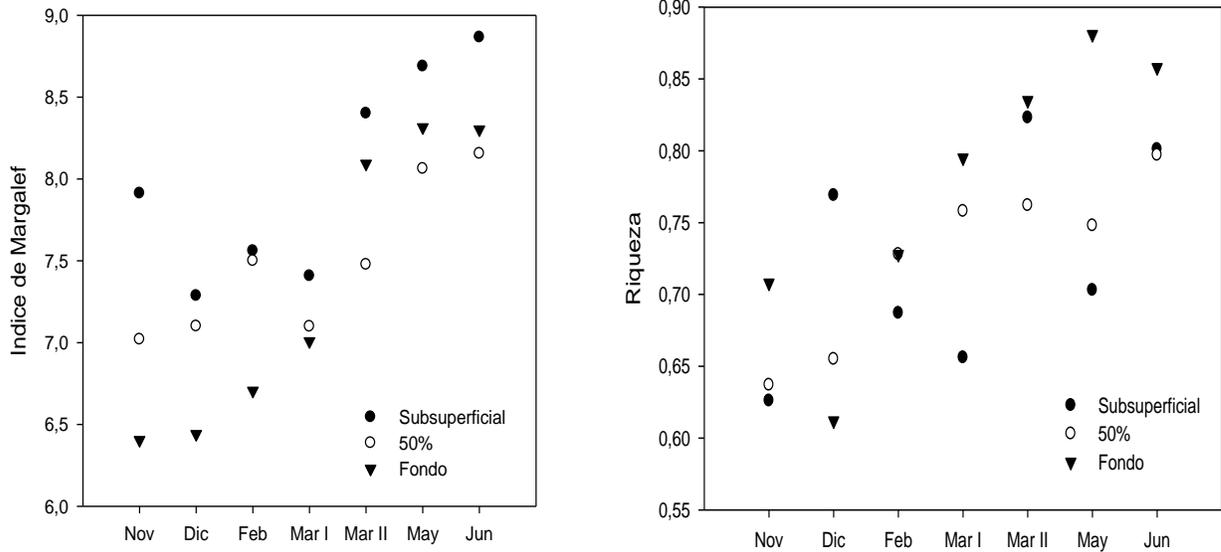


Figura 1. Índice de Margalef y la Riqueza entre meses. Datos de las tres profundidades en cada mes y +/- una desviación estándar.

La relación entre clorofila-a y la densidad algal, presentó un comportamiento generalmente inverso y una correlación significativa ($R^2=0,335$, $F_{1,18}= 9,093$, $p<0,0074$). A pesar que la densidad algal era alta al inicio del estudio, el disturbio llevó posiblemente a que los organismos invirtieran más en reproducirse, lo cual implica que deben tomar una mayor porción de nutrientes y aprovechar mejor la luz, por lo tanto los individuos que componían el sistema debían ser más eficientes en el aprovechamiento de los recursos disponibles (Pinilla, 2006).

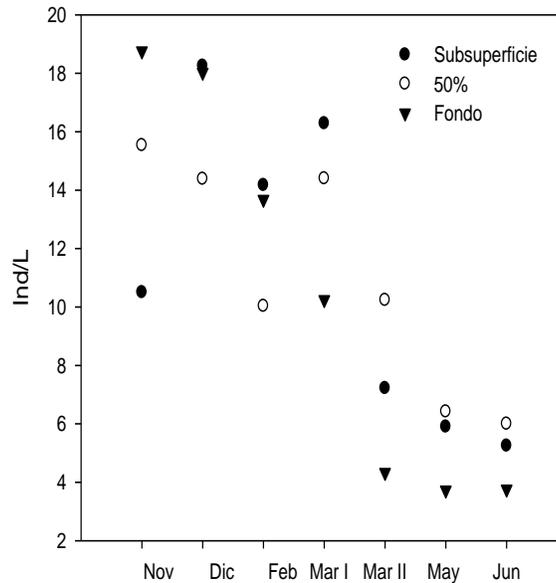


Figura 2. Comportamiento temporal de los individuos dentro del sistema. Datos de las tres profundidades en cada mes y +/- una desviación estándar.

Durante los dos primeros meses de muestreo cuando se vació la laguna, las especies algales que se encontraron en mayor abundancia fueron las diatomeas *Tabellaria*, *Navícula*, *Anomoeoeis* y la cianofita *Chroococcus* que continuaron predominando hasta el primer muestreo del mes de Marzo, un mes después cedieron su predominio a cianofita *Oscillatoria* y desde Mayo no fueron registradas en el plancton, en tanto que dominaron las cianófitas (*Merismopedia*, *Seudoanabaena* y *Nostoc*) y la diatomea *Melosira* (Salazar e Irurita, 2008. Datos sin publicar). Como se puede observar, las comunidades a través del paso del tiempo se van sustituyendo unas por otras, en un proceso denominada *sere*, que tiene lugar porque las poblaciones tienden a modificar el medio físico, creando condiciones favorables para otras poblaciones, hasta tanto que se haya logrado un equilibrio entre los componentes bióticos y abióticos (Odum, 1972).

La sustitución de las comunidades algales en la laguna Aguas Tibias muestra un patrón clásico de la sucesión descrita para lagos templados: diatomeas- cianófitas-

clorófitas (Hutchinson, 1957; Margalef, 1983; Vila y Pardo 2003); donde las diatomeas dominan en los primeros estadios luego del disturbio generado por el vaciado del sistema y renovación de parte del agua del lago y están indicando una condición oligotrófica (Miracle *et al.*, 1984) y luego se da un cambio de dominancia hacia cianófitas y clorófitas relacionado con un avance de la eutrofización (Casallas y Gunkel, 2001).

A medida que el ecosistema se desarrolla, los elementos nutritivos suelen estar cada vez más ligados a la biomasa; organismos que poseen capacidades mayores de almacenamiento y vidas biológicas más complejas (Margalef, 1983), esto puede dar explicación a que a medida que pasa el tiempo de muestreo la densidad de especies disminuye con relación a las primeras etapas pero los valores de biomasa tienden a aumentar (**Figura 2** de discusión).

Según Talling *et al.* (1973), Los valores de clorofila-a raramente exceden los 70 mgChl-a.m⁻³ debido a que la mayor luz incidente es absorbida dentro del primer metro de agua limitando así la capacidad fotosintética de la comunidad; para satisfacer los requerimientos ecológicos del fitoplancton, este se debe desarrollar en la porción iluminada de los ecosistemas acuáticos (Wetzel, 1981); por ser este un sistema raso la luz incidía en toda la columna de agua y por lo tanto no hay una zona de compensación definida. Esta puede ser la razón por la cual la clorofila-a no presentó diferencias significativas entre las profundidades; pero no podemos afirmar que la luz fuera un limitante ó no para la comunidad existente por que no se estudio el tamaño de las algas y tampoco podemos decir si había exclusión competitiva entre la especies. Ramírez (2002) indica que al tratar dicha limitación debe tenerse en cuenta el tamaño de las algas presentes, ya que dicha sensibilidad es mayor ante algas pequeñas, las cuales absorben y dispersan más la luz. Temporalmente la clorofila-a varió a tal punto que corresponde con diferentes niveles tróficos de acuerdo con la clasificación de la OECD (1982): 1. Oligotrófico en Noviembre y Diciembre (meses de vaciado intenso); 2. Mesotrófico

en Febrero y Junio; 3 Eutrófico los dos muestreos de Marzo y Mayo (luego de varios meses sin vaciado).

El análisis de correlación indicó que la clorofila-a esta relacionada significativamente con el nitrato y no con el fosfato; por lo tanto, en el espejo de agua el nutriente limitante para esta variable podría ser los nitratos más que los fosfatos; entendiendo como limitante, no al que se encuentra en menor proporción en el cuerpo de agua si no al que afecta a la biomasa fitoplanctónica (Ramírez *et al.*, 2005). Esto es similar a lo observado en experimentos realizados en ambientes controlados, donde la adición de nitrato incrementó significativamente la biomasa fitoplanctónica, mientras que la adición de fósforo parece no afectar en gran medida el crecimiento algal; lo cual llevo a concluir que, es el nitrógeno y no el fósforo el nutriente limitante (González y Ortaz, 1998; Ramírez *et al.*, 2005).

La clorofila-a presentó relación significativa con el pH, la alcalinidad, cloruros y el oxígeno. Esto se puede deber a que el pH interviene en el metabolismo de las comunidades, en el transporte iónico intra y extra celular, entre los organismos y el medio, haciendo que el consumo de CO₂ y HCO₃⁻ sea más eficaz; produciendo un aumento del pH y presentando por lo tanto altas tasas fotosintéticas (Odum, 1972). Este fenómeno produce una mayor precipitación de carbonatos, lo que a su vez hace que halla una disminución en la alcalinidad (Soria *et al.*, 1987). Sin embargo, otras moléculas como cloruros e hidróxidos de calcio pueden estar cumpliendo este papel y manteniendo relativamente estable el pH. Altos valores de cloruros, como los registrados en este estudio, están asociados generalmente con una elevada conductividad, presentando por lo regular alta productividad en términos de biomasa, pero con baja diversidad en especies (Roldan, 1992), lo que corresponde al patrón de cambio temporal de la laguna Aguas Tibias en donde la biomasa y la riqueza de especies muestran una correlación significativa con una relación inversa ($R^2=0,234$, $F_{1,18}= 5,509$, $p<0,03$).

La eficiencia en el mar esta entre 3.7 y 4 con un máximo teórico de 25 (Margalef, 1983). En nuestro estudio se encontraron valores promedio de $13.41 \text{ mgC.mgChl}^{-1}\text{-a.h}^{-1}$ (CV: 97,57%) con un valor mínimos promedio mensual de $4,28 \text{ mgC.mgChl}^{-1}\text{-a.h}^{-1}$ en Mayo y máximo de $42,02 \text{ mgC.mgChl}^{-1}\text{-a. h}^{-1}$ en el mes de diciembre. Estos valores son altos en comparación con los registrados por Ramírez y Alcaraz (2002) en el sistema eutrófico laguna del parque norte, Medellín, Colombia, donde se halló un promedio de $2.92 \text{ mgC.mgChl}^{-1}\text{-a.h}^{-1}$.

Una eficiencia fotosintética alta significa un flujo de electrones mayor y por lo tanto hay una mejor utilización de la luz y posiblemente de los nutrientes por parte del fitoplancton (Pinilla, 2006). A pesar que la mayor eficiencia fotosintética fue en diciembre, coincidiendo con el mes donde la densidad fitoplanctónica fue mayor (Salazar e Irurita, 2008 datos sin publicar), no se puede asegurar que esta variable indique si la comunidad algal es abundante o no, puesto que en el mes de Junio presenta una baja densidad algal y la eficiencia tuvo la tendencia a subir un poco respecto a los meses de Marzo I y II y el mes de Mayo. Otros estudios realizados sobre esta variable señalan que la estrategia adaptativa más eficiente de los organismos fotosintéticos no es la renovación rápida por multiplicación acelerada sino la de mantenerse en un estado estable y gastar la energía en incrementar el tamaño para competir mejor (Ramírez y Alcaraz, 2002). Otro fenómeno que puede estar afectando en los meses donde la eficiencia fue baja, como las épocas de verano en febrero y mayo, es el efecto de fotoinhibición del fitoplancton. Es posible que la mayor irradiación ultravioleta (UV) que se da en los ambientes de alta montaña (Reynolds, 1997; Villafan *et al*, 1999) cause esta fotoinhibición. En consecuencia, la alta irradiación UV y la estabilidad térmica influyen en la menor eficiencia fotosintética del fitoplancton (Pinilla. 2006).

En la laguna Aguas Tibia los valores bajos de la eficiencia se encontraron en el momento donde los valores de biomasa fueron más altos, como corresponde a un sistema eutrófico. Poniendo de manifiesto que valores altos de clorofila-a no indican necesariamente producción alta; por ello, no debe considerarse la biomasa

como un equivalente de la producción (Ramírez, 2002). Otra posible explicación a este fenómeno, es que hallan daños en el aparato fotosintético, ya que la alta tasa fotosintética puede provocar supersaturación de oxígeno y déficit de gas carbónico, esto puede incrementar la fotorespiración (respiración de productos fotosintetizados en presencia de luz), reduciendo considerablemente la producción, lo cual puede ser una causa del por que algunos valores de productividad fueron negativos; este fenómeno es más común en lagos eutróficos (Esteves, 1988).

10. CONCLUSIONES

La variación en la eficiencia fotosintética a lo largo del tiempo de estudio no presenta relación directa con el incremento de nutrientes y tampoco es mayor en el periodo de sequía, aunque la radiación pueda aumentar, hay dos factores que alejan a este sistema de lo usual en pequeños lagos naturales: 1. Los nutrientes no se concentran en la época de sequía por que se trata de un sistema regulado, que mantiene su nivel de profundidad relativamente estable y una entrada y salida controladas; 2. La intervención antrópica, representada especialmente por el vaciado parcial de la laguna y renovación por agua de la fuente termal, junto con la remoción manual de algunas macrófitas y algas filamentosas, durante los dos primeros meses de muestreo, representó un disturbio de tal magnitud que el ecosistema retomó características de etapas sucesionales más tempranas y avanzo en ellas a lo largo del estudio, de tal forma que la eficiencia es más un reflejo de este proceso que de cambios debidos a factores netamente climáticos.

El aumento progresivo de la biomasa total y de la producción primaria a través del tiempo de estudio, junto con la disminución de la eficiencia fotosintética (relación producción primaria / biomasa total), y la modificación de los nutrientes, son características que evidencian que el ecosistema reinició un proceso sucesional en repuesta al disturbio generado por el vaciado y limpieza de la laguna en los primeros meses de muestreo.

La intervención antrópica influyó en la producción primaria, debido posiblemente a que en el momento del vaciado son arrastrados componentes bióticos y abióticos del sistema y diluidos algunos nutrientes y por lo tanto el ecosistema es poco productivo en esos periodos de tiempo.

Luego de varios meses sin realizar vaciado y limpieza, la relación inversa entre eficiencia y biomasa evidencia el cambio hacia condiciones eutróficas. Por lo tanto

los valores altos de clorofila-a no indican necesariamente producción alta y por ello, no debe considerarse la biomasa como un equivalente de la producción.

En la laguna Aguas Tibias la biomasa y la producción por unidad de área durante el periodo de estudio, parecen estar limitadas más por los nutrientes que por la disponibilidad de luz en la columna de agua, debido a que la laguna es poco profunda y la zona fótica va desde la superficie hasta el fondo y muy cerca del fondo aún se registra cerca del 14% de la luz incidente. Por esta razón no se presentan diferencias estadísticas entre profundidades respecto a la producción primaria, clorofila - a y eficiencia fotosintética.

RECOMENDACIONES

Analizar la relación entre el nitrógeno total y fósforo total (NT/FT), pigmentos verdes y amarillos (A_{430}/A_{665}) con el fin de tener mayor claridad acerca de cual es el nutriente limitante en el ecosistema y observar de que manera aumenta el proceso sucesional respectivamente.

Realizar perfiles de irradiación subacuática y turbidez, para observar de qué manera tienen influencia en la producción primaria bruta, la biomasa y la eficiencia fotosintética.

Realizar muestreos fase día – noche (nictímeros) para estudiar los cambios en las variables físicas, químicas y biológicas y de que manera estas afectan la comunidad del fitoplancton y el zooplancton.

BIBLIOGRAFIA

Ahlgren G. 1970. Response of phytoplankton and primary production to reduced nutrient loading in Lake Norvikken. Verhandlungen Internationale Vereinigung. *Rev. Limnologie* 20: 840-845.

Arboleda J y Ramírez J. 2002. Efecto de la Presencia de Macrofitas Acuáticas en la Variación diaria de la Biomasa, la Producción Primaria y la Eficiencia Fotosintética de la Comunidad Fitoplanctonica de la Laguna Francisco José de Caldas. *Rev. Actual Biol.* 24:59-67.

Azcón J y Talón M. 2000. Fundamentos de fisiología vegetal. 1ª ed. España: Mc Graw – Hill. 522 pp.

Branco C, Branco L, Moura M y Bertusso F. 2005. The succession dynamics of a macroalgal community after a flood disturbance in a tropical stream from São Paulo State, southeastern Brazil. *Rev Brasil. Bot.* 28: 267-275.

Beadle L. C. 1981. The Inland Waters of Tropical Africa. Londres: longman. Washington. D.C: Secretaria General de la O.E.A. 320 pp.

Boyd C. 1990. Water quality in ponds for aquaculture. Alabama agriculture experiment station. Department of fisheries and allied aquacultures. Auburn University, Alabama. USA. 250 pp.

Calijuri M y Dos Santos A. 2001. Temporal Variations in Phytoplankton Primary Production in a Tropical Reservoir (Barra Bonita, SP-Brazil) *Rev. Hydrobiology* 445: 11-26.

Casallas J y Gunkel G. 2001. Algunos aspectos limnológicos de un lago altoandino: el lago San Pablo, Ecuador. *Rev. Limnetica* 20: 215-232

Colé G. 1983. Textbook of limnology. 3ª ed saint louis: mosby company. 412 pp.

Contreras F, Rivera N y Segura R. 2005. Nutrientes y productividad primaria fitoplanctonica en una laguna costera tropical intermitente (La Mancha) del golfo de México. *Rev. Hydrobiology*. 15: 299 – 310.

DeCosta J y Preston C. 1980. the phytoplankton productivity of an acidic lake. *Rev. Hidrobiología* 70: 39-49.

Domitrovic Y, Asselborn V y Casco S. 1998. Variaciones espaciales y temporales del fitoplancton en un lago subtropical de argentina. *Rev. Brasil. Biol.* 58: 359-382.

Diagnóstico Territorial del Municipio Puracé-Coconuco. (2000) Tomo II. p. 297-372.

Donato J. 2001. Fitoplancton de los lagos andinos del norte de Sudamérica (Colombia). Composición y factores de distribución. Colombia. Editorial Guadalupe. 232 pp.

Dorador C, Pardo R y Vila I. 2003. Variaciones temporales de parámetros físicos, químicos y biológicos de un lago de altura: el caso del lago Chungará. *Rev Chilena de Historia Natural*. 76: 15-22.

Elliott A, Irish A y Reynolds C. 2001. The effects of vertical mixing on a phytoplankton community: a modelling approach to the intermediate disturbance hipótesis. *Rev Freshwater Biology* 46; 1291-297

Escobar A. 2004. Caracterización Físico Química y Determinación de las Comunidades Productoras y de la Productividad Primaria de un Ecosistema Altoandino: laguna Aguas Tibias – Puracé – Cauca. Trabajo de grado para optar el título en biología. Universidad del Cauca.

Esteves F. 1988. Fundamentos de Limnología. 2ª ed. Rió de Janeiro Editorial Interciencia, Rió de Janeiro. 575 pp.

Gaarder T y Gran H. 1927. Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. *Rev. Rapp Proc Verb, Cons Internat Explor Mer* 42: 1-48.

González E y Ortaz M. 1998. Efectos del enriquecimiento con N y P sobre la comunidad del fitoplancton en microcosmos de un embalse tropical (La Mariposa, Venezuela). *Rev. biol. Trop.* 46: 1.

Guisande C, Barreiro A, Maneiro I, Riveiro I y Vergara A. 2005. Tratamiento de Datos. Universidad de Vigo. España. 262 pp.

Gunkel G. 2000. Limnology of an Equatorial Mountain Lake in Ecuador, Lago San Pablo. *Rev. Limnologica*, 30: 113-120.

Harris G, y Baxter. 1996. Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in a subtropical reservoir. *Rev. Freshwater. Biol.* 35: 545-560.

Hernández C y Márquez G. 1991. Producción primaria en el ecosistema ciénaga grande de Santa Marta, laguna costera del Caribe Colombiano. *Rev. Trianea.* 4: 385 – 407.

Hutchinson G. 1957. A treatise on limnology. Vol I. John Wiley y Sons. New York.

INSTITUTO GEOGRAFICO "AGUSTIN CODAZZI" SUBDIRECCION AGRICOLA. 1977. Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia. Vol. 13; No.11. Bogotá: Instituto. 320pp.

Iriarte J, Quiñones R, González R y Valenzuela C. 2007. Relación entre actividad enzimática y biomasa de ensamblajes fitoplanctónicos en el sistema pelágico *Rev. Invest. Mar. Valparaíso.* 35: 71-84.

Jensen W. 1988. Botánica. 2ª ed. Mexico. Mc Graw – Hill. 762 pp.

Kalff J 2002. Limnology. Inland water ecosystems. Prentice-Hall. Upper Saddle River, EEUU. 592 pp.

Knoll LB, Vanni MJ, Renwick WH 2003. Phytoplankton primary production and photosynthetic parameters in reservoirs along a gradient of watershed land use. *Rev. Limnol. Oceanograph.* 48: 608-617.

Lewis Jr. W. 1983. Tropical Limnology. *Ann Rev ecol syst* 18: 159-184.

Lewis W. M. 1974. Primary production in the plankton community of a tropical lake. *Rev Ecol. Monogr.* 44: 377 – 409.

Longo M. 2004. Estudio taxonómica y ecológico de *Lymnaea* (*Mollusca: lymnaeidae*) hospedero intermediario de fasciola hepática (LINNAEUS, 1758) (TREMATODA: *Fasciolidae*). Trabajo de grado para optar al título de bióloga. Universidad del Cauca.

Margalef R. 1974. Ecología. Barcelona: Omega. 950 pp.

Margalef R. 1983. Limnología. Barcelona: Omega. 1010 pp.

Miracle M, García M y Vicente E. 1984. Heterogeneidad espacial de las comunidades fitoplanctónicas de la Albufera de Valencia. *Rev. Limnética.* 1: 20- 31

Morris I. 1980. The Physiological Ecology of Phytoplankton. *Rev. Blackwell Scientific Publications Oxford.* 80-85.

Moss B. 1980. Ecology of Freshwaters. *Rev Blackwell Scientific Publications,* p 50 - 53.

Naundorf G., Vásquez G y Zamora H. 2000. Niveles de productividad primaria del embalse la salvajina con base en la determinación de la clorofila a, biomasa e Índice de estado trófico. Departamento de Biología Universidad del Cauca.

_____. 1994. Determinación de la productividad primaria en el embalse la salvajina, como un parámetro para la evaluación y seguimiento de la calidad del agua. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, Vol.8, No. 2: 7-19

_____. 1989. Caracterización de la comunidad fitoplanctonica y determinación de la productividad primaria del embalse la salvajina su área de influencia. Departamento de biología. Universidad del Cauca.

Naundorf G. 1994. Documento Guía de Trabajo Para el Curso de Comunidades Acuáticas. Instituto de postgrados. Departamento de Biología. Universidad del Cauca. 89 pp.

Odum E. P. 1972. Ecología. 3ª ed. México Editorial Interamericana. 639 p.

OECD 1982. Eutrophication of waters. Monitoring, assesment and control. Paris. 154 pp.

Pérez M., Romanenko I., Kudriatsev V y Pubillones M. 1980. Particularidades del Proceso de Producción Primaria de Materia Orgánica por la Fotosíntesis del Fitoplancton en los Embalses de Cuba. *Rev. Informe científico* N° 127: 3-23.

Pinilla G. 2006. Evaluación de la eficiencia fotosintética del fitoplancton en un lago amazónico (Lago Boa) y en un lago andino (Lago Guatavita). *Rev. Acta Amazónica*. 36: 221 – 228.

Ramírez J. 1987. Contribución al conocimiento de las condiciones limnológicas de la laguna del Parque Norte. *Rev.Actualidades Biológicas* 16: 12-30.

Ramírez J., Bicudo C., y Roldan G. 1989. Variación vertical del fitoplancton y factores físicos y químicos en cuatro embalses del Oriente Antioqueño y su relación con el área, la latitud y el tiempo de residencia media de agua. Tesis de grado Magíster. Medellín: Universidad de Antioquia.

Ramírez J. 1991. Medición de la productividad primaria en ecosistemas acuáticos lénticos por el método de las botellas claras y oscuras. *Rev. AINSA*. 21: 21-40

RAMÍREZ J. 2000. Variación diurna y estacional del contenido calórico, la estabilidad y el trabajo del viento en una laguna tropical. *Rev. Acta Limnologica Brasiliensia*. 12: 39-54.

Ramírez J y Alcaraz H. 2002. dinámica de la producción primaria fitoplanctónica en un sistema eutrófico tropical: laguna del parque norte, Medellín, Colombia. *Rev. Caldasia* 24: 411-423.

Ramírez J, Gutiérrez F y Vargas A. 2005. Respuesta de la comunidad fitoplanctónica a experimentos de eutrofización artificial realizados en la represa la fe, el retiro, Antioquia, Colombia. *Rev. Caldasia* 27: 103-115.

Ramírez D, Giraldo A y Tovar J. 2006. Producción primaria, biomasa y composición taxonómica del fitoplancton costero y oceánico en el Pacífico colombiano. *Rev. Invest. Mar., Valparaíso*. 34: 211-216.

Reynolds C. 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.

Reynolds C. 1997. *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*. Publisher: Ecology Institute. Germany.

Roldán G. 1992. Fundamentos de limnología tropical. Medellín: Editorial universidad de Antioquia. 529 pp.

Sánchez R Y Zea S. 2000 Metabolismo de Nitrógeno y Fósforo Inorgánicos Disueltos en la Columna de Agua en una Laguna Costera Tropical (Caribe Colombiano). *Rev. Caribbean Journal of Science*. 36: 127–140.

Salisbury F. y Ross W. 1994. Fisiología Vegetal. México: Iberoamericana. 759 pp.

Schallenberg M y Burns C. 2004 Effects of sediment resuspension on phytoplankton production: teasing apart the influences of light, nutrients and algal entrainment. *Rev. Freshwater Biology* 49, 143–159

Schincariol I y Bicudo D. 2006. Sucessão da comunidade de algas perifíticas em reservatório oligotrófico tropical (São Paulo, Brasil): comparação entre período seco e chuvoso. *Rev. Brasil. Bot.* 29: 363-377.

Schoeller H. 1962. Les eaux souterraines. Paris. Editorial Masson. 230 pp.

Soria J, Miracle M y Vicente E. 1987. Aporte de nutrientes y eutrofización de la albufera de valencia. *Rev. Limnetica* 3: 227-242

Talling J, Prosser M Y Baxter R. 1973. The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton: evidence from Ethiopian soda lakes. *Rev. Freshwater Biology* 3: 53-76.

Thornton, K., Kimmel B y Payne F. 1990. Reservoir Limnology: Ecological Perspectives. Wiley- interscience. *Publ. New York*: 246 pp.

Tundis J. 1975. Producao primaria, “*stading stock*” fraccionamiento do fitoplanctone factores ecológicos en ecosistema lacustre artificial. Represa do broa, sao Carlos. sau Paulo. Usp.

Vila I y Pardo R. 2003. Respuesta de la estructura fitoplanctónica a las perturbaciones antrópicas de un lago templado. *Rev. Limnetica* 22: 93-102

Villafan V, Andrade M, Lairana V, Zaratti F y Helbling E. 1999. Inhibition of phytoplankton photosynthesis by solar ultraviolet radiation: studies in Lake Titicaca, Bolivia. *Rev. Freshwater Biology* 42: 215 -224

Vollenweider R.1968. Scientific Fundamentals of the Eutrophication of Lakes and Flowing Waters, with Particular Reference to Nitrogen and Phosphorus as Factors in Eutrophication. OECD Reporte. 192 pp.

Walker L.R. 2005. Margalef y la sucesión ecológica . *Rev. Ecosistemas*. 2005/1 (URL:http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=70&Id_Categoria=2&tipo=portada).

Wetzel R. G. 1981. Limnología. Omega, Barcelona. 696 p.

Zapata A, Rivera C y Donato J. 2006 Dynamics of photosynthetic pigments in an Andean lake in Colombia. *Rev. Lakes & Reservoirs: Research and Management* 11: 29–38

ZAR J. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs. 663 pp

ANEXOS

Anexo 1. Datos de producción primaria bruta, promedio, mínimo, máximo y desviación estándar durante el tiempo de muestreo.

Prof	Nov	Dic	Feb	Mar I	Mar II	May	Jun
100%	32,5	117	143	169	273	286	0
100%	0	13	91	156	91	273	91
100%	13	91	364	156	78	403	91
50%	0	0	234	117	143	234	78
50%	0	208	234	0	39	247	52
50%	0	195	364	78	130	221	182
1%	13	0	130	234	130	169	156
1%	84,5	104	234	429	13	104	169
1%	84,5	39	260	65	78	104	139,1
Media	37,91	109,57	228,22	153,11	108,33	226,77	106,45
Min	0	13	91	-26	13	104	0
Max	84,5	208	364	429	273	403	182
Ds	39,86	93,01	95,996	127,34	75,24	93,99	59,92

Anexo 2. Datos de clorofila - a, promedio, mínimo, máximo y desviación estándar durante el tiempo de muestreo.

Prof	Nov	Dic	Feb	Mar I	Mar II	May	Jun
100%	0	0,6236	16,014	31,58	27,2	63,484	7,1778
100%	0	2,3547	16,2342	31,9	23,88	63,954	9,796
100%	0	1,1696	*		23,533	63,8	14,7002
50%	1,58	2,208	15,26	28,34	25,54	51,891	11,248
50%	1,185	4,416	19,21	32,918	23,893	10,34	15,788
50%	1,185	3,3978	*	*	23,866	63,638	15,6632
1%	7,36	2,3684	16,245	49,942	24,317	14,764	18,4764
1%	1,467	3,5518	15,26	*	42,82	62,614	13,41
1%	1,809	*	*	*	38,4	63,792	13,2108
Media	1,621	2,511	16,371	34,936	28,161	50,920	13,275
Min	0	0,62	15,26	28,34	23,53	10,34	7,18
Max	7,36	4,42	19,21	49,94	42,82	63,95	18,48
Ds	2,271	1,253	1,462	8,562	7,234	22,115	3,437

Anexo 3. Datos de eficiencia fotosintética, promedio, mínimo, máximo y desviación estándar durante el tiempo de muestreo.

Prof	Nov	Dic	Feb	Mar I	Mar II	May	Jun
100%		49,6878	22,4218	5,2978	10,0367	6,3014	6,1903
50%	10,9704	47,1014	18,9484	3,5542	5,599	3,8813	11,5277
1%	11,4809	29,2809	16,0049	8,5899	3,0359	2,6492	9,1468
Media	11,226	42,023	19,125	5,814	6,224	4,277	8,955
Min	10,970	29,281	16,005	3,554	3,036	2,649	6,190
Max	11,481	49,688	22,422	8,590	10,037	6,301	11,528
Ds	0,361	11,111	3,212	2,557	3,542	1,858	2,674

Anexo 4. Datos variables físicas y químicas. Promedio y desviación estándar durante el tiempo de muestreo.

Mes	Prof	T°C	pH	Alcali	Calcio	Dureza Total	Dureza Carbonacea	Conduc	Salinidad	Cloruros	Sulfuros	CO ₂	Nitrato (mg/L)	Nitritos (mg/L)	Fósforo (mg/L)	O ₂
Nov	SS	26,5	7,8		39	500	160	930	1,8		0,02	20	25	0,00001	0,00020	5,75
	50%	26,5	8		29	500	150	940	1,8		0,02	19	25	0,00001	0,00020	5,9
	F	26,3	7,8		25	500	160	920	1,8		0,02	17	25	0,00003	0,00006	6,4
Dic	Ss	28	8	480		540	140	700	0	28	0,02	0	20	0,00001	0,00020	5,1
	50%	28	8	480		550	140	700	0	28	0	2	20	0	0,00010	6
	F	28	8	580		580	140	750	0	28	0	3	20	0	0,00020	5,6
Feb	SS		8	540	11	320	150				0,01	20				7
	50%		8	620	21	280	210				0,02	20				7
	F		8	580	31	170	190				0,02	18				7,2
Mar I	SS	27,5	8	130	27	440	130	750	0	40	0,02		100			7,5
	50%	28	8	150	26	500	160	800	0	80	0,02		100			7,5
	F	29	8	250	27	490	170	800	0	70	0,04		100			5,9
Mar II	SS	27	8	60	38	490	160	880	1	50	0,02	5,8	100	0,00001	0,00	7
	50%	29	8,5	190	30	520	150	850	1,1	50	0,02	5,8	100	0	0,00002	7,1
	F	27	8	0	30	480	140	850	1,1	58	0,02	5,8	100	0	0,00000	7,1
May	SS	29	8,5	120	40	450	150	650	0		0	8,5	75	0,00001	0,00020	8,7
	50%	29	8,5	120	25	510	150	680	0		0	8,3	80	0,00001	0,00030	9,1
	F	29	8,5	120	35	650	150	690	0		0,2	8,6	75	0,00007	0,00040	8,9
Jun	SS	30	8	500	32	230	160	600	0	52	0,2	0,7	25	0,00006	*0,00	5,9
	50%	30	8	480	32	230	120	600	0	60	0,2	0,7	25	0,00004	*0,00	5,7
	F	30	8	520	30	250	140	600	0	54	0,2	0,7	25	0,00003	*0,00	5,7
Prom		28,2	8,1	328,9	29,33	437,14	153,33333	760,56	0,47778	49,83333	0,05095	9,11	57,78	0,00	0,00016	6,76
DS		1,23	0,2	216,7	6,85	133,27	19,57890	115,88	0,72886	16,61234	0,07469	7,72	36,39	0,00	0,00012	1,14

