

---

## CARACTERIZACIÓN LIMNOLÓGICA DE HUMEDALES DE LA PLANICIE DE INUNDACIÓN DEL RÍO ORINOCO (ORINOQUÍA, COLOMBIA).

### Limnological Characterization of Wetlands of the Floodplain of the Orinoco River (Orinoco, Colombia).

CARLOS ALBERTO RIVERA RONDÓN<sup>1</sup>, ANGELA MARÍA ZAPATA<sup>1</sup>,  
DIANA PÉREZ<sup>1</sup>, YENNIFER MORALES<sup>1</sup>, HERNANDO OVALLE<sup>1</sup>,  
JUAN PABLO ALVAREZ<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Limnología, Unidad de Ecología y Sistemática,  
Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana.  
Carrera 7 N.º 40-62, Bogotá D.C., Colombia. zapataa@javeriana.edu.co

<sup>2</sup> Laboratorio de Invertebrados Acuáticos, Departamento de Biología,  
Universidad Nacional de Colombia.

Presentado 15 de mayo de 2009, aceptado 20 de octubre de 2009, correcciones 10 de diciembre de 2009.

#### RESUMEN

En este estudio se desarrolló una caracterización física y química de los principales ríos, quebradas y humedales de la región aledaña a la ciudad de Puerto Carreño (Vichada, Colombia) en la época de aguas altas y bajas del río Orinoco; y una caracterización biológica durante la época de aguas bajas. La mayor parte de los sistemas presentaron pH ácido y una baja concentración de iones y nutrientes. El régimen hidrológico tuvo un impacto importante sobre los ecosistemas acuáticos: Durante el periodo de aguas altas, aumentó la transparencia y la concentración de algunos nutrientes y se presentó una reducción en la conductividad y la clorofila-a. En aguas bajas, los grupos dominantes de algas fueron Bacillariophyceae y Zygnemaphyceae; la composición taxonómica del zooplancton fue común a la encontrada en otros sistemas del complejo Amazónico-Orinoqués. Las comunidades de macroinvertebrados estuvieron dominadas por Coleoptera, Odonata y Ephemeroptera y la mayor diversidad de grupos funcionales y de morfotipos se presentó en sustratos de hojarasca. Los resultados sugieren que la vegetación de la ribera juega un papel muy importante en el mantenimiento de una fuente de energía y un refugio para las comunidades acuáticas durante el periodo de aguas bajas. Así mismo, la baja mineralización de estos ecosistemas los hace muy susceptibles a contaminación de fuentes urbanas, agrícolas y ganaderas.

**Palabras clave:** río Orinoco, pulso de inundación, algas, macroinvertebrados acuáticos, zooplancton

#### ABSTRACT

We carried out a physical and chemical characterization of the major rivers, streams and wetlands of the surrounding area of the town of Puerto Carreño (Vichada,

Colombia) in the flooding and dry seasons, as well as a biological characterization in the dry season. Most of the studied systems showed an acid pH and low ion and nutrient concentrations. The hydrologic regime has an important impact on aquatic ecosystems: during the flooding season, transparency and the concentration of some nutrients increased but conductivity and chlorophyll-a levels decreased. During the dry season, the dominant algal groups were Bacillariophyceae and Zygnemaphyceae, and the taxonomic composition of zooplankton was similar to those found in other systems of the Amazon-Orinoco complex. Macroinvertebrate communities were dominated by Coleoptera, Odonata and Ephemeroptera, and the greatest diversity of functional groups and morphotypes was recorded in litter substrates. Results suggest that the bank vegetation plays a very important role in providing a source of energy and shelter to aquatic communities during the dry season, but at the same time the low mineralization of these ecosystems renders them very susceptible to pollution from urban, agricultural and cattle ranching sources.

**Key words:** Orinoco river, flooding pulse, algae, aquatic macroinvertebrates, zooplankton.

## INTRODUCCIÓN

La cuenca del río Orinoco tiene un extensión de 1,1 millones de km<sup>2</sup> y abarca desde el piedemonte de la cordillera Oriental de los Andes, hasta la planicie de los Llanos y el escudo Guyanés (Silva León, 2005). El 35% de la cuenca del Orinoco se encuentra en Colombia y sobre ella drenan ecosistemas con alta carga de sedimentos provenientes de los Andes y ríos con una baja concentración de sólidos y nutrientes que nacen y drenan la altillanura.

En general los sistemas acuáticos de la Orinoquía colombiana se incluyen dentro de la provincia limnológica de tierras bajas (Donato, 1998). Esta provincia se caracteriza por una temperatura media relativamente uniforme en el ciclo anual y por un régimen de precipitación unimodal, que determina una estacionalidad marcada en los ecosistemas. El cambio del nivel del agua del río Orinoco genera variaciones importantes en los principales procesos del ecosistema y su comportamiento se ajusta en muchos aspectos al modelo de pulso de inundación de Junk *et al.*, 1997, descrito para la región Amazónica. La secuencia de los cambios hidrológicos en la cuenca media del Orinoco empieza durante el periodo de mayor precipitación con aumento del caudal y el desborde sobre las zonas inundables (aguas altas); en ese momento el agua es turbia, con baja transparencia y se presenta un flujo horizontal de nutrientes. Posteriormente, con la disminución del caudal (aguas bajas), la profundidad de los sistemas disminuye, la transparencia es mayor, el fitoplancton aumenta y se consumen los nutrientes disueltos (Lewis *et al.*, 2000). En época de aguas bajas, el área superficial de las zonas inundables disminuye hasta en un 50% por evaporación. Durante este periodo, algunos lagos se estratifican, pero otros presentan mezclas diarias, la concentración de iones tiende a aumentar y el pH suele ser más alto que durante la época de inundación (Hamilton y Lewis, 1990).

La dinámica del pulso del río tiene una incidencia directa en las redes tróficas al afectar microorganismos y vertebrados superiores como los peces y mamíferos acuáticos. Estos grupos de organismos generan información ecológica sobre la funcionalidad y poten-

cialidad de los ecosistemas en la región, además algunos confieren beneficios y bienes ambientales que deben ser conservados y potencializados; un ejemplo es la pesca ornamental que puede ser un factor económico importante para el desarrollo de la región. En este sentido, es necesario ampliar el conocimiento del funcionamiento e interacciones entre la parte biótica y abiótica de estos sistemas.

La mayor parte de estudios sobre el efecto del pulso de inundación del río sobre las comunidades biológicas se han realizado en sistemas de Venezuela (Hamilton y Lewis, 1987; Twombly y Lewis, 1987; Lundberg *et al.*, 1987; Lewis, 1988; Hamilton y Lewis, 1990; Lewis *et al.*, 1990; Lewis *et al.*, 2000; Sarmiento y Pinillos 2001; Rodríguez *et al.*, 2007). En términos generales estos trabajos discuten que la dinámica de pulso de inundación y la geomorfología son los principales factores determinantes de los procesos biogeoquímicos y de la diversidad biótica de los sistemas asociados al río Orinoco. No obstante, en Colombia las zonas inundables del río Orinoco se han estudiado escasamente desde el punto de vista limnológico. Bajo este contexto y en el marco del proyecto “Incremento y consolidación de áreas protegidas y generación de alternativas económicas sostenibles enfocadas a la pesca ornamental y el ecoturismo en la reserva de biosfera el Tuparro (RBT) a través de un esquema participativo” de la Fundación Omacha y Horizonte Verde, este estudio desarrolló una caracterización química y biológica de los principales ríos, quebradas y humedales de la región con el objeto de profundizar en el conocimiento de áreas con alto potencial para la pesca ornamental.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

En el área circundante de la ciudad de Puerto Carreño (Vichada), se realizaron dos muestreos en ecosistemas lénticos y lóticos representativos de los diferentes humedales de la región. Los muestreos se realizaron en los periodos de aguas bajas (febrero/2007) y aguas altas (julio/2007) del río Orinoco. Para la selección de puntos de muestreo se tuvo en cuenta su representatividad dentro de la región y su importancia para la extracción de peces, de acuerdo con el conocimiento local. La ubicación de los 23 puntos de muestreo se describe en la figura 1. Durante el periodo de aguas bajas sólo 13 de ellos fueron muestreados debido a que algunos sistemas desaparecen durante el periodo de sequía y otros logísticamente son inviables de muestrear. Los sistemas pertenecen a cuatro cuencas principales: Orinoco, Meta, Bitá y Dagua; los caños de altillanura se analizaron como una unidad distinta. Los sistemas seleccionados se caracterizaron por presentar baja profundidad, una zona litoral dominada por el sustrato rocoso y un escaso desarrollo de macrófitas acuáticas durante los dos periodos. Durante aguas bajas la laguna Mora presentó una cobertura importante de *Eichhornia* sp., mientras que en aguas altas presentó una baja cobertura de gramíneas emergentes.

En cada punto de muestreo se midió *in situ* pH, potencial de óxido reducción, conductividad (sonda HACH), O<sub>2</sub> disuelto, temperatura (Sonda YSI 52) y transparencia del agua (disco Secchi). Se recolectaron muestras de agua para analizar alcalinidad (titulométrico H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>), turbiedad (nefelométrico), silicatos (colorimétrico - molibdosilicato), fósforo total (PT, colorimétrico - cloruro estañoso), fósforo reactivo soluble (PRS, colorimétrico - cloruro estañoso), nitrógeno amoniacal (NH<sub>4</sub>, colorimétrico - nesslerización), nitratos (NO<sub>3</sub>,

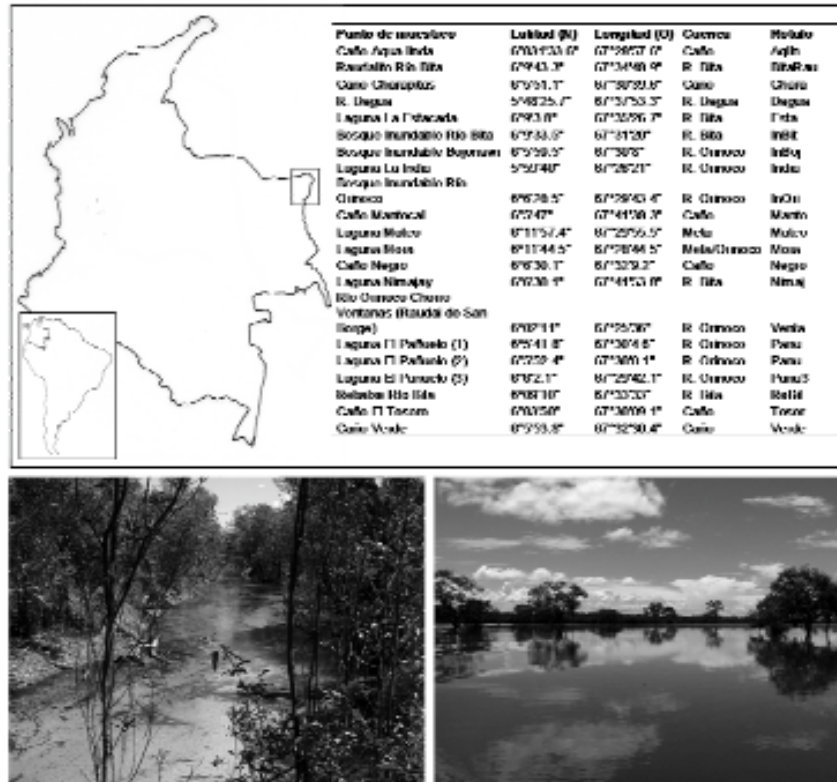


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios muestreados y aspecto general de un sistema de altillanura (Caño Verde) durante el periodo de agua bajas (izquierda) y aguas altas (derecha).

colorimétrico), nitritos ( $\text{NO}_2$ , colorimétrico - NEDA), nitrógeno total (NT, titulométrico  $\text{H}_2\text{SO}_4$ ), sólidos suspendidos totales (SS, titulométrico DPD-FAS), sólidos totales (ST, gravimétrico  $105^\circ\text{C}$ ), iones (espectrofotometría de absorción) y color (comparación visual con patrón). La recolección de muestras siguió las recomendaciones de APHA *et al.*, 1998. Con el objeto de estudiar la estratificación física y química, en una de las lagunas (laguna El Pañuelo, reserva Bojonawi) se realizaron perfiles nictemerales de oxígeno, temperatura y conductividad. En los demás ecosistemas solo se realizó un perfil durante el muestreo. Para cuantificar la clorofila-a se filtraron volúmenes de muestra entre 0,5 y 2L utilizando una bomba manual y filtros de fibra de vidrio de  $0,7\ \mu\text{m}$  (GF/F, Whatman). Los filtros se almacenaron a  $0^\circ\text{C}$  hasta la extracción de la clorofila (Wetzel y Likens, 2000). La extracción se realizó con acetona (90%) y mortero de mano. El extracto se almacenó por 18 h a  $4^\circ\text{C}$  y luego se centrifugó a 2.000 rpm por 20 min para eliminar la turbidez. La concentración de clorofila en el extracto se midió con un espectrofotómetro HP 8453E y se aplicó la fórmula tricromática de Jeffrey y Humphrey (APHA *et al.*, 1998). La cuantificación de los pigmentos por unidad de volumen se calculó según Wetzel y Likens, 2000. La relación  $\text{abs}430/\text{abs}665$  se utilizó como índice que estima la importancia de carotenoides en la muestra (Margalef, 1983).

Para estudiar la composición y estructura de las comunidades biológicas (fitoplancton, perifiton, macroinvertebrados y zooplancton), se tomaron muestras únicamente durante el periodo de aguas bajas; el número de muestras y comunidades estudiadas dependió de su representatividad en cada sistema. Para estudiar la comunidad fitoplanctónica, se tomaron muestras de agua de 200-500 mL en los puntos con zonas de aguas libres. En los sistemas lóticos con baja velocidad de corriente se tomaron muestras de arrastre con red de 20 m; las muestras se preservaron con lugol al 1%. Para estudiar la comunidad de perifiton en el subsistema litoral se tomaron muestras mediante raspado de rocas, estrujamiento de la vegetación palustre y recolección de sedimentos; las muestras se preservaron con formalina al 1%. Los macroinvertebrados se recolectaron con red de mano en los diferentes sustratos litorales existentes tanto en los sistemas lóticos como lénticos: Arena, hojarasca, roca, macrófitas y mixto (combinación variables de los demás tipos de sustrato). Posteriormente las muestras recolectadas se preservaron con alcohol al 90%. Para el análisis cualitativo del zooplancton (cladóceros, copépodos y rotíferos), se realizaron arrastres y se filtraron volúmenes de hasta 100 L con una red de 20  $\mu\text{m}$  en la zona central de cada sistema léntico y las muestras concentradas se preservaron con solución Transeau. El fitoplancton se cuantificó por el método de sedimentación y enumeración en microscopio invertido (Lund *et al.*, 1958) y el perifiton se cuantificó en microscopio óptico, en los dos casos se contaron 400 células del morfotipo dominante. La determinación taxonómica de las algas se realizó con claves especializadas; para identificar los especímenes de Bacillariophyceae las muestras se digirieron con peróxido de hidrógeno y se montaron en preparados permanentes con Naphrax. Los macroinvertebrados se cuantificaron en estereoscopio. Los ejemplares de macroinvertebrados y de zooplancton se determinaron a la máxima resolución posible, con claves especializadas. El material que no se identificó a nivel de especie se trató como morfoespecie.

Para establecer patrones temporales y regionales en las variables físicas y químicas de los sistemas estudiados, se utilizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). A excepción del pH, las variables se transformaron como  $\text{Ln}(x+1)$ ; todas las variables se ajustaron a desviaciones estándar. La relación entre las variables se exploró mediante correlaciones lineales de Spearman. La muestra de la laguna Mora se excluyó de los análisis estadísticos debido a su distinto estado trófico distinto de este sistema.

## RESULTADOS

### CARACTERIZACIÓN FÍSICA Y QUÍMICA

La mayor parte de los sistemas presentaron durante los dos muestreos valores bajos de fósforo total ( $<0,08$  mg/L), nitrógeno total ( $<0,8$  mg/L), alcalinidad total ( $<20$  mg  $\text{CaCO}_3/\text{L}$ ) y conductividad (3-30  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) y pH ácidos (4,8-6,8; Tabla 1). Un sólo humedal (laguna Mora) presentó valores por encima de estos intervalos durante el muestreo de la época seca y se definió como hipereutrófico (conductividad  $>200$   $\mu\text{S}/\text{cm}$ , PT: 0,37 mg/L, NTK: 4,48 mg/L pH: 8,5), debido a que recibe aguas residuales domésticas de una parte de la ciudad de Puerto Carreño.

Los ecosistemas estudiados presentaron salinidades bajas ( $<20$  mg.L) y una composición iónica explicada principalmente por la precipitación local. Durante el periodo

Datos	Agua Bajas			Aguas Altas		
	Mínimo	Promedio	Máximo	Mínimo	Promedio	Máximo
pH	4,8	5,8	6,8	4,9	5,3	6,2
Conductividad (μS/cm)	3,0	9,8	18,5	2,7	7,8	28,9
Temperatura (°C)	28,4	30,4	32,5	25,9	28,3	31,5
O <sub>2</sub> (mg/L)	4,6	6,2	7,5	3,5	7,1	57,0
Pot, Oxid, Reducción (POR)	2,0	65,2	119,0	40,5	92,1	122,0
Color (U)	5,0	9,6	20,0	5,0	5,0	5,0
Turbidez (UNT)	2,9	26,2	57,0	3,6	8,6	22,0
SiO <sub>2</sub> (mg/L)	<0,1	2,4	8,6	3,0	4,8	7,1
Alcalinidad (mg/L CaCO <sub>3</sub> )	8,0	12,5	18,0	6,0	8,9	14,0
NO <sub>2</sub> (mg/L)	<0,001	0,001	0,001	<0,001	0,003	0,004
NO <sub>3</sub> (mg/L)	<0,10	0,10	0,10	<0,10	0,09	0,10
NH <sub>4</sub> (mg/L)	0,03	0,09	0,16	0,03	0,06	0,11
NTK (mg/L)	0,28	0,51	0,84	0,56	0,56	0,56
PRS (mg/L)	0,01	0,03	0,06	0,03	0,08	0,18
PT (mg/L)	0,03	0,05	0,08	0,01	0,03	0,08
ST (mg/L)	8,00	34,00	84,00	8,00	19,10	62,00
Disco Secchi (m)	0,20	0,70	1,70	0,30	1,20	2,00
Clorofila a (mg/m <sup>3</sup> )	0,15	12,05	34,48	0,14	1,10	3,96

Tabla 1. Valores promedio de las variables físicas y químicas cuantificadas en ríos y humedales del plano inundable del río Orinoco durante febrero de 2007.

de aguas bajas el río Orinoco presentó una salinidad que también puede estar influenciada por la meteorización de las rocas (Fig. 2).

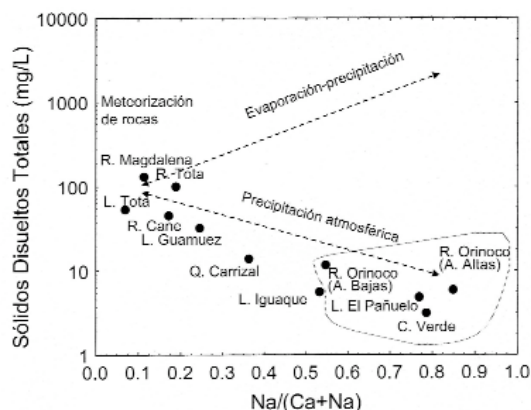


Figura 2. Relación entre sales disueltas y  $Na^+/(Na^+Ca^{++})$  de algunos humedales de la reserva de biosfera el Tuparro (encerrados con la línea punteada) y otros ríos y lagos de Colombia. Relación entre sales disueltas y  $Na^+/(Na^+Ca^{++})$  según Gibbs, 1970.

Los perfiles verticales de temperatura realizados en aguas bajas y altas en las lagunas El Pañuelo y La Estacada, indican que la variación hidrológica afecta la estructura

vertical de la columna de agua (Fig. 3). En aguas bajas las dos lagunas presentaron una columna de agua térmicamente homogénea, mientras que en aguas altas se observó una estratificación de temperatura y oxígeno. El perfil ortógrado de oxígeno en El Pañuelo durante aguas altas posiblemente es causado por la influencia de aguas más frías y oxigenadas del río Orinoco que transcurren por capas profundas. Un seguimiento nictermeral en El Pañuelo indicó que durante la noche la columna es isotérmica en los dos muestreos. Los demás sistemas presentaron durante aguas altas un perfil homotérmico, con valores relativamente altos de oxígeno en toda la columna de agua, a excepción de las zonas inundables en donde se observó una tendencia a estratificarse térmicamente y valores más bajos de oxígeno.

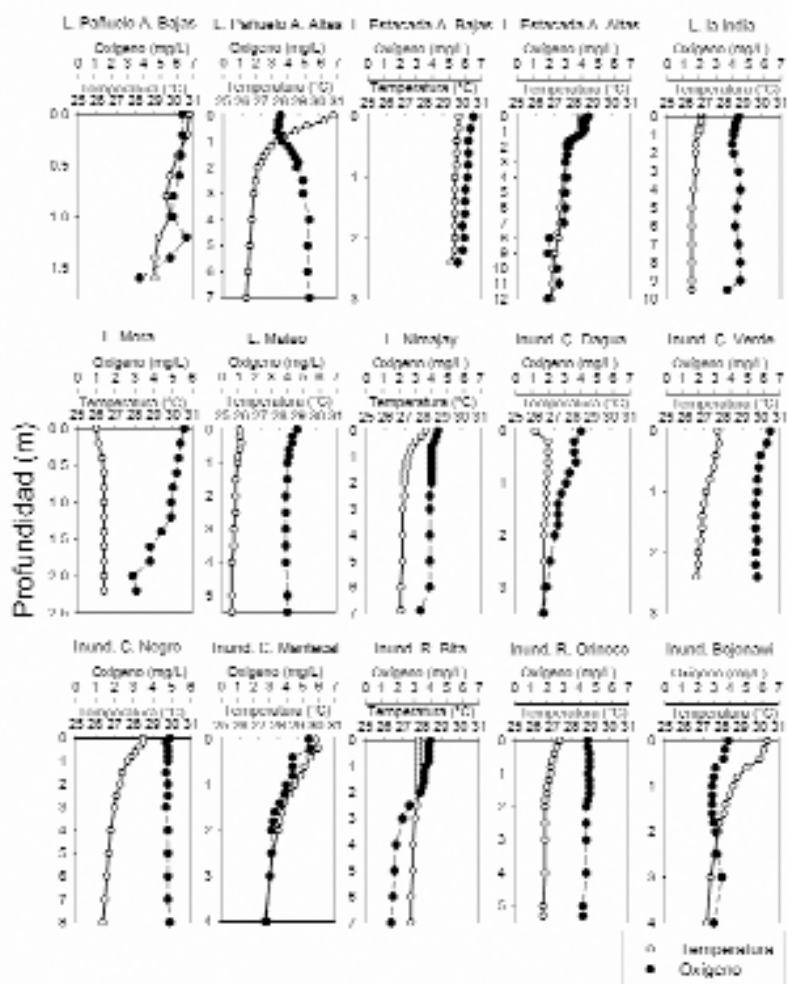


Figura 3. Perfiles verticales de temperatura y oxígeno realizados en algunos de los sistemas estudiados entre las 10-14h. Para El Pañuelo y La Estacada se presentan perfiles de aguas bajas (02/2007) y aguas altas (07/2007). Para los demás sistemas sólo se presentan perfiles de aguas altas.

La estacionalidad climática tiene un efecto importante en la química de los sistemas estudiados. Las lluvias generan una reducción de la conductividad y los sólidos totales y un leve incremento en la concentración de PRS,  $\text{NO}_3$ , NTK y  $\text{SiO}_2$  (Fig. 4). Este efecto de la estacionalidad climática determina que el primer eje del ACP (40,6%) esté explicado por variables como la turbidez, el color y la clorofila, que son afectadas fuertemente por los cambios en la dinámica hidrológica del sistema, mientras que el segundo eje (12,3%) reúne una combinación de variables asociadas con la mineralización y la influencia del río Meta sobre algunos sistemas, como es el caso de los sólidos totales y el NTK sobre las lagunas Mora y Mateo.

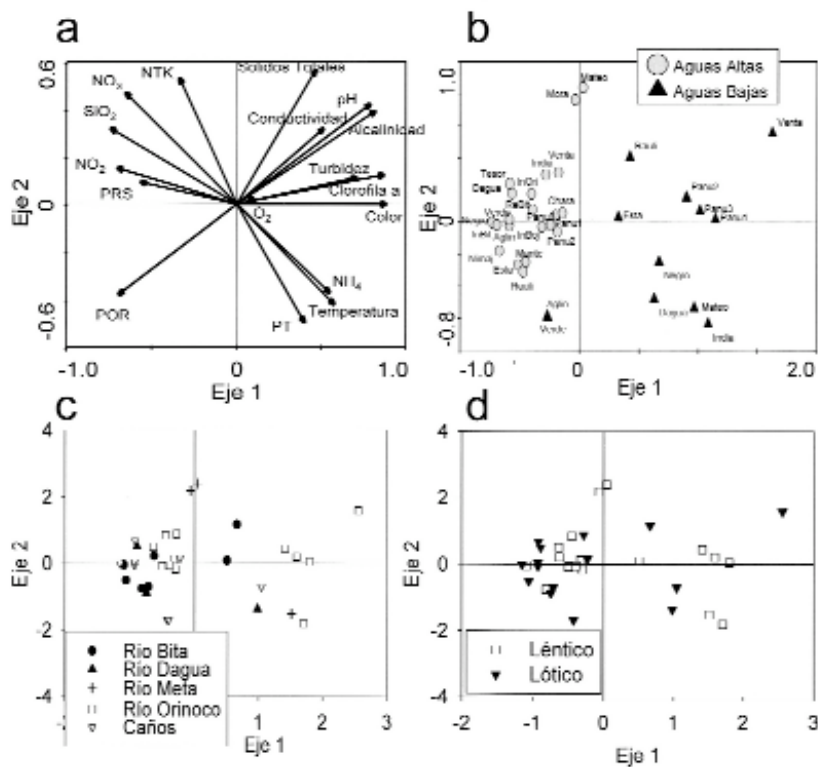


Figura 4. a) Relación de las variables físicas, químicas e hidrológicas con los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales. Ordenación de las muestras según: b) periodo de muestreo, c) cuenca y d) tipo de sistema. Los rótulos utilizados para los puntos de muestreo se describen en la figura 1.

Espacialmente (cuencas) no se observaron diferencias importantes entre los sistemas; sin embargo, los sistemas de altillanura (caños) presentaron los valores más bajos de conductividad, nutrientes y pH; Caño Verde y Agua Linda tuvieron los valores más bajos de estas variables en aguas bajas, mientras el río Orinoco (Punto Ventanas) fue el sistema con valores de pH, alcalinidad y conductividad más altos en este mismo periodo. En aguas altas los ecosistemas fueron químicamente más semejantes entre sí y sólo se diferencian los puntos con influencia del río Meta como la laguna Mateo (con valores



más altos de NTK y sólidos totales) y la laguna Mora, esta última además con un fuerte impacto antrópico.

La transparencia del agua (disco Secchi) para los sistemas lénticos fue menor en aguas bajas que en aguas altas. El promedio del primer muestreo fue  $0,55 \text{ m} \pm 0,56$  y del segundo  $1,0 \text{ m} \pm 0,47$ ; el valor más alto se presentó en la laguna La Estacada (1,7 m). En los sistemas lóticos la luz llegó hasta el fondo de los caños y en aguas altas el promedio de transparencia fue  $1,3 \text{ m} \pm 0,52$ , con valores más altos en el río Bitá (2 m) y más bajos en el río Orinoco (0,5 m).

#### COMUNIDADES ALGALES

Durante el periodo de aguas bajas los ecosistemas estuvieron dominados por los grupos Bacillariophyceae, Zygnemaphyceae, Chlorophyceae y Cyanophyceae, de los cuales los tres primeros presentaron un mayor número de morfoespecies (Tabla 2). En general existe una alta semejanza en la composición algal de ambientes lóticos y lénticos, debido a que la mayor parte de las algas observadas en el fitoplancton no son de hábito euplanctónico.

División	Clase	Fitoplancton	Perifiton	Total
Bacillariophyta	Bacillariophyceae	67	112	124
	Coscinodiscophyceae	4	4	5
	Fragilariophyceae	5	5	6
Chlorophyta	Chlamydomonadales	2	0	2
	Chlorophyceae	40	18	47
	Oedogoniophyceae	1	2	2
	Zygnemaphyceae	45	43	69
Chrysophyta	Crysiophyceae	3	2	4
Cryptophyta	Cryptophyceae	6	2	7
Cyanobacteria	Cyanophyceae	15	15	21
Pyrrhophyta	Dinophyceae	6	2	8
Euglenophyta	Euglenophyceae	23	20	36
Xanthophyta	Eustigmatophyceae	1		1
	Xanthophyceae	7		7
Total		225	225	339

Tabla 2. Número de morfoespecies encontradas en el fitoplancton y el perifiton de lagunas y ríos estudiados en el plano inundable del río Orinoco durante febrero de 2007.

La densidad del fitoplancton durante el periodo de aguas bajas osciló principalmente entre 300 y 1.500 cel/mL en los sistemas lénticos. Acorde con su estado trófico, la laguna Mora presentó una densidad  $>100.000 \text{ cel/mL}$  con dominancia de *Cryptomonas* spp. En el río Orinoco se observó una densidad algal de 370 cel/mL y dominaron *Eunotia* spp., *Aulacoseira granulata* Ehrenberg y *Sphaerocystis* sp.

La riqueza de morfoespecies en las muestras de los sistemas lénticos osciló entre 22 y 41 (Fig. 5). En los sistemas lóticos (muestras de arrastre), el número de morfoespecies del plancton fue más alta en los caños de altillanura Negro y Verde. En estos dos sistemas y en el río Orinoco, la diversidad de Shannon fue más alta. El perifiton presentó una tenden-

cia a valores más altos del número de morfoespecies y diversidad de Shannon en los muestras de los caños y en la laguna Mora. Los sustratos rocosos de los ríos Bita y Orinoco presentaron una comunidad dominada por una amplia película de *Oedogonium* sp.

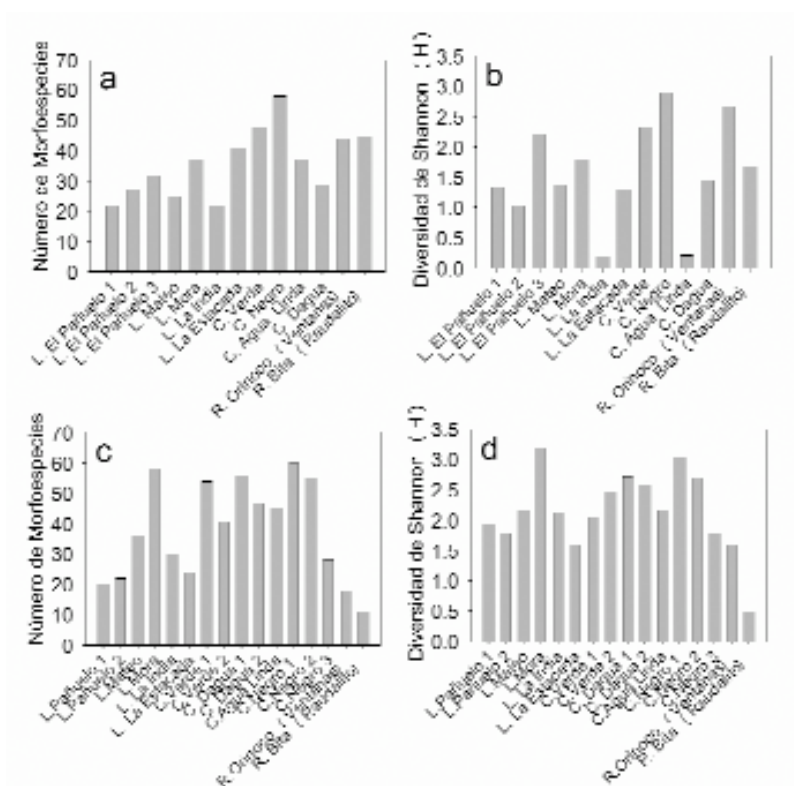


Figura 5. Número de morfoespecies y diversidad de Shannon del fitoplancton (a y b) y el perifiton (c y d). Las muestras de los caños y el río Bita se tomaron con red de arrastre superficial.

**PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS**

El régimen hidrológico presentó una influencia directa sobre la biomasa algal al modificar la concentración de clorofila-a. Así, la clorofila presentó valores más altos en aguas bajas (0,1-34,8 mg/m<sup>3</sup>) con respecto a aguas altas (0,1-4 mg/m<sup>3</sup>). Cuando se excluye el dato de la laguna Mora en aguas bajas (556 mg/m<sup>3</sup>), el río Orinoco en el mismo periodo fue el sistema que presentó el valor más alto de clorofila-a (34,8 mg/m<sup>3</sup>). Los demás sistemas lóticos presentaron siempre valores menores a 6 mg/m<sup>3</sup>, mientras que los sistema lénticos variaron entre 7,7-24,6 mg/m<sup>3</sup> en aguas bajas y entre 0,45-3,95 mg/m<sup>3</sup> en aguas altas (Fig. 6). La clorofila-a se correlacionó con el pH (r=0,61, p<0,01, n=33), la alcalinidad (r=0,72, p<0,01, n=33), el PRS (r=-0,44, p<0,01, n=33) y los sólidos totales (r=-0,49, p<0,01, n=33). El índice 430/665 presentó en todos los sistemas valores más altos durante el periodo de aguas altas y se correlacionó con la clorofila-a (r=-0,61, p<0,01, n=33), el pH

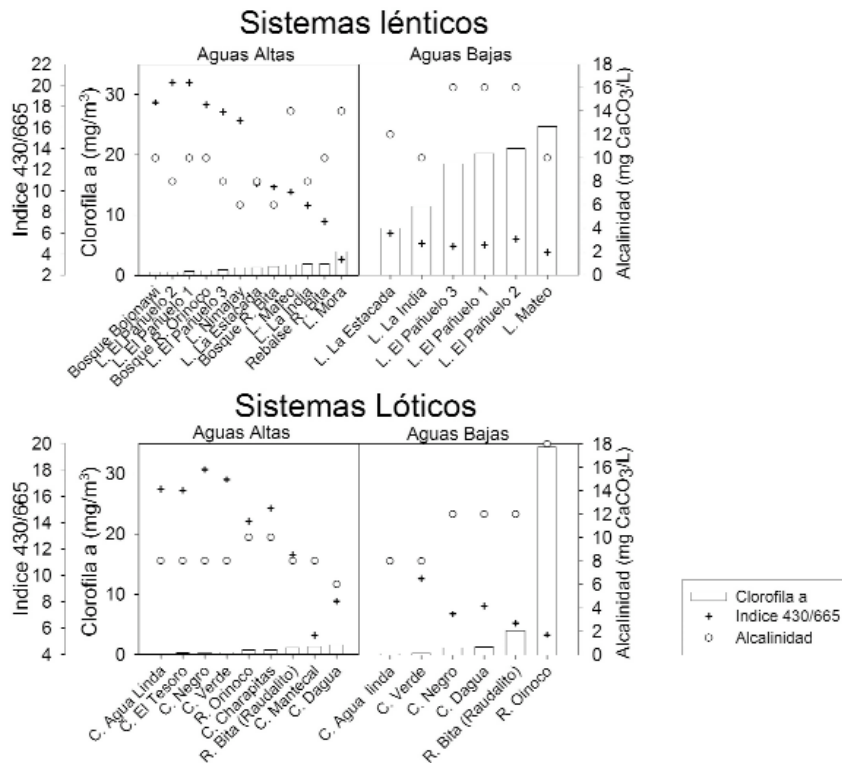


Figura 6. Variación espacial y temporal de la clorofila-a, el índice de carotenoides (430/665) y la alcalinidad. Los datos se organizan intencionalmente de menor a mayor concentración de clorofila-a en cada muestreo.

( $r=0,58$ ,  $p<0,01$ ,  $n=33$ ), la alcalinidad ( $r=0,57$ ,  $p<0,01$ ,  $n=33$ ) y el PRS ( $r=0,56$ ,  $p<0,01$ ,  $n=33$ ). La laguna El Pañuelo fue el sistema con valores más altos del índice (20,3).

#### ZOOPLANCTON

En el muestreo de aguas bajas se encontraron 54 taxones de zooplancton (Tabla 3), con una riqueza que osciló entre 10 y 19 especies por sistema y una composición taxonómica particular, ya que por lo general ninguna de las especies se registró en más de dos lagunas. En las lagunas Mora y Estacada los rotíferos presentaron la mayor riqueza de especies, a diferencia de las lagunas la India y el Pañuelo donde los microcrustáceos registraron el mayor número de taxones.

#### MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS

Los órdenes con un mayor número de morfoespecies fueron Coleoptera, Odonata y Ephemeroptera. Mientras Coleoptera se registró principalmente en los ambientes lénticos, Ephemeroptera fue más frecuente en sistemas lóticos (Tabla 4). La comunidad de macroinvertebrados estuvo dominada por géneros asignados al grupo funcional depredador y colector, mientras los fragmentadores estuvieron escasamente representados.

Grupo	Familia	Taxón	Laguna la India	Laguna Mateo	Laguna Estacada	Laguna Mora	Laguna el Pañuelo
Rotífera	Asplanchnidae	<i>Asplanchna brightwellii</i>			X	X	
	Brachionidae	<i>Brachionus mirus</i>		X			X
		<i>Brachionus quadridentatus melheni</i>				X	
		<i>Brachionus sessilis</i>	X				
		<i>Brachionus zahniseri</i>			X		
		<i>Keratella americana</i>					X
		<i>Keratella</i> sp.			X		
		<i>Platyias leloupi</i>				X	
		<i>Plationus patulus macracanthus</i>				X	
	Dicranophoridae	<i>Dicranophoroides caudatus</i>				X	
	Euchlanidae	<i>Euchlanis oropha</i>				X	
	Filiniidae	<i>Filinia novaezealandiae</i>			X		X
		<i>Filinia pejleri</i>				X	
	Ituridae	<i>Itura myersi</i>				X	
	Lecanidae	<i>Lecane bulla</i>				X	
		<i>Lecane curvicornis</i>				X	
		<i>Lecane elsa</i>				X	
		<i>Lecane leontina</i>		X		X	
		<i>Lecane levistyla</i>		X			
		<i>Lecane melani</i>			X		
		<i>Lecane papuana</i>				X	
		<i>Lecane proiecta</i>			X		X
	Notommatidae	<i>Cephalodella catellina</i>				X	
		<i>Cephalodella</i> sp.				X	
		<i>Monommata</i> sp.			X		
	Philodinidae	<i>Bdelloideo</i>		X		X	
	Synchaetidae	<i>Ploesoma</i> cf. <i>truncatum</i>					
		<i>Polyarthra vulgaris</i>			X		X
		<i>Polyarthra major</i>				X	
	Testudinellidae	<i>Testudinella alhstromi</i>		X			
	Trichocercidae	<i>Trichocerca bicristata</i>			X		
		<i>Trichocerca</i> cf. <i>iernis</i>		X			
		<i>Trichocerca chattoni</i>					X
		<i>Trichocerca similis</i>			X		
Cladóceras	Bosminidae	<i>Bosmina</i> cf. <i>tubicen</i>			X		X
		<i>Bosminopsis deitersi</i>			X		
	Daphnidae	<i>Ceriodaphnia cornuta</i>					X
	Macrothricidae	<i>Macrothrix sioli</i>					X
	Moinidae	<i>Moina minuta</i>	X	X			X
		<i>Moina micrura</i>	X	X			
		<i>Moina reticulata</i>	X			X	
	Sididae	<i>Diaphanosoma birgei</i>					X
		<i>Diaphanosoma spinulosum</i>	X				
Copépoda	Cyclopidae	<i>Mesocyclops</i> cf. <i>venezolanus</i>	X				X
		<i>Microcyclops anceps</i>				X	
		<i>Microcyclops ceibaensis</i>		X			
		<i>Thermocyclops minutus</i>	X				
	Diaptomidae	<i>Notodiaptomus echinatus</i>	X				
		<i>Notodiaptomus dilatatus</i>		X			
		<i>Notodiaptomus henseni</i>	X				
		<i>Dasydiaptomus coronatus</i>					X
		<i>Rhacodiaptomus ringueleti</i>					X
	Oithonidae	<i>Oithona amazonica</i>	X		X		
Insecta	Chaoboridae	<i>Chaoborus</i> sp.					X
Total Taxones		54	10	10	13	19	15

Tabla 3. Taxones de zooplancton colectados en humedales del plano inundable del río Orinoco durante febrero de 2007.



Phylum	Orden	Familia	Taxón	N.º Morfofotipos	C. Agua Linda	C. Dagua	C. Negro	C. Verde	R. Orinoco	R. Bita	L. el Pañuelo	L. la Estacada	L. la India	L. Mateo	L. Mora		
Plecoptera	Trichoptera	Perlidae	<i>Platheimis</i>	5	x			x					x				
			<i>Anaxoneuria</i>	1	x								x				
		Hydropsychidae	<i>Conzilina</i>	1				x									
			Indeterminado	1			x										
			<i>Diplectrona</i>	1		x											
			<i>Leptonema</i>	1		x											
			<i>Macronema</i>	1		x					x						
			<i>Macronema</i>	1		x											
			<i>Sinictidea</i>	1		x											
			<i>Synostropsis</i>	1		x											
Mollusca	Verenoida	Leptoceridae	Indeterminado	1													
			Indeterminado	1	x												
		Hydroptilidae	Polycentropodidae	1					x								
			Cercothra	1												x	
		Basommatophora	Sphaeriidae	Indeterminado	1												
			Lymnaeidae	1													
		Mesogastropoda	Planorbidae	Indeterminado	1		x										
			Indeterminado	1													
		Nematoda	Gordioidea	Pleuroceridae	1												
				Chordodidae	1												
Total Taxones				18	12	16	15	11	6	11	7	12	22	14			

Tabla 4. Taxones de macroinvertebrados colectados en humedales del plano inundable del río Orinoco durante febrero de 2007.

No existe un patrón sobresaliente en la composición de macroinvertebrados que se relacione con el tipo de sistema, no obstante los caños y ríos presentaron una mayor frecuencia de *Ephemeroptera* con respecto a los ambientes lénticos. En general la comunidad de invertebrados respondió más al tipo de sustratos que a la composición química. De esta forma, en el sustrato arena y macrófitos dominó *Díptera*, mientras que en el sustrato rocoso dominaron *Ephemeroptera* y *Trichoptera* (Fig. 7). En los sustratos de hojarasca y ambientes mixtos se presentó un mayor número de órdenes y una mayor variabilidad de su abundancia entre los diferentes ambientes. En la laguna Mora, donde el sustrato dominante fue *Eichhornia* sp., la riqueza de taxones fue alta, pero no se observó una composición a nivel de familia que permita distinguirla de los demás sistemas.

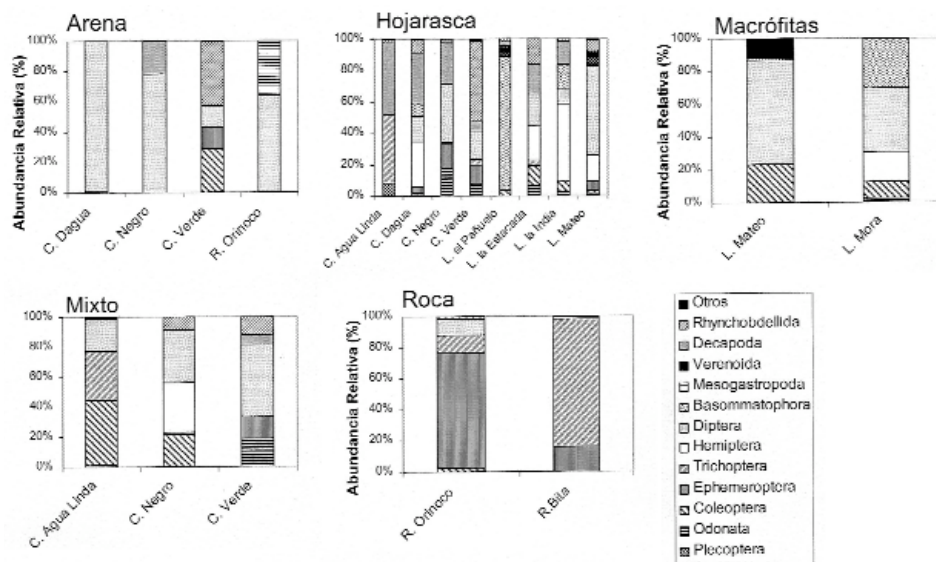


Figura 7. Abundancia relativa de macroinvertebrados en diferentes tipos de sustratos en febrero de 2007.

## DISCUSIÓN

### CARACTERIZACIÓN FÍSICA Y QUÍMICA

La baja salinidad de los ecosistemas estudiados es característica de ambientes que transcurren sobre rocas principalmente metamórficas como son las del Escudo Guayanés y parte de la altillanura (Gómez *et al.*, 2007). La geología de esta región determina la formación de suelos ferralíticos, lixiviados, poco fértiles y ácidos (Cortés, 2004), así la composición iónica es principalmente dependiente del aporte de la precipitación pluvial. La baja concentración de iones está asociada a los valores bajos de pH y alcalinidad. En general, los sistemas con estas características suelen presentar una baja capacidad de amortiguamiento de sustancias ácidas que en ciertas condiciones favorece el aumento de toxicidad de algunos metales (Psenner y Catalan, 1994). Así, las condiciones químicas especiales de estos sistemas pueden acelerar el flujo de algunos contaminantes desde el ambiente hacia diferentes niveles de la red trófica.

La mayoría de estos sistemas presentan una baja concentración de nutrientes que es explicada por la baja contaminación que presenta en general la cuenca del Orinoco (Lewis, 2008). Estas condiciones tienen implicaciones en la capacidad del ecosistema para amortiguar y recuperarse ante eventuales ingresos de contaminantes y nutrientes. Los ecosistemas como el río Orinoco pueden sufrir un drástico incremento en su productividad y una modificación importante del ciclo del nitrógeno al recibir aguas ricas en nutrientes (Downing *et al.*, 1999).

En ambientes como la laguna Mora, en donde el impacto de los asentamientos humanos es directo, durante el periodo de aguas bajas la reducción del área del sistema favorece el desarrollo de vegetación acuática (*Eichhornia* sp.) y la eutrofización del sistema. A pesar de la dilución durante aguas altas, los valores de nutrientes tienden a ser más altos, en comparación con los otros sistemas y sugieren la fragilidad de estos sistemas ante la eutrofización.

De acuerdo con el ACP, la dinámica hidrológica tiene un efecto importante sobre la química del agua de los sistemas estudiados. La dilución de sales y el aumento en la concentración de algunos nutrientes durante el periodo de aguas altas indican que los nutrientes provienen principalmente del movimiento horizontal a través del plano de inundación y no de los arrastres desde la parte alta de la cuenca. La vegetación puede aportar una parte importante de nutrientes durante la inundación como consecuencia de su descomposición, la cual finalmente puede sostener la producción secundaria del sistema (Cotner *et al.*, 2006).

La baja profundidad del sistema y el pulso de inundación son los factores que principalmente determinan el régimen de estratificación térmica de los ambientes lénticos del plano de inundación del río Orinoco. Durante los momentos de alto flujo de agua los sistemas tienden a ser térmicamente homogéneos y cuando se estratifican probablemente presentan un régimen polimíctico. Durante los periodos de aguas bajas también se forma una columna homotérmica debido a que coincide con el momento del año en el que el viento tiene una mayor velocidad. El mantenimiento de una columna de agua homotérmica y la baja productividad de estos ambientes, favorecen la oxigenación de toda la columna de agua. Este aspecto es importante si se tiene en cuenta que los lagos tropicales tienden a presentar un alto déficit de oxígeno (Lewis, 2000). Así, el aislamiento hidráulico o cambios en la dinámica del pulso de inundación, podrían generar un importante cambio sobre su funcionamiento al promover el incremento en la productividad y la formación de un hipolimnio hipóxico.

#### COMUNIDADES ALGALES Y PIGMENTOS

La relación positiva entre la alcalinidad y la clorofila, indica que pese a la tendencia oligotrófica de todos los sistemas, existe un gradiente en la productividad de las aguas; el río Orinoco es más productivo que los sistemas de altillanura.

Lewis, 1988, sugiere que la mayor parte de las algas suspendidas en la parte baja del río Orinoco han sido transportadas principalmente desde lagunas ubicadas en la cuenca alta, más que desde el plano inundable. Así, los cambios en la hidrología y conectividad, pueden regular de manera importante la biomasa algal del río. La dominancia de algas con hábito planctónico en el fitoplancton del Orinoco es coherente con esta explicación. La relación inversa entre la clorofila y la concentración de fósforo soluble sugiere que a



escala anual, el fitoplancton es principalmente controlado por la dinámica hidrológica del sistema (pulso de inundación). Así, en los periodos de aguas altas, cuando es mayor la concentración de fósforo, la concentración de clorofila es más baja debido a la alta dinámica hidrológica que dificulta el desarrollo de la comunidad fitoplanctónica. No obstante, la ausencia de relación entre clorofila y nutrientes puede ser causada por un desajuste en la escala de observación del estudio, que sólo puede ser comprobada mediante el desarrollo de experimentos o un seguimiento con una mayor frecuencia de muestreo.

La correlación inversa de los carotenoides con la clorofila-a y la mayor concentración de carotenoides durante el periodo de aguas altas, sugiere que el fitoplancton se encuentra sometido a un estrés de luz, posiblemente relacionado con la dinámica hidrológica del sistema. La limitación por nitrógeno sumada a un aumento de la exposición a la radiación son las causas principales del incremento de carotenoides en algunos grupos de algas (Shubert, 2003). No obstante, los resultados químicos indican que durante el periodo de aguas altas la transparencia fue mayor y algunos nutrientes también aumentaron. Este comportamiento se relaciona con que durante los momentos de mayor flujo de agua, el plancton puede ser transportado rápidamente entre capas de agua con baja iluminación a zonas con alta radiación, por lo que está expuesto a un alto estrés lumínico.

La dominancia y alta diversidad de los grupos Bacillariophyceae y Zygnemaphyceae tanto en el perifiton como el fitoplancton, está relacionada con la baja concentración de nutrientes y la prevalencia de pH ácido de los ambientes estudiados. Particularmente en sistemas acuáticos ubicados sobre el escudo Guayanés se reporta una alta diversidad de Bacillariophyceae, la dominancia de taxones aparentemente restringidos a esta zona y una baja proporción de especies cosmopolitas (Metzeltin y Lange-Bertalot, 1998). En este sentido, investigaciones futuras se podrían orientar al estudio del efecto de la transición existente entre el escudo Guayanés y otras formaciones geológicas más recientes, sobre la diversificación de algunos grupos algales.

#### ZOOPLANCTON

La composición taxonómica del zooplancton es típica de los sistemas de planicie de inundación de las cuencas del Orinoco y del Amazonas (Dussart, 1984; Miyashiro y Bonecker, 2004; Zoppi de Roa y López, 2008). Por lo general ninguna de las especies colectadas se registró en más de dos lagunas, lo cual se relaciona con el aislamiento hidrológico relativo y con la influencia de procesos locales que incrementan la variabilidad entre estos sistemas durante los periodos de aguas bajas (Carvalho *et al.*, 2001).

Aproximadamente la mitad de las especies registradas de zooplancton fueron representadas por formas litorales que comparten hábitos bentónicos o perifíticos, la mayor parte de los cuales son rotíferos de las familias Lecanidae, Dicranophoridae, Euchlanidae, Ituridae, Notommatidae y Philodinidae. Su mayor representación en la laguna Mora se puede relacionar con la baja profundidad durante la época seca y el desarrollo extensivo de *Eichhornia* sp.

Para los copépodos diaptómidos, se confirma la presencia en la región de la Orinoquía colombiana de *Notodiaptomus dilatatus*, *N. echinatus*, *N. henseni* y *Rhacodiaptomus ringueleti*, los cuales se señalan como fauna compartida con Venezuela (Gaviria y Aranguren, 2007). Se propone adicionar al inventario taxonómico de los copépodos de Colombia (Gaviria y Aranguren, 2007) la especie *Thermocyclops minutus* (Cyclopidae), que tiene amplia distri-

bución en Suramérica (Silva, 2008) y que ya ha sido registrada para el departamento de Córdoba (Alvarez, 2007). También se propone incluir en este inventario a los copépodos *Oithona amazonica* (Oithonidae), uno de los pocos representantes que tiene este género en agua dulce y que presenta amplia distribución en el complejo Amazónico-Orinoqués (Falavigna, 1985) y *Dasydiptomus coronatus* (Diptomidae), que cuenta con un sólo registro para el delta del Orinoco (Dussart, 1984). Esta especie posee mayor frecuencia en ambientes acuáticos del Brasil, sin embargo presenta preferencia por aquellos de pH ácidos, de baja conductividad eléctrica y oligotróficos (Reid, 1990).

Las especies *Macrothrix sioli* y *Moina reticulata* se consideran nuevas adiciones al inventario colombiano de cladóceros actual (Gaviria, 2003). Ambas hacen parte de la microfauna de la región Amazónica (Elmoor-Loureiro, 1997) y de la cuenca del Orinoco (Zoppi de Roa y López, 2007). No obstante, la última se ha registrado previamente en ciénagas de Córdoba (Alvarez, 2007).

#### COMUNIDAD DE MACROINVERTEBRADOS

La tendencia a una mayor diversidad de macroinvertebrados en el sustrato hojarasca sugiere que este hábitat puede ser muy importante para el mantenimiento de la diversidad local durante el periodo de aguas bajas. La mayor complejidad del hábitat suele estar relacionada con una mayor diversidad de invertebrados bentónicos (Thomaz *et al.*, 2008), por lo que hábitats más uniformes como la arena o un lecho rocoso son más simples morfológicamente y presentan una menor riqueza de grupos.

Los sustratos dominados por hojarasca brindan una mayor disponibilidad de recursos por lo que además de presentar una alta riqueza de especies permiten sostener una mayor densidad de organismos (Burdet y Watts, 2009). Este aspecto es de especial interés si se tiene en cuenta que los sistemas estudiados presentan durante aguas bajas una reducida variedad de hábitats y el sustrato dominante es arena, en donde la acumulación de materia orgánica es escasa y pocos refugios pueden ser utilizados por los invertebrados.

El alto número de taxones también observado en las lagunas Mateo y Mora en el sustrato macrófitas, coincide con lo reportado por Blanco-Belmonte (1988), para sistemas de la Orinoquía venezolana. Plantas flotantes y emergentes pueden proveer refugio a los invertebrados acuáticos y son una fuente importante de materia orgánica sobre la cual se pueden sustentar diferentes grupos funcionales.

Dentro de los ecosistemas estudiados, el lecho rocoso muestreado en los ríos Orinoco y Bita presenta una composición muy distinta y característica de aguas corrientes, con baja profundidad y buena oxigenación. Si bien, no se realizó una estimación de la densidad de invertebrados, las capturas totales fueron más altas en estos sitios. Estas zonas del río son importantes si se tiene en cuenta que se reconocen localmente por su alto potencial para la pesca de especies ornamentales. Los ambientes de aguas corrientes, en donde la luz puede llegar hasta el sustrato y en los cuales se mantienen un caudal estable durante un periodo largo de tiempo, pueden presentar una producción primaria algal alta (Davies *et al.*, 2008). Así, en los sustratos rocosos de los ríos Bita y Orinoco se presenta una densidad alta de *Oedogonium* sp. durante la época seca, sobre la cual se puede estructurar una red trófica basada en invertebrados y peces forrajeadores.

La alta importancia de organismos predadores y recolectores y la baja frecuencia de

fragmentadores sugiere que la fragmentación de la materia orgánica es realizada por otros organismos, que existe algún tipo de inhibición sobre el proceso (Benstead, 1996) o que la materia orgánica suspendida es la principal fuente de energía en ríos tropicales. Este comportamiento también ha sido reportado para otros ríos colombianos en donde la dinámica hidrológica es más compleja (Rueda-Delgado *et al.*, 2006; Rivera *et al.*, 2008). En general para los ambientes estudiados, siempre se observó una escasa acumulación de materia orgánica gruesa por lo que la baja representación de este grupo funcional en ambientes de la Orinoquía podría ser explicada principalmente por la disponibilidad del recurso.

#### **IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN DE LOS HUMEDALES ESTUDIADOS**

La baja mineralización de estos ambientes los hace sensibles a contaminación de fuentes urbanas, agrícolas y ganaderas. Los cambios en la intensidad o tipo de uso del suelo pueden tener una repercusión importante sobre su composición química. Particularmente, los ecosistemas de menor extensión y que nacen en la altillanura como los Caños Verde y Negro, presentan un estado trófico tendiente a la oligotrofia que es muy dependiente de pequeñas contribuciones de nutrientes provenientes de la vegetación riparia. Así, grandes aportes de materia orgánica podrían modificar de manera importante las condiciones de estos ecosistemas.

La transparencia del agua es una de las variables más importantes que podría afectar la productividad de peces ornamentales en las zonas de raudales. Los aumentos en la carga de sólidos asociados a cambios en el uso del suelo, podrían generar una reducción importante de las películas algales que se desarrollan sobre el lecho rocoso y por lo tanto afectarían a las poblaciones de organismos raspadores, como algunas de las especies de efemerópteros observados.

Los resultados encontrados al comparar los diferentes sustratos litorales sugieren que la vegetación de la ribera juega un papel muy importante en el mantenimiento de una fuente de energía y un refugio para las comunidades de invertebrados durante el periodo de aguas bajas. Los cambios en la cobertura de las especies vegetales propias de la zona inundable, como los causados por quemas excesivas o el cambio en el tipo de uso del suelo, podrían afectar el mantenimiento de la diversidad de invertebrados durante los periodos de sequía.

La dinámica hidrológica es importante para una tipificación adecuada de estos ecosistemas. Durante el periodo de aguas altas son visibles dos tipos de ambientes, unos más influenciados por las aguas provenientes del río Meta (lagunas Mora y Mateo) y los demás determinados por su relación con el río Orinoco. Durante el periodo de aguas bajas la organización de los sistemas está dada por un gradiente espacial explicado por la distancia al río Orinoco. Así, los ecosistemas más alejados del río principal y más dependientes de la precipitación local presentan aguas más ácidas (caños Verde y Agua Linda). Los ecosistemas más cercanos pero menos influenciados hidrológicamente por los ríos (caños Negro y Dagua, laguna La India), presentan conductividades intermedias y valores más altos de amonio. Finalmente, los sistemas más relacionados con los ríos Orinoco y Bitá tuvieron valores de conductividad, alcalinidad y clorofila más altos. De acuerdo a la caracterización preliminar de estos ecosistemas es recomendable adelantar estudios que permitan una tipificación basada en la producción autotrófica y la

producción autóctona de los sistemas, para tratar de elucidar las fuentes primarias de carbono que sustentan las redes tróficas.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a La Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde y la Pontificia Universidad Javeriana (Id2374) por la financiación. A Fernando Trujillo, Isabel Gómez y Jacinto Terán por su colaboración en distintas fases del proyecto. A Edinaldo Nelson dos Santos-Silva por su colaboración en la identificación de los especímenes de *D. coronatus*. A un evaluador anónimo por sus valiosas correcciones y sugerencias al manuscrito.

### BIBLIOGRAFÍA

ALVAREZ JP. Caracterización limnológica de los complejos cenagosos de Arcial-Porro-Cintura (río San Jorge) y de Bañó-Charco Pescado-Pantano Bonito (río Sinú). En: Rangel-ChO, editor. Diagnóstico ambiental y plan de manejo humedales de los ríos San Jorge y Sinú. Bogotá: Convenio Universidad Nacional – CVS; 2007. p. 476-509.

APHA (AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION), AMERICAN WATERWORKS ASSOCIATION (AWWA), WATER POLLUTION CONTROL FEDERATION (WPCF). Standard methods for examination of water and sewage and wastewater. Nueva York: American Public Health Association Ltd.; 1998.

BENSTEAD J. Macroinvertebrates and the processing of leaf litter in a tropical stream. *Biotropica*. 1996;28(3):367-375.

BLANCO-BELMONTE L. Estudio de las comunidades de invertebrados asociados a las macrofitas acuáticas de tres lagunas de inundación de la sección baja del río Orinoco, Venezuela. *Soc Cienc Nat*. 1988;48(130):71-107.

BURDET A, WATTS RJ. Modifying living space: an experimental study of the influences of vegetation on aquatic invertebrate community structure. *Hydrobiologia*. 2009;618:161-173.

CARVALHO P, BINI L, THOMAZ S, OLIVEIRA L, ROBERTSON B, GOMES W, *et al*. Comparative limnology of South American floodplains and lagoons. *Acta Sci*. 2001;23:265-273.

CORTÉS A. Suelos Colombianos. Una mirada desde la academia. Colección Estudios Ambientales. Bogotá: Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano; 2004.

COTNER J, MONTOYA J, ROELK D, WINEMILLER K. Seasonally variable riverine production in the Venezuelan llanos. *J N Am Benthol Soc*. 2006;25(1):171-184.

DAVIES P, BUNN SE, HAMILTON SK. Primary Production in Tropical Streams and Rivers. En: Dudgeon D, editors. *Tropical stream ecology*. Aquatic ecology series. Amsterdam: Elsevier; 2008. p. 23-42.

DONATO J. Los sistemas acuáticos de Colombia: síntesis y revisión. En: Guerrero E. *Una aproximación a los humedales en Colombia*. Bogotá: UICN-Fondo FEN; 1998. p. 31-47.

DOWNING JA, MCCLAIN M, TWILLEY R, MELACK JM, ELSER J, RABALAIS NN, *et*

---

al. The impact of accelerating land-use change on the N-cycle of tropical aquatic ecosystems: current conditions and projected changes. *Biogeochemistry*. 1999;46:109-148.

DUSSART BH. Some Crustacea Copepoda from Venezuela. *Hydrobiologia*. 1984;113:25-67.

ELMOOR-LOUREIRO M. Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Brasília: Editora Universa; 1997.

FALAVIGNA CE. Freshwater copepods of the genus *Oithona* Baird, 1843 from the Amazonian Region (Brazil). *Rev Hydrobiol Trop*. 1985;18:213-220.

GAVIRIA S. Guía de laboratorio para identificación de Cladóceros, Copépodos y Rotíferos. Sistemática de Zooplancton (Copépoda, Cladóceros, Rotatoria) de las aguas continentales de Colombia. Tunja; 2003.

GAVIRIA S, ARANGUREN N. Especies de vida libre de la subclase Copepoda (Arthropoda, Crustacea) en aguas continentales de Colombia. *Biota Colomb*. 2007;8:53-68.

GIBBS R. Mechanism controlling world water chemistry. *Science*. 1970;170:1088-1090.

GÓMEZ J, NIVIA A, MONTES NE, JIMÉNEZ DM, SEPÚLVEDA J, GAONA T, *et al.*, editores. Atlas Geológico de Colombia. Escala 1:500.000. Bogotá: INGEOMINAS; 2007.

HAMILTON SK, LEWIS WJr. Cause of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Limnol Oceanogr*. 1987;32:1277-1290.

HAMILTON SK, LEWIS WJr. Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics lakes on the Orinoco River Floodplain, Venezuela. *Arch Hydrobiol*. 1990;119(4):393-425.

JUNK W, SOARES JMGM, SAINT-PAUL U. The fish. En: Junk WJ, editor. *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Berlin: Springer Ecological Studies; 1997. p. 385-408.

LEWIS WJr. Primary production in the Orinoco River. *Ecology*. 1988;69:679-692.

LEWIS WJr. Basis for the protection and management of tropical lakes. *Lake Reser Manage*. 2000;5:35-48.

LEWIS WJr, WEIBEZAHN FH, SAUNDERS III JF, HAMILTON SK. The Orinoco River as an ecological system. *Interciencia*. 1990;15:346-357.

LEWIS WJr, HAMILTON SK, LASI MA, RODRIGUEZ M, SAUNDERS III JF. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *Bioscience*. 2000;50: 681-692.

LEWIS WJr. Physical and Chemical Features of Tropical Flowing Waters. En: Dudgeon D, editor. *Tropical stream ecology*. Aquatic ecology series. Amsterdam: Elsevier; 2008. p. 1-22.

LUND JW, KIPLING C, LE CREEN E. The inverted microscope method of estimating algal number and statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*. 1958;11:143-170.

LUNDBERG JG, LEWIS WJr, SAUNDERS III JF, MAGO-LECCIA F. A major food web component in the Orinoco River channel: Evidence from planktivorous electric fishes. *Science*. 1987;237:81-83.

MARGALEF R. *Limnología*. Barcelona: Ediciones Omega; 1983.

METZELTIN D, LANGE-BERTALOT H. Tropical diatoms of South America I: About 700 predominantly rarely known or new taxa representative of the neotropical flora. In Lange-Bertalot H. Editor, *Iconographia Diatomologica*. Annotated Diatom

Micrographs. Vol. 5. Diversity-Taxonomy-Geobotany. Königstein: Koeltz Scientific Books; 1998.

MIYASHIRO AS, BONECKER CC. The art status of rotifer studies in natural environments of South America: floodplains. *Acta Sci.* 2004;26:385-406.

PSENNER R, CATALAN J. Chemical composition of lakes in crystalline basins: a combination of atmospheric deposition geologic backgrounds, biological activity and human action. In Margalef R, Editor. *Limnology now. A paradigm of planetary problems.* Amsterdam: Elsevier; 1994. p. 255-314.

REID JW. Redescription and new records of *Trichodiptomus coronatus* (G. O. Sars) (Copepoda; Calanoida; Diaptomidae) from Brazil. *Proc Biol Soc Wash.* 1990;103(1):140-150.

RIVERA-RONDÓN C, PEDRAZA E, ZAPATA A. Aproximación preliminar a la dinámica del flujo de la materia orgánica. En: Donato J, Editor. *Ecología de un río de los Andes colombianos (río Tota, Boyacá).* Bogotá: Editorial Universidad Nacional de Colombia; 2008. p. 145-162.

RUEDA-DELGADO G, WANTZEN KM, BELTRÁN-TOLOSA M. Leaf-litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: effects of seasonal hydrological changes. *J N Am Benthol Soc.* 2006;25(1):233-249.

RODRÍGUEZ MA, LEWIS WJr, WINEMILLER KO, TAPHORN D. The freshwater habitats, fishes, and fisheries of the Orinoco River basin. *Aquatic Ecosystem Health and Management Society, Canada. Aquat Ecosys Health.* 2007;10(2):140-152.

SARMIENTO G, PINILLOS M. Patterns and Processes in a Seasonally Flooded Tropical Plain: The Apure Llanos, Venezuela. *Biogeogr.* 2001;28(8):985-996.

SHUBERT E. Nonmotile Coccoid And Colonial Green Algae. En: Wehr J, Sheath RG, Editors. *Freshwater Algae of North America, Ecology and Classification.* San Diego: Academic Press; 2003. p. 253-309.

SILVA LEÓN G. La cuenca del río Orinoco: visión hidrográfica y balance hídrico. *Rev Geogr Venez.* 2005;46(1):75-108.

SILVA WM. Diversity and distribution of the free-living freshwater Cyclopoida (Copepoda:Crustacea) in the Neotropics. *Braz J Biol.* 2008;68(4S):1099-1106.

THOMAZ S, DIBBLE E, EVANGELISTA L, HIGUTI J, BINI L. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biol.* 2008;53:358-367.

TWOMBLY S, LEWIS WJr. Zooplankton abundance and species composition in Laguna la Orsineria, a Venezuelan floodplain lake. *Arch Hydrobiol Suppl.* 1987;79:87-107.

WETZEL R, LIKENS G. *Limnological Analyses.* New York: Springer Verlag; 2000.

ZOPPI DE ROA E, LÓPEZ C. An updated checklist of inland Cladocera (Crustacea: Orders Ctenopoda and Anomopoda) from Venezuela. *Zootaxa.* 2008;1919:45-57.