

ESTUDIO AUTECOLÓGICO DE *SCHROEDERIA SETIGERA* EN EL EMBALSE TROPICAL RIOGRANDE II, ANTIOQUIA, COLOMBIA

Autecological study of *Schroederia setigera* in the tropical reservoir Riogrande II, Antioquia, Colombia

JOHN J. RAMÍREZ-RESTREPO

Grupo de Limnología Básica y Experimental y Biología y Taxonomía Marina (LimnoBasE y BioTamar). Universidad de Antioquia. Instituto de Biología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Autor correspondencia: johnra77@gmail.com

VERÓNICA MENESES-S.

Bióloga Universidad de Antioquia. roni123321@yahoo.com.ar

ALEJANDRA VERGARA-C.

Grupo de Limnología Básica y Experimental y Biología y Taxonomía Marina (LimnoBasE y BioTamar). Universidad de Antioquia. Instituto de Biología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. aleph.victoria8@gmail.com

RESUMEN

El propósito de esta investigación es conocer la dinámica de *Schroederia setigera* en las escalas espacial y temporal, determinar cuáles son las causas próximas de su dinámica poblacional, y localizar el organismo en el sistema de Asociaciones de Reynolds y en el de Grupos Morfo-Funcionales. La investigación fue efectuada en el embalse Riogrande II (6°35'57" - 6°28'79" Norte, 75°32'17" - 75° 25'85" Oeste) cuyo tiempo medio de retención es de 72.8 días. En él se muestrearon cinco estaciones a intervalos quincenales durante un año (julio 2002 a julio 2003) en las que se obtuvieron datos de tres variables climáticas, cinco físicas y 15 químicas. Para la especie se calcularon sus tasas media de crecimiento y renovación, el tiempo de generación medio, el tipo de crecimiento, y la disposición espacial y temporal. Para la relación entre las variables biológicas y las ambientales se utilizó un Análisis de Redundancia (RDA). En el tiempo el alga se ajustó a un patrón de tres 'picos' ocurridos en los periodos de menor pluviosidad en los que efectivamente los nutrientes se concentraron, el clima de luz se afectó. En las cinco estaciones la especie estuvo agrupada, y en el espacio su disposición fue aleatoria. Los primeros cuatro ejes del RDA incluyeron NO₃⁻, SiO₂, pH, SS, y %SO₂, coeficiente de atenuación vertical para irradiancia descendente, Clorofila y diferentes competidores. *S. setigera* es un estratega tipo C que, al igual que otras clorococales, es un taxón característico de sistema eutróficos, poseedor de altas tasas de crecimiento y de cambio, tiempo de generación relativamente corto, y patrón de distribución temporal de contagio, por ende, regida por una ecología de no-equilibrio, más concentrada en los periodos de menor pluviosidad en los que efectivamente los nutrientes se concentraron y el clima de luz se afectó. En el espacio la especie mostró una distribución aleatoria debida al régimen de corrientes en el embalse. Es además una especie no limitada por recursos, que responde adaptándose al clima óptico del cuerpo de agua con su sección circular elíptica, su forma acicular y atenuada hacia ambos extremos, que la sitúan como una

buena antena captadora de luz; por ello, puede incluirse en la asociación J o en la X₁ y en el Grupo morfo-funcional IV.

Palabras clave. Algas clorococales, *Schroederia setigera*, autecología, embalse tropical, Colombia.

ABSTRACT

The aim of this study is to understand the dynamics of *Schroederia setigera* in the spatial and temporal scales, to determine what the causes of its population dynamics, and to locate this organism in the system Reynolds' associations system and in the Morph-Functional-Groups. The investigation was conducted in Riogrande II reservoir (6° 35' 57"- 6° 28' 79" N, 75° 32' 17" W) whose retention time was 72, 8 days. In it were sampled five stations at fortnightly intervals during one year (July 2002 to July 2003) in which data from three climate variables, five physical and 15 chemicals ones were obtained. For this species, its mean growth rate and renovation, mean time of generation, growing type and spatial and temporal arrangement, were calculated. A redundancy analysis (RDA) was used to establish the relation between the biological and environmental variables. Along the time, the algae adjusted to a pattern of three 'peaks' occurred in the season of the lowest rainfall when the nutrients were indeed concentrated, and the light climate was affected. In the five stations the species was grouped and in the space its disposition was at random. The first four axis of the RDA included NO₃⁻, SiO₂, pH, SS y %SO₂, attenuation vertical light coefficient, chlorophyll *a*, and different competitors. This species is a C-strategist and, as other Chlorococcales, it is a typical taxon of eutrophic systems, with high growth and change rates, short regeneration time, and contagious distribution pattern in temporal scale, therefore, under a non-equilibrium ecology, more density in the seasons of low rainfall when nutrients were concentrated and light climate was affected. In the space, the species showed a random distribution because of the current regimen of this basin. Besides, it is not limited by resources, it responses with an adaptation to the optimal climate of water system with its circular section, and acicular shape attenuated to both ends that places it as a good light-harvester; thus, it can be included in the J or X₁ associations and in the Morpho- Functional-Group IV.

Key words. Chlorococcal algae, *Schroederia setigera*, autecology, tropical reservoir, Colombia.

INTRODUCCIÓN

La autecología estudia las adaptaciones de las especies individuales a su ambiente y las relaciones que mantienen con él. Este enfoque debe permitir la descripción del nicho que la especie se procuró. Es por tanto, un área de la ecología muy relacionada con la Dinámica de poblaciones, es decir, con el estudio de las poblaciones como sistemas en actividad bajo la acción de fuerzas que producen alteraciones en su abundancia.

Una alta proporción de las especies fitoplanctónicas de ambientes continentales pertenece a las algas verdes coccales, caracterizadas por presentar una vasta diversidad morfológica al igual que una considerable variabilidad intra-específica; la heterogeneidad morfológica producida por esta variabilidad ha causado que la identificación y clasificación de sus especies resulte extremadamente compleja (Fanés-Treviño *et al.* 2009). De la misma manera que las demás algas, las clorococales (actualmente

incluidas en las Viridiplantae dentro de la división Chlorophyta, clase Chlorohyceae y orden Sphaeropleales) responden a las fluctuaciones de los factores físicos y químicos y presentan cambios significativos en sus características poblacionales; por tanto, su supervivencia debe estar mediada por diferentes estrategias que les permitan mantenerse en las profundidades adecuadas, tanto para la consecución de nutrientes como para alcanzar las intensidades de luz apropiadas (Reynolds 1984, Horne & Goldman 1994).

Schroederia setigera (Schröder) Lemmermann 1898 (Fig. 1) pertenece a la división Chlorophyta, orden Chlorococcales, familia Neochloridaceae Ettl et Komárek, 1982. Sus células son fusiformes, rectas, cilíndricas en su parte media, con los extremos muy alargados en forma de setas. Debido a que solo se cuenta con algunos estudios para el continente americano (Sala & Intartaglia 1985, Intartaglia & Sala 1989, Vegas-Vilarrúbia & Riehl 2001), el conocimiento inicial sobre esta especie fue extraído de trabajos de fitoplancton en los que se mencionan aspectos

acerca de su distribución, morfología y taxonomía (Guarrera *et al.* 1968, Hindák 1977, 1984, 1988, 1990, Komárek & Fott 1983, Mattox & Stewart 1984, Guarrera & Echenique 1992, Echenique & Arenas 1994, Comas 1996, Cambra-Sánchez *et al.* 1998, Echenique & Estevez 2002, John & Tsarenko 2002, Caraus 2002, González *et al.* 2003, Khondker 2007, Fanés-Treviño *et al.* 2009, Echenique *et al.* 2013).

Se pretende resolver inicialmente cómo es la dinámica de *S. setigera* en las escalas espacial y temporal. La hipótesis formulada para esta cuestión considera que si como muchas clorococales, *S. setigera* es un estrategia de tipo C, característico de sistema eutróficos, entonces, en él, *S. setigera* tiene altas tasas de crecimiento y de cambio, tiempo de generación relativamente corto, y patrón de distribución temporal y espacial agregado, presentándose más apiñada en las estaciones más eutrofizadas del embalse, a saber, río Chico arriba y río Chico abajo. En segunda instancia, nos interrogamos acerca de cuáles son las causas próximas (físicas, químicas y biológicas) responsables de la

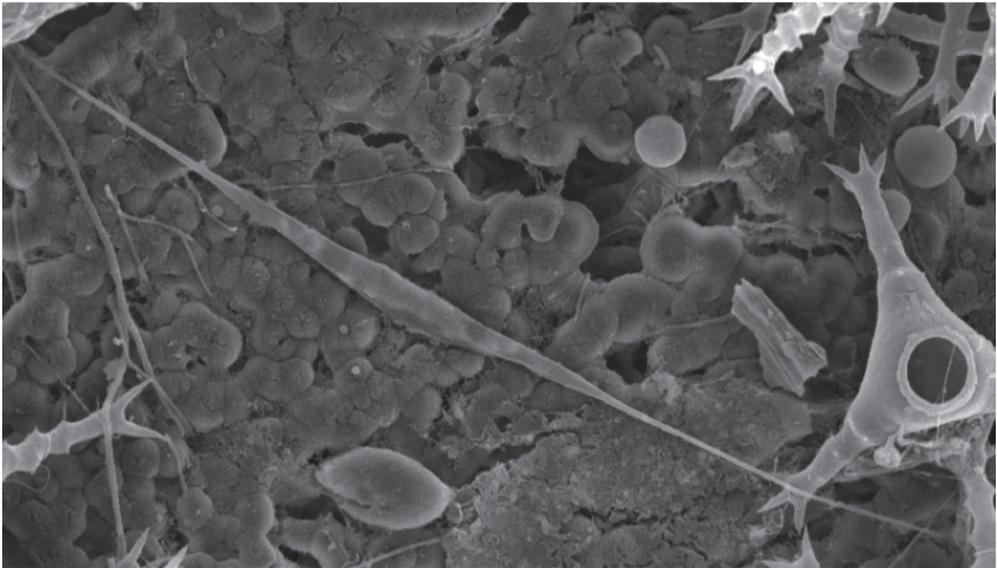


Figura 1. *Schroederia setigera*. Fotografía obtenida al microscopio electrónico de barrido (SEM).

cinética de esta especie. Si la ecología del fitoplancton está regida por los cambios en el clima óptico y la disponibilidad de nutrientes, cuya conducta está relacionada con los patrones de pluviosidad en zona tropical, entonces los picos o parches de densidad se asocian a la época seca, cuando los nutrientes se concentran, el clima óptico se afecta, y el aumento de temperatura afecta el metabolismo de *S. setigera* e incrementa su tasa de crecimiento y favorece su adaptabilidad a estos factores. Se pretende también localizar el organismo en el sistema de Asociaciones de Reynolds (1997, 1999) y en el de Grupos Morfo-Funcionales de Kruk *et al.* (2002, 2010).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La presente investigación se realizó en el embalse Riogrande II (Fig. 2a) localizado a 2200 msnm en la cordillera central de los Andes, al nordeste de Colombia (y 6°33'50" - 6°28'07" Norte y 75°32'30" - 75°26'10" Oeste). Dicho embalse tiene forma de T con su eje mayor en dirección occidente-oriente, posee una capacidad de 253 Mm³, una profundidad máxima de 47.2 m y una superficie aproximada de 1100 Ha. Surte de agua potable a 1.4 millones de habitantes de la ciudad de Medellín y su área metropolitana, y es usado además para generación hidroeléctrica (hasta 321 MW). En la zona se presentan típicamente dos periodos de lluvias (marzo a mayo, sept a nov) y dos épocas secas (dic. a feb, jun a ago), asociados al movimiento de la Zona de Convergencia Intertropical (Franco-Velásquez, datos no publ.). La temperatura del aire oscila entre 14 y 18° C, correspondiente a un clima frío (Loaiza *et al.* 2006, Bustamante *et al.* 2011).

Franco Velásquez (datos no publ.) determinó que el caudal del río Grande es, en promedio, tres veces mayor al del río Chico que entra al cuerpo de agua como una corriente intrusiva

a una profundidad de 5 - 10 m y reparte su volumen entre el brazo del río Chico y el de la quebrada Las Ánimas, para luego internarse en el río Chico y localizarse a 4 km de la cola del mismo, aumentando su tiempo de residencia. Sobre el brazo de la quebrada Las Animas, el río Grande viaja directamente hasta la torre de captación a nivel de la compuerta superior. Por su parte, el río Chico ingresa al embalse como una corriente de fondo que se mezcla rápidamente con el agua del embalse. En las proximidades de la torre de captación, dicha pluma se direcciona hacia la compuerta inferior debido al caudal extraído para generación de energía en la central Tasajera. Franco-Velásquez estableció además que la estructura térmica del embalse está fuertemente asociada a la dinámica de la mencionada corriente de densidad de río Grande pues modifica el decaimiento exponencial de la temperatura en la columna de agua.

Diseño experimental. El presente estudio se realizó con los datos de densidad del alga verde *S. setigera*, y de las variables climatológicas, físicas, químicas y biológicas obtenidos en muestreos efectuados durante un año (julio de 2002 - julio de 2003) en cinco estaciones de colectas, para un total de 36 muestreos. La estación Presa está ubicada a 1 km de la estructura en tierra y presenta las mayores profundidades del embalse (35 a 40 m) (1, Fig. 2b). La estación río Grande (30-35 m), se localiza aguas abajo del río Grande, en el límite de entrada hacia su represamiento (2, Fig. 2b); representa una zona transicional del embalse. Este río recibe aportes de los municipios de Santa Rosa de Osos y Entreríos. Situadas en el límite de entrada del río hacia su represamiento y en la parte alta del mismo, con una profundidad entre 25 y 30 m, se hallan las estaciones río Chico abajo y río Chico arriba (3 y 4, Fig. 2b). El río Chico recibe aportes de los municipios de Belmira y San Pedro. Finalmente, la

estación quebrada Las Ánimas (5, Fig. 2b) se dispone a 1 km de la torre de captación y en la entrada de la quebrada Las Ánimas. Es la estación con menor profundidad (12 a 15 m) y la que aporta el menor caudal al embalse. Esta quebrada, recibe aportes de los municipios de Donmatías.

Variables climatológicas, físicas, químicas y biológicas muestreadas. En la Tabla 1 se presentan estas variables y sus respectivas unidades, materiales y métodos de medición. Los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto en cada estación de muestreo, se llevaron a cabo a cada 0.50 m en los primeros cuatro metros,

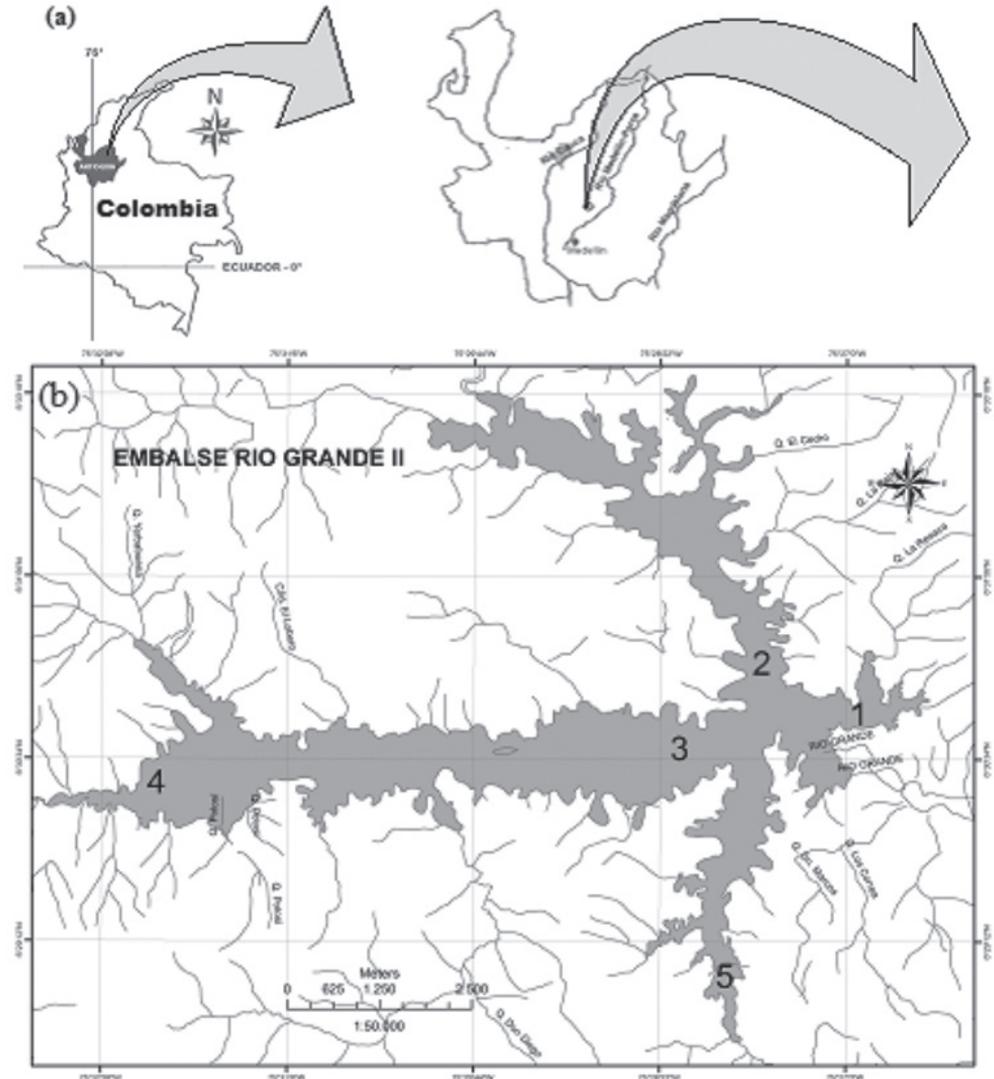


Figura 2. Embalse Riogrande II. Localización de las cinco estaciones de muestreo. 1 = Presa, 2 = río Grande, 3 = río Chico abajo, 4 = río Chico arriba, 5 = quebrada Las Ánimas. Modificado de EPM 2010.

y a partir de allí a cada metro hasta el fondo. Las muestras de agua para estimar los valores de turbidez, conductividad eléctrica, pH, CO₂ total, CO₂ libre, HCO₃⁻, CO₃⁻², alcalinidad total, nutrientes y Demanda Bioquímica de oxígeno se extrajeron con una botella Schindler de 5 litros de cinco profundidades (sub-superficie, 10% I₀; 1% I₀; mitad de la columna de agua y a un metro del fondo de la zona afótica) en cada una de las cinco estaciones. La estabilidad relativa de la columna de agua se calculó según lo establecido por Padisák (2003).

Para las variables biológicas se integraron muestras de agua recogidas de tres profundidades dentro de la zona fótica (subsUPERficie, 10% I₀ y 1% I₀) en cada una de

las estaciones y se fijaron *in situ* con solución de Lugol.

El conteo de los organismos se realizó siguiendo las recomendaciones de Lund *et al.* (1958), Utermöhl (1958) y Wetzel & Likens (2000) y su abundancia se expresó como densidad en células.ml⁻¹ (Ros 1979).

La tasa de crecimiento (r) del alga se obtuvo mediante un gráfico acumulativo de densidad-tiempo que se ajustó a una ecuación exponencial cuya pendiente es la tasa mencionada. Una vez obtenida, se calculó el tiempo de generación (t_g) a partir de la expresión $t_g = \text{Ln}2/r$ (d⁻¹). La tasa de renovación se estimó como el inverso del t_g.

Tabla 1. Variables climáticas, físicas, químicas y biológicas y sus respectivas unidades, materiales y método de medición.

Tipo de Variable	Variable	Unidad	Material/Método
Climáticas	Pluviosidad	mm.mes ⁻¹	Pluviómetro
	Velocidad del viento	m.s ⁻¹	Anemómetro
	Dirección del viento	Grados sexagesimales	Veleta de tela
Físicas	Transparencia	m	Disco de Secchi (f = 20 cm)
	Coefficiente de atenuación vertical para irradiancia descendente	m ⁻¹	Pendiente de la curva de Irradiación obtenida con cuantómetro LI-COR
	Turbidez	NTU	Turbidímetro Hanna
	Sólidos suspendidos totales	mg.l ⁻¹	Gravimetría
	Conductividad Eléctrica	µS.cm ⁻¹	Conductímetro Schött
	Temperatura	° C	Perfil termistor YSI
Químicas	Oxígeno disuelto	mgO ₂ .l ⁻¹	Termistor YSI
	Porcentaje de saturación de Oxígeno	%	Termistor YSI
	pH	Adimensional	Peachimetro Schott
	CO ₂ total	mg.l ⁻¹	MacKereth <i>et al.</i> (1978)
	CO ₂ libre	mg.l ⁻¹	MacKereth <i>et al.</i> (1978)
	Bicarbonatos	mg.l ⁻¹	MacKereth <i>et al.</i> (1978)
	Carbonatos	mg.l ⁻¹	MacKereth <i>et al.</i> (1978)
	Alcalinidad total	mgCaCO ₃ .l ⁻¹	Disminución de pH hasta 4.35 con HCl 0.01N
	Nitrógeno total	mgN-NO ₃ ⁻ .l ⁻¹	Kjeldhal
	Amonio	mgN-NH ₄ ⁺ .l ⁻¹	Nesslerización
	Nitratos	mgN-NO ₃ ⁻ .l ⁻¹	Reducción con Cadmio-Cobre
	Nitritos	mgN-NO ₂ ⁻ .l ⁻¹	Nafta-etilen-diaminodihidrocloro
Fósforo Soluble Reactivo	mgP-PO ₄ ⁻³ .l ⁻¹	Ácido ascórbico	
Silicatos	mgSiO ₂ .l ⁻¹	Molibdato	
	Demanda Bioquímica de Oxígeno	mgO ₂ .l ⁻¹	Incubación a temperatura controlada por cinco días.
Biológicas	Densidad de <i>S. setigera</i>	Células.l ⁻¹	Ros (1979)
	Clorofila <i>a</i> .	µgCl. <i>a</i> .l ⁻¹	Sartory & Grobbelaar (1984).
	Tasa de crecimiento	Células.d ⁻¹	Cálculo
	Tiempo de generación	d	Cálculo

En la escala espacial, la tasa de crecimiento se calculó con la fórmula $N_{t_2} - N_{t_1}/(\Delta t)$. La tasa general de pérdida (que incluye mortalidad, pérdidas por sedimentación, lavado hidráulico y herbivoría) se obtuvo con la fórmula $(N_{t_0} - N_{t_1})/N_{t_0}$ (adimensional). A su vez, la tasa de cambio poblacional se calculó según Reynolds (1984, 1997, 2006).

El patrón de disposición espacial y temporal de *S. setigera* fue descrito a partir del estadístico b de la ley de Taylor (1961). La significancia del desvío de b de la hipótesis de aleatoriedad ($b = 1$) se examinó usando la prueba t de Student: $t_c = (b - 1) / (n - 1)^{1/2}$, con n siendo el tamaño del muestra.

Análisis estadístico: Los datos de densidad de *S. setigera* fueron sometidos inicialmente a Análisis Descriptivo usando estadísticos de tendencia central (media aritmética), dispersión absoluta y relativa (desviación estándar = SD y coeficiente de variación = CV, respectivamente). La significancia estadística de la variación de la densidad entre estaciones se desveló utilizando un Análisis de varianza (Andeva) del tipo diseño de bloques con los tiempos de muestreo como variable de bloqueo. Dado que al realizar dicho análisis la densidad no fue significativa en la escala espacial ($F = 1.45$, $\alpha = 0.218499$), se realizó un nuevo Andeva, esta vez de una vía, considerando a las estaciones como repeticiones de cada tiempo de muestreo. En los dos casos, fueron considerados los supuestos correspondientes al Andeva.

Para establecer la significancia de la relación entre las variables biológicas y las ambientales, se utilizó un Análisis de Redundancia sin Tendencia (RDA) (Hill and Gauch 1980). Los datos de densidad de las especies, entre los que se encuentra *S. setigera*, fueron transformados con la opción logarítmica propuesta por el programa; las variables ambientales fueron estandarizadas por el rango. La significancia de cada variable fue probada mediante las permutaciones de

Monte Carlo (199 permutaciones, $\alpha < 0.05$). Las variables ambientales fueron incluidas en el modelo sólo si su adición no causaba ningún factor de inflación (VIF) mayor a 20.

RESULTADOS

La pluviosidad diaria en el embalse durante el tiempo de muestreo presentó en términos generales un patrón bimodal, con menos lluvias entre agosto y diciembre de 2002 (463.5 mm, 35%) que entre febrero y julio de 2003 (860.7 mm, 65%), para un total anual de 1324.2 mm; la variación temporal encontrada fue muy alta (CV = 184.3%) (Fig. 3).

Las mayores tasas de cambio de *S. setigera* se hallaron en los meses de octubre, noviembre, enero, febrero, abril y mayo en las estaciones Presa, río Grande, río Chico abajo y Ánimas. La estación río Chico arriba presentó las mayores tasas de cambio en los meses de septiembre, octubre, febrero, marzo, abril, mayo y julio del 2003 (Fig. 3I). Estos resultados se relacionaron con las tasas de crecimiento (r) y pérdidas (M_b) (Figs. 3II, 3III), en las cuales se evidencia que las variaciones más altas para r y M_b sucedieron en estos meses. La relación entre r y M_b fue inversa en la mayoría de los casos.

El ANDEVA presentó diferencias altísimamente significativas de densidad entre los meses de muestro ($F = 15.91$, $\alpha = 0.00000$); la comparación de medias mostró un patrón general de tres 'picos' en las cinco estaciones; dichos 'picos' correspondieron a los meses de septiembre-noviembre de 2002, enero-febrero de 2003 y abril-mayo de 2003 en cuatro de las estaciones (Fig. 4a). La estación río Chico arriba presentó dos 'picos' en diferentes momentos: a finales de marzo de 2003 y en las postrimerías de julio del mismo año, los cuales están resaltados en la figura 3IIId. En consecuencia, *S. setigera* presentó una disposición contagiosa en el tiempo ($b = 1.88$, $t_c = 15.4$, $\alpha = 0.0000$).

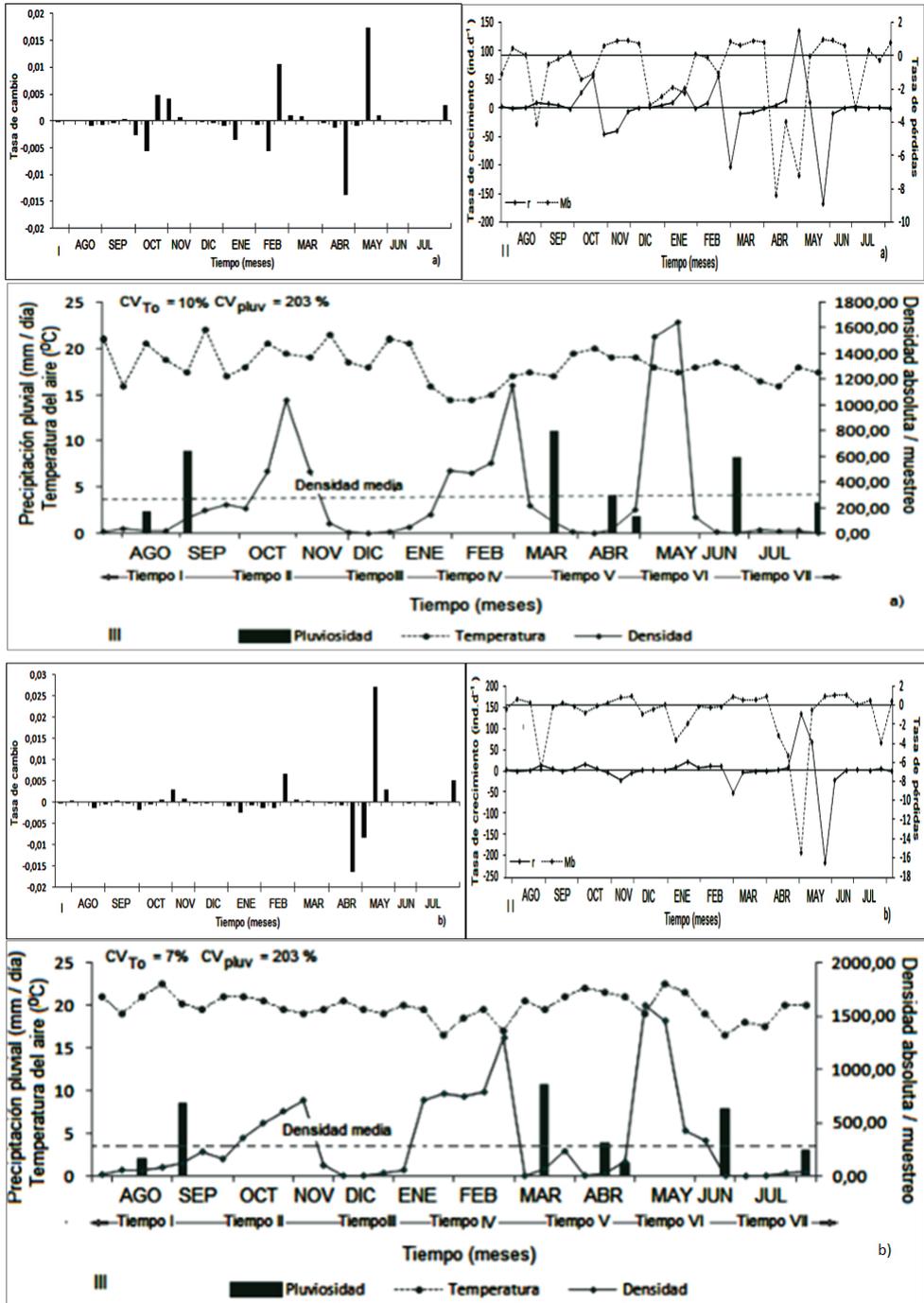


Figura 3. Embalse Riogrande II. Representación gráfica de las tasas de cambio (I), replicación (r) (II), y pérdida (M_b) (III); la temperatura del aire, la pluviosidad y la densidad absoluta, para la especie *S.setigera* en las cinco estaciones muestreadas. a) Presa, b) río Grande.

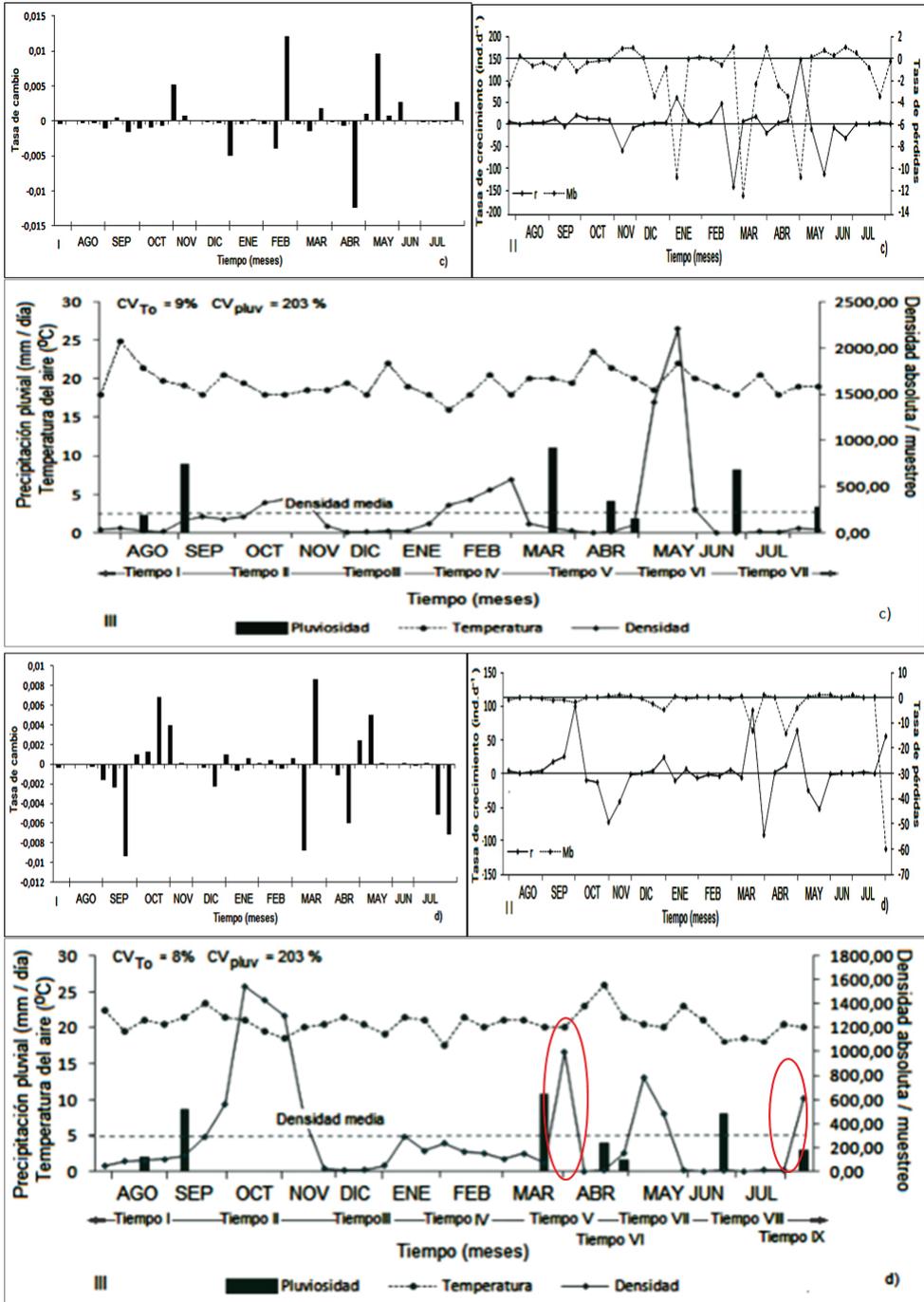


Figura 3. Embalse Riogrande II. Representación gráfica de las tasas de cambio (I), replicación (r) (II), y pérdida (M_b) (III); la temperatura del aire, la pluviosidad y la densidad absoluta, para la especie *S.setigera* en las cinco estaciones muestreadas. c) río Chico Abajo, d) río Chico Arriba.

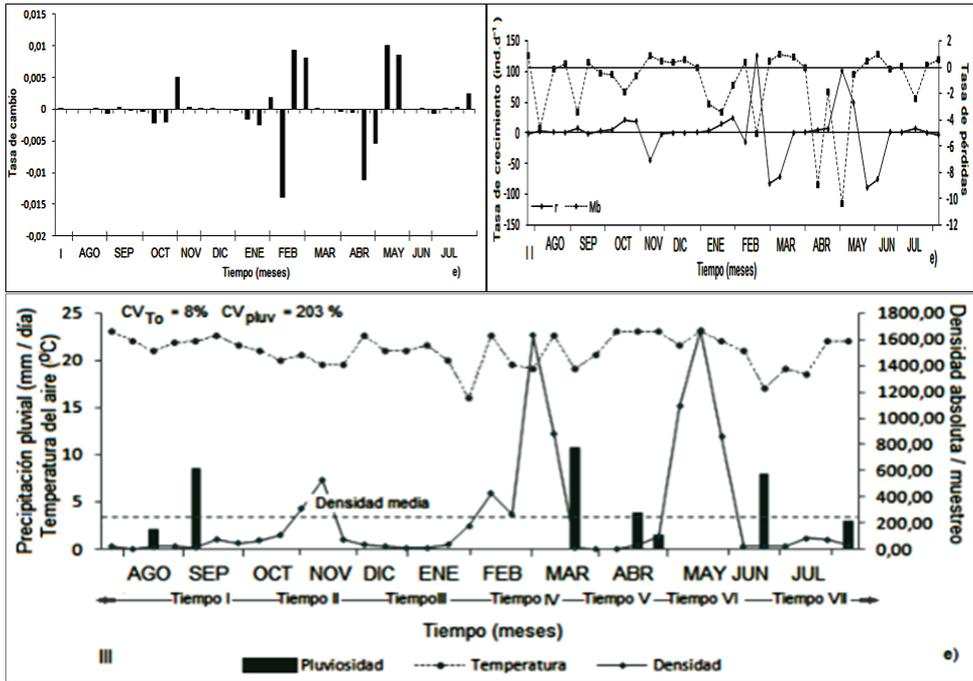


Figura 3. Embalse Riogrande II. Representación gráfica de las tasas de cambio (I), replicación (r) (II), y pérdida (M_b) (III); la temperatura del aire, la pluviosidad y la densidad absoluta, para la especie *S.setigera* en las cinco estaciones muestreadas. e) Animas. CV_T y CV_{pluv} = coeficientes de variación de la temperatura del aire y la pluviosidad.

La estación que presentó la mayor densidad en la escala temporal y un ‘menor’ coeficiente de variación fue río Chico Abajo (11 838 células. ml^{-1} , $CV = 131.3\%$); la de menor densidad acumulada en el tiempo y el mayor CV fue río Grande (7988 células. ml^{-1} , $CV = 193.4\%$) (Fig. 4b).

En los meses donde la densidad se incrementó (especialmente octubre de 2002 y mayo de 2003) se presentaron las mayores tasas de cambio, crecimiento y mortalidad (Figs. 3I, 3II, 3III). Los mayores valores de la desviación estándar en la figura 4a indican altos desvíos respecto del valor medio de densidad, debidos al incremento de la especie en la época lluviosa (Fig. 3).

Dado que 1) las diferencias de densidad en la escala espacial no fueron significativas

($F = 1.45$, $\alpha = 0.218499$), y 2) exhibieron un bajo coeficiente de variación ($CV = 15.0\%$), la disposición de la especie fue aleatoria. Lo anterior fue confirmado por el índice de Taylor ($b = -0.05$, $t_c = -18.4$, $\alpha > 0.05$) por los bajos valores del CV para las tasas de crecimiento y renovación (9.7% y 8.9% respectivamente) y para el tiempo de generación ($CV = 9.7\%$). Las estaciones río Grande y río Chico arriba exhibieron las mayores variaciones de densidad con respecto a las demás estaciones (Fig. 4b). La mayor densidad de *S. setigera* se presentó en los meses de octubre de 2002 (Fig. 3IIIb-d), finales de febrero de 2003 (Fig. 3IIIa-b-e) y mayo de 2003 (Fig. 3IIIa-b-c-e).

La tasa promedio de crecimiento del alga fue de 9.8 células. d^{-1} , correspondiente a un tiempo de generación medio de 0.07 días y a una tasa de renovación media de 14.1

células por día. La Presa fue la estación con la mayor tasa de crecimiento (11.4 células.d⁻¹); esta tasa fue equivalente a un tiempo de generación de 0.06 días y a una tasa de renovación de 16.7 células por día. A su vez, la menor tasa de crecimiento (8.9 células.d⁻¹) se dio en río Grande y a ella le incumbió un tiempo de generación de 0.07 días y una tasa de renovación de 14.3. El valor obtenido para las tasas de crecimiento y renovación, y para el tiempo de generación no difirió mucho entre las estaciones.

Los primeros cuatro ejes del RDA (Fig. 6) explicaron 39.6% de la variación total de los 15 organismos (nueve taxones fitoplanctónicos y seis zooplanctónicos) en los cinco sitios. Las cinco variables ambientales incluidas en el modelo fueron: NO₃⁻ (40.0% de la varianza total), SiO₂ (14.43%), pH (7.6%), SS (7.6%), y %SO₂ (5.7%). Aunque no presentaron VIF mayores a 20 (Tabla 2) se decidió incluir en el análisis el coeficiente de atenuación vertical para irradiancia descendente (K_d) (1.9%) y la clorofila *a* (Cl. *a*) (1.9%) ya que fueron consideradas relevantes para la biología del organismo investigado. La inclusión de más variables en el modelo auxilió poco en la explicación (Tabla 3).

En el primer eje, las siete variables ambientales incluidas explicaron el 28.3% de la variabilidad total en los datos de las especies, y en el segundo tan sólo el 7.2%. En el primer cuadrante, el primer eje estuvo más influenciado por la clorofila *a*, y el segundo por los sólidos suspendidos. Esto significa que en este cuadrante se localizaron los atributos responsables del clima óptico del sistema. En el segundo cuadrante, el dióxido de Sílice influenció en forma similar a ambos ejes. Los nitratos y el pH (atributos asociados a procesos de oxidación) fueron las variables que más pesaron en el primer eje en el tercer cuadrante, mientras que el coeficiente de atenuación vertical para irradiancia descendente (K_d) lo hizo en el segundo eje del mismo cuadrante. *S. setigera* se presentó muy cerca al origen de coordenadas en el segundo cuadrante, con mayor influencia en el segundo eje que en el primero, y muy cerca de potenciales depredadores —como *Polyarthra*, *Bosmina*, *Asplanchna* y *Campanella*— y de competidores por SiO₂ (como *Nephroclytium*), y por nitratos y luz, principalmente, como *Ceratium furcoides*, *Cryptomonas*, *Monoraphidium*, *Dolichospermum*, *Staurastrum*, *Chlamydomonas* y otras clorococales. *Synedra*, en el cuadrante IV, fue el único taxón que se localizó opuesto a *S. setigera* en esta área del plano (Fig. 5).

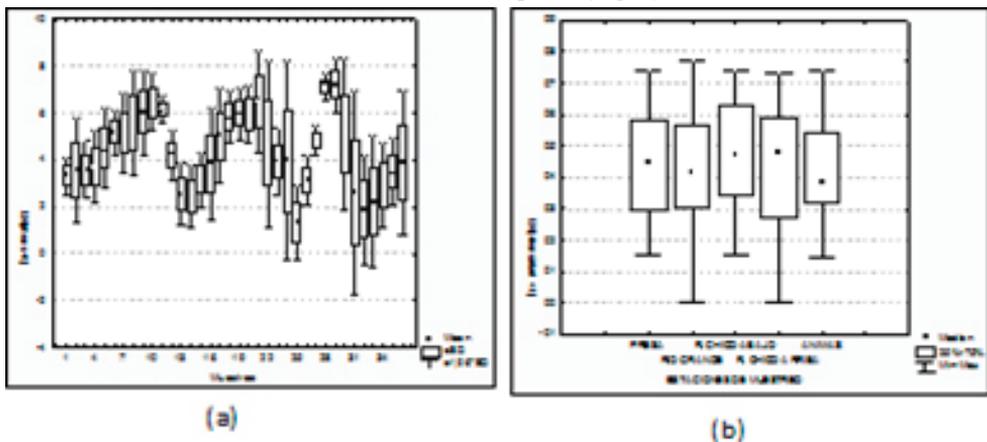


Figura 4. Valores del logaritmo de la densidad de *S. setigera* en las escalas temporal (a) y espacial (b) en el embalse Riogrande II.

Tabla 2. Resultados del RDA para las variables incluidas en el modelo.

Ejes	1	2	3	4	Varianza total
Eigenvalues	0.283	0.073	0.027	0.013	
Correlaciones especies-ambiente	0.826	0.750	0.612	0.482	
Porcentaje acumulativo de varianza explicado por cada eje para las especies	28.3	35.5	38.3	39.6	
% de varianza acumulativo de la relación especies-ambiente	69.8	87.8	94.5	97.7	
Suma de todos los eigenvalues					1.000
Suma de todos los eigenvalues canónicos					0.405

Tabla 3. Resultados del RDA incluyendo todas las variables climáticas, físicas, químicas y biológicas del estudio.

Ejes	1	2	3	4	Varianza total
Eigenvalues	0.326	0.079	0.042	0.031	1.000
Correlaciones especies-ambiente	0.888	0.782	0.748	0.660	
Porcentaje acumulativo de varianza para las especies	32.6	40.5	44.7	47.8	
Porcentaje acumulativo de varianza para la relación especies-ambiente	62.1	87.8	94.5	97.7	
Suma de todos los eigenvalues					1.000
Suma de todos los eigenvalues canónicos					0.525

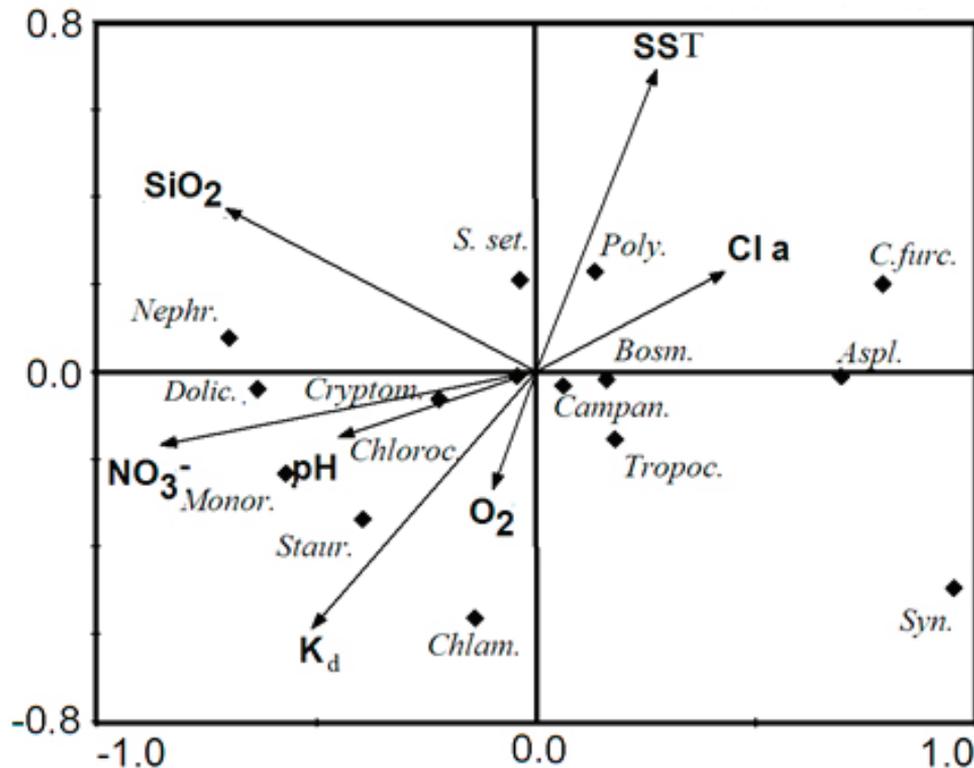


Figura 5. Biplot del Análisis de Redundancia Destendenciado (RDA) mostrando la localización de la especie y de las variables ambientales, físicas y biológicas. (Neph.: *Nephrocitium*, S. set.: *Schroederia setigera*, Poly.: *Polyarthra*, Dolic.: *Dolichospermum*, Cryptom.: *Cryptomonas*, Chloroc.: Chlorococcales, Staur.: *Staurastrum*, Monor.: *Monoraphidium*, Chlam.: *Chlamydomonas*, Campan.: *Campanella*, Tropoc.: *Tropocycclus*, Aspl.: *Asplachna*, C. fur.: *Ceratium furcoides*, Bosm.: *Bosmina*; NO₃⁻: nitratos, K_d: coeficiente de atenuación vertical para irradiancia descendente, O₂: Oxígeno disuelto, SiO₂: silicatos, Cl. a: Clorofila a, SS: Sólidos Suspendidos totales).

DISCUSION

El ambiente. A partir de muestreos efectuados en el mismo periodo estacional de esta investigación, Mazo (datos no publ.) estableció que el embalse es un sistema de aguas blandas con poca capacidad buffer y poco turbias. No obstante, Porras-Zapata *et al.* (datos no publ.) consideran que posee una turbidez alta (media = 18.8 ± 13.8 NTU; $n = 35$), y Arcila y Salazar (datos no publ.) puntualizaron que este factor, más que el fitoplancton, constituye el principal impedimento para la penetración de luz al embalse. Según Mazo en el eje horizontal, el embalse es relativamente heterogéneo con respecto a sus variables fisicoquímicas. Plantea además que, sin importar la profundidad o el punto de ubicación (zona lotica o zona limnética), todo el embalse tiende a mezclarse parcialmente en el epilimnio por los efectos de convección provocados principalmente por la temporada lluviosa y, en segunda instancia, por las fuerzas de fricción del viento, haciendo que el hipolimnio permanezca todo el tiempo sin perturbaciones y anóxico. Clasifica el sistema como atelomíctico. Finalmente, Mazo considera que, independientemente de que los vientos o la precipitación afecten la profundidad de la capa de mezcla, ésta fue baja en comparación con la profundidad total de cada estación de muestreo. Además, su altura en el embalse y en todas las estaciones fue inferior a la de la zona fótica. La atenuación de la luz fue relativamente alta en todo el embalse. Los sólidos suspendidos fueron bajos. Las concentraciones de nutrientes fueron relativamente altas, siendo mayores las de nitratos y amonio que las de fósforo soluble; sin embargo, las de amonio fueron inferiores a las de nitratos; los silicatos fueron altos. La DQO fue relativamente alta indicando con ello el aporte de material no oxidable biológicamente al embalse (Tabla 4). Por presentar cargas de nutrientes y contaminantes diferenciales, las aguas que abastecen el embalse son turbias y eutróficas. Por ello, se

presentan abundancias relativamente altas de clorofitas, cianobacterias y dinoflagelados, muchas de las cuales son frecuentes en aguas eutróficas (Márquez & Guillot 2001).

El organismo. Las diferencias de densidad que presentó *S. setigera* en la escala temporal en las cinco estaciones muestreadas son características de organismos adaptados a ambientes fluctuantes que aprovechan los cambios en las condiciones ambientales para incrementar su tasa de crecimiento en los períodos favorables (Ramírez 1999). Para nuestro estudio, estas condiciones se presentaron durante la época seca, seguramente porque *S. setigera*, por ser un organismo carente de movilidad (Haphey-Wood 1976), presenta setas e inclusiones citoplasmáticas que aumentan su flotabilidad, ‘manteniéndola’ en la superficie y permitiéndole aprovechar al máximo — gracias al patrón atelomíctico del sistema que ‘colabora’ para retardar el hundimiento del alga— los nutrientes disponibles en un periodo temporal y en un espacio dados. Además, en esta época, el factor de dilución disminuye, incrementándose la concentración de nutrientes. Durante el periodo lluvioso, por el contrario, ocurrirá aporte de gran cantidad de sustancias alogénicas pero el factor de dilución aumentará disminuyendo así la concentración de elementos nutritivos y la penetración lumínica en el embalse, lo que conllevará a disminuciones en la densidad de la especie estudiada, como se observa en las figuras 3 y 4a. González *et al.* (2002) reportaron que para el embalse de Taguaza las fluctuaciones de fitoplancton (*S. setigera* estuvo presente en un gran porcentaje) parecieron obedecer a las variaciones en las concentraciones de nutrientes y en la disponibilidad de luz.

La curva de la densidad acumulada de *S. setigera* no alcanzó durante el periodo de muestreo un punto de estabilidad, lo que implica que, independientemente del sitio, el

alga presentó la misma cinética de crecimiento, correspondiente a un organismo r-seleccionado que se distribuye aleatoriamente en el espacio y se agrupa en el tiempo y no se ajusta a una ecología de estabilidad, lo que permite dilucidar dos situaciones: 1) el ambiente, al menos durante el periodo muestral y bajo las condiciones de investigación, proveyó al organismo las condiciones necesarias para presentar una curva de crecimiento similar a la presentada en un ambiente óptimo; o 2) que los muestreos no fueron suficientes para que el alga estudiada alcanzara el punto de estabilidad característico de cinéticas de crecimiento dependientes de la densidad. Consideramos que ambas posibilidades son plausibles, pero nos inclinamos más por la primera, pues si el ambiente provee a la especie de los recursos necesarios, la utilización de los recursos será muy similar en todas las estaciones muestreadas.

Podemos además argumentar que no todas las variaciones alogénicas conllevan cambios en la distribución y la abundancia de los organismos, pues sólo unas cuantas variables del conjunto

muestreado lo afectan. Debe, pues, tenerse en cuenta la frecuencia de las fluctuaciones en relación a la tasa de crecimiento del organismo, su tiempo de generación y su tasa de renovación. Si basados en lo mostrado en las figuras 3 y 4a aceptamos: 1) que en promedio se presentaron tres periodos de baja pluviosidad, 2) si estos son aceptados como factores de estrés, y 3) que se presentaron con una frecuencia aproximada 122.7 días entre uno y otro, por lo que pueden considerarse como factores de oscilación severa pero infrecuente, podemos concluir: a) que en los 368 días de intervalo muestral ocurrieron 26 renovaciones de la población de *S. setigera* y se produjeron 5257.7 generaciones, y b) que entre un periodo poco lluvioso y otro se originaron 122.7 células de *S. setigera*, ocurrieron 8.7 renovaciones de la población y transcurrieron 1752.9 generaciones.

Lo anterior demuestra claramente que los intervalos entre uno y otro periodo de poca lluvia y los tiempos de generación de *S. setigera* no fueron sincrónicos, pues aquellos ocurrieron a una tasa mucho

Tabla 4. Valores medios e intervalo de confianza para las variables físicas, químicas y biológicas de interés para el estudio en cada una de las cinco estaciones.

Estación	Presa	Río Grande	Chico arriba	Chico abajo	Ánimas	Media	CV (%)
D _{sd}	1,3	1,06	1,1	1,3	1,4	1,2	11,8
D _{mix}	4,9	2,1	2,1	2,9	1	2,6	55,9
D _{eu}	3,6	2,9	3	3,6	3,9	3,4	11,8
D _{eu} /D _{mix}	0,7	1,4	1,4	1,2	3,9	1,7	70,5
D _{eu}	35,4	32	12,9	25,6	7,3	22,6	53,6
K _d	1	1,5	1,6	0,9	1,2	1,2	23,6
Tur.	13,3	17,7	22	10	10,6	14,7	34,5
SST.	9,1	11,6	8,9	15,1	13,1	11,6	22,9
O ₂	6,1	7,1	5,9	8,2	5,7	6,6	15,8
pH	8,9	8,6	8,3	9,2	7,7	8,5	6,8
Alk	14	13,8	13,8	16,2	10,8	13,7	14
PO ₄ ⁻³	0,04	0,03	0,07	0,13	0,05	0,06	62,1
NO ₃ ⁻	1,52	1,48	1,59	1,6	1,57	1,55	3
NH ₄ ⁺	0,26	0,27	0,38	0,2	0,14	0,25	35,8
NT	1,91	2,35	3,95	1,67	0,96	2,17	51,5
SiO ₂	4,97	5,03	5,18	5,05	5,18	5,08	1,9
DQO	24	34,29	36,7	25,5	30,22	30,1	18,1
Cl. a	23,5	50	73,5	28,6	20,7	39,3	56,9

más lenta, no pudiéndose considerar que afecten sustancialmente las oscilaciones de distribución o abundancia de la especie. Como consecuencia, entre los periodos de baja pluviosidad, la especie continúa aumentando su población, gracias a la provisión constante de los recursos adecuados. De esta forma, los periodos poco lluviosos en el año de muestreo no alcanzaron a causar pérdidas poblacionales de la magnitud suficiente para contrarrestar la tasa de crecimiento de la especie estudiada, por lo que siempre hubo un superávit de individuos y la frecuencia del disturbio no alcanzó a modificar el devenir exponencial de la población. Puede, pues, concluirse que la respuesta de la población ante el disturbio no fue de carácter fisiológico ni conductual, sino de tipo demográfico e independiente de la escala espacial utilizada en la investigación.

Como resultado de lo planteado en el párrafo anterior, entre estaciones las diferencias de densidad no fueron significativas y la disposición de *S. setigera* fue aleatoria, quizás porque el patrón de corrientes y de viento reinantes en el embalse distribuyen el alga en diferentes puntos del mismo, impidiendo su concentración en unos sitios más que en otros. A pesar de ello, la estación río Chico arriba, se caracterizó por presentar cinco picos en la densidad del alga, lo cual puede reflejar que esta estación presenta, al menos en algunos periodos de tiempo, unas condiciones más favorables para el crecimiento del taxón bajo estudio, a pesar de que su densidad en ella fue la más baja. Esto se debe posiblemente a la incidencia ya mencionada del río Grande que, por poseer un caudal mucho mayor que el de río Chico, discurre muy adentro en el brazo del río Chico, incrementando el tiempo de residencia de sus aguas (Franco Velásquez, datos no publ.).

Disposición del alga en las escalas espacial y temporal. Aunque el fitoplancton tiene una capacidad de movimiento limitado, se ha observado que se distribuye heterogéneamente

en los cuerpos de agua, tanto en la escala espacial (horizontal y vertical) como en la temporal. Esta heterogeneidad es el resultado de la desigual distribución de los factores ambientales relacionados con el crecimiento y, en menor grado, de la regulación de la flotabilidad y el movimiento activo de los integrantes de esta biocenosis. La variación vertical es la mejor documentada, pero no necesariamente la más importante; por ello, la comprensión completa de la dinámica del fitoplancton debe abarcar el conocimiento de la distribución vertical y horizontal de las especies, al igual que la variación en el tiempo (Lewis 1978).

En el espacio horizontal, el parcheamiento o contagiosidad de las especies fitoplanctónicas está ligado a la variabilidad de las características ambientales en el tiempo y en el espacio, pero también a las orgánicas. La presencia de parches en una población, está determinada por: 1) el espacio ocupado, que depende en buena medida de la tasa neta de crecimiento de la especie (que implica pérdida de individuos por diferentes causas, y 2) la difusión desde los lugares más poblados (en un tiempo o en un área) hacia los menos poblados, ajustándose a la segunda ley de la termodinámica. Se colige que debe existir una estrecha relación entre el nivel de contagio o apiñamiento de una especie y el balance entre estos dos factores; el resultado será algo similar a una tendencia centrípeta que inhibe el escape de los individuos a locaciones próximas y crea el parche bien sea en la escala espacial o en la temporal. Cualquier factor que incremente las pérdidas y haga que la difusión pase de ser suave a fuerte, afectará la tendencia centrípeta agrupadora y conducirá, indefectiblemente, a disposiciones aleatorias o uniformes en la escala bajo investigación (Margalef 1974, 1983). Posiblemente, esto último fue lo que ocurrió en la escala espacial horizontal en el embalse, pues no se detectaron diferencias significativas de la densidad de *S. setigera* en esta escala; esto es, no se detectaron

parches en la escala espacial investigada. Este resultado corrobora lo mencionado anteriormente: que la especie fue transportada por los diferentes tipos de corrientes presentes por todo el embalse sin concentrarse en ninguna de ellos. Estas corrientes fueron seguramente más acentuadas, por el flujo de agua entrante, durante el periodo lluvioso, pues se potenciaría el efecto de las fuerzas de dispersión centrífugas, disminuyendo el apiñamiento del organismo más allá de lo que podría presentarse bajo otras condiciones.

El patrón altamente contagioso de la especie en la escala temporal ($\alpha = 0.0000$) se debe al incremento de su densidad hacia los meses de oct y feb 2002 y, especialmente, mayo 2003 en todas las estaciones, reflejado en que en estos meses se presentaron las mayores tasas de cambio, resultado del balance entre las tasas de crecimiento y mortalidad de la especie (Fig. 3). Los altos valores de la desviación estándar en la figura 4 son debidos al incremento de la especie en la época seca. La concentración de la especie en unos periodos de tiempo más que en otros (Figs. 3 y 4a) nos lleva a pensar en un marcado incremento de la competición intra e inter-específica en dichos periodos, sobre todo en las épocas de menor lluviosidad, pues como ya fue mencionado, en las lluviosas la especie disminuyó su densidad (Fig. 3). Por ello, creemos que la dinámica de *S. setigera* está más regida por una ecología de no-equilibrio (Harris 1986) dado que los individuos de la especie se concentraron en un parche temporal más que en otro porque el mosaico de condiciones ambientales en ese momento favorece las condiciones exigidas, menguando así los efectos de la competición inter-específica, pero sometiéndola a la competición con otras especies igualmente exitosas en los mismos parches temporales.

Ramírez (1986) consideró al género *Schroederia* como de alta tolerancia pues lo encontró tanto en la época seca como en la lluviosa del embalse El Peñol poseyendo,

por tanto, un amplio rango de adaptación a este factor. Las Chlorococcales en muchos sistemas hipertróficos son el grupo más diverso (Alvarez-Cobelas & Jacobsen 1992). *S. setigera* es mencionada por Kalff & Watson (1986), y Ortega-Mayagoitia & Rojo (2000) como organismo característico de cuerpos de agua con niveles altos de eutrofización. Esto corresponde a lo mencionado por Arredondo (datos no publ.) quien indica que la proporción más alta de clorofitas en estanques con urea fue de 59%. De manera similar Buck, Baur & Rose (1978), refieren la presencia abundante de clorofitas en estanques con policultivo fertilizado con estiércol de cerdo.

González *et al.* (2002), reportaron para los embalses La Mariposa y Quebrada Seca la dominancia de las clorofitas, *S. setigera* entre ellas, durante el mes de enero que corresponde a la época seca para el primer embalse y en junio para el segundo.

Clasificación funcional. En la tipología de Reynolds (1997), *S. setigera* no es mencionada; sin embargo, Kruk *et al.* (2002), con base en investigaciones realizadas en el lago Rodó (Uruguay), la incluyeron entre los integrantes de la Asociación X₁, un grupo funcional correspondiente a organismos planctónicos asociados a condiciones eutróficas y conformado, casi en su mayoría, por clorofitas. Según Reynolds (1997), en las aguas ricas en nutrientes ocurren a menudo especies de las Asociaciones X₁ (*Chlorella*, *Ankyra* y *Monoraphidium*) y X₂ (nanoplancton eutrófico) conjuntamente con aquellas del ensamble J, constituido también por clorococcales, generalmente sin mucílago, presentes en hábitats ricos en nutrientes y poco profundos y, ocasionalmente, en las aguas superficiales de lagos estratificados y algunas veces formando *blooms*.

Si se acepta: 1) que el embalse es turbio (Porrás-Zapata *et al.*, *et al.*, datos no publ.) y eutrófico y que estos atributos, más que las

algas por sí mismas, son los responsable de las limitaciones de energía electromagnética en el embalse; 2) que, a pesar de lo anterior, la profundidad fótica fue mayor que la profundidad de mezcla en todos los casos, excepto en la presa (Tabla 4) y, 3) que, en consecuencia, las algas fitoplanctónicas, entre ellas *S. setigera*, serán atrapadas y transportadas dentro de la zona de mezcla y llevadas hacia zonas donde no disminuirá la producción fotosintética; y 4) que la atelomixis general del embalse (Loaiza-Restano *et al.* 2011, Bustamante *et al.* 2012) impedirá el hundimiento definitivo de la especie y de las demás algas, manteniéndolas frente a la dosis de luz necesaria para aprovechar la energía lumínica presente, entonces la respuesta evolutiva del *S. setigera*, y de los organismos de su tipo, es promovida por el clima óptico favorable, que suscita la disminución del tamaño o la presencia de formas atenuadas capaces de cosechar la energía lumínica disponible, es decir, fitopláncetes considerados, según Reynolds (1994), como buenas ‘*antenas de luz*’, esto es, células u organismos con una alta relación superficie:volumen bien sea por su tamaño pequeño (croococales de tipo sinecocoides) o por no ser esféricas (*S. setigera* y *Ankistrodesmus* por ejemplo). También cianobacterias filamentosas (*Dolichospermum*), algunas diatomeas (*Ulnaria*, por ejemplo), clorococales, dinoflagelados como *Ceratium*, y cianobacterias como *Microcystis*, muchas de ellas con posibilidad de migrar en la columna de agua y de formar pulsos (Reynolds 1997, 2006). En cuanto a la captación de luz en *S. setigera*, pensamos que es favorecida por la forma alargada y delgada del organismo que le garantiza una mayor superficie de exposición al espectro de energía electromagnética reinante. Estas formas tienen las mejores capacidades adaptativas por tener las mejores respuestas a promedios de baja insolación. La mejor pre-adaptación morfológica para proveer una buena antena de luz es aquella que

coloca el pigmento fotosintético en la máxima área de sección cruzada del campo de luz, lo que es logrado por las células pequeñas, las formas planas, las formas aciculares (como la de *S. setigera*) y los filamentos (Kirk 2011, Reynolds 1988, 1994, 1997, 2006).

Basados en las características del embalse estudiado, y en la similitud de las condiciones ecológicas que se considera favorecen a estos dos grupos, y a la afinidad de *S. setigera* con los miembros de las dos asociaciones, consideramos que podría incluirse indiferentemente en cualquiera de ellas. Además, acorde con lo expresado en la clasificación de Reynolds (1999), Riogrande II es un cuerpo de agua rico en nutrientes, con un epilimnio eutrófico y turbio debido a los aportes provenientes de la cuenca. A esta descripción de hábitat se ajustan también las asociaciones J y X₁ (Reynolds 1997, 1999, 2006).

Reynolds (1999) considera que el estado estable de dominancia por la asociación J conjuntamente con la X₁, (además de la D, no considerada aquí) depende del control simultáneo ejercido por los flujos hidráulico de corto plazo (tiempos de residencia ≤ 4 días) y las entradas continuas de nutrientes. La primera condición no se cumple plenamente en este embalse por el patrón de corrientes ya descrito, sin embargo, parece que prima el aporte de nutrientes y la cuota de luz, que aunque limitada, es suficiente para mantener las asociaciones fitoplanctónicas mencionadas. Los integrantes de estas asociaciones son generalmente algas pequeñas y unicelulares, más raramente cenobiales y con dimensiones que ofrecen razones S/V grandes alcanzan además tiempos de generación de 1.2 a 1.4 d⁻¹ (a temperaturas alrededor de 20°C) equivalentes a dos duplicaciones de biomasa por día, que son las más rápidas cuando comparadas con las de cualquier otro grupo funcional. *S. setigera* mostró tiempos de generación medios (0.07 d⁻¹) muy por debajo de los citados, equivalentes aproximadamente

a 0.1 duplicaciones de biomasa por día), es decir, a un tiempo de 20 días para duplicar su biomasa; no en tanto, es válido anotar que estos valores fueron obtenidos bajo condiciones de campo. Los componentes de estos ensambles poseen, además, tamaño pequeño, alta actividad metabólica sobre un rango amplio de temperaturas, pero especial sensibilidad a las dosis de luz, mayor capacidad de cosechar luz por su alta razón S/V, así como mayores potencialidades de incorporación de nutrientes y crecimiento, pero alta susceptibilidad a la herbivoría; son, pues, estrategias S, o C-R, regidos por la selección de tipo r (Reynolds 1984, 2006, Kruk *et al.* 2002).

En los Grupos Morfo-Funcionales propuestos por Kruk *et al.* (2010), aunque *S. setigera* no es incluido en ninguno de los siete grupos considerados por los autores, creemos que podría formar parte del Grupo IV en el que se reúnen organismos unicelulares grandes, coloniales y/o filamentosos sin ninguno de los rasgos morfológicos categóricos especializados (aerótopos, flagelos, heterocitos, mucílago y exoesqueleto silíceo). Este grupo contiene un espectro de organismos r-seleccionados (p.e. *Monoraphidium griffithii*) a K-seleccionados (p.e. *Zygnema* spp.), además de *Closterium acutum*, *Coelastrum microporum*, Chlorococcales en general y *Pseudanabaena limnetica*. Finalmente, sus integrantes tienen tolerancias moderadas a recursos limitantes y moderadas tasas de hundimiento y no presenta ninguna especie particularmente nociva.

En conclusión, *S. setigera* es un estrategia tipo C que, al igual que otras clorococcales, es un taxón característico de sistemas eutróficos, con altas tasas de crecimiento y de cambio, tiempo de generación relativamente corto, y patrón de distribución temporal de contagio. Sin embargo, en el espacio la especie no se presentó más apiñada en las estaciones más eutrofizadas del embalse (río Chico arriba y río Chico abajo) sino que mostró una distribución

aleatoria cuya causa creemos reside en el régimen de corrientes en el embalse durante el año muestreado, que distribuyó el alga en diferentes puntos del mismo, impidiendo su concentración en unos sitios más que en otros. Por lo anterior, la primera hipótesis formulada fue corroborada parcialmente. Consideramos entonces que la dinámica de *S. setigera* está más regida por una ecología de no-equilibrio, pues los individuos de la especie se concentraron en unos momentos del tiempo más que en otros, parches que correspondieron a los periodos de menor pluviosidad durante los que el ambiente proveyó al organismo las condiciones necesarias para presentar una curva de crecimiento similar a la presentada en un ambiente óptimo. Esta conducta disminuye los efectos de lo que podría convertirse en una competición inter-específica acentuada, pero somete la especie a competición intra-específica y con otras especies igualmente exitosas en los mismos parches temporales. Además, dado que no hubo sincronía entre los intervalos de ocurrencia de los periodos secos y el tiempo de generación del organismo, puede concluirse que la respuesta de la población ante el disturbio no fue de carácter fisiológico ni conductual, sino de tipo demográfico e independiente de la escala espacial utilizada en la investigación.

Acorde con la segunda predicción realizada, los picos de *S. setigera* se presentaron en los periodos de menor pluviosidad en los que efectivamente los nutrientes se concentraron y el clima de luz se afectó. Sin embargo, dada la concentración relativamente alta de recursos (definida como un factor de estrés de baja intensidad) y el que las zonas fótica y de mezcla no tengan profundidades similares, ajusta a *S. setigera* cuya respuesta adaptativa frente al clima óptico del cuerpo de agua se materializa en su forma atenuada, plana y acicular que la sitúan como una buena antena captadora de luz. Por todo lo anterior, consideramos que *S. setigera* puede incluirse bien sea en la asociación J o en la

X₁ de Reynolds y que forma parte del Grupo Morfo-Funcional IV de Kruk *et al.* (2010).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado con datos del proyecto “Caracterización limnológica del embalse Riogrande II, Antioquia, Colombia” (cód. 418) financiado por el Comité de Investigaciones (CODI) de la Universidad de Antioquia. Agradecemos a Empresa Públicas de Medellín por facilitar la infraestructura disponible en el embalse para realizar los muestreos.

LITERATURA CITADA

- ALVAREZ-COBELAS, M. & B.A. JACOBSEN. 1992. Hypertrophic phytoplankton: an overview. *Freshwater Forum*. 2: 184-199.
- BUCK, H.D., R.J. BAUR & R.C. ROSE. 1978. Utilization of swine manure in a polyculture of Asian and North American Fishes. *Transactions of American Fisheries Society* 107/1: 216-222.
- BUSTAMANTE, C., J.J. RAMÍREZ R, A. BOLTOVSKOY & A. VALLEJO. 2012. Spatial and temporal change characterization of *Ceratium furcoides* (Dinophyta) in the equatorial reservoir Riogrande II, Colombia. *Acta Limnologica Brasiliensia* 24: 207-219. <http://dx.doi.org/10.1590/S2179-975X2012005000039>.
- CAMBRA-SÁNCHEZ J., M. ÁLVAREZ-COBELAS & M. ABOAL-SANJURJO. 1998. *Lista florística y bibliográfica de los clorófitos (Chlorophyta) de la Península Ibérica, Islas Baleares e Islas Canarias*. In: J. García-Aviles & E. Rico (eds.). *Lista de la flora y fauna de la Península Ibérica*. 1-64. Asociación Española de Limnología, Burgos.
- CARAU, I. 2002. The algae of Romania. *Studii si Cersetari, Universitatea Bacau, Biologie* 7:1-694.
- COMAS, A. 1996. *Las Chlorococcales dulceacuícolas de Cuba*. *Biblioteca Phycologica* 99. J. Cramer, Stuttgart.
- ECHENIQUE, R.O. & P.M. ARENAS. 1994. Fitoplancton de la Laguna Vitel. I. *Gayana Botánica* 51: 89-104.
- ECHENIQUE, R.O. & J.M. ESTEVEZ. 2002. Estimación de la Biomasa (Biovolumen) de algas planctónicas de la Laguna Vitel, Buenos Aires, Argentina. *Natura Neotropicalis* 33 (1 y 2): 39-46.
- ECHENIQUE, R.O., M. NÚÑEZ-AVELLANEDA & S.R. DUQUE. 2013. Chlorococcales de la Amazonia Colombiana. II. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 48 (3-4): 407-420.
- FANÉS-TREVIÑO, I., A. COMAS-GONZÁLEZ & P.M. SÁNCHEZ-CASTILLO. 2009. Catálogo de las algas verdes cocales de las aguas continentales de Andalucía. *Acta Botánica Malacitana* 34:11-32.
- GONZÁLEZ, E.J., M. ORTAZ, M.L. MATOS, J. MENDOZA, C. PEÑAHERRERA & V. CARRILLO. 2002. Zooplankton de dos embalses neotropicales con distintos estados tróficos. *Interciencia* 27: 551-558.
- GONZÁLEZ, E.J., M. ORTAZ, C. PEÑAHERRERA, E. MONTES, M.L. MATOS & J. MENDOZA. 2003. Fitoplancton de cinco embalses de Venezuela con diferentes estados tróficos. *Limnetica* 22: 15-35.
- GUARRERA, SA., S.M. CABRERA, F. LÓPEZ & G. TELL. 1968. Fitoplancton de las aguas superficiales de la Provincia de Buenos Aires I. Área de la Pampa Deprimida. *Revista del Museo de La Plata Sección Botánica* 10: 223-331.
- GUARRERA, S.A. & R.O. ECHENIQUE. 1992. Las algas del sistema del río Limay (R. Argentina). II. Chlorophyta: 3. Chlorococcales. *Cryptogamie, Algoogique* 13: 257-272.
- HARRIS, G. 1986. *Phytoplankton ecology. Structure, function and fluctuation*. Chapman & Hall, Nueva York. 384 pp.
- HINDÁK, F. 1977. *Studies on the Chlorococcal algae (Chlorophyceae)*. I. *Biologické Práce* 23, Veda, Bratislava. 190 pp.
- HINDÁK, F. 1984. *Studies on the Chlorococcal algal (Chlorophyceae)*. III. *Biologické Práce* 30, Veda, Bratislava. 308 pp.

- HINDÁK, F. 1988. *Studies on the Chlorococcal algae (Chlorophyceae)*. IV. Biologické Práce 34, Veda, Bratislava. 263 pp.
- HINDÁK, F. 1990. *Studies on the Chlorococcal algae (Chlorophyceae)*. V. Biologické Práce Veda, Bratislava. 225 pp.
- HORNE, A.J. & C.R. GOLDMAN. 1994. *Limnology*. 2nd edition. McGraw-Hill, Nueva York. 576 pp.
- INTARTAGLIA, C. & S.E. SALA. 1989. Variación estacional del Fitoplancton en un lago no estratificado: Embalse Paso de las Piedras, Argentina. *Revista Brasileira de Biologia* 49: 873-882.
- JOHN, D.M. & P.M. TSARENKO. 2002. Order Chlorococcales. In: D.M. John & B.A. Whitton & A.J. Brook (eds.). *The Freshwater Algal Flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae*. 327-409. Cambridge University Press, Cambridge.
- KALFF, J. & S. WATSON. 1986. Phytoplankton and its dynamics in two tropical lakes: a tropical and temperature zone comparison. *Hydrobiologia* 138: 161-176 pp.
- KHONDKER, M. 2007. New Records of Phytoplankton for Bangladesh. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy* 16:1-8.
- KIRK, J.T.O. 1976. A theoretical analysis of the contribution of algal cells to the attenuation of light within natural waters. III. Cylindrical and spheroidal cells. *New Phytologist* 77: 341-358.
- KOMÁREK, J. & B. FOTT. 1983. In: G. Huber-Pestalozzi (ed.). *Das phytoplankton des Süßwassers, Systematik u Biologie*. 13d. 16,7, E. Schweizerbart, Stuttgart.
- KRUK, C., N. MAZZEO, G. LACEROT, & C.S. REYNOLDS. 2002. Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. *Journal of Plankton Research* 24: 901-912.
- KRUK, C., V.L.M. HUSZAR, E.T.H.M. PEETERS, S. BONILLA, L. COSTA, M. LÜRLING, C.S. REYNOLDS & M. SCHEFFER. 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology* 55: 614-627. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2009.02298.x
- LEWIS, W. 1978. Spatial distribution of the phytoplankton in a tropical lake (Lake Lanao, Philippines). *Internationale Revue der gessantem Hydrobiologie* 63: 619-635.
- LOAIZA-RESTANO A.M., J.J. RAMÍREZ-RESTREPO, R.O. ECHENIQUE, A. VALLEJO & L.Y. ORTIZ-M. 2011. Dinámica espacio-temporal de cuatro especies de *Staurastrum* (Meyen 1829, emend. Ralfs 1848). *Oecologia Australis* 15: 726-746, 2011 15: 726-746. DOI:10.4257/oeco.2011.1503.22
- LUND, J.W.G., C. KIPLING & E.D. LE CREN. 1958. The inverted microscope method of estimating Algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia* 11: 143-170.
- MACKERETH, J.J., H.J. HERON & J.F. TALLING. 1978. *Water analysis. Some revised methods for limnologists*. Freshwater Publication # 36. Titus Wilson & Son Ltd., Inglaterra.
- MARQUEZ, G. & G. GUILLOT. 2001. *Ecología y efecto ambiental de embalses, aproximación con Colombianos*. Universidad Nacional de Colombia. Medellín. Colombia. 218 pp.
- MATTOX, K.R. & K.D. STEWART. 1984. Clasificación of the green algae: a concept based on comparative cytology. In: D.E. Irvine & D.M. John (eds.). *The systematic of the green algae*. 29-72. Academic Press, Londres.
- ORTEGA-MAYAGOITIA, E. & C. ROJO. 2000. Fitoplancton del parque nacional Las Tablas de Daimiel III. Diatomeas y Chlorophytas. *Anales Jardín Botánico de Madrid* 58: 17-37.
- PADISÁK, J. 2003. Dominant species, functional assemblages and frequency of equilibrium Phases in late summer phytoplankton assemblages in Hungarian small shallow lakes. *Hydrobiologia* 172: 157-168.
- RAMÍREZ, J.J. 1986. Fitoplancton de red en el embalse del Peñol, Colombia. *Actualidades Biológicas* 15:1-13.
- RAMÍREZ, J.J. 1999. Dinámica ecológica de *Aphanizomenon aphanizomenoides*

- (Cyanophyta, cyanophyceae) en un sistema eutrófico tropical. *Acta Limnologia Brasiliensia* 11:27-45.
- REYNOLDS, C.S. 1984. *The Ecology of freshwaters phytoplankton*. Cambridge University Press. Londres. 320 pp.
- REYNOLDS, C.S. 1988. Functional morphology and the adaptative strategies of freshwater phytoplankton. In: C.D. Sandgren (ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. 388-433. Cambridge University Press, Cambridge.
- REYNOLDS, C.S. 1994. The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. *Hydrobiologia* 289: 9-21.
- REYNOLDS, C.S. 1997. *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*. Ecology Institute, Germany. Oldendorf/ Luhe. 371pp.
- REYNOLDS, C.S. 1999. Phytoplankton assemblages in reservoirs. In: J.G. Tundisi & M. Straškraba (eds.). *Theoretical reservoir and its applications*. 439-456. International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Science and Backhuys Publishers. São Carlos, Brazil.
- REYNOLDS, C.S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University, Cambridge. 384 pp.
- ROS, J. 1979. *Prácticas de Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona. 181 pp.
- SALA, S.E. & C. INTARTAGLIA. 1985. Estudio taxonómico del fitoplancton del Embalse Paso de las Piedras, Buenos Aires, Argentina. *Lilloa* 36: 149-263.
- SARTORY, D.P. & J.U. GROBBELAAR. 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia* 114: 177-187.
- UTERMÖHL, H. 1958. Zur vervollkommung der quantitative phytoplankton-methodik. *Mitteilungen Aus Den Institut Für Verhandlungen Und Theoretical Angewandt Llimnologie* 9: 1-38.
- VEGAS-VILARRÚBIA T. & W. RIEHL. 2001. Contribución al conocimiento del fitoplancton del embalse del Guri (Venezuela). *Acta Botánica Venezuelica* 24: 93-132.
- WETZEL, R.G. & G.E. LIKENS. 2000. *Limnological analyses*. 3rd ed. Springer, NuevaYork. 429 pp.

Recibido: 19/02/2014

Aceptado: 10/09/2015