

Estructura del fitoplancton según la condición metabólica de lagos andinos ubicados en diferente rango altitudinal

Structure of the phytoplankton according to the metabolic condition of andean lakes located in a different altitudinal range

Yaneth Viviana Hernández-Sierra* , Adriana Ximena Pedroza-Ramos  y Nelson Javier Aranguren-Riaño 

Unidad de Ecología en Sistemas Acuáticos (UDES), Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia

*Autor de correspondencia: yaneth.hernandez01@uptc.edu.co

Recibido: 27 de abril de 2021

Aceptado: 15 de agosto de 2021

Publicación en línea: 21 de septiembre de 2021

Resumen

Palabras clave:
algas; altitud; metabolismo de lagos;
carbono orgánico disuelto;
Chl-*a*, cordillera Oriental

La estructura taxonómica de la comunidad fitoplanctónica se encuentra influenciada por múltiples factores, en su mayoría integrados en aspectos funcionales y del metabolismo del ecosistema. Con el objetivo de evaluar la variación en la estructura del fitoplancton según las condiciones limnológicas y los procesos metabólicos descritos a través de COD y Chl-*a*, se realizó un estudio en 12 lagos de la cordillera Oriental colombiana agrupados en diferente rango altitudinal (alta montaña tropical, andino y tierras bajas). Se hicieron mediciones de variables físicas y químicas, incluyendo descriptores del metabolismo de los lagos (COD y Chl-*a*), junto a la caracterización de la estructura taxonómica del fitoplancton. Según el análisis de componentes principales (ACP), los lagos se ordenaron en función de la combinación de factores geológicos, altitudinales y geomorfológicos asociados al rango altitudinal y el grado de mineralización. De acuerdo con los números de Hill, la expresión de la diversidad de la comunidad fitoplanctónica se organizó independientemente del factor altitudinal; y según el índice de Sorensen, los lagos andinos y de tierras bajas presentaron mayor similitud en la composición taxonómica de sus comunidades. En cuanto a la condición metabólica de los lagos y su asociación con la estructura de fitoplancton, se obtuvieron cuatro combinaciones: 1) predominio de sistemas mixtos con baja o intermedia concentración de COD y Chl-*a*, asociados con las clases Chlorophyceae y Zignematophyceae; 2) relevancia de la vía heterotrófica, con predominio de las clases Bacillariophyceae y Chlorophyceae; 3) sistema mixto con alta concentración de COD y Chl-*a*, asociado con las clases Cyanophyceae y Euglenophyceae, y 4) relevancia de la vía autotrófica, relacionada con las clases Cyanophyceae y Chlorophyceae.

Abstract

Key words:
algae; altitude; lakes metabolism;
dissolved organic carbon;
Chl-*a*, Eastern mountain range

The taxonomic structure of the phytoplankton community is influenced by multiple factors, mostly integrated into functional aspects and the metabolism of the ecosystem. To evaluate the variation in the structure of the phytoplankton in relation to the limnological conditions and metabolic processes described through COD and Chl-*a*, a study was carried out in 12 lakes of the Colombian Eastern Cordillera grouped in different altitudinal range (high tropical mountain, Andean and lowlands). Measurements of physical and chemical variables were made, including descriptors of lake metabolism (dissolved organic carbon and chlorophyll-*a*), together with the characterization of the taxonomic structure of phytoplankton. According to the Principal Component Analysis (PCA), the lakes were ordered based on the combination of geological, altitudinal and geomorphological factors associated with the altitudinal range and the degree of mineralization. According to the Hill Numbers, the expression of the diversity of the phytoplankton community was organized independently of the altitudinal factor; and according to the Sorensen index, the Andean and lowland lakes presented greater similarity in the taxonomic composition of their communities. Regarding the metabolic condition of the lakes and its association with the phytoplankton structure, four combinations were obtained: 1). The predominance of mixed systems with a low or intermediate concentration of DOC and Chl-*a*, associated with the Chlorophyceae and Zignematophyceae classes; 2). Relevance of the heterotrophic pathway, with a predominance of the Bacillariophyceae and Chlorophyceae classes; 3). Mixed systems with a high concentrations of DOC and Chl-*a*, associated with the Cyanophyceae and Euglenophyceae classes; 4). Relevance of the autotrophic pathway, related to the Cyanophyceae and Chlorophyceae classes.

Introducción

En los Andes tropicales los sistemas lénticos se caracterizan por expresar una gran diversidad biológica, explicada por una compleja historia geológica y una amplia heterogeneidad altitudinal (Richerson *et al.*, 1986; Donato *et al.*, 1996). En Colombia, esto se reconoce en sistemas de clasificación de los lagos como el propuesto por Donato (1998), quien agrupó los sistemas acuáticos colombianos en provincias limnológicas altitudinales: alta montaña tropical (ubicada por encima de los 3000 msnm), andina (entre los 3000-1000 msnm), tierras bajas (por debajo de los 1000 msnm) y costera (sobre el nivel del mar como estuarios y bahías, no consideradas en este estudio). Posterior a esta clasificación, se han llevado a cabo revisiones y estudios a cerca de la distribución, heterogeneidad y diversidad de ambientes acuáticos que también se expresan en los Andes, proporcionando información para proponer clasificaciones adicionales con variedad de enfoques y perspectivas (Ricaurte *et al.*, 2019).

En general, los lagos ubicados en la alta montaña se encuentran menos influenciados por actividad antrópica, siendo altamente sensibles a variaciones ambientales. Además, son considerados zonas de especiación, endemidad y excelentes centinelas de cambio climático tanto a nivel regional como global, relacionados directamente con el factor altitudinal (Lomolino, 2001; Körner, 2007; Adrian *et al.*, 2009; Catalan y Donato, 2016). En contraste, los lagos ubicados en tierras bajas presentan fluctuaciones en cuanto a sus condiciones tróficas, y algunos de ellos suelen estar altamente influenciados por actividad antrópica, aumento en la carga de nutrientes procedentes de las cuencas de drenaje y enriquecimiento de materia orgánica tanto autóctona como alóctona (Donato, 1998; Montoya y Aguirre, 2009; Hernández *et al.*, 2013). Las expresiones ambientales derivadas por cambios altitudinales permiten evaluar y comprender respuestas de los organismos y los ecosistemas frente a cambios macroespaciales y locales del medio (Sundqvist *et al.*, 2013), reflejados en la distribución, la riqueza y la abundancia de las comunidades acuáticas y, quizá de mayor relevancia, en el metabolismo y el funcionamiento de los lagos (Margalef, 1983; Machado *et al.*, 2016).

El fitoplancton desempeña un rol fundamental en los procesos ecosistémicos de los lagos como componente esencial de la producción primaria, considerado base para las redes tróficas en ecosistemas acuáticos (Escribano y Castro, 2004; Toro Castaño *et al.*, 2012). Existe una amplia diversidad en su tamaño, morfología y formación de colonias, y su crecimiento se

encuentra limitado principalmente por factores ambientales como la disponibilidad de nutrientes y la profundidad de la zona de mezcla, los cuales a la vez están controlados por factores externos (viento, precipitación, radiación solar) e internos (turbulencia, estratificación, tasa de renovación del agua) (Reynolds, 2006; Carreto *et al.*, 2007; Roldán Pérez y Ramírez Restrepo, 2008; Esteves, 2011). En Colombia, se ha reportado que el fitoplancton expresa diferencias en su estructura y composición relacionadas con barreras geográficas de la cordillera de los Andes, efectos del cambio climático, cambios en el uso de la tierra y aumento de la temperatura en los sistemas (Maldonado *et al.*, 2011).

Los patrones de diversidad de algas planctónicas dependen de factores bióticos y abióticos del sistema (Reynolds, 2006). Generalmente, en lagos oligotróficos de alta montaña se encuentra mayor riqueza de especies, aunque las bajas temperaturas limitan su crecimiento y proliferación, predominando clases como Dinophyceae, Zignemathophyceae y Bacillariophyceae, mientras que en lagos eutróficos de tierras bajas, caracterizados por presentar poca diversidad, las altas concentraciones de materia orgánica y la reducida transparencia de los sistemas provocan intensa reproducción de las clases Chlorophyceae, Euglenophyceae y Cyanophyceae (Donato *et al.*, 1996; González *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2013; Catalan y Donato, 2016; Peraza Escarrá, 2017).

A través del estudio de la estructura de comunidades como el fitoplancton se facilita la comprensión del metabolismo de los ecosistemas acuáticos; es decir, permite entender el flujo de energía y el movimiento de nutrientes entre componentes y compartimentos, que a su vez indican la eficiencia del funcionamiento de los sistemas (Odum, 1972; Esteves, 2011). El metabolismo comprende tres etapas: producción (realizada por organismos capaces de sintetizar la propia materia orgánica), consumo (llevada a cabo por organismos que obtienen energía directa o indirectamente a partir de materia orgánica sintetizada por productores primarios) y descomposición (realizada por medio del bucle microbiano y la cadena de detritos) (Esteves, 2011). Este proceso puede darse por dos vías: la autótrofa, basada en la productividad autóctona llevada a cabo por el fitoplancton, que es capaz de abastecer la demanda de energía y nutrientes en el sistema, o la heterótrofa, la cual depende de contribuciones alóctonas de materia orgánica para subsistir (Roldán Pérez y Ramírez Restrepo, 2008). Variables como la clorofila *a* (Chl-*a*) y el carbono orgánico disuelto (COD) son consideradas indicadores del metabolismo en sistemas acuáticos debido a que se encuentran directamente

relacionadas con la estructura y la función de las comunidades planctónicas (Adrian *et al.*, 2009; De los Ríos *et al.*, 2010).

La Chl-*a* desempeña un papel fundamental en la recolección de energía luminosa para llevar a cabo la fotosíntesis, y su análisis proporciona información sobre la condición metabólica de los sistemas asociada a la vía autotrófica (Kuczynska *et al.*, 2015; Steinman *et al.*, 2017). En cuanto al COD, este puede ser alóctono o autóctono y provenir de plantas con metabolismo C4 (macrófitas) o C3 (fitoplancton, vegetación circundante) o del detritus, considerándose de gran importancia en la producción total de los lagos (Del Giorgio y Peters, 1994; Williamson *et al.*, 1999; Moore *et al.*, 2004; Torres-Bejarano *et al.*, 2014). Alguna fracción del COD puede provenir de bacterias e influir sobre la productividad, la abundancia y la composición del plancton, pues estas no solo liberan nutrientes que favorecen el desarrollo del fitoplancton, sino que también incorporan el COD, y su biomasa queda disponible para otros microorganismos (protozoos, microcrústaceos), actuando como una vía trófica alternativa en el metabolismo de los lagos (Coveney, 1982; Rejas *et al.*, 2005; Canosa y Pinilla, 2007; Caraballo-García *et al.*, 2012). Para el caso de lagos de montaña, cuando la relación entre COD y biomasa algal es estrecha, se considera que la actividad heterotrófica depende de procesos autóctonos con mayor relevancia de la vía autotrófica, a diferencia de aquellos sistemas con importantes aportes alóctonos, en donde dicha relación no es evidente y la vía heterotrófica tendría mayor relevancia (Jacobsen y Dangles, 2017).

Las investigaciones que asocian la estructura de fitoplancton con procesos ecosistémicos y variadas condiciones ambientales en lagos ubicados a diferente altitud son escasas (Dodson *et al.*, 2000; Moore *et al.*, 2004). Por tanto, incorporar análisis de asociación entre diferentes condiciones limnológicas y de procesos como el metabolismo con la estructura taxonómica de las algas planctónicas constituye un elemento esencial para comprender respuestas y la organización de las especies frente a cambios en la disponibilidad y concentración de fuentes de energía, vinculados con patrones altitudinales (Donato-Rondón, 2001; Moore *et al.*, 2004; Trudnowska *et al.*, 2018). En este contexto, se propuso evaluar la variación en la estructura de fitoplancton con relación a las condiciones limnológicas y los procesos metabólicos descritos a través de las concentraciones

de COD y Chl-*a* en 12 lagos andinos ubicados en diferente rango altitudinal. De este modo se deriva la hipótesis de que existen diferencias en la diversidad y estructura de la comunidad fitoplanctónica en los lagos a lo largo de los rangos altitudinales, asociadas principalmente con la vía metabólica relevante de los sistemas.

Materiales y métodos

Área de estudio

Para la realización de este estudio se seleccionaron 12 lagos de la cordillera Oriental colombiana, ubicados en tres categorías sobre un rango altitudinal que oscila entre 194 -3699 msnm, distribuidos en los departamentos de Boyacá, Caldas, Casanare y Cundinamarca (figura 1). Esta formación montañosa tiene una temperatura media atmosférica que varía desde 30 °C en zonas bajas hasta 9 °C en zonas altas (>4000 msnm). La precipitación anual típica presenta dos períodos lluviosos (abril-mayo y octubre-noviembre) y dos períodos secos (comienzo y final del año). En cuanto a la vegetación, esta se encuentra sujeta a variaciones de humedad, temperatura y ubicación altitudinal (Narváez-Bravo y León-Aristizábal, 2001; Guzmán *et al.*, 2014).

Diseño de muestreo y medición de variables físicas y químicas

Se realizó una toma de muestras por sistema entre diciembre de 2018 y enero de 2019. En la zona limnética de cada lago se hicieron mediciones in situ de: transparencia (disco Secchi), profundidad (ecosonda-ECOTEST), pH, temperatura, conductividad eléctrica (conductímetro YSI 85), oxígeno disuelto (método Winkler), alcalinidad y dureza (kits Aquamerck).

Para el análisis de nitrógeno total (NT), se tomaron muestras de 20 ml de agua, las cuales se filtraron, se preservaron con H₂SO₄ hasta un pH<2 y se refrigeraron a ~4 °C. Las muestras de COD, por su parte, se filtraron a través de filtros en microfibra de vidrio Advantec GF-75 de 0,47 μm de poro y se refrigeraron a -6 °C (Potter y Wimsatt, 2005). Estas muestras se analizaron en el laboratorio analítico de la Universidad de California en Davis (UC Davis).

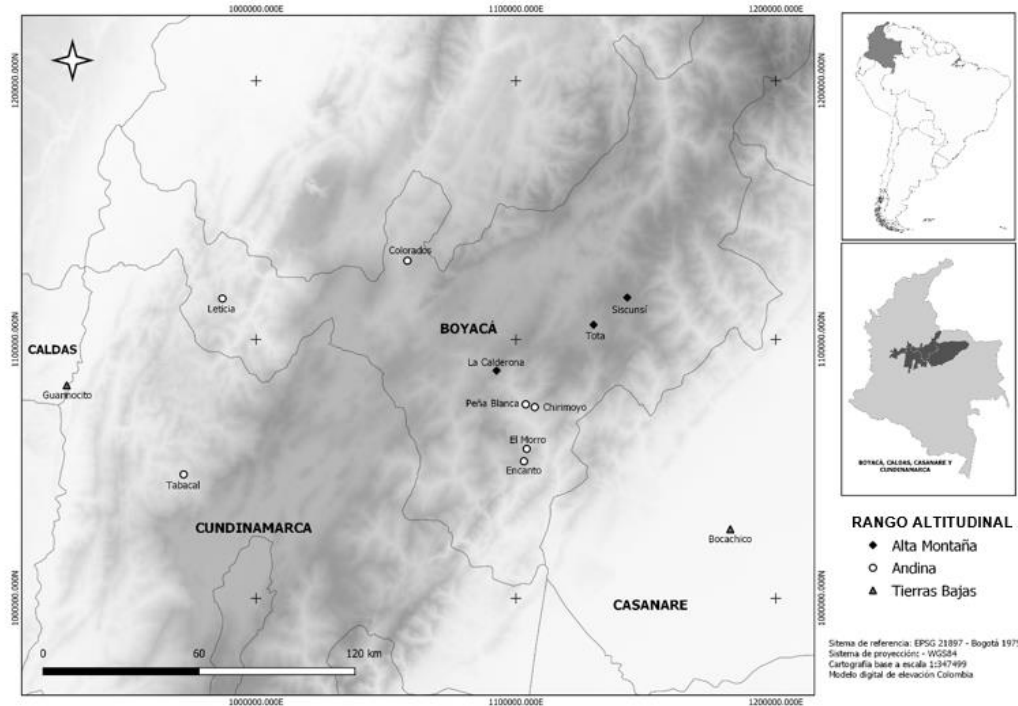


Figura 1. Ubicación geográfica de los 12 lagos en estudio, de acuerdo con su clasificación por rango altitudinal. Elaborado en QGIS.

Respecto al análisis de Chl-*a*, las muestras se filtraron a través de filtros en microfibras de vidrio Advantec GF-75 de 0,45 µm de poro. Los filtros se guardaron en bolsas de papel aluminio, se refrigeraron a -20 °C (Roldán Pérez y Ramírez Restrepo, 2008; Wetzel y Likens, 2013) y se trasladaron al laboratorio de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC) para su análisis, siguiendo el método monocromático en espectrofotómetro descrito por Aminot y Rey (2000).

Muestreo y procesamiento de fitoplancton

Se tomaron muestras de 200 ml de agua utilizando una botella de tipo Van Dorn, se almacenaron en frascos ámbar y se fijaron con Lugol, adicionando 1 ml por cada 100 ml de muestra (Schwoerbel, 1975). La identificación de fitoplancton (género y/o especie) se realizó mediante el uso de claves taxonómicas (Parra *et al.*, 1982; Streble y Krauter, 1987; Bicudo y Menezes, 2006; Bellinger y Sigee, 2015) y observaciones en un microscopio óptico (Nikon Eclipse E200).

Para la evaluación cuantitativa, se empleó el método de sedimentación en cámaras tubulares (Utermöhl, 1958). Se tomaron 10 ml de muestra (exceptuando del lago Bocachico, donde debido a su alta concentración se tomaron 2 ml), se dejaron sedimentar durante 1-4 h por mililitro de columna de sedimentación, y posteriormente fueron observadas en un microscopio invertido Olympus CKX41, con una magnificación

de 200X (Edler, 1979; Andersen y Thronsen, 2004). Se contaron campos al azar y se realizó una curva de acumulación de especies para cada lago, con el fin de garantizar que la mayoría de las especies fueran contadas por lo menos una vez (Ramírez, 2000).

Tratamiento y análisis de la información

Para establecer el ordenamiento de los lagos de acuerdo con la expresión de variables físicas, químicas e indicadores de metabolismo en función de la altitud, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) tipo correlacional (McCune *et al.*, 2002), empleando el paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2020) del software libre R (R Core Team, 2020).

En cuanto a la riqueza de morfoespecies, géneros y familias de acuerdo con los diferentes rangos altitudinales, se elaboró una lista sistemática de especies, y para describir los atributos de la diversidad genérica de la comunidad fitoplanctónica se estimaron los números de Hill (Jost, 2006) conocidos, así como los números efectivos de especies usando el paquete iNEXT, basado en rarefacción y extrapolación de diversidad de especies (Hsieh *et al.*, 2016). Posteriormente, la información obtenida para cada uno de los órdenes 0D (riqueza), 1D (especies comunes) y 2D (especies dominantes) se plasmó en un perfil de diversidad (figura 2) utilizando el programa Sigma Plot versión 12.0. La exclusividad se estimó como la proporción de taxones

únicos presentes en un sistema y aplica solamente a los lagos agrupados en cada rango altitudinal.

Se estimó el índice de Sorensen para medir la disimilitud en la composición de géneros entre los diferentes rangos altitudinales (Magurran, 1988), y se realizó un análisis de agrupamiento empleando el método *Average* para conformar los grupos (Borcard *et al.*, 2018). Los datos se analizaron usando el paquete Betapart (Baselga *et al.*, 2021) del software libre R (R Core Team, 2020).

También se llevó a cabo un análisis de correspondencia canónica (ACC) para identificar patrones de asociación entre las variables ambientales y las abundancias de las algas a nivel de

clase (Ter Braak, 1986; McCune *et al.*, 2002).

Se empleó el paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2020) del software libre R (R Core Team, 2020), con las funciones CCA y las funciones triplot y la transformación de variables ambientales, con media de cero y varianza unitaria, mientras que para las biológicas se usó Hellinger, un tipo de distancia euclidiana apropiado para análisis multivariados cuando se trabaja con abundancias de especies, en donde cada una de ellas se divide por la abundancia total del lugar y su resultado es transformado por raíz cuadrada (Legendre y Legendre, 2012). De esta forma, tanto las variables ambientales como las biológicas son estandarizadas.

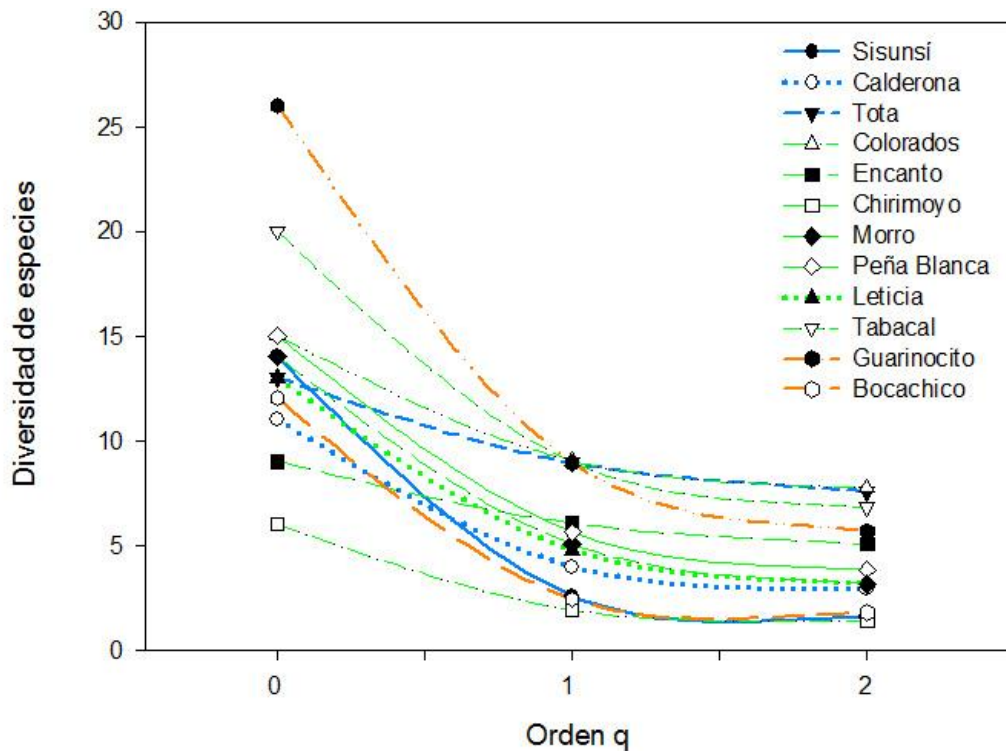


Figura 2. Valores de diversidad o números de Hill para los 12 lagos estudiados.

Asimismo, se elaboró un modelo conceptual cualitativo fundamentado en análisis de contingencia. Este tipo de modelo se caracteriza por una representación gráfica de las posibles asociaciones entre los componentes y la integración de diferentes niveles de información, con base en aproximaciones teóricas (Heemskerk *et al.*, 2003). De tal manera, cada lago se asignó en uno de dos niveles según la expresión cuantitativa de las variables COD y Chl-*a*, indicadoras de la condición metabólica. Se usó la mediana de cada serie como el valor de

referencia para separar los niveles en el modelo: en el caso de la concentración de Chl-*a*, el nivel bajo corresponde a lagos oligomesotróficos, y el nivel alto, a lagos eutróficos (Esteves, 2011). Se generaron cuatro categorías cualitativas en las que se clasificaron los lagos: 1) relevancia de vía autotrófica; 2) mixto con bajo nivel trófico; 3) relevancia de vía heterotrófica, y 4) mixto con alto nivel trófico. En cada una se incorporó información relevante acerca de características limnológicas y de la estructura del fitoplancton.

Resultados

Variables físicas y químicas

En la tabla 1 se reseñan los datos de condiciones limnológicas para los lagos por rango altitudinal. Los lagos con mayor profundidad, temperaturas menores a 18 °C y bajas concentraciones de COD y Chl-*a* corresponden al rango de alta montaña. Los lagos del rango andino, por su parte, presentaron transparencias medias entre 0,5-4 m, la concentración más alta de Chl-*a* (26,0 µg/l) y profundidades que oscilaron entre los 4-16 m. Luego, en el rango de tierras bajas se situaron los lagos menos profundos (<2,1 m), con temperaturas mayores a 29,8 °C y la concentración más alta de COD (12,1 ppm).

El ACP explicó el 64,32 % de la varianza para los dos primeros componentes: 36,35 % y 27,97 %, respectivamente. Para el primer componente, las variables más explicativas fueron

conductividad eléctrica, dureza y alcalinidad, mientras que para el segundo fueron COD, transparencia y profundidad (figura 1, [material suplementario](#)).

El *biplot* mostró que en el componente uno los lagos se ordenaron independientemente de la altitud, pero presentaron una relación con el grado de mineralización del agua, agrupándolos con los valores más altos de conductividad eléctrica, dureza, alcalinidad y pH. Por el contrario, el componente dos indicó una ordenación de los lagos en función de variables relacionadas con la altitud, agrupando, por una parte, los de tierras bajas y los andinos que presentaron alta temperatura, menor transparencia y baja profundidad, y por otra parte, lagos de alta montaña tropical y el restante de lagos andinos que presentaron alta profundidad, mayor transparencia y baja temperatura.

Tabla 1. Valores para las variables ambientales consideradas en cada lago: msnm=altitud; N=latitud; W=longitud; DS=transparencia Secchi en m; Prof=Profundidad en m; T=temperatura en °C; O₂=oxígeno disuelto en mg/l; Cd=conductividad eléctrica en µs/cm; Dur=dureza en mg/l; Alc=alcalinidad en mmol/l; NT=nitrógeno total en mg/l; COD=carbono orgánico disuelto en ppm; Chl-*a*=clorofila a en µg/l.

Rango altitudinal	Lago	msnm	N	W	DS	Prof	pH	T	O2	Cd	Dur	Alc	NT	COD	Chl- <i>a</i>
Alta montaña tropical	Siscunsi	3699	05°38'45,6"	72°47'17,1"	1,5	3,1	7,5	13,4	6,2	57,7	4,3	1	0,5	3,6	5,5
	La Calderona	3143	05°23'30"	73°14'32,9"	2,2	27	6,9	18	6,4	5,6	0,4	0,5	0,2	3,9	2,7
	Tota	3015	05°33'04"	72°54'18,6"	5	44	8,3	17,5	6,4	94,1	4,2	0,8	0,4	2,4	1,5
	Los Colorados	2430	05°46'33,1"	73°33'05"	0,6	4	6,7	20,6	7,5	10,3	0,5	0,3	0,4	8,2	5,8
	El Encanto	2178	05°04'28,6"	73°08'51,6"	4	6,2	6,0	16,8	6,5	15,4	0,9	0,3	0,2	1,9	10,5
	Chirimoyo	1984	05°15'50"	73°06'35,5"	1,3	5,6	4,7	22,1	3,6	12,2	0,3	0,9	0,4	8,6	5,1
	El Morro	1883	05°07'04,7"	73°08'17,4"	0,7	10	8,8	22,3	8,5	82,2	4	0,8	0,7	2,1	26,0
Andino	Peña Blanca	1679	05°16'24,8"	73°08'28,9"	1,6	4,2	5,9	21,2	8,8	16,4	0,9	0,8	0,3	1,5	7,9
	Leticia	1514	05°38'38,1"	74°11'39,2"	1,9	13,4	6,1	23	7	15,8	0,9	0,5	0,2	9,2	5,8
	Tabacal	1392	05°01'45,3"	74°19'43,0"	0,5	16,1	7,9	24,1	9,6	211,7	10,8	1,3	0,7	3,5	12,2
Tierras bajas	Guarinocito	202	05°20'25,9"	74°44'04,7"	0,5	2,1	7,1	31,5	4,9	168,9	6,6	1,7	0,4	6,7	24,6
	Bocachico	194	04°50'09,6"	72°25'56,7"	0	0,5	6,6	29,8	6,6	13,1	0,7	0,5	1,2	12,1	0,4

Diversidad beta 0.8395

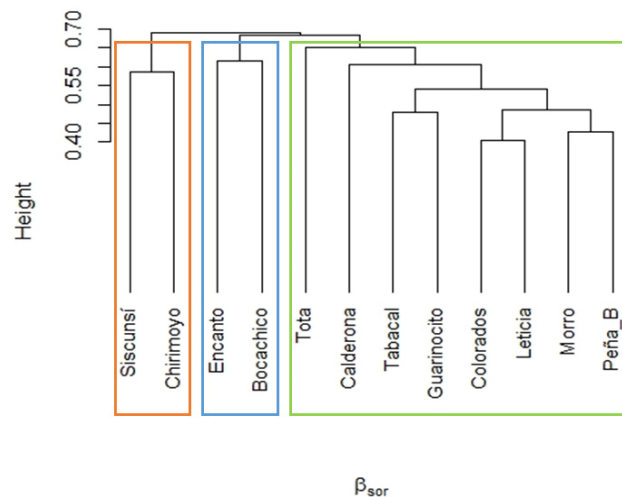


Figura 3. Dendrograma para la agrupación de los lagos con base en la disimilitud en la composición de géneros.

Estructura taxonómica y variación altitudinal

Se identificaron 159 morfoespecies distribuidas en 70 géneros, 41 familias, 25 órdenes, 11 clases y 8 divisiones. El rango altitudinal de tierras bajas presentó la mayor riqueza de géneros (37 %), seguido por el de alta montaña tropical (33 %), mientras que en el rango andino se estimó la menor riqueza (30 %).

Del total de géneros reportados, 30 fueron considerados como exclusivos con un 43 % para el rango de alta montaña tropical, seguido de los rangos andino y de tierras bajas con un 40 % y un 17 % respectivamente. Se destacaron los lagos Siscunsi (alta montaña) por presentar el mayor porcentaje de exclusividad (20 %) y Chirimoyo y El Morro (andinos) por expresar la menor exclusividad.

La expresión de la diversidad de la comunidad fitoplanctónica se organizó independientemente del factor altitudinal. Guarinocito presentó la mayor riqueza de taxones (orden 0) con 26 géneros, mientras que los valores para los taxones comunes y dominantes (orden 1 y 2) decrecieron. La menor riqueza la presentó Chirimoyo, del rango andino, con 6 géneros. La comunidad con mayor diversidad de taxones comunes (orden 1) fue Los Colorados; en cambio, la menos diversa para este orden fue Chirimoyo, ambos lagos del rango andino. En cuanto a diversidad de taxones raros (orden 2), la comunidad con mayores valores fueron Tota y Los Colorados; por su parte, la menor diversidad para este orden se presentó en Bocachico. En forma general, se observa mayor heterogeneidad en la abundancia de géneros de fitoplancton para los lagos del rango de tierras bajas (Guarinocito y Bocachico), con pendientes más pronunciadas, los cuales mostraron alta riqueza y baja dominancia; en contraste, lagos como El Encanto, del rango andino, y Tota, de alta montaña, se observan más homogéneos.

En cuanto a los resultados del índice de Sorensen, los lagos andinos y de tierras bajas presentaron mayor similitud en la composición taxonómica de sus comunidades con un valor de 0,62. El dendrograma muestra la conformación de tres grupos así: el primero asoció los lagos Siscunsi (alta montaña) y Chirimoyo (andino); el segundo conglomeró los lagos El Encanto (andino) y Bocachico (tierras bajas), y el tercero relacionó lagos de los tres rangos altitudinales: alta montaña (Tota, La Calderona), andino (Tabacal, Los Colorados, Leticia, El Morro, Peña Blanca) y tierras bajas (Guarinocito) (figura 3).

Relación entre las condiciones limnológicas y el fitoplancton

Teniendo en cuenta las abundancias relativas de las clases de

fitoplancton por lago (figura 2, material complementario), se puede observar que la clase Chlorophyceae fue la más abundante en los tres rangos altitudinales, mientras que Chrysophyceae, Klebsormidiophyceae y Xanthophyceae fueron poco abundantes. Las clases Cryptophyceae, Dinophyceae y Trebouxiophyceae fueron abundantes en lagos andinos tales como Tabacal, Leticia, El Encanto y Los Colorados. Por lo demás, clases como Bacillariophyceae, Cyanophyceae y Euglenophyceae fueron abundantes principalmente en los lagos de tierras bajas (Guarinocito y Bocachico) y algunos andinos (Tabacal y El Morro). En contraste, la clase Zignematophyceae fue abundante en los lagos La Calderona, Tota (alta montaña) y Peña Blanca, del rango andino.

El ACC indicó que las clases Cryptophyceae, Dinophyceae y Trebouxiophyceae se relacionaron principalmente con ambientes con bajas concentraciones de Chl-*a* y baja conductividad eléctrica. Por otra parte, clases como Bacillariophyceae, Cyanophyceae y Euglenophyceae se asociaron con altas concentraciones de Chl-*a* y COD, baja transparencia y alta temperatura, mientras que Klebsormidiophyceae y Zignematophyceae se vincularon a bajas concentraciones de Chl-*a* y COD, mayor profundidad y alta transparencia. Entretanto, la clase Chrysophyceae se asoció con bajo pH y alta transparencia (figura 4).

Condición metabólica de los lagos y asociación con estructura de fitoplancton

Con base en las mediciones de COD y Chl-*a*, se obtuvo la distribución de los lagos en las cuatro combinaciones posibles que reflejan las variantes metabólicas (figura 5). En la primera se ubicó el lago El Morro, del rango andino, el cual presentó la concentración más alta de Chl-*a* y la más baja de COD, lo que indica un lago con predominio de la vía autotrófica y prevalencia de las clases Cyanophyceae y Chlorophyceae.

La segunda combinación relacionó lagos de alta montaña tropical (Siscunsi, La Calderona, Tota) y algunos del rango andino (El Encanto, Peña Blanca, Tabacal) con bajas o intermedias concentraciones de COD y Chl-*a*, considerados sistemas mixtos que pueden expresar metabolismo asociado a vías autotróficas y heterotróficas, con predominio de las clases Chlorophyceae y Zignematophyceae.

La tercera agrupó al lago Bocachico (tierras bajas) y los restantes lagos del rango andino (Los Colorados, Chirimoyo, Leticia) que presentaron altas concentraciones de COD y bajas de Chl-*a*, lo que implica mayor relevancia de la vía heterotrófica. Estos se relacionaron con el predominio de las clases Bacillariophyceae,

Chlorophyceae y Dinophyceae. Por último, en la cuarta se ubicó el lago Guarinocito, del rango de tierras bajas, con altas concentraciones de Chl-*a* y COD, sistema con alto nivel trófico, también considerado mixto puesto que puede incorporar las

vías autotrófica y heterotrófica en su funcionamiento. Este cuerpo de agua se asoció con el predominio de las clases Cyanophyceae y Euglenophyceae.

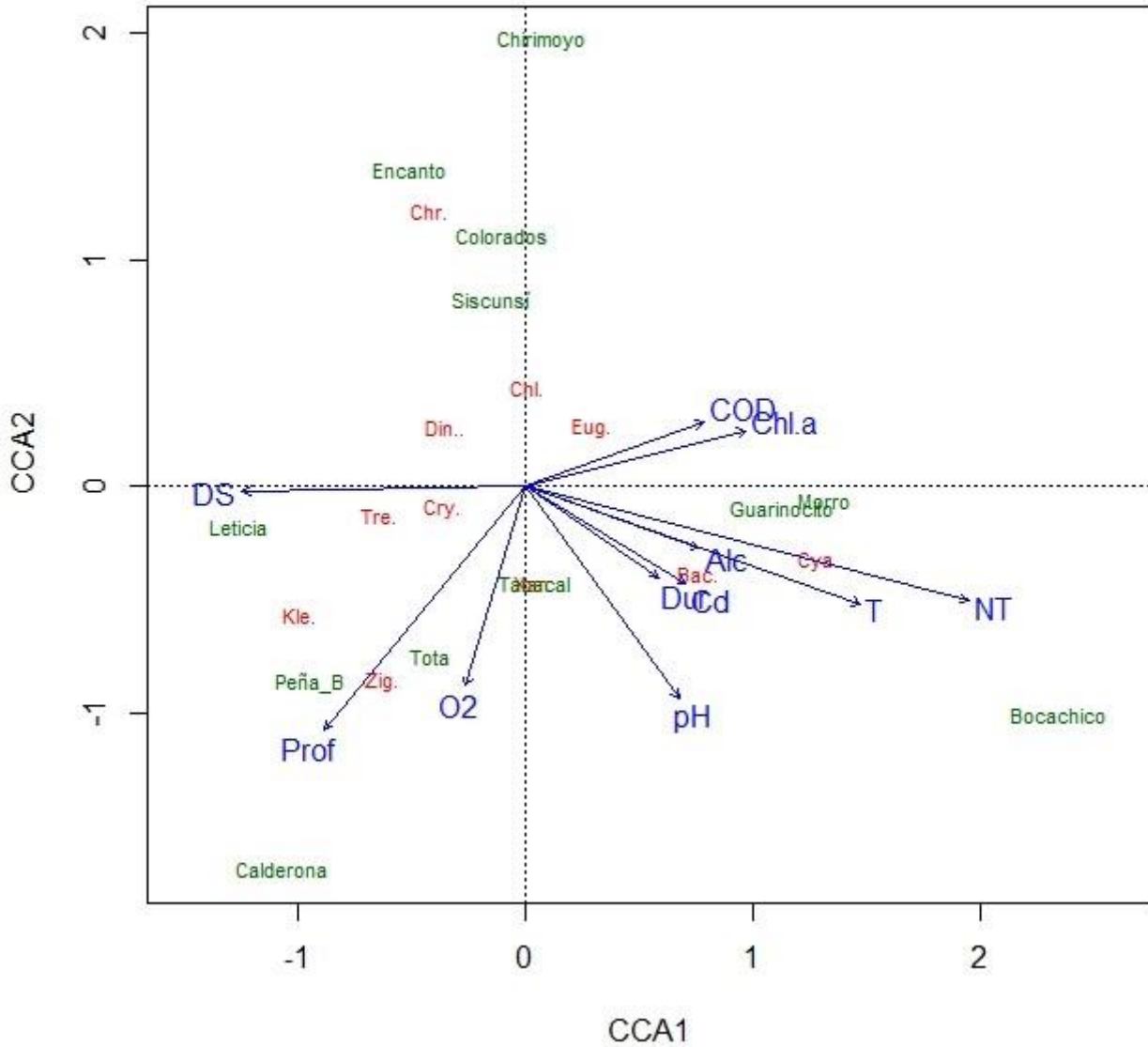


Figura 4. Análisis de correspondencia canónica (ACC) para las variables físicas, químicas, indicadores de metabolismo y clases de fitoplancton. DS: transparencia Secchi; Prof: profundidad; T: temperatura; O₂: oxígeno disuelto; Cd: conductividad eléctrica; Dur: dureza; Alc: alcalinidad; NT: nitrógeno total; COD: carbono orgánico disuelto; Chl-*a*: clorofila *a*; Bac: Bacillariophyceae; Chl: Chlorophyceae; Chr: Chrysophyceae; Cry: Cryptophyceae; Cya: Cyanophyceae; Din: Dinophyceae; Eug: Euglenophyceae; Kle: Klebsormidiophyceae; Tre: Trebouxiophyceae; Xan: Xanthophyceae; Zig: Zignematophyceae.

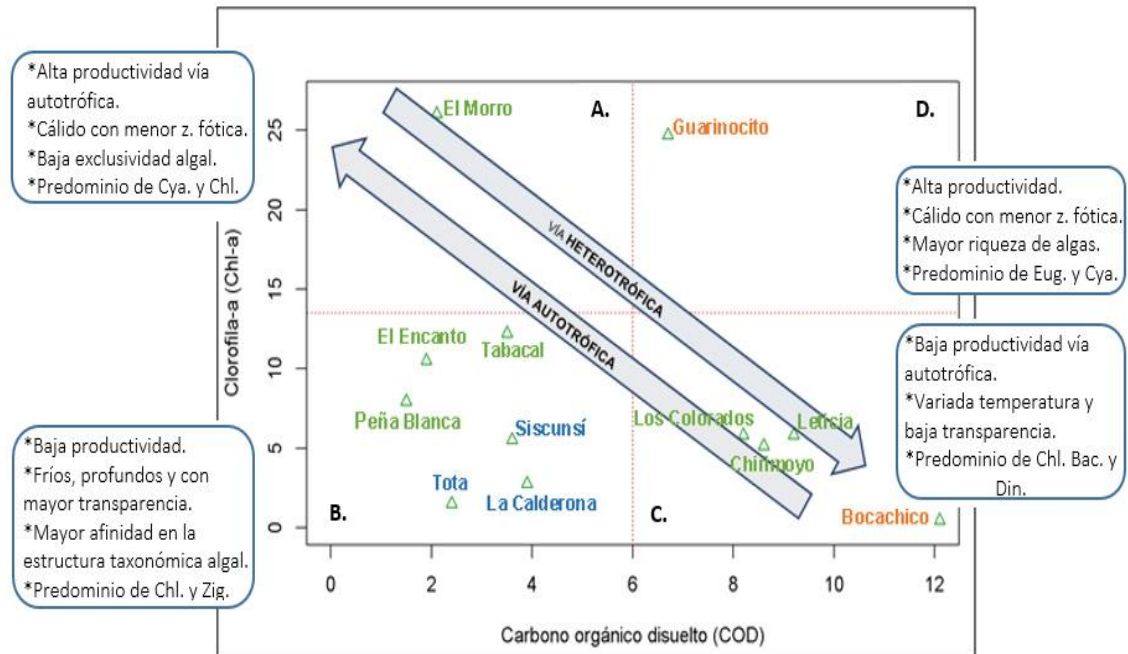


Figura 5. Modelo conceptual basado en la condición metabólica de los lagos y la asociación con estructura de fitoplancton. Azul: rango altitudinal de alta montaña tropical. Verde: rango altitudinal andino. Naranja: rango altitudinal de tierras bajas. Se usó la mediana de las variables COD y Chl-*a* como valor de referencia para separar los niveles en el modelo, generando cuatro categorías cualitativas para la clasificación de los lagos: 1) relevancia de vía autotrófica; 2) mixto con bajo nivel trófico; 3) relevancia de vía heterotrófica; 4) mixto con alto nivel trófico.

Discusión

Las diferencias en las condiciones físicas y químicas de los lagos se ajustan a las particularidades definidas por Donato (1998) para las provincias limnológicas altitudinales. Los lagos de alta montaña presentan altas transparencias y bajas temperaturas, con predominio de oligotrofia; los lagos andinos muestran una amplia variabilidad en sus características ambientales, con condiciones mesoeutróficas, y los lagos de tierras bajas cuentan con altas temperaturas y densas masas algales que ocasionan menor transparencia, con predominio de eutrofia (Donato-Rondón, 2001; Roldán Pérez y Ramírez Restrepo, 2008; Catalan y Donato, 2016).

Según el ACP, los lagos se ordenaron en función del grado de mineralización y la ubicación altitudinal. Esta ordenación concuerda con el diagrama de Gibbs (Gibbs, 1970), mediante el cual es posible señalar el factor de mineralización como determinante en los sistemas acuáticos. En el primer componente, las variables que presentaron mayor incidencia son de carácter geológico (conductividad eléctrica, dureza, alcalinidad), mientras que en el segundo componente las

variables de mayor relevancia son de carácter altitudinal (temperatura) y geomorfológico (profundidad).

Aunque los lagos están siendo afectados por la combinación de aspectos geológicos, altitudinales y geomorfológicos, los primeros presentan mayor influencia, pues aguas ricas en sales son indicativas de la importancia de la precipitación como regulador de procesos de erosión y escorrentía en las cuencas, que provocan un alto grado de mineralización en los sistemas (Dorador *et al.*, 2003; Talling, 2009). La variación del COD se asocia a la expresión de variables relacionadas con la altitud (temperatura y profundidad), mientras que la Chl-*a* responde a la expresión de variables vinculadas con la mineralización (conductividad eléctrica, dureza, alcalinidad).

En cuanto a la riqueza de géneros, se observa una tendencia positiva frente a las concentraciones de Chl-*a* de los sistemas, lo cual permite inferir que en gran medida la cantidad, la disponibilidad y la eficiencia en el uso de recursos regulan el número de especies coexistentes en un lago (Korhonen *et al.*, 2011). Es posible atribuir la exclusividad de géneros entre rangos altitudinales a condiciones locales de cada cuenca y/o a

barreras biogeográficas que pueden determinar diferentes orígenes de las comunidades (Hernández-Camacho *et al.*, 1992). En zonas de alta montaña, componentes del entorno como la perturbación suelen disminuir con el aislamiento, y este último permite la persistencia de poblaciones a lo largo del tiempo, generando zonas de endemidad y especiación (Lomolino, 2001), lo cual, en cierto grado, explica la exclusividad registrada en este rango altitudinal.

Los datos de Sorensen indican un grado medio-bajo de afinidad con base en la composición taxonómica de los géneros. De esta forma, para los lagos seleccionados se infiere la relevancia de factores locales más que los regionales para comprender la estructura del fitoplancton, entre ellos el grado de mineralización y el tipo de metabolismo predominante. También se puede pensar en los diferentes grados de alteración de las cuencas hídricas, la exposición a intervenciones antrópicas y el efecto de actividades como asentamientos, agricultura, ganadería y turismo en los sistemas (Donato, 1998).

Teniendo en cuenta las abundancias relativas, la clase Chlorophyceae presentó la mayor representatividad en los tres rangos altitudinales, lo cual concuerda con lo propuesto por Lewis y Riehl (1982), quienes afirman que es un grupo de amplia distribución y con mayor diversidad en lagos tropicales. Las dinofíceas y las criptofíceas son tolerantes a variedad de condiciones ambientales ya que pueden vivir tanto en ambientes pobres en nutrientes como en sistemas con alto contenido de materia orgánica (Donato *et al.*, 1996; De León y Chalar, 2003), lo que confirma su presencia en lagos del rango andino, caracterizados por poseer una amplia variedad de condiciones oligomesotróficas. Entretanto, la presencia de clases como Bacillariophyceae, Cyanophyceae y Euglenophyceae en lagos del rango de tierras bajas se explica por su alta capacidad de asimilación de compuestos que les posibilitan vivir en ambientes con limitación de luz, su relación con altas temperaturas y tolerancia a los diferentes cambios ambientales que se producen en el entorno donde habitan (Donato-Rondón, 2001; Esteves, 2011; López y Siqueiros, 2011; Peraza Escarrá, 2017). En cuanto a la clase Zygnemathophyceae, es un grupo característico de lagos poco mineralizados y se encuentra bien adaptado a radiaciones lumínicas elevadas (Reynolds, 1997; Donato-Rondón, 2001), lo que se refleja en su distribución en los lagos de alta montaña tropical y algunos del rango andino que presentan alta transparencia y baja conductividad eléctrica.

Los lagos mixtos con bajo nivel trófico predominaron respecto a las demás variantes metabólicas. En estos, las bajas

concentraciones de Chl-*a* pueden atribuirse a la limitación de nutrientes que afectan el crecimiento de las algas y a los gastos biológicos como la reducción de la densidad del fitoplancton por efecto potencial de la herbivoría, ocasionada particularmente por copépodos y cladóceros (Salas y Martino, 1990; Pedroza-Ramos, 2021). En cuanto a las bajas concentraciones de COD, suelen ser esperadas en sistemas que no reciben aportaciones alóctonas de materia orgánica y que dependen del florecimiento de fitoplancton como aporte de carbono para la red trófica (Alcocer *et al.*, 2014). Así pues, en estos lagos mixtos predominaron las clases Chlorophyceae y Zignematophyceae, adaptadas a condiciones de desmineralización, bajas temperaturas y bajas concentraciones de COD (Donato-Rondón, 2001; Henríquez Ramírez, 2018).

Respecto a los lagos con relevancia de la vía heterotrófica, en su mayoría pertenecientes al rango andino, el aumento de COD puede ocurrir en mayor medida por efecto de las precipitaciones y las cargas de materia orgánica generadas por escorrentía y/o modificaciones antrópicas de las cuencas (Wetzel, 1984). El predominio de la clase Bacillariophyceae en estos casos puede explicarse debido a que es uno de los grupos algales que poseen una gran valencia ecológica, lo que le permite tener representantes en diferentes condiciones tróficas, siendo más común en ambientes con presencia de materia orgánica, alta concentración de nutrientes y elevada eutrofia (Patrick, 1977; Donato *et al.*, 1996; Ortega-Mayagoitia y Rojo, 2000; Valdivia Huanca, 2019).

En el lago mixto con alto nivel trófico (rango de tierras bajas), las altas concentraciones de Chl-*a* y COD pueden deberse a eventos como el florecimiento de fitoplancton y los aportes de materia orgánica terrestre provenientes de la cuenca de drenaje (Del Giorgio y Peters, 1994; Onandia Bieco, 2015). De tal forma, el predominio de cianofíceas y euglenofíceas se puede atribuir a que son grupos conformados por organismos considerados como indicadores de ambientes eutrofizados con altas concentraciones de carbono orgánico disuelto alóctono (Duque y Donato, 1992; Peinador, 1999; Rivas Navarrete, 1999; Morales *et al.*, 2013).

La relevancia de la vía autotrófica en el lago andino El Morro puede ser el producto de la intensa proliferación de grupos de fitoplancton relacionados con sistemas altamente mineralizados, lo cual explica también las altas concentraciones de Chl-*a* y posiciona a la producción primaria autóctona como principal fuente metabólica en los sistemas (Alcocer *et al.*, 2014; Almanza-Marroquín *et al.*, 2016). El predominio de clorofíceas y cianofíceas se relaciona con altas durezas, condiciones turbias y

ambientes eutróficos (Jaramillo-Londoño y Aguirre-Ramírez, 2012; Muñoz-López *et al.*, 2017; Henríquez Ramírez, 2018).

De tal forma, se concluye que los factores de orden local, particularmente el grado de mineralización, fueron determinantes de la estructura del fitoplancton en los lagos seleccionados. En segundo término, se encuentran factores regionales como la temperatura asociada a la variación altitudinal. El efecto combinado con estos factores incide en la condición metabólica de los sistemas, lo que permitió ordenar los lagos en cuatro grupos, siendo los de carácter mixto, con evidencia de actividad autotrófica y heterotrófica, los más frecuentes; sin embargo, el efecto diferencial del estado trófico de estos lagos se refleja en la estructura del fitoplancton, tanto en la riqueza como en los grupos de mayor abundancia.

Agradecimientos

El estudio fue realizado en el marco del macroproyecto "Incidencia de la vía heterotrófica sobre aspectos funcionales de lagos andinos en un gradiente altitudinal" (cód. 2399), con financiamiento de la Vicerrectoría de Investigación y Extensión de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

Referencias

Adrian, R., O'Reilly, C. M., Zagarese, H., Baines, S. B., Hessen, D. O., Keller, W., Livingstone, D. M., Sommaruga, R., Straile, D., Van Donk, E., Weyhenmeyer, G. A. y Winder, M. 2009. Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and Oceanography* 54 (6part2): 2283-2297. https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.228.

Alcocer, J., Guzmán-Arias, A., Oseguera, L. y Escobar, E. 2014. Dinámica del carbono orgánico disuelto y particulado asociados al florecimiento de *Nodularia spumigena* en un lago tropical oligotrófico. En: Paz, F. y Wong, J., Editores. *Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2014*. Programa mexicano del Carbono, Mérida, Yucatán.

Almanza-Marroquín, V., Figueroa, R., Parra, O., Fernández, X., Baeza, C., Yañez, J. y Urrutia, R. 2016. Bases limnológicas para la gestión de los lagos urbanos de Concepción, Chile. *Latin American Journal of Aquatic Research* 44(2): 313-26. <https://doi.org/10.3856/vol44-issue2-fulltext-12>.

Aminot, A. y Rey, F. 2000. *Standard procedure for the determination of chlorophyll a by spectroscopic methods*. *International Council for the Exploration of the Sea* 112. ICES

Techniques in Marine Environmental Sciences, Copenhagen.

Andersen, P. y Throndsen, J. 2004. Estimating cell numbers. En: Hallegraeff, G.M., Anderson, D.M., Cembella, A.D. y Enevoldsen, H.O. Editores. *Manual on harmful marine microalgae*. Monographs on Oceanographic Methodology, Unesco, París.

Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., De Bortoli, J., Leprieur, F. y Logez, M. 2021. betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.5.4. _URL: <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>. Consultado: 15 de abril de 2021.

Bellinger, E. y Sigee, D. 2015. *Freshwater Algae: Identification and Use as Bioindicators*. Second Edición. John Wiley & Sons, New Jersey.

Bicudo, C. y Menezes, M. 2006. *Gêneros de algas de águas continentais do Brasil. Chave para identificação e descrições*. 2.a Edición. Rima Editora, São Carlos.

Borcard, D., Gillet, F. y Legendre, P. 2018. *Numerical ecology with R*. Springer. Nueva York.

Canosa, A. y Pinilla, G. 2007. Relaciones entre las abundancias del bacterioplancton y del fitoplancton en tres ecosistemas lénticos de los Andes colombianos. *Revista de Biología Tropical* 55(1): 135-46. <https://doi.org/10.15517/rbt.v55i1.6064>.

Caraballo-García, P.R., Forsberg, B.R. y Leite, R.G. 2012. Papel trófico del microbial loop en un lago de inundación en la Amazonía Central. *Acta Biológica Colombiana* 17(1): 103-16.

Carreto, J.I., Carignan, M.O., Montoya, N.G. y Cucchi Colleoni, A. D. 2007. Ecología del fitoplancton en los sistemas frontales del Mar Argentino. *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros* 5: 11-31.

Catalan, J. y Donato, J. 2016. Perspectives for an integrated understanding of tropical and temperate high-mountain lakes. *Journal of Limnology* 75(s1): 215-34. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1372>.

Coveney, M. F. 1982. Bacterial Uptake of Photosynthetic Carbon from Freshwater Phytoplankton. *Oikos* 38(1): 8-20. <https://doi.org/10.2307/3544562>.

De León, L. y Chalar, G. 2003. Abundancia y diversidad del fitoplancton en el Embalse de Salto Grande (Argentina-Uruguay). Ciclo estacional y distribución espacial. *Limnetica* 22(1-2): 103-13. <https://doi.org/10.23818/limn.22.07>.

De los Ríos, P., Soto, D. y Mansilla, A. 2010. Comunidades

- zooplanctónicas en lagos del Parque Nacional Torres del Paine: un nuevo enfoque de análisis de factores reguladores de su estructura comunitaria. *Anales del Instituto de la Patagonia* 38(1): 111-9. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-686X2010000100008>.
- Del Giorgio, P.A. y Peters, R.H. 1994. Patterns in planktonic P:R ratios in lakes: influence of lake trophic and dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography* 39(4): 772-87. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.4.0772>.
- Dodson, S.I., Arnott, S.E. y Cottingham, K.L. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* 81(10): 2662-79. [https://doi.org/10.1890/0012658\(2000\)081\[2662:TRILCB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012658(2000)081[2662:TRILCB]2.0.CO;2).
- Donato, J. 1998. Los sistemas acuáticos de Colombia: síntesis y revisión. En: Guerrero, E., Editor. *Una aproximación a los humedales en Colombia*. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN)-Fondo FEN Colombia: Fondo para la Protección del Medio Ambiente "José Celestino Mutis", Bogotá D.C.
- Donato-Rondón, J. 2001. *Fitoplancton de los lagos Andinos del norte de Sudamérica (Colombia)*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN)-Fondo FEN Colombia: Fondo para la Protección del Medio Ambiente "José Celestino Mutis", Bogotá D.C.
- Donato, J., González, L. E. y Rodríguez, C. 1996. *Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Bogotá D.C.
- Dorador, C., Pardo, R., y Vila, I. 2003. Variaciones temporales de parámetros físicos, químicos y biológicos de un lago de altura: el caso del lago Chungará. *Revista Chilena de Historia Natural* 76(1): 15-22. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2003000100002>.
- Duque, S. y Donato, J. 1992. Biología y ecología del fitoplancton de las aguas dulces en Colombia. *Cuadernos divulgativos* 35: 1-21.
- Edler, L. 1979. Recommendations on methods for Marine Biological Studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and Chlorophyll. *Baltic Marine Biologists Publication* 5: 38.
- Escribano, R. y Castro, L. 2004. Plancton y productividad. *Biología Marina y Oceanografía. Conceptos y Procesos* 1: 289-312.
- Esteves, F. D. A. 2011. Fundamentos de limnología. 3.a Edición. Editorial Interciencia, Medellín.
- Gibbs, R.J. 1970. Mechanisms Controlling World Water Chemistry. *Science* 170(3962): 1088-90. <https://doi.org/10.1126/science.170.3962.1088>
- González, E.J., Ortaz, M., Peñaherrera, C., Montes, E., Matos, M. L. y Mendoza, J. 2003. Fitoplancton de cinco embalses de Venezuela con diferentes estados tróficos. *Limnetica* 22(1-2): 15-35.
- Guzmán, D., Ruiz, J.F. y Cadena, M. 2014. Regionalización de Colombia según la estacionalidad de la precipitación media mensual, a través análisis de componentes principales (ACP). Informe Técnico. IDEAM, Bogotá D. C.
- Heemskerck, M., Wilson, K. y Pavao-Zuckerman, M. 2003. Conceptual Models as Tools for Communication Across Disciplines. *Conservation Ecology* 7(3): 8. <https://doi.org/10.5751/ES-00554-070308/>.
- Henriquez Ramírez, J.A. 2018. Actividad antioxidante de las microalgas *Chlamydomonas* sp. y *Pediastrum* sp. como respuesta a la radiación UV y altitud de origen. Tesis de Pregrado, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú.
- Hernández, E., Aguirre, N., Palacio, J., Ramírez, J.J., Duque, S.R., Guisande, C., Aranguren, N. y Mogollón, M. 2013. Evaluación comparativa de algunas características limnológicas de seis ambientes leníticos de Colombia. *Revista Facultad de Ingeniería Universidad de Antioquia* (69): 216-28.
- Hernández-Camacho, J., Hurtado, A., Ortiz, R. y Walschburger, T. 1992. Unidades biogeográficas de Colombia. En: Halffter, G., Editor. *La diversidad biológica de Iberoamérica*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H. y Chao, A. 2016. iNEXT Interpolation and Extrapolation for Species Diversity: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/iNEXT/index.html>. Consultado: 15 de abril de 2021.
- Jacobsen, D. y Dangles, O. 2017. *Ecology of high altitude waters*. Oxford University Press, Oxford.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113(2): 363-75. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>

- Korhonen, J. J., Wang, J. y Soininen, J. 2011. Productivity-Diversity Relationships in Lake Plankton Communities. *PloS ONE* 6(8): e22041. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.002204>.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution* 22(11): 569-74. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>.
- Kuczynska, P., Jemiola-Rzeminska, M. y Strzalka, K. 2015. Photosynthetic Pigments in Diatoms. *Marine drugs* 13(9): 5847-81. <https://doi.org/10.3390/md13095847>.
- Legendre, P. y Legendre, L. 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lewis Jr., W. y Riehl, W. 1982. Phytoplankton composition and morphology in Lake Valencia. Venezuela. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 67: 297-322.
- Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10(1): 3-13. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>.
- López, F. y Siqueiros, B. 2011. Las diatomeas como indicadores de la calidad ecológica de los oasis de Baja California Sur, México. *Biodiversitas* 99: 8-11.
- Machado, K. B., Teresa, F. B., Vieira, L. C., Huszar, V. L. y Nabout, J. C. 2016. Comparing the effects of landscape and local environmental variables on taxonomic and functional composition of phytoplankton communities. *Journal of Plankton Research* 38(5): 1334-46. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw062>.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- Maldonado, M., Maldonado-Ocampo, J. A., Ortega, H., Encalada, A. C., Carvajal-Vallejos, F. M., Rivadeneira, J. F., Acosta, F., Jacobsen, D., Crespo, A. y Rivera-Rondón, C. A. 2011. Biodiversity in aquatic systems of the Tropical Andes. En: Herzog, S., Martinez, R., Jorgensen, P. y Tiessen, H., Editores. *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), Montevideo.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Editorial Omega S. A., Barcelona.
- McCune, B., Grace, J.B. and Urban, D.L. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MJM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- Montoya, Y. y Aguirre, N. 2009. Estado del arte de la limnología de lagos de planos inundables (Ciénagas) en Colombia. *Gestión y Ambiente* 12(3): 85-106 <https://revistas.unal.edu.co/index.php/gestion/article/view/25323>.
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., De Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., Collins Johnson, N., McCann, K. S., Melville, K., Morin, P. J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J. L., Scow, K.M., Vanni, M.J. y Wall, D.H. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7(7): 584-600. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00606.x>
- Morales, E., Luna, V., Navarro, L., Santana, V., Gordillo, A. y Arévalo, A. 2013. Diversidad de microalgas y cianobacterias en muestras provenientes de diferentes provincias del Ecuador, destinadas a una colección de cultivos. *Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas* 34(1-2): 129-4. <https://doi.org/10.26807/remcb.v34i1-2.240>.
- Muñoz-López, C.L., Aranguren-Riaño, N.J. y Duque, S.R. 2017. Functional morphology of phytoplankton in a tropical high mountain lake: Tota Lake (Boyacá-Colombia). *Revista de Biología Tropical* 65(2): 669-83. <https://doi.org/10.15517/rbt.v65i2.23903>.
- Narváez-Bravo, G. y León-Aristizábal, G. 2001. Caracterización y zonificación climática de la región andina. *Meteorología Colombiana* 4: 121-6.
- Odum, E. 1972. *Ecología*. Interamericana, México D. F.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M.H., Szoecs, E. y Wagner, H. 2020. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Consultado: 15 de abril de 2021.
- Onandia Bieco, G. 2015. Ciclo del carbono y modelización biogeoquímica de un lago somero hipertrófico: la Albufera de Valencia. Tesis de Doctorado, Universidad de Valencia, Valencia, España.
- Ortega-Mayagoitia, E. y Rojo, C. 2000. Fitoplancton del Parque Nacional Las Tablas de Daimiel. III. Diatomeas y clorofitas. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 58(1): 17-38.
- Parra, O., González, M., Dellarossa, V., Rivera P. y Orellana P. 1982. Manual Taxonómico del Fitoplancton de Aguas Continentales. Vol. I Cyanophyceae y Vol. II. Chrysophyceae. Universidad de Concepción, Concepción.

- Patrick, R. 1977. Ecology of freshwater diatoms and diatom community. En: Dietrich, W., Editor. *The Biology of Diatoms*. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- Pedroza-Ramos, A. 2021. Análisis de la importancia del carbono orgánico disuelto en lagos andinos tropicales. Tesis de Maestría, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia.
- Peinador, M. 1999. Las cianobacterias como indicadores de contaminación orgánica. *Revista de Biología Tropical* 47(3): 381-91.
- Peraza Escarrá, R. 2017. Diversidad y abundancia de fitoplancton del embalse Abreus (Cienfuegos, Cuba). Tesis de Maestría, Universidad de La Habana, La Habana, Cuba.
- Potter, B.B y Wimsatt, J.C. 2005. Método 415.3. Medición de carbono orgánico total, carbono orgánico disuelto y absorbancia UV específica a 254 nm en agua de origen y agua potable. Inventario científico.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>. Consultado: 15 de abril de 2021.
- Ramírez, J. 2000. *Fitoplancton de agua dulce: aspectos ecológicos, taxonómicos y sanitarios*. Editorial Universidad de Antioquia, Bogotá D. C.
- Rejas, D., Muylaert, K. y De Meester, L. 2005. Trophic interactions within the microbial food web in a tropical floodplain lake (Laguna Bufeos, Bolivia). *Revista de Biología Tropical* 53(1-2): 85-96.
- Reynolds, C.S. 1997. *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*. Ecology. Institute, Oldendorf.
- Reynolds, C.S. 2006. *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricaurte, L.F., Patiño, J.E., Restrepo, D.F., Arias-G, J.C., Acevedo, O., Aponte, C., Medina, R., González, M., Rojas, S., Flórez, C., Estupiñán-Suárez, L. M., Jaramillo, Ú., Santos, A.C., Lasso, C.A., Duque Nivia, A.A., Restrepo, C.S., Vélez, J. I., Caballero Acosta, J. H., Duque, S. R., Núñez-Avellaneda, M., Correa, I.D., Rodríguez-Rodríguez, J.A., Vilardy, Q.S.P., Prieto-C, A., Rudas-LI, A., Cleef, A.M., Finlayson, C.M. y Junk, W. J. 2019. A Classification System for Colombian Wetlands: an Essential Step Forward in Open Environmental Policy-Making. *Wetlands* 39(5): 971-90. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01149-8>.
- Richerson, P. J., Neale, P. J., Wurtsbaugh, W., Alfaro, T. R. y Vincent, W. 1986. Patterns of temporal variation in Lake Titicaca. A high altitude tropical lake. I. Background, physical and chemical processes, and primary production. *Hydrobiologia* 138(1): 205-20. <https://doi.org/10.1007/BF00027241>.
- Rivas Navarrete, K.P. 1999. Importancia ecológica de la comunidad algal en el Lago Cocibolca. En: IX Congreso Científico UNAN-Managua, Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, Managua.
- Roldán Pérez, G. y Ramírez Restrepo, J.J. 2008. *Fundamentos de limnología neotropical*. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín.
- Salas, H.J. y Martino, P. 1990. *Metodologías simplificadas para la evaluación de eutroficación en lagos cálidos tropicales*. Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente, Lima.
- Schwoerbel, J. 1975. *Métodos de hidrobiología*. Blume, Madrid.
- SigmaPlot Version 12.3 2013. Systat Software, Inc., San Jose, California. URL: <http://www.sigmaplot.co.uk/products/sigmaplot/produpdates/prod-updates18.php>. Consultado: 15 de abril de 2021.
- Steinman, A.D., Lamberti, G.A., Leavitt, P.R. y Uzarski, D.G. 2017. *Biomass and pigments of benthic algae. Methods in Stream Ecology*. Academia Press, Ghent.
- Streble, H. y Krauter, D. 1987. *Atlas de los microorganismos de agua dulce: la vida en una gota de agua*. Editorial Omega, Madrid.
- Sundqvist, M.K., Sanders, N.J. y Wardle, D.A. 2013. Community and Ecosystem Responses to Elevational Gradients: Processes, Mechanisms, and Insights for Global Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 261-80. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750>.
- Talling, J.F. 2009. Electrical Conductance – A Versatile Guide in Freshwater Science. *Freshwater Reviews* 2(1): 65-78. <https://doi.org/10.1608/FRJ-2.1.4>.
- Ter Braak, C. J. 1986. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67(5): 1167-79. <https://doi.org/10.2307/1938672>.
- Toro Castaño, D. R., Jaramillo Salazar, M. T., Ocampo Serna, D. M., Correa, R. M. y Salgado, P. A. 2012. Estudio limnológico de la laguna negra. Zona amortiguadora del PNN Los Nevados.

Boletín Científico, Centro de Museos: Museo de Historia Natural 16(2): 23-38.

Torres-Bejarano, A.M., Duque, S.R. y Caraballo, P. 2014. Papel trófico del zooplancton a través del análisis de isótopos estables en un lago de inundación en la amazonia colombiana: The trophic role of zooplankton in a floodplain lake of Colombian amazon, through stable isotopes analysis. *Caldasia* 36(2): 331-44. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v36n2.47488>.

Trudnowska, E., Sagan, S. y Błachowiak-Samołyk, K. 2018. Spatial variability and size structure of particles and plankton in the Fram Strait. *Progress in Oceanography* 168: 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.09.005>.

Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik: Mit 1 Tabelle und 15 abbildungen im Text und auf 1 Tafel. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen* 9(1): 1-38.

Citar como: Hernández-Sierra, Y.V., Pedroza-Ramos, A.X. y Aranguren-Riaño, N.J. 2021. Estructura del fitoplancton según la condición metabólica de lagos andinos ubicados en diferente rango altitudinal *Intropica* 16(1): 153-167. Doi: <https://doi.org/10.21676/23897864.4029>.

<https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>.

Valdivia Huanca, J.C. 2019. Determinación del estado ecológico de la cuenca baja del Río Tambo; mediante bioindicadores biológicos Bacillariophyta (Diatomeas). Durante las épocas de estiaje 2018 y creciente del 2019. Tesis de Pregrado, Universidad Nacional de San Agustín de Arequipa, Perú.

Wetzel, R. G. 1984. Detrital dissolved and particulate organic carbon functions in aquatic ecosystems. *Bulletin of Marine Science* 35(3): 503-9.

Wetzel, R.G. y Likens, G.E. 2013. *Limnological Analyses*. Springer Science & Business Media, New York.

Williamson, C. E., Morris, D. P., Pace, M. L. y Olson, O. G. 1999. Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: Resurrection of a more integrated paradigm. *Limnology and Oceanography* 44(3part2): 795-803. https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0795.