



EFECTO DE LA CONECTIVIDAD DEL RÍO AMAZONAS SOBRE LA FÍSICA Y QUÍMICA DE LAS AGUAS EN AMBIENTES DE LA PLANICIE ALUVIAL DE COLOMBIA

Liliana Palma^{1*}, Marcela Núñez-Avellaneda² & Santiago R. Duque³

RESUMEN

En este trabajo se analiza la relación de las variables físicas y químicas de los ecosistemas acuáticos, de acuerdo al grado de conectividad entre el río Amazonas y sus tributarios. Se muestrearon variables como profundidad, temperatura, oxígeno disuelto, conductividad y pH en veinte lagos, seis pequeños tributarios y un sector del río Amazonas colombiano en dos períodos hidrológicos (aguas bajas y en ascenso). Mediante Análisis de Componentes Principales (ACP) y Análisis Discriminante (AD) se estableció que las características físicas y químicas del agua están determinadas por el tipo de agua, por las características fisiográficas y por el grado de conectividad respecto al río Amazonas, siendo este sistema el ordenador de las condiciones limnológicas de la mayoría de los ecosistemas visitados. Se encontró que los ambientes de aguas blancas o con un nivel de conexión mayor con el río Amazonas registraron los valores más altos de pH y conductividad. Por el contrario, los ambientes acuáticos más alejados y por tanto sin influencia del Amazonas presentan menor mineralización en general. Respecto al tipo, los ambientes de aguas negras e intermedias alcanzan los valores más bajos en mineralización y pH, también la mayoría de los ambientes presentan una condición

de trofia α mesotrófica. Por último, se plantea un modelo explicativo de las relaciones limnológicas y de su efecto temporal (períodos hidrológicos) y conectividad (relación con el río Amazonas).

Palabras Claves:

Física y química del agua, Pulso de inundación, Río Amazonas, Conectividad.

ABSTRACT

The relationship of the physical and chemical variables of aquatic ecosystems is analyzed, according to the degree of connectivity between the Amazon River and its tributaries. Variables such as depth, temperature, dissolved oxygen, conductivity, and pH were sampled in 20 lakes, six small tributaries and a sector of the Colombian Amazon River into two hydrological periods (low and rising waters.) Using Principal Component Analysis (PCA) and Discriminant Analysis (DA) it was established that the physical and chemical characteristics of water are determined by the type of water, physiographic features and the degree of connectivity compared

¹ Laboratorio de Limnología, Instituto Amazónico de Investigaciones-IMANI, Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia. Leticia (Amazonas), Km 2 vía Tarapacá. (8) 592 7996 Ext: 29829.

* Autor para correspondencia: lilianapalm@hotmail.com

² Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. mnunez@sinchi.org.co

³ Laboratorio de Limnología, Instituto Amazónico de Investigaciones - IMANI, Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia. sruque@unal.edu.co

to the Amazon River, being this system the one that sorts the limnological conditions of the majority of the visited ecosystems. It was found that white water environments or with a higher level of connection to the Amazon River recorded the highest values of pH and conductivity. Conversely, the most distant aquatic environments and therefore without influence of the Amazon River, generally have less mineralization. Regarding the type, environments of black and intermediate waters reach the lowest levels in mineralization and pH values; also, most environments show a trophic to mesotrophic status. Finally, an explanatory model of the limnological relationships and their temporary effect (hydrological periods) and connectivity (relative to the Amazon River) is proposed.

Keywords:

Water physics and chemistry, flood pulse, Amazon river, connectivity.

INTRODUCCIÓN

Los lagos y tributarios de la cuenca del río Amazonas son ecosistemas con alta riqueza biótica en todos los niveles tróficos, principalmente debido a la influencia del pulso de inundación, el cual juega un papel importante en la dinámica ecológica de estos ambientes (Junk *et al.* 1989, Ward & Stanford 1995, Tockner *et al.* 1999); estos generan modificaciones espacio-temporales de las poblaciones de plancton.

El río Amazonas, al igual que otros grandes sistemas fluviales, modifica sus condiciones ecológicas durante el llamado régimen hidrológico anual, por los cambios en sus niveles y caudales (Junk *et al.* 1989). Durante este rango de variación puede tener una diferencia de 11 metros en la vertical (Rangel & Luen-gas 1997), la cual afecta vastas zonas aledañas que el mismo río ha construido y que se conoce como la llanura aluvial. A su vez, el grado de conectividad también es un factor que produce cambios espaciales en estos ecosistemas (Agostinho *et al.* 2008, Leigh *et al.* 2009, Palma 2011). Tanto el pulso de inundación como la conectividad son las fuerzas que controlan la productividad de los ecosistemas a través de los aportes de nutrientes como nitrógeno y fósforo (Amoros

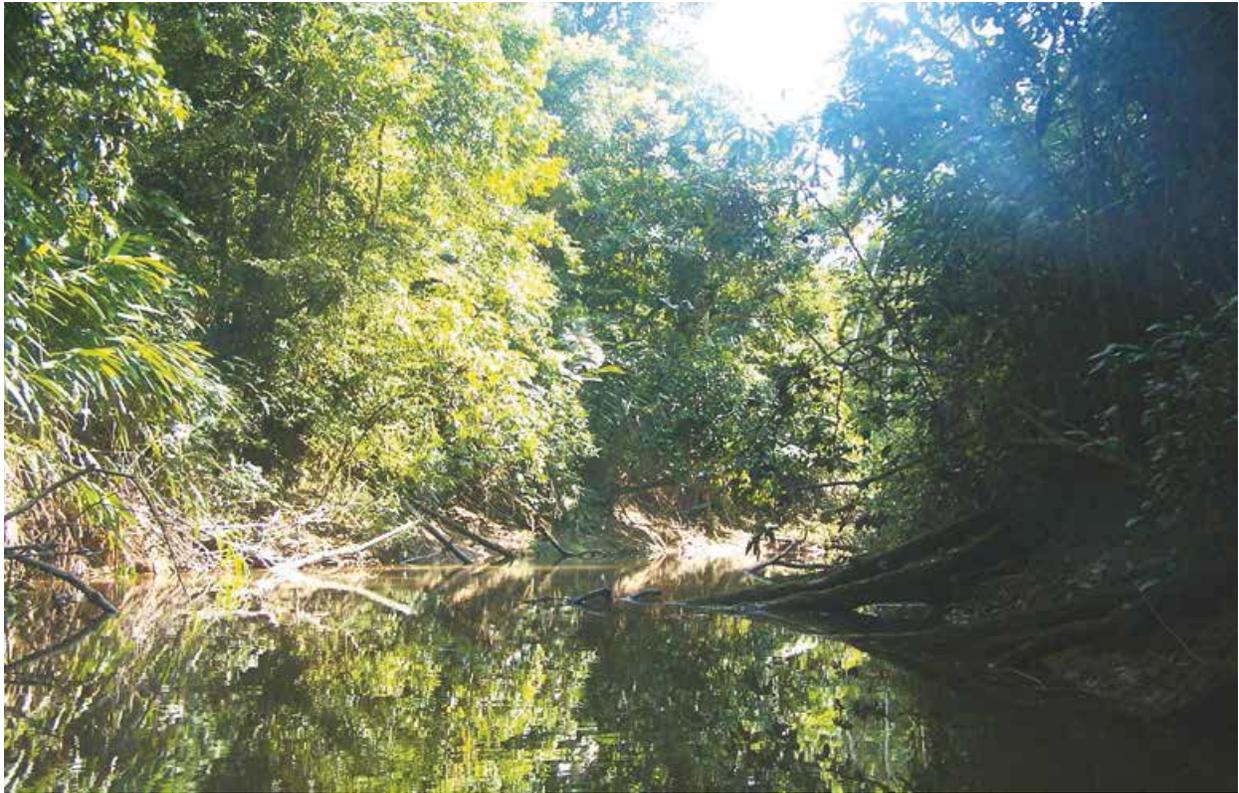
& Roux 1988, Junk *et al.* 1989, Heiler *et al.* 1995, Ward *et al.* 1999).

De manera general, existen estudios que demuestran que la conectividad y la dinámica fluvial promueven una heterogeneidad espacio-temporal, determinando las distancias hasta donde los nutrientes y la materia orgánica se mueven entre los hábitats (Amoros & Roux 1988, Davies *et al.* 1994, Heiler *et al.* 1995, Ward *et al.* 1999, Bonnet *et al.* 2008). En planos de inundación neotropicales se ha estudiado la relación entre el nivel del agua y la heterogeneidad del paisaje (Furch & Junk 1985, Junk *et al.* 1989, Hamilton & Lewis 1990, Bozelli 1992, Hall *et al.* 2011), así como en las zonas templadas del hemisferio norte (Tockner & Ward 1999, Tockner *et al.* 2000, Ward & Tockner 2001, Amoros & Bornette 2002).

Neiff (1990) analizó los diferentes grados de conectividad y el pulso de inundación y encontró cuatro fases en el año, denominadas por Drago (1981, 2007) como: i) Fase de ascenso-canalizada, en donde materiales alóctonos comienzan a entrar a los lagos desde el río; ii) Fase de inundación, cuando los lagos pierden su estado lenítico; iii) Fase de descenso-drenaje, cuando la biomasa es transportada desde los lagos hacia el río; y iv) Fase de aislamiento, cuando los lagos restablecen su condición de hábitats leníticos y las comunidades son reguladas por procesos *in situ*.

Los estudios desarrollados en la Amazonia colombiana se orientan a establecer el efecto del pulso de inundación y de la conectividad sobre la estructura de las comunidades como el fitoplancton y zooplancton. Tal es el caso de un trabajo en lagos peruanos de la llanura aluvial del río Amazonas (Pantoja 2010) y en los lagos de Yahuaraca (Andrade-Sossa 2001, Rodríguez 2003, Gómez 2008, Andrade-Sossa *et al.* 2011). Sin embargo, en la actualidad no se han abordado estudios sobre la dinámica temporal y espacial del patrón físico y químico que contemplen cuerpos y cursos de agua ubicados por toda la ribera colombiana del río Amazonas y con diferentes grados de conectividad, la cual varía de acuerdo a la conexión que existe entre lagos y ríos.

Todos estos elementos permiten establecer los cambios que sufren los ecosistemas acuáticos según el



efecto de la conectividad sobre la física y química de sus aguas, así como de sus condiciones en la escala temporal (dos épocas durante el año) y el espacial, según su relación o conexión con el río Amazonas. Se complementa el estudio con el análisis del nivel trófico a través de la medicación de los valores la clorofila-a de los ecosistemas (Reynolds 1984).

METODOLOGÍA

Área de estudio

Los ecosistemas acuáticos considerados dentro del estudio se encuentran ubicados a lo largo de los 116 km en la ribera colombiana del río Amazonas. En este tramo se ubican dos unidades fisiográficas principales: las primeras correspondientes a la llanura aluvial de ríos andinenses y de ríos amazonenses de edad cuaternaria y reciente, y las partes más altas o planicies disectadas del pleistoceno y terciario (Otero & Botero 1997). Los lagos y ríos trabajados pertenecen a la primera unidad. Los suelos de este sector son de moderado a poco evolucionados, caracterizados por su bajo drenaje, alta acidez y bajo

nivel de fertilidad (Otero & Botero, 1997). La vegetación que se presenta en la zona baja corresponde a bosques multiestrato de las zonas várzea (alimentados por aguas blancas) y de igapó de aguas negras (Gil 2005, Suárez-Ballesteros *et al.* 2014), aunque también es común encontrar rodales de palmas (Forero-Tocancipá & Córdoba 2014).

La región presenta un régimen monomodal con lluvias altas en enero y febrero y lluvias más bajas en julio y agosto (Rangel & Luengas 1997). Hidrológicamente, el río Amazonas registra aguas altas en marzo-mayo (época de aguas altas) y de aguas bajas en agosto-octubre; aguas en ascenso en noviembre-febrero y aguas en descenso entre junio-julio.

De acuerdo a su origen geológico, se encuentran diferentes tipos de agua: las aguas blancas de origen andino con un color ocre; las aguas negras que provienen de la selva amazónica y se caracterizan por su color oscuro producto de la descomposición de materia orgánica (Duque et al 1997, Núñez-Avellaneda & Duque 2001); y las intermedias (Duque et al 1997), registradas en la cuenca del río Amacayacu, que sugieren un color ocre de las aguas blancas

con baja transparencia y características de las aguas negras con pH ácidos y baja mineralización.

Teniendo en cuenta estas características, se seleccionaron veinte lagos, seis tributarios pequeños y el río Amazonas, ubicados sobre la planicie de inundación de este último río en la parte colombiana (Figura 1), en dos períodos hidrológicos, fase de aislamiento o aguas bajas (septiembre-octubre 2008) y fase de ascenso-canalizada o de aguas en ascenso (noviembre-diciembre 2008). Por la extensión del área (116 km), cada campaña de campo tuvo una duración de 15 días.

De acuerdo a la fisiografía del sector (Duque *et al.* 1997), al nivel de conexión con el río Amazonas y los tipos de aguas en el contexto amazónico (Núñez-Avellaneda & Duque 2001), los ambientes visitados se agruparon en: río Amazonas, Mariyú, Yahuaraca, Matamatá-Amacayacu, Tarapoto-El Correo, Chepetén-Cocha Larga, Socó Redondo y Garza Cocha (Tabla 1).

En la Tabla 2 se presentan los diferentes niveles de conexión de los ecosistemas muestreados con respecto al río Amazonas.

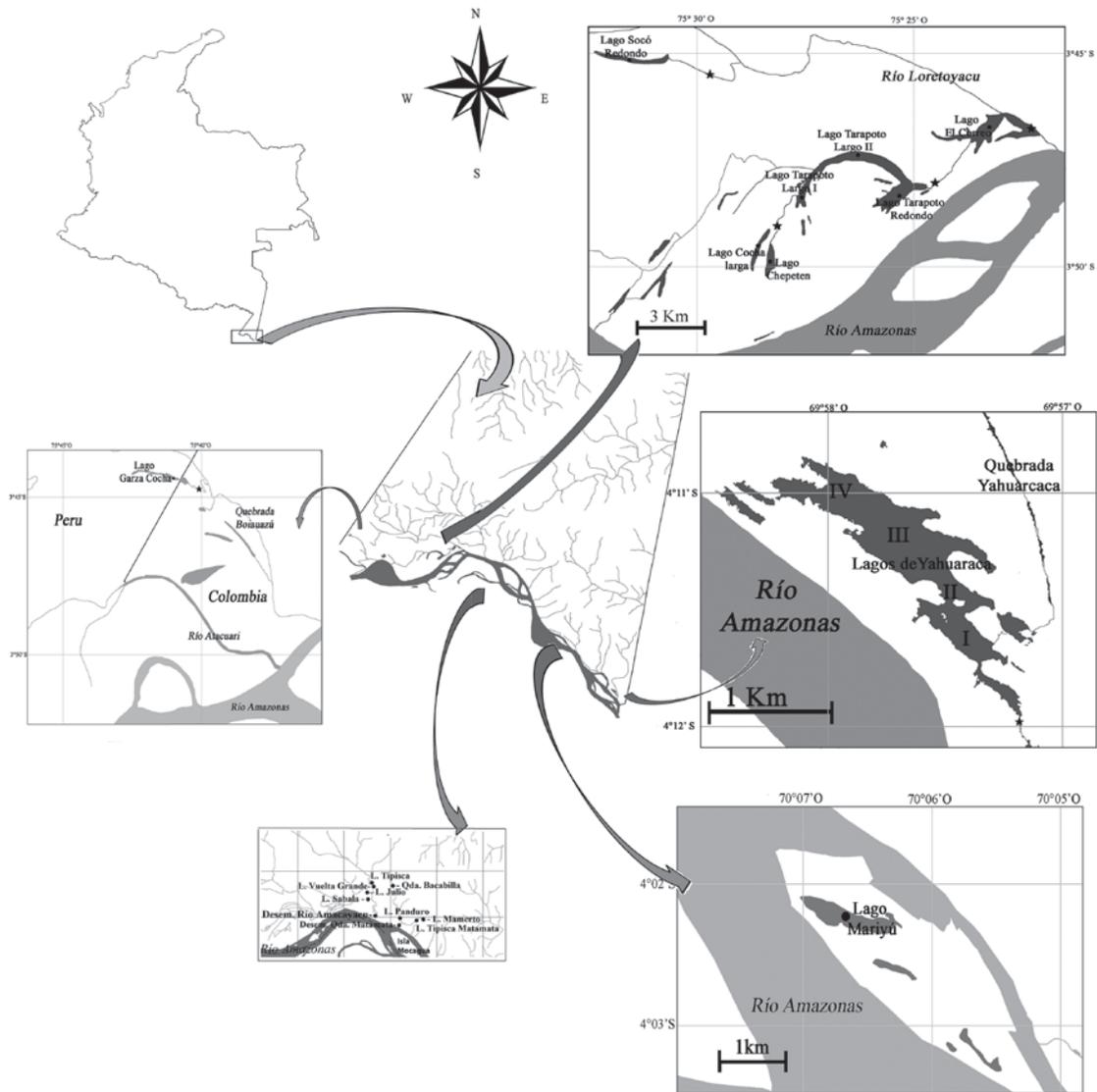


FIGURA 1. UBICACIÓN DE LOS SISTEMAS ACUÁTICOS ESTUDIADOS.

Fuente: Palma(2011)

TABLA 1. PUNTOS DE MUESTREO SOBRE RIBERA COLOMBIANA DEL RÍO AMAZONAS. CLASIFICACIÓN DE SISTEMAS RELACIONADOS CON EL TIPO DE AGUA (DUQUE ET AL. 1997).

Sistemas	Tipo de aguas	Subsistemas	x Código	Coordenadas
Río Amazonas	Blanca I	Río Amazonas	RA	3°49'18,2" S 70°15'42,0" W
Mariyú	Blanca I	Lago Mariyú (Isla Micos)	MY	4°02.055' S 70°06,815' W
Yahuaraca	Blanca I y Negra I	Qda. Yahuaraca	YQ	4°01.984' S 70°06,996' W
		Lago Yahuaraca I	YI	4°11.790' S 69°57,345' W
		Lago Yahuaraca II	YII	4°11.339' S 69°57,665' W
		Lago Yahuaraca III	YIII	4°11.247' S 69°57,650' W
		Lago Yahuaraca IV	YIV	4°11.098' S 69°57,840' W
Matamatá-Amacayacu	Intermedia Tipo I	Qda. Matamata (Desembocadura)	DMM	3°48.844' S 70°13,546' W
		Lago Panduro	LP	3°47.833' S 70°13,306' W
		Lago Tipisca Matamatá	TMM	3°48'821" S 70°15'144" W
		Lago Mamerto	LM	3°48'919" S 70°15'012" W
		Río Amacayacu (Desembocadura)	DRAMC	3° 48'18,8" S 70° 18'21,5" W
		Lago Tipisca	LT	3°47'24,0" S 70°18'14,2" W
		Lago Vuelta Grande	VG	3°47'16,6" S 70°18'24,0" W
		Lago Julio	LJ	3°47.833' S 70°13,306' W
		Lago Sabala	LS	3°47'833" S 70°13'306" W
Q. Bacabilla	BLLA	3°47.766' S 70°13,207' W		
Tarapoto-El Correo	Blanca I	Lago Tarapoto Largo I	TLI	3°47,259' S 70°26,309' W
		Lago Tarapoto Largo II	TLII	3°47.629' S 70°25,482' W
		Lago Tarapoto Redondo	TR	3°47.762' S 70°27,606' W
		Lago El Correo	CR	3°46.598' S 70°22,895' W
		Río Loretoyacu A. Abajo	LYAB	3°46.361' S 70°22,793' W
Chepetén-Cocha Larga	Blanca I	Lago Chepetén	CH	3°49.516' S 70°28,435' W
		Lago Cocha Larga	ChL	3°49.167' S 70°28,565' W
Socó Redondo	Negra I	Lago Socó Redondo	SR	3°44.961' S 70°30,971' W
		Río Loretoyacu A. Arriba	LYAA	3°46.369' S 70°22,793' W
Garza Cocha	Negra I	Lago Garza Cocha	GCh	3°44.127' S 70°30,537' W
		Río Boia Uazzú	BZ	3°44'18.3" S 70°23'23,8" W

*Símbolos de paisajes se indican en el texto. Los códigos son utilizados para identificar cada ambiente en los análisis.

Fuente: Palma(2011)

TABLA 2. NIVELES DE CONEXIÓN DE LOS AMBIENTES MUESTREADOS SOBRE LA RIBERA COLOMBIANA DEL RÍO AMAZONAS.

Nivel	Descripción	Ecosistemas Acuáticos
1	Conexión directa superando bancos de sedimentos aluviales - aguas blancas.	Lago Mariyú.
2	Conexión indirecta a través del flujo de aguas - aguas blancas e intermedias.	Sistema de lagos de Yahuaraca (los cuatro lagos del sistema, la quebrada Yahuaraca), lagos Chepetén y Cocha Larga.
2'	Conexión indirecta a través del flujo de aguas - aguas intermedias, se presenta un represamiento de la quebrada Matamatá y el río Amacayacu por el río Amazonas.	Lagos Tipisca, Vuelta Grande, Julio, Sabala, Tipisca Matamatá, Mamerto, Panduro. Río Amacayacu, Quebrada Matamatá y Quebrada Bacabilla.
3	Conexión indirecta. Flujo sobre bancos de sedimentos - aguas blancas	Lagos Tarapoto y El Correo, que están asociados al río Loretoyacu. Quebrada Bacabilla.
4	Sin conexión directa - aguas negras	Socó y Garza Cocha.

Fuente: Palma(2011)

TRABAJO DE CAMPO Y LABORATORIO

En cada ambiente se tomaron en campo las siguientes variables *in situ* a través de equipos portátiles: profundidad (cm; ecosonda Humminbird), transparencia (cm; disco Secchi), conductividad (μ s.

cm⁻¹; conductímetro WTW3110), oxígeno disuelto (mg.l-1 y %; oxímetro WTW 3210), temperatura (°C; oxímetro WTW 3210) y pH (pH-metro WTW 3210).

También se colectó una muestra integral de agua a tres profundidades: superficie, DS y 3DS (DS medida disco Secchi), con el fin de cubrir la franja con luz

o zona fótica, y para el análisis de nutrientes como el NO_2 , NO_3 , PO_4 , NH_4 , SiO_2 , carbono orgánico disuelto y clorofila-a. La muestra fue tomada con una botella tipo Van Dorn con capacidad de 2 L. A medida que se extraía el agua de las diferentes profundidades se vertía en un recipiente más amplio, del cual se extrajo 1 L de agua y fue puesto en refrigeración para su posterior filtración en el laboratorio.

Esta filtración se realizó con un sistema manual a través de filtros microporo de fibra de vidrio GFC Whatman de 1,2 μm ; por muestra se tomaron 10 tubos Eppendorf® de 1,5 mL que se refrigeraron y enviaron a la Universidad de Vigo (España) para su estudio con un autoanizador BRAN + LUEBBE AAIH (Norderstedt, Germany). En el río y sus tributarios la muestra se colectó en el centro del cauce.

Para la cuantificación de la clorofila-a también se filtraron 100 mL de muestra en completa oscuridad; en este caso con una bomba de vacío y utilizando filtros de fibra de vidrio de 45 mm de diámetro y de 1,2 μm ; por cada muestra se tomó una réplica, posteriormente los filtros fueron congelados (0°C). La lectura de clorofila-a se realizó en el laboratorio del Instituto Sinchi en Bogotá a través de un espectrofotómetro Beckman, utilizando acetona al 90% (APHA-AWWA-WEF 2005). Para la clasificación trófica de los ambientes se tuvieron en cuenta

las categorías propuestas por Contreras-Espinosa *et al.* (1994).

En cuanto al tratamiento estadístico, se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) para conocer si existen diferencias significativas entre los ambientes. Para ello primero se comprobaron los supuestos de distribución normal (a partir del test de Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas de los datos. Se utilizó estadística descriptiva no paramétrica o métodos de distribución libre con el programa STATISTIC 7.0. Además, se empleó el programa SPSS 6.0 para realizar análisis multivariados de componentes principales (ACP) y discriminante (AD) para evidenciar el patrón de relación y comportamiento entre las variables estudiadas (Guisande *et al.* 2006).

RESULTADOS

Se resume la información obtenida a través de los datos promedio y la estadística descriptiva de las variables analizadas y obtenidas en cada una de las 27 estaciones de muestreo (Tabla 3).

En la Tabla 4 se presenta el resumen de los datos obtenidos en campo de las variables muestreadas, considerando las agrupaciones en sistemas presentadas anteriormente en la Tabla 1.

TABLA 3. ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA DE LAS VARIABLES FÍSICAS Y QUÍMICAS TOMADAS *IN SITU* Y DE NUTRIENTES.

Variable	N	Media	Mediana	Mínimo	Máximo	Varianza	Dev. Std.	Coef. Var.
Prof. (m)	60	3,4	2,5	0,8	18,8	8,0	2,8	82,1
DS (cm)	60	53,1	52,0	15,0	129,0	651,2	25,5	48,0
pH	60	6,3	6,5	4,8	8,1	0,5	0,7	11,6
Cond. ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	60	67,6	39,1	8,9	284,5	4918,4	70,1	103,8
Temp (°C)	60	29,2	29,9	24,4	34,0	5,7	2,4	8,2
OD ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)	60	3,3	3,2	0,6	6,3	2,0	1,4	42,5
NO_2 ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	60	0,3	0,2	0,1	1,3	0,03	0,2	62,6
NO_3 ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	60	5,0	3,3	0,1	19,2	22,6	4,8	95,8
PO_4 ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	60	0,7	0,6	0,004	4,0	0,5	0,7	102,7
NH_4 ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	60	10,9	6,6	0,1	68,0	213,7	14,6	133,8
SiO_2 ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	60	180,2	144,2	6,3	806,1	40525,5	201,3	111,7
COD ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	60	13,8	12,5	5,8	33,0	34,9	5,9	42,8

Fuente: Palma(2011)

TABLA 4. DATOS PROMEDIO DE LAS VARIABLES FÍSICAS Y QUÍMICAS PARA CADA ÉPOCA DE ESTUDIO, CONSIDERANDO LAS AGRUPACIONES DE SISTEMAS.

	Aguas Bajas								Aguas Ascenso							
	Río Amazonas	Mariyú	Yahuaraca	Matamata-Ama-cayacú	Tarapoco-El Correo	Chepetén	Socó Redondo	Garzacocho	Río Amazonas	Mariyú	Yahuaraca	Matamata-Ama-cayacú	Tarapoco-El Correo	Chepetén	Socó Redondo	Garzacocho
Prof. (m)	4,8	1,6	1,6	2,2	3	1,6	4,4	3,9	10,2	1,8	4,2	2,6	6	3	5,9	4,9
Transp.(cm)	21,5	102	37,6	35,73	53,4	72,5	42,5	58	17,5	100	105,6	46,09	66,2	60	46	68
pH	7,35	8,05	6	5,81	6,59	7,22	5,49	5,91	7,46	6,92	6,66	5,98	6,6	6,83	6,23	6,63
Cond. ($\mu\text{S.cm}^{-1}$)	173,1	284,5	67,9	13,9	108,9	178,7	51,1	124,1	163,3	223,2	54,5	15,9	54,7	136,8	23,6	44,4
T (°C)	28,6	30,3	29,8	28,8	30,3	32	28,4	29,5	28,3	29,8	30,1	27,7	30,4	32	27,5	26,8
O.D (mg.l ⁻¹)	4,35	0,57	1,86	4,2	3,21	2,51	3,83	1,25	4,84	1,32	2,36	4,3	3,41	3,01	3,56	1,73
NO ₂ ($\mu\text{m.l}^{-1}$)	0,16	0,12	0,22	0,37	0,25	0,1	0,37	0,23	0,24	0,21	0,23	0,26	0,31	0,33	0,39	0,36
NO ₃ ($\mu\text{m.l}^{-1}$)	15,59	0,4	2,74	7,98	5,72	1,1	8,45	1,1	12,02	5,12	3,6	4,37	1,99	2,54	1,67	0,67
PO ₄ ($\mu\text{m.l}^{-1}$)	0,44	0,36	1,12	0,92	1,43	1,27	1	2,01	0,62	0,04	0,24	0,09	0,51	0,7	0,34	1,04
NH ₄ ($\mu\text{m.l}^{-1}$)	9,52	7,36	19,41	16,04	27,56	19,46	25,34	24,78	8,63	0,49	0,65	4,58	0,59	0,62	0,82	0,7
SiO ₂ ($\mu\text{m.l}^{-1}$)	203,54	243,15	451,27	45,2	349,41	644,43	98,64	407,22	164,7	163,84	243,37	28,93	111,85	277,74	9,9	98,53
COD ($\mu\text{m.l}^{-1}$)	14,58	13,57	11,49	15,65	13,63	13,45	19,18	12,49	10,7	6,38	10,87	8,65	16,99	26,04	22,2	20,02
Cla-a ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	0,9	9,5	8,6	5,3	5,8	3,8	5,8	3,5	0,6	5,1	3,3	7,2	6,2	5,1	1,6	3,3

Fuente: Polimer(2011)

Profundidad, pH, conductividad y oxígeno disuelto

La profundidad de los ambientes leníticos presentó un $\bar{X} = 3,4$ m, con mayor profundidad en aguas en ascenso en el sistema Socó Redondo (5,9 m). Respecto a los ambientes lóticos, como es de esperar, el río Amazonas alcanzó un valor de 10,2 m en aguas en ascenso. En general, se evidenciaron diferencias significativas en la profundidad entre ambos períodos hidrológicos ($F_{1,59} = 5.58$, $p = 0.0184$). Ambientes sin conexión con el río Amazonas (Socó y Garza Cocha) presentan una profundidad alta en ambos períodos hidrológicos.

Considerando el pH, esta variable presentó un $\bar{X} = 6,3$, con un mínimo de 5,4 (Socó Redondo) en aguas en bajas y máximo de 8,1 (Lago Mariyú) para la misma época; las aguas negras siempre evidenciaron valores ácidos (3,7–6,5) mientras que las aguas blancas presentaron pH neutros (7,0–8,1). El río Amazonas presentó diferencias significativas con la mayoría de los sistemas ($F_{1,59} = 9.8$, $p = 0,020$), con excepción de Mariyú que presentó un pH promedio de 6,34.

Los puntos de muestreo ubicados sobre el río Amazonas, como el lago Mariyú, presentaron conductividad alta (223,3–284,5 $\mu\text{S.cm}^{-1}$), mientras que sistemas sobre la cuenca del río Amacayacu y la quebrada Matamatá presentaron valores bajos (13,9–15,9 $\mu\text{S.cm}^{-1}$). Los ambientes de aguas negras (sistemas Socó–Redondo) presentaron valores medios (23,6–51,1 $\mu\text{S.cm}^{-1}$). Se evidenció que existen diferencias significativas ($F_{1,59} = 8,238$; $p = 0,006$) entre los períodos hidrológicos, ya que en aislamiento estos valores presentan un rango de variación más amplia entre 13,9 y 284,5 $\mu\text{S.cm}^{-1}$ y más altos.

En general, los sistemas lóticos estudiados como el río Amazonas y sus tributarios (como los ríos Loretoyacu, Amacayacu y la quebrada Matamatá) presentaron concentraciones altas de oxígeno (4,5–5,1 mg.l^{-1}). En cuanto a los sistemas leníticos como Yahuaraca, con un nivel de conexión 2, mostró valores bajos (1,32 mg.l^{-1}) y lagos ubicados en el sistema Matamatá-Amacayacu y con un nivel de conexión 2 presentaron valores altos de oxígeno disuelto en época de aislamiento (Figura 2).

Nutrientes: nitrógeno, fósforo y Carbono Orgánico Disuelto (COD)

Los lagos y tributarios del río Amazonas presentaron aguas con un contenido mayor de nitrógeno para el momento de aislamiento. Entre estos, los ambientes sin conexión como Socó y Garza Cocha mostraron los mayores valores (31,95–34,09 $\mu\text{m.l}^{-1}$). Por el contrario, el sistema Mariyú, con un nivel de conexión 1, en aislamiento presenta el menor valor (7,67 $\mu\text{m.l}^{-1}$), aunque en aguas en ascenso-canalizada pasa a presentar un mayor valor (6,16 $\mu\text{m.l}^{-1}$). Un análisis de varianza indica que existen diferencias significativas en la concentración de nitrógeno ($F_{1,59} = 28,32$; $p = 0,0001$) entre los períodos de muestreo.

Con relación al fósforo, esta variable presenta un comportamiento similar al nitrógeno, con mayores valores en fase de aislamiento. Un análisis de varianza evidenció que existen diferencias significativas entre los períodos hidrológicos ($F_{1,59} = 20,97$; $p = 0,0001$). No se presentaron diferencias significativas entre los sistemas. Para el COD el menor valor se encontró en el sistema Mariyú (6,28 $\mu\text{m.l}^{-1}$) y el máximo en Socó Redondo (25,52 $\mu\text{m.l}^{-1}$), ambos valores se registraron en la época de aguas en ascenso-canalizada. No se presentaron diferencias significativas ($F_{1,59} = 21,8$; $p = 0,0001$) en los valores obtenidos en ambos períodos (Figura 3).

En la Tabla 5, se muestra la clasificación trófica de los ambientes según Contreras-Espinosa *et al.* (1994); se registran las concentraciones de clorofila-a, el nivel trófico correspondiente y la discriminación de los mismos en los diferentes períodos de estudio. La mayoría de los ambientes acuáticos se encuentra dentro de la categoría α mesotrófica.

En cuanto a las condiciones tróficas de los ambientes, los mayores valores se presentaron en el sistema Matamatá-Amacayacu (26,39 $\mu\text{g.l}^{-1}$) en aguas en ascenso-canalizada, esto por la posible presencia de un afloramiento algal en especial de euglenoides (Palma 2011).

Sistemas como Yahuaraca tendieron a presentar un estado trófico mayor en la fase de aislamiento-canalizada. Este sistema se encuentra próximo al río Amazonas, por lo cual es de los primeros ambientes que se ven afectados con el aumento del nivel del agua. El

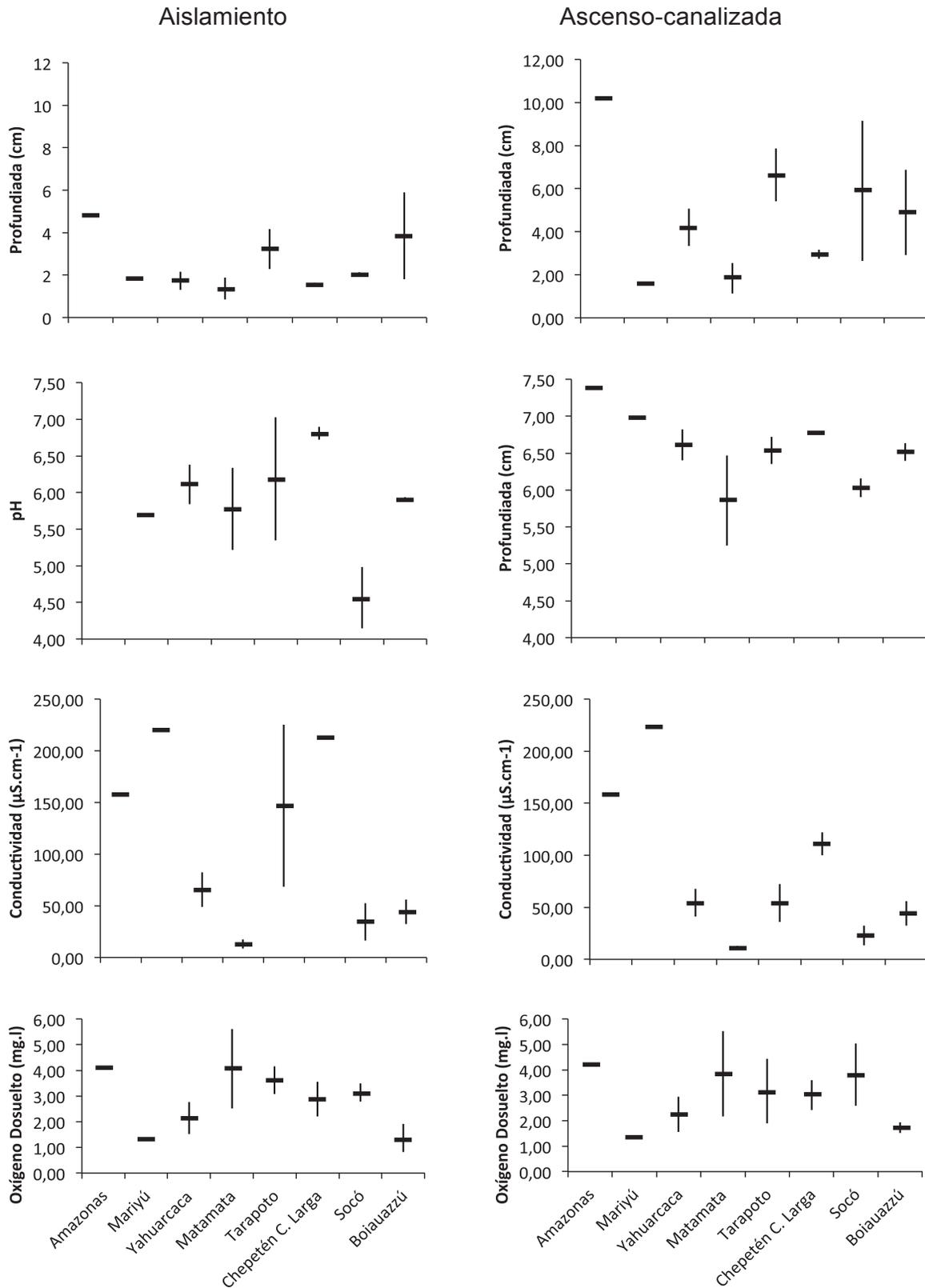


FIGURA 2. PRINCIPALES VARIABLES FÍSICAS Y QUÍMICAS DE LOS SISTEMAS.

Fuente: Elaboración propia

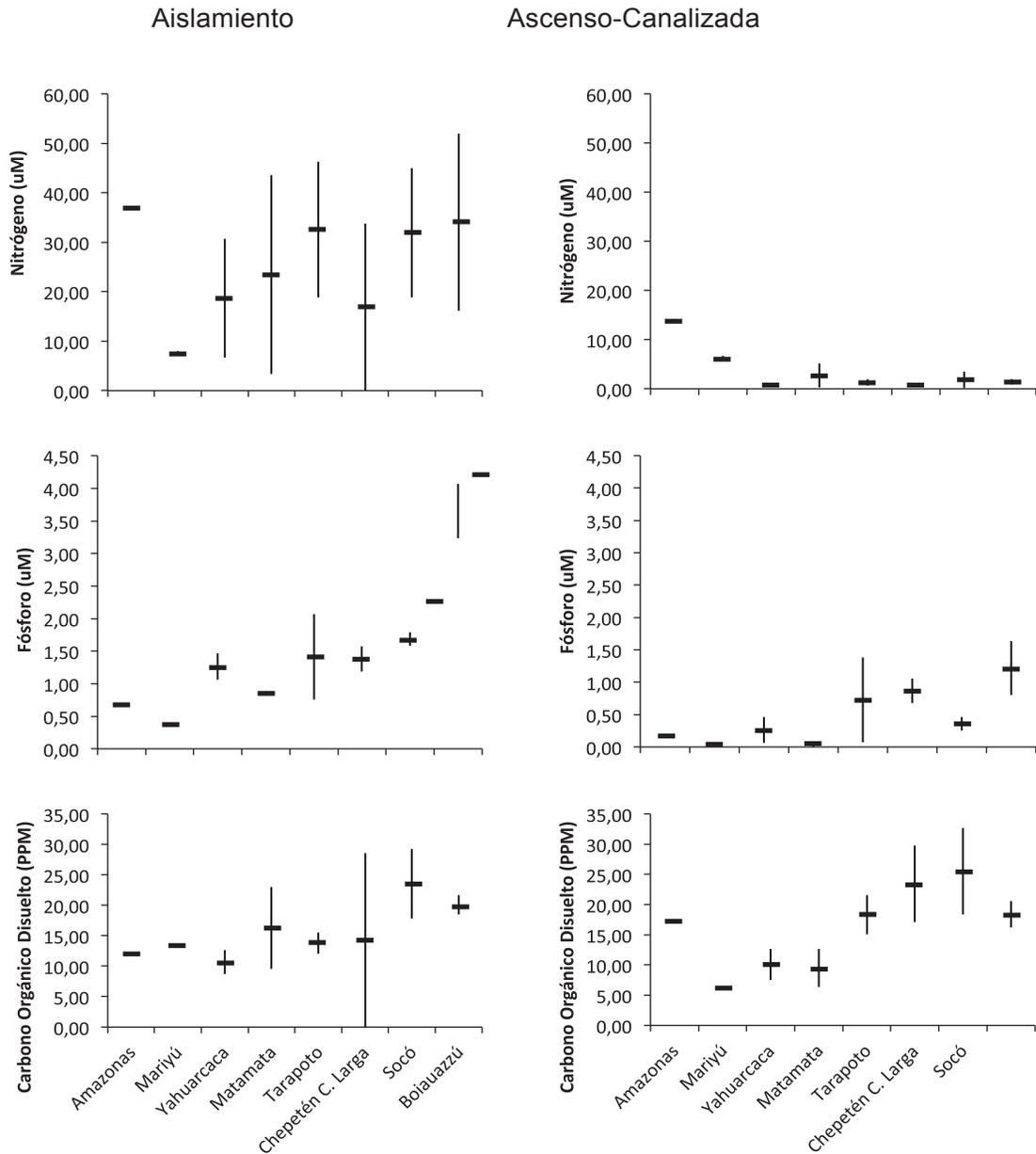


FIGURA 3. RELACIÓN DE LOS PRINCIPALES NUTRIENTES EN LOS SISTEMAS ESTUDIADOS.

Fuente: Elaboración propia

lago Mariyú mostró mayores valores sin conexión con el río Amazonas (9,53 ug.l-1) debido al aislamiento que este sufre para este momento del año.

El sistema Tarapoto-El Correo presentó en la mayoría de sus ambientes (Tarapoto Largo II, Redondo y El Correo) mayores valores en la fase ascenso-canalizada (5,53 y 8,01 ug.l1). Esto puede ser explicado debido a que en la fase de aislamiento el sistema recibe el constante aporte de aguas provenientes del

río Loretoyacu, que para ese sector es de aguas negras, así como también el aporte de las lluvias locales, el cual puede ocasionar la dilución de las aguas y, con ello, este comportamiento.

Los sistemas Socó Redondo y Garza Cocha, al encontrarse aislados con respecto al río Amazonas, muestran en la fase de aislamiento mayores valores (9,45 ug.l-1 y 6,25 ug.l-1) en la concentración de clorofila-a.

CUADRO 5. NIVEL TRÓFICO DE LOS LAGOS, CONSIDERANDO LAS CATEGORÍAS DE CONTRERAS-ESPINOSA ET AL. (1994). ULTRA OLIGOTRÓFICO (0,0 – 0,122), α OLIGOTRÓFICO (0,12 – 0,34), β OLIGOTRÓFICO (0,35 – 0,94), γ OLIGOTRÓFICO (0,95 – 2,6), α MESOTRÓFICO (2,7 – 7,2), β MESOTRÓFICO (7,3 – 20,0), α EUTRÓFICO (21,0 – 55,0), β EUTRÓFICO (56,0 – 155,0), γ EUTRÓFICO (156,0 – 425,0), HIPEREUTRÓFICO (> 425,0). LOS DATOS CORRESPONDEN AL VALOR MEDIO OBTENIDO PARA CADA SISTEMA ($\mu\text{g.L}^{-1}$).

Sistemas	Ambiente	Bajas	Resultado	Ascenso	Resultado
Mariyú	Mariyú	9,53	β Mesotrófico	5,13	α Mesotrófico
Yahuaraca	Yahuaraca I	2,24	γ Oligotrófico	2,72	α Mesotrófico
	Yahuaraca II	10,81	β Mesotrófico	3,12	α Mesotrófico
	Yahuaraca III	10,73	β Mesotrófico	4,25	α Mesotrófico
	Yahuaraca IV	18,02	β Mesotrófico	3,36	α Mesotrófico
Matamatá-Amacayacu	Tipisca	1,06	γ Oligotrófico	26,39	α Eutrófico
	Vuelta Grande	13,71	β Mesotrófico	10,09	β Mesotrófico
	Julio	5,29	α Mesotrófico	9,61	β Mesotrófico
	Sabala	5,61	α Mesotrófico	7,91	β Mesotrófico
	Panduro	0,76	β Oligotrófico	14,30	β Mesotrófico
	Tipisca Matamatá	15,52	β Mesotrófico	0,36	β Oligotrófico
	Mamerto	2,54	γ Oligotrófico	3,74	α Mesotrófico
Tarapoto-El Correo	Tarapoto Largo I	9,70	β Mesotrófico	5,53	α Mesotrófico
	Tarapoto Largo II	4,89	α Mesotrófico	5,30	α Mesotrófico
	Tarapoto Redondo	5,77	α Mesotrófico	8,01	β Mesotrófico
	El Correo	2,32	γ Oligotrófico	4,01	α Mesotrófico
Chepetén-Cocha Larga	Chepetén	3,12	α Mesotrófico	6,17	α Mesotrófico
	Cocha Larga	4,41	α Mesotrófico	4,09	α Mesotrófico
Socó Redondo	Socó Redondo	9,45	β Mesotrófico	2,80	α Mesotrófico
Garza Cocha	Garza Cocha	6,25	α Mesotrófico	5,61	α Mesotrófico

Fuente: Palma(2011)

Análisis de componentes principales

Para la fase de aislamiento, la figura muestra que las variables NO_3 (Nitrato) y OD (Oxígeno Disuelto) están relacionadas con valores altos del factor 1, y la variable COD (Carbono Orgánico Disuelto) con valores altos del factor 2 y las variables prof (profundidad) y pH con valores bajos del factor 2 (Figura 4a).

Se observa que ambientes lóticos como el río Amacayacu (RAMCYC, DRAMC), Loretoyacu altas (LYAA y LYAB), Boia Uazzú (BZ), quebrada Yahuaraca (QY), quebrada Matamata (DMM) y la quebrada Bacabilla (BLLA), tienen como atributos compartidos el presentar mayores promedios en sus concentraciones de NO_2 , NO_3 y oxígeno disuelto (OD) debido a que son fuente de transporte de estos nutrientes y a su vez cuentan con bajos valores de conductividad, transparencia, pH, temperatura y SiO_2 .

Ambientes leníticos que presentan valores altos de carbono orgánico (COD) en su mayoría son ambientes ubicados en el sistema Matamatá-Amacayacu: Lago Sábala (LS), Mamerto (LM), Vuelta Grande (VG), Julio (LJ) y Tipisca (LT).

También los sistemas Yahuaraca (YI, YII, YIII, YIV), Tarapoto-El Correo (TLI, TLII, TR, CR) y Chepetén-Cocha Larga (CH-ChL) presentan altos valores de PO_4 , NH_4 , SiO_2 , clorofila-a (Clo-a), temperatura, transparencia (DS), conductividad y pH. Se encuentran de manera aislada los sistemas Mariyú, Socó Redondo y Garza Cocha.

Para aguas en ascenso-canalizada, graficamente se observa que las variables que más contribuyen al factor 1 son OD y NH_4 (Amonio). Al factor 2 son NO_3 y Cla. Una importante diferencia con el período de aislamiento es que los ambientes ubicados sobre la ribera del río Amazonas tienden a homogenizar sus características físicas y químicas por la entrada de agua del río Amazonas (Figura 4b).

También se observa la agrupación de los ambientes ubicados en el sistema Matamatá-Amacayacu, cuyos valores de clorofila-a son altos debido al afloramiento de euglenófitos que se presentó sobre el río Amacayacu y la quebrada Matamatá. Los sistemas Yahuaraca, Mariyú, Tarapoto-El Correo, Chepetén-Cocha Larga, Socó Redondo y Garza Cocha, comparten valores altos de SiO_2 , carbono orgánico disuelto, temperatura, transparencia y NO_2 .

Análisis discriminante

Para los dos períodos muestreados se pudieron establecer diferencias entre los sitios a nivel temporal. Las primeras dos funciones del discriminante explican el 71,5 % de la varianza y logran mostrar un gradiente de mineralización (Figura 5). El estadístico Lambda de Wilks indicó niveles de probabilidad altamente significativos tanto para la primera función discriminante ($X^2_{91} = 264,4; p = 0,000$) como para la segunda ($X^2_{72} = 170,2; p = 0,000$).

La primera función discriminante explica el 52,1% de la varianza total, y las variables con mayores valores de correlación, o las que más aportan a la variabilidad en la primera función discriminante, son: conductividad (0,879) y SiO₂ (0,763). La segunda función discriminante explica el 21,5 % de la varianza total, y las variables con mayores valores de correlación son: NO₃ (0,602), y transparencia (0,535). El resto de variables presentan valores menores de correlación, pero que aportan positivamente a la discriminación de los datos en grupos.

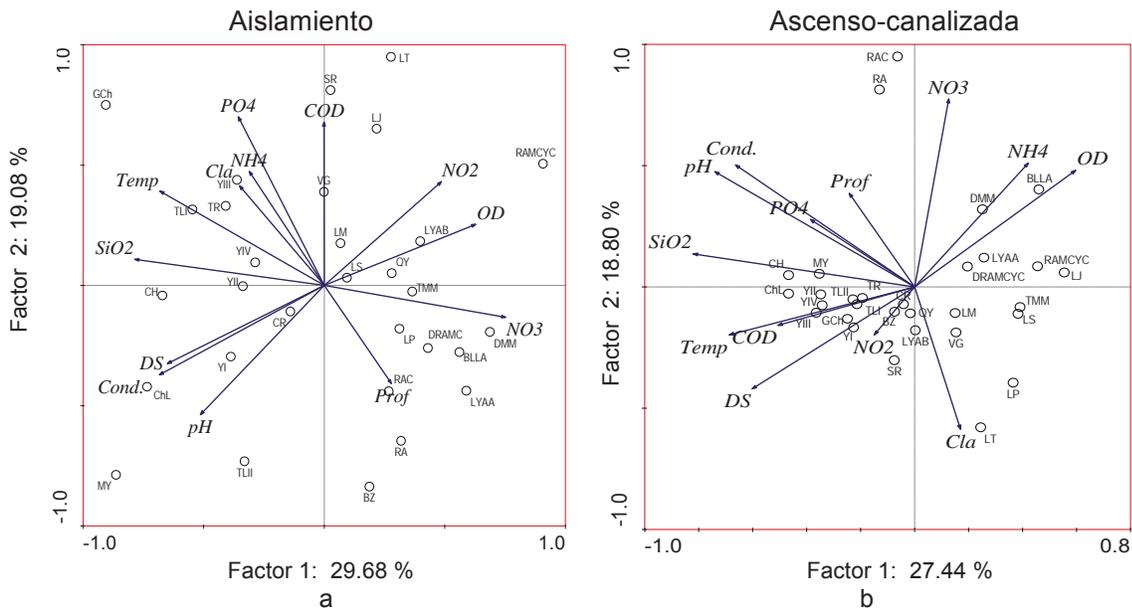


FIGURA 4. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES PARA LOS SISTEMAS ESTUDIADOS: 4A) AISLAMIENTO, 4B) ASCENSO CANALIZADA

Fuente: Palma(2011)

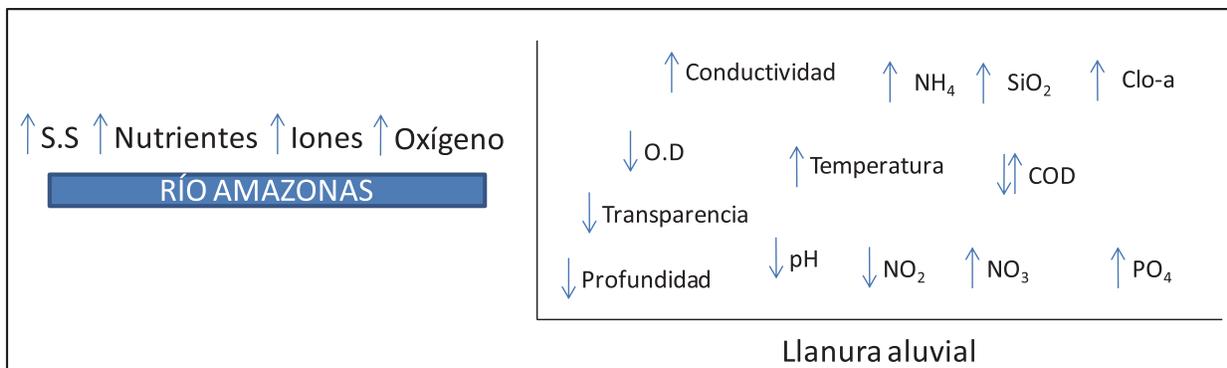


FIGURA 5. ANÁLISIS DISCRIMINANTE POR TIPO DE SISTEMA ESTUDIADO.

Fuente: Palma(2011)

En la Figura 5 se observa un gradiente de mineralización marcado principalmente por la variable de conductividad, donde al lado derecho de la gráfica se ubican ambientes con mayor mineralización, como es el caso de Mariyú. Este lago se encuentra en una isla de cauce que en el período de aislamiento del río Amazonas, y al no presentar otros tributarios, permite que ocurra una alta sedimentación. Y hacia el margen izquierdo están los ambientes del sistema Matamata-Amacayacu. Este es un caso particular debido a que el río Amazonas no es el principal factor que permite esta condición, sino la geología del lugar dominado por el aporte de arcilla (Duque *et al.* 2007).

DISCUSIÓN

Comportamiento en el patrón físico y químico de las aguas

Esta investigación presenta dos escalas sobre el comportamiento de los diferentes sistemas, la primera es

la escala estacional, referida a los dos momentos hidrológicos, y la segunda es la espacial, en relación con el grado de conexión con el río Amazonas.

En la fase de aislamiento con el río Amazonas, los sistemas difieren del gran río. Se presentan mayores valores de conductividad, nutrientes (NO_3 , NH_4 , SiO_2) y clorofila-a (Figura 6), esto debido al aumento de concentración de sedimentos y minerales por la retracción del sistema y porque estos compuestos fueran aportados en el período anterior (inundación), así como el reciclaje de todo el material aportado desde el bosque y las praderas de plantas acuáticas (Noe & Hupp 2005).

En la Figura 7 se encuentra el modelo que explica estos cambios en la otra fase (ascenso-canalizada), por tanto el río Amazonas es el mayor aportante hacia los sistemas conexos (Junk *et al.* 1989, Tokner *et al.* 2000). Estos aportes son fundamentales en este período para los procesos ecológicos de los lagos y ríos menores (Brinson *et al.* 1981, Cuffney 1988, Meyer *et al.* 1997).

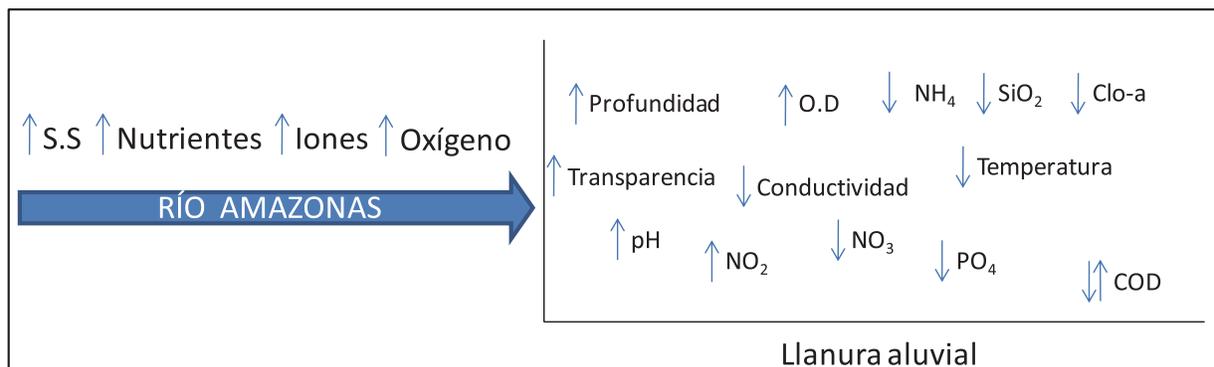


FIGURA 6. MODELO DEL COMPORTAMIENTO DE LAS VARIABLES FÍSICAS Y QUÍMICAS EN FASE DE AISLAMIENTO. LA DIRECCIÓN DE LAS FLECHAS INDICA EL CAMBIO RELATIVO EN LAS VARIABLES.

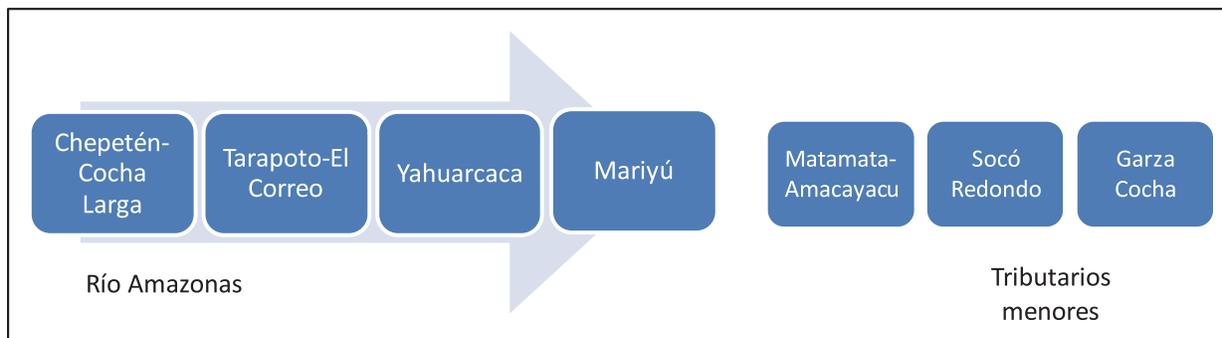


FIGURA 7. COMPORTAMIENTO DE LAS VARIABLES FÍSICAS Y QUÍMICAS EN FASE DE ASCENSO-CANALIZADA.

Fuente: Palma(2011)

En la fase de ascenso-canalizada es posible evidenciar visualmente el ingreso de la masa de agua blanca (pluma) del río Amazonas sobre un ambiente de agua negra; esta entrada de agua genera cambios en la profundidad, la transparencia, el pH y el oxígeno disuelto. Por el contrario, en esta fase disminuyen conductividad, temperatura, NH_3 , NH_4 , PO_4 , SiO_2 y clorofila-a, lo que implica que se presente una disminución en los valores de la biomasa del fitoplancton, ya que este tiende a dispensarse sobre el espejo de agua (Palma 2011).

Los únicos ambientes que no cumplen los modelos indicados en las Figuras 6 y 7 son Garza Cocha y Socó Redondo: estos lagos están, primero, más lejanos y por tanto aislados del efecto del río Amazonas, y segundo, sus cambios son el producto de sus propios tributarios como los ríos Boiauazzú y Loretoyacu, respectivamente.

En general, y sin tener consideración del afloramiento de algas presentado en el sistema Matamatá-Amacayacu (Tabla 5), la concentración de clorofila-a para los lagos es mayor en la fase de aislamiento; esto puede ser atribuido a las altas temperaturas y a mayor irradiación, que favorecerían la mayor biomasa

fitoplanctónica, como lo señala Izaguirre *et al.* (2001) en lagos del Paraná. En la época de ascenso-canalizada, la disminución del pigmento también ha sido explicado por Zalocar de Domitrovic (1992) cuando la transparencia y, por tanto, la actividad fotosintética disminuyen. En varios estudios de Suramérica se indica que ambientes lagunares en fase de inundación limitan su fotosíntesis y a su vez presentan los menores valores de clorofila-a (Engle & Melack 1993, García de Emiliani 1997, Huszar & Reynolds 1997).

El estado trófico de los ambientes estudiados se encuentra entre β -Oligotrófico y α -Mesotrófico. Al realizar una comparación con ecosistemas de otras regiones de la Amazonia, Miller *et al.* (1984) encuentran valores similares ($5,0 - 24,3 \mu\text{g.l}^{-1}$) en ambientes de Ecuador. En general, los lagos de Várzea presentan similitudes a lo reportado por Rai y Hill (1984) en la Amazonia central brasilera, que muestran un promedio de $28,04 \mu\text{g.l}^{-1}$ con valores entre $1,3$ a $91,8 \mu\text{g.l}^{-1}$. Es indiscutible que la transparencia y sus cambios por la entrada mayor de sólidos en suspensión provenientes del río Amazonas afecta la biomasa (clorofila-a) y la productividad de los lagos (Hamilton & Lewis 1987, Zalocar de Domitrovic 1992, Huszar & Reynolds 1997).



Sobre el oxígeno disuelto y su tendencia al aumento en la fase de ascenso-canalizada, algunos autores como Melack y Fisher (1983) lo atribuyen a los efectos de la temperatura sobre la solubilidad del agua, al efecto del viento, entre otros factores como la producción fotosintética. En uno de los ambientes estudiados (Yahuaraca), Lagos (1997) indica lo contrario, es decir, mayores valores en la fase de aislamiento y menores en los momentos de inundación, explicado por la autora debido a la alta carga de la materia orgánica que aporta el río y la que ganan los lagos cuando estos inundan el bosque circundante. Para los mismos lagos de Yahuaraca, Torres-Bejarano (2006) no encuentra diferencias entre los dos momentos de su estudio y en lagos peruanos cercanos a la ribera colombiana del mismo río Amazonas. Pantoja (2010) reporta bajas concentraciones de oxígeno en aguas en ascenso para los lagos Cabalococha y Cushillococha, que atribuye a mayor turbidez del agua y menor fotosíntesis del fitoplancton.

En general, en el momento de ascenso-canalizado los nutrientes NO₂, NO₃ y NH₄ disminuyen (Figura 3). El nitrógeno juega un papel importante en la ecología de los sistemas acuáticos tropicales, a diferencia de la zona templada donde el fósforo parece ser el nutriente determinante (Payne 1986, Furch & Junk 1993). Aunque puede tener varias fuentes (Esteves & Enrich-Prast 1998, Kern *et al.* 1998), es común su déficit en aguas de Sudamérica (Engle & Melack 1993).

También la concentración y aporte de nitrógeno relacionado con el NO₃ muestra una disminución desde el río a los ambientes leníticos durante los períodos de estudio; esto ha sido documentado por Hamilton y Lewis (1987) para otros cuerpos de aguas ubicados en la llanura aluvial y explicado por una dramática reducción de la materia en suspensión que ocurre a medida que los ambientes se encuentran aislados de su afluente principal (Izaguirre *et al.* 2001), en este caso el río Amazonas. Esta caída es ocasionada por la precipitación de la materia en suspensión y/o por su retención debido a las plantas acuáticas (Forsberg 1984). El comportamiento aquí descrito es el mismo para sistemas de planos de inundación en América (Rai & Hill 1984, Hamilton & Lewis 1987).

El aporte de las variables de SiO₂ y PO₄ proviene de ríos andinos de aguas blancas, las cuales inciden sobre los sistemas del plano de inundación del río Amazonas (Furch & Junk 1993). La dinámica del fósforo y el sílice en los ecosistemas acuáticos es mayormente controlada por las interacciones entre los minerales provenientes del sedimento (Wright *et al.* 2001). En general, los patrones espaciales en las características limnológicas detectadas en este estudio son similares al gradiente químico encontrado por Engle y Melack (1993) a lo largo de las rutas fluviales de entrada que por medio de la remoción del sedimento aportan este material, aumentando la concentración de estos nutrientes.

Es importante señalar que las concentraciones de nitrato y fósforo son controladas por la acumulación de la materia orgánica y están dentro del rango previamente reportado por estudios en el río Amazonas. Por último, la mayor disposición de nutrientes proporciona condiciones apropiadas para el crecimiento de organismos como el fitoplancton en los ambientes acuáticos (Pinilla 2005).

Ahora, teniendo en cuenta el grado de conectividad del río Amazonas sobre los ambientes, y considerando el ACP realizado, esta investigación muestra que los sistemas que tuvieron mayor influencia del río Amazonas y presentaron amplios cambios en las variables físicas y químicas, siendo mayor el cambio en los sistemas lóticos, en cuanto sistemas leníticos, la mayor afectación se produjo en Chepetén-Cocha Larga, seguido de Tarapoto-El Correo, Yahuaraca y Mariyú (Figura 8).

En el sistema Matamatá-Amacayacu, aunque presenta un nivel de conexión 2' con respecto al río Amazonas, los cambios físicos y químicos de los ambientes leníticos son mayormente influenciados por el río Amacayacu y la quebrada Matamatá. De esta manera, en la fase de ascenso-canalizada se puede evidenciar el represamiento que el río Amazonas ejerce sobre estos tributarios y con ello el nivel de sus aguas aumenta, generando aporte de nutrientes y materia orgánica a la llanura aluvial contigua, donde están los lagos del sistema Matamatá-Amacayacu.

El sistema Socó Redondo y Garza Cocha son sistemas aislados de la llanura aluvial del río Amazonas, por tanto su cambio en los patrones de estudio son

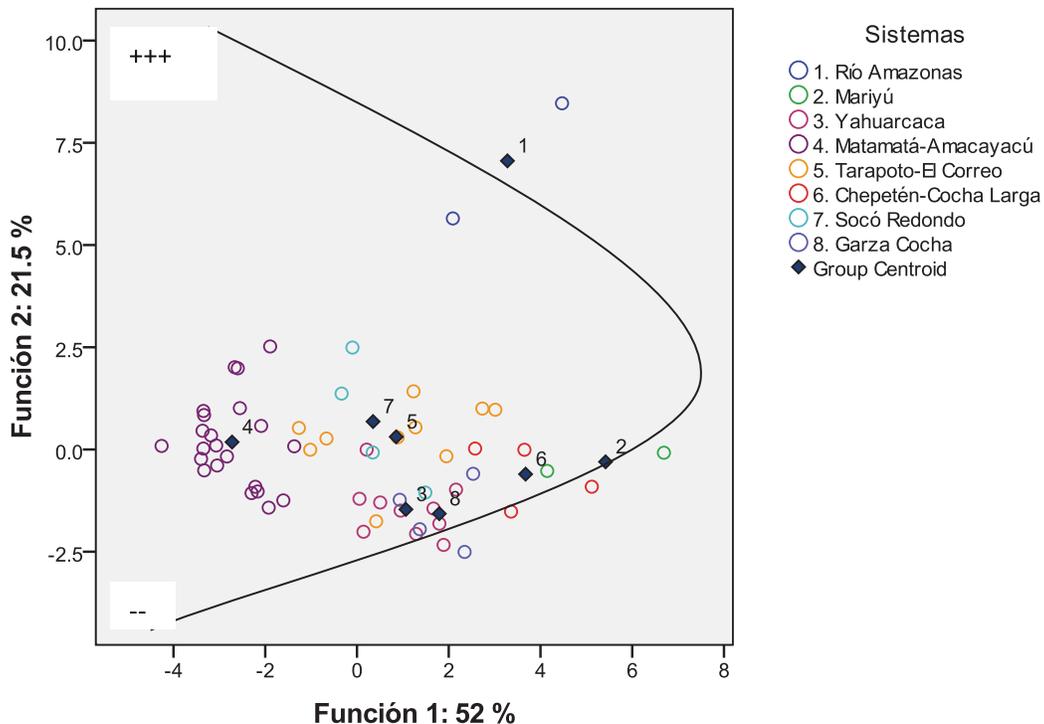


FIGURA 8. EFECTO DE LA CONEXIÓN DEL RÍO AMAZONAS SOBRE LOS DIFERENTES SISTEMAS.

Fuente: Palma(2011)

producto de los tributarios de aguas negras que los afectan, tal como se evidenció en los análisis multivariantes (Figura 4), donde la mineralización del agua de estos ambientes hace que se presente una tendencia de separación y diferenciación.

Para el sistema Chepetén-Cocha Larga, López-Casas (2007) menciona que el río Amazonas produce un impacto sobre los mismos, ya que a medida que este aumenta el nivel de sus aguas los inunda directamente, produciendo un mayor impacto del río sobre el lago Chepetén y en menor medida sobre Cocha Larga.

El sistema Yahuaraca en los últimos años ha sido frecuentemente estudiado por varios autores que exponen las características del mismo y, en términos generales, coinciden con los resultados encontrados en esta investigación (Salcedo-Hernández *et al.* 2012). Se resalta que la conductividad en la fase de ascenso-canalizada tiende a disminuir, y esto puede ser explicado por la influencia de las lluvias locales y el aporte de aguas negras provenientes de la quebrada Yahuaraca (Duque *et al.* 1997).

Aunque no se considera el período de inundación o aguas altas en nuestro estudio, Torres-Bejarano (2006) menciona para el sistema Yahuaraca que la conductividad tiende a aumentar en este momento hidrológico, debido al aporte directo del río Amazonas, que tiene mayor mineralización. Cabe mencionar que en la actualidad los sistemas como el de Yahuaraca han perdido en gran medida la conexión directa que presentaban con el río Amazonas, como consecuencia de la mayor sedimentación del río sobre los canales colombianos (Salcedo-Hernández *et al.* 2012), disminuyendo cada año su efecto sobre estos lagos (Torres-Bejarano *et al.* 2013). El lago Mariyú es el único ambiente que en aguas en ascenso es afectado en su totalidad sólo por el río Amazonas, de ahí que en este período hidrológico las características físicas y químicas tiendan a ser similares a las del río.

Ambientes como los lagos Tarapoto y El Correo en la época de ascenso-canalizada disminuyen los valores de nutrientes y clorofila-a. Por el contrario, presentan un aumento leve del pH; esto puede ser explicado debido a que el ingreso de agua a estos

ambientes proviene de una mezcla aportada inicialmente del río Loretoyacu de aguas negras y luego del río Amazonas, por lo que se produce una homogenización en estas variables (Duque *et al.* 1997). Solo en años de mayor creciento del río Amazonas estos dos ecosistemas son influenciados directamente por el mismo (Duque 1993).

Los ambientes ubicados sobre la cuenca del río Amacayacu y la quebrada Matamatá son sistemas de aguas intermedias (Duque *et al.* 1997) que presentan un alto contenido de sedimentos y materia orgánica en suspensión en comparación con los sistemas de aguas negras, haciendo que la transparencia sea baja, al igual que la conductividad, ya que los sólidos en suspensión indican que estos son compuestos orgánicos como arcillas y arena que no aportan iones al agua (Duque *et al.* 1997). El nivel de conexión con respecto al río Amazonas es intermedio y el aporte que este pueda brindar a los ambientes es poco en ambos períodos debido a que no hay una influencia directa sobre los ambientes leníticos. Por tanto, estos sistemas se encuentran influenciados mayormente por el río Amacayacu y la quebrada Matamatá.

Socó Redondo y Garza Cocha son sistemas aislados del río Amazonas; estos ambientes son de aguas negras tipo I, presentan bajos valores de pH, debido en gran parte a materiales orgánicos como ácidos húmicos y fúlvicos, provenientes de los bosques amazónicos (Leenheer 1980). También al considerar sus nutrientes se observa que, en general, el nitrógeno se reduce a niveles bajos y, en general, esto ocurre en ambientes con aislamiento hidrológico del plano de inundación. Además, la baja en el nitrógeno ha sido atribuido alternativamente a la influencia de macrófitas, fitoplancton y bacterias (Izaguirre *et al.* 2001).

Se puede concluir que los sistemas estudiados presentan una diferencia marcada en las variables estudiadas y tienden a coincidir con los datos encontrados por anteriores estudios en la llanura de inundación del río Amazonas; es así que hay coincidencia en los rangos al comparar los datos de este estudio con los obtenidos en el sistema de lagos Yahuaraca (Bahamón 1994, Lagos 1997, Núñez-Avellaneda & Duque 2001, Torres-Bejarano 2006, Torres-Bejarano *et al.* 2013), sistema de Lagos de

Tarapoto-El Correo (Díaz 1996, Marín 2000, Marciales-Caro 2006), en Garza Cocha Boiauzzú (Duque 1993) y en los ambientes Chepetén y Cocha Larga (López-Casas 2007).

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI, a la Universidad Nacional de Colombia–Sede Amazonia, y en especial al Laboratorio de limnología, por el apoyo económico y el apoyo logístico brindado.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostinho AA, C Costa, LC Gomes. 2008. Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. *Echohidrology & Hydrobiology* 10: 1-15.
- American Public Health Association (APHA), American Water Works Association (AWWA), Water Environment Federation (WEF). 2005. *Standard Methods for the examination of water & wastewater*. 21st Edition. Joint Editorial Board.
- Amoros C, AL Roux. 1988. Interaction between water bodies within the floodplains of large rivers: function and development of connectivity. *Munstersche Geogr. Arbeiten* 29: 125-130.
- Amoros C, G Bornette. 2002. Connectivity and bio-complexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, 47:761-776.
- Andrade-Sossa C. 2001. *Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura de la comunidad de rotíferos planctónicos en el lago Yahuaraca (río Amazonas – Colombia)*. Tesis MSc. Bogotá: Universidad de los Andes.
- Andrade-Sossa C, EM García-Folleco, CA Rodríguez-Munar, SR Duque, E Realpe. 2011. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura del ensamblaje de rotíferos en el lago Largo (Sistema Yahuaraca–Llanura de inundación del río Amazonas–Colombia). *Caldasia* 33(2): 499-517.
- Bahamón N. 1994. *Estudio limnológico, con énfasis en la comunidad de fitoplancton en algunos lagos de inundación del río Amazonas (Colombia)*. Tesis de grado Departamento de Biología. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

- Bonnet MP, G Barroux, JM Martinez, F Seyler, P Moreira-Turcq, G Cochonneau, JM Melack, G Boaventura, L Maurice-Bourgoin, JG León, E Roux, S Calmant, P Kosuth, JL Guyot, P Seyler. 2008. Floodplain hydrology in an Amazon floodplain lake (Lago Grande de Curuai). *Journal of Hydrology* 349: 18-30.
- Botero PJ, JF Cruz. 1993. *Tectónica cuaternaria en la Amazonia colombiana*. Bogotá: IGAC, Proyecto Orinoquía-Amazonia colombiana.
- Bozelli RL. 1992. Composition of the zooplankton community of Batata and Mussura lakes and the Trombetas River, State of Parana, Brazil. *Amazoniana* 12: 239-261.
- Brinson MM, AE Lugo, S Brown. 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:123-161.
- Contreras-Espinosa F, O Castañeda-López, A García. 1994. La clorofila-a como base para un índice trófico en lagunas costeras mexicanas. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 21 (1-2): 55-66.
- Cuffney TE. 1988. Input, movement and exchange of organic matter within a subtropical coastal blackwater riverfloodplain system. *Freshwater Biology* 19:305-320.
- Davies BR, MC Thomas, KF Walker, JH O'Keefe, AJ Gore. 1994. Dryland rivers: their ecology, conservation and management. In: Calow P. Petts G.E. (Eds.), *The Rivers Handbook II: Hydrological and Ecological Principles*. Blackwell Scientific, Oxford, p. 484-511.
- Díaz J. 1996. Caracterización limnológica preliminar de los lagos Tarapoto, El Correo y Caballo Cocha, Amazonía Central (Colombia y Perú). Tesis Biología Marina. Facultad de Ciencias. Bogotá: Universidad Jorge Tadeo Lozano.
- Drago EC. 1980. Aspectos limnológicos en ambientes próximos a la ciudad de Santa Fe Paraná Medio): Comportamiento hidrológico y sólidos suspendidos. *Ecología (Argentina)* 5:31-48.
- Drago EC. 1981. Grados de conexión y fases hidrológicas en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná (Argentina). *Ecología (Argentina)* 6:27-33.
- Drago EC. 2007. The Physical Dynamics of the River-Lake Floodplain System. In: Drago. *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* 83 p122pp.
- Duque SR. 1993. Inventario, caracterización y lineamientos para la conservación de los humedales en el Departamento del Amazonas. Universidad Nacional de Colombia, INDERENA.
- Duque SR, JE Ruiz, J Gómez, E Roessler. 1997. Limnología. En: IGAC 1997. *Zonificación ambiental para el plan modelo colombo-brasilero (Eje Aporis -Tabatinga: PAT)*. Bogotá: Editorial Lino-tipia. p. 69-134.
- Engle DL, JM Melack. 1993. Consequences of riverine flooding for seston and the periphyton of floating meadows in an Amazon floodplain Lake. *Limnology and Oceanography*. 38:1500-1520.
- Esteves FA, A Enrich-Prast. 1998. Nitrogen fixation and denitrification rates of sediments in some Amazonian aquatic ecosystems during the filling 73 period. *Verh.Internat.Verein.Limnol. Stuttgart (Alemania)*. 26:907-910.
- Forero-Tocancipá, C, M Córdoba. 2014. Percepción del uso y manejo del aguajal a través del uso de las palmas (Arecaceae) por la comunidad indígena Ticuna de Santa Clara de Tarapoto, del resguardo TICCOYA en el Municipio de Puerto Nariño, Amazonas, Colombia. En: Trujillo F, SR. *Los humedales de Tarapoto: aportes al conocimiento sobre su biodiversidad y uso*. Serie humedales de la Amazonia y Orinoquia. Fundación Omacha, Corpoamazonia, Universidad Nacional de Colombia-Sede Amazonia. p. 102-129.
- Forsberg BR. 1984. Nutrient processing in Amazon floodplain lakes. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 22:1294-1298.
- Furch K, WJ Junk. 1985. Dissolved carbon in a floodplain lake of the Amazon and in the river channel. *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Universität Hamburg* 58:285-298.
- Furch K, WJ Junk. 1993. Seasonal nutrients dynamics in an Amazonian floodplane lake. *Arch. Hydrobiolo. Stuttgart (Alemania)*. 128(3):277-285.
- Galvis G, JI Mojica, SR. Duque, C Castellanos, P Sánchez-Duarte, M Arce, A Gutiérrez, LF Jiménez, M Santos, S Vejarano-Rivadeneira, F Arbeláez, E Prieto, M Leiva. 2006. *Peces del medio Amazonas. Región de Leticia*. Serie de Guías Tropicales de Campo N° 5. Conservación Internacional. Bogotá: Editorial Panamericana, Formas e Impresos. p. 548.
- García de Emiliani MO. 1997. Effects of water level fluctuation in a river - floodplain lake system (Paraná River, Argentina). *Hydrobiologia*. 357:1-15.

- Gómez MC. 2008. Dinámica espacial y temporal de la comunidad fitoplanctónica en el lago Yahuaraca, Planicie de inundación del río Amazonas. Tesis de Maestría. Bogotá: Universidad Javeriana.
- Guisande C, A Barreiro, I Maneiro, I Riveiro, A Vergara, A Vaamonde. 2006. Tratamiento de datos. España: Ed. Díaz de Santos. p. 356.
- Hall AC, G Schumann, JL Bamber, PD Bates. 2011. Tracking water level changes of the Amazon Basin with space-borne remote sensing and integration with large scale hydrodynamic modelling: A review. *Physics and Chemistry of the Earth* 36:223-231.
- Hamilton SK, WM Lewis Jr. 1987. Causes of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Limnology and Oceanography*. 32:1277-1290.
- Hamilton SK, WMLewis Jr. 1990. Basin morphology in relation to chemical and ecological characteristics of lakes on the Orinoco River floodplain, Venezuela. *Archiv fur Hydrobiologie*. 119:393-425.
- Heiler G, T Hein, F Schiemer. 1995. Hydrological connectivity and flood pulses as the central aspects for the integrity of a river-floodplain system. *Regulated Rivers: Research and Management*. 11:351-361.
- Huszar VL de M, CS Reynolds. 1997. Phytoplankton periodicity and consequences of dominance in an Amazonian floodplain lake (Lago Batata, Pará, Brazil): response to gradual environmental change. *Hydrobiologia*. 346:169-181.
- Izaguirre I, I O'Farrell, G Tell. 2001. Variation in phytoplankton composition and limnological features in a water-water ecotone of the lower Paraná Basin (Argentina). *Freshwater Biology*. 46:63-74.
- Junk WJ, PB Bayley, E Sparks. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. 106:110-127.
- Kern J, A Darwitch, K Furch. 1998. The contribution of gaseous nitrogen flux in the nitrogen budget on the Amazon floodplain at Lago Camaleão. *Verh. Internat. Verein. Limnol. Stuttgart (Alemania)*. 26:926-928.
- Lagos L. 1997. Productividad primaria y biomasa fitoplanctónica en el lago Yahuaraca (Amazonia colombiana). Tesis de Pregrado en Biología. Facultad de Ciencias. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Leigh CE, F Sheldon. 2009. Hydrological connectivity drives patterns of macroinvertebrate biodiversity in floodplain rivers of the Australian wet/dry tropics. *Freshwater Biology*. 54:549-571.
- Leenheer J. 1980. Origin and nature of humic substances in the water of the Amazon river basin. *Acta Amazónica*. 10(3):513-526.
- López-Casas S. 2007. El pirarucú *Arapaima gigas* (Cuvier, 1817) (Pisces: Osteoglossidae) en los lagos del sistema de Tarapoto: aspectos demográficos y culturales. Tesis Maestría en Estudios Amazónicos, Imani Sede Amazonia. Leticia: Universidad Nacional de Colombia.
- Marciales-Caro L. 2006. Ecología funcional del fitoplancton en dos lagos de la ribera colombiana del Río Amazonas (Tarapoto y El Correo). Tesis de pregrado en Biología. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Marín SY. 2000. Productividad primaria de la comunidad fitoplanctónica en el lago Tarapoto (Amazonia colombiana), durante dos períodos hidrológicos. Tesis de pregrado en Biología. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Melack JM, TR Fisher. 1983. Diel oxygen and their ecological implication in Amazon floodplain lakes. *Hydrobiologia*. 98(4):422-442.
- Meyer JL, AC Benke, RT Edwards, JB Wallace. 1997. Organic matter dynamics in the Ogeechee River, a blackwater river in Georgia, USA. *Journal of the North American Benthological Society*. 16:82-87.
- Miller A, M Kannan, PA Colinvaux. 1984. Limnology and primary productivity of Andean and Amazonian tropical lakes of Ecuador. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22:1264-1270.
- Neiff JJ. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del río Paraná. *Interciencia*. 15 (6):424-440.
- Noe GB, CR Hupp. 2005. Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Accumulation in Floodplains of Atlantic Coastal Plain Rivers, USA. *Ecological Applications*. 15(4):1178-1190.
- Núñez-Avellaneda M, SR Duque. 2001. Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia Colombiana. En Franky y Zárate. Imani Mundo: Estudios en la Amazonia colombiana. Bogotá: Unibiblos. p. 305-335.
- Otero J, P Botero. 1997. Aspectos fisiográficos y edafológicos. En: IGAG. Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasilero (Eje

- Apaporis –Tabatinga: PAT). Bogotá: Editorial Linotipia. p.169-182.
- Palma L. 2011. Efecto de la conectividad del río Amazonas en la ecología del fitoplancton en lagos amazónicos. Tesis de maestría. Leticia, Amazonas: Universidad Nacional de Colombia.
- Pantoja A. 2010. Influencia del pulso de inundación sobre las comunidades planctónicas de los lagos peruanos Caballococha y Cushillococha (cuenca río Amazonas). Tesis de Pregrado en Biología. Universidad del Cauca.
- Payne AI. 1986. Variability of tropical rivers. Pp 17-20. En: Payne, A.I. The ecology of tropical lakes and rivers. Great Britain: John Wiley & Sons. p. 301.
- Pinilla G. 2005. Ecología del fitoplancton en un lago amazónico de aguas claras (Lago Boa, Caquetá medio). Bogotá: Editorial Universidad Jorge Tadeo Lozano.
- Rai H, G Hill. 1984. Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem. In: The Amazon. Limnology and Landscape of a Mighty Tropical River and Its Basin (Ed. H. Sioli). W. Junk, The Hague. p 311-335.
- Rangel E, B Luengas. 1997. Climas – Aguas. En: IGAG. Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasileño (Eje Apaporis –Tabatinga: PAT). Bogotá: Editorial Linotipia. p. 49-68.
- Reynolds CS. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge: Cambridge University Press. p. 384.
- Rodríguez C. 2003. Cambios en la estructura de la comunidad de rotíferos en el lago Yahuaraca. Planicie de inundación del Río Amazonas. Trabajo de pregrado. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana.
- Salcedo-Hernández MJ, SR Duque, L Palma, A Torres-Bejarano, D Montenegro, N Bahamón, L Lagos, LF Alvarado, M Gómez, AP Alba. 2012. Ecología del fitoplancton y dinámica hidrológica del sistema lagunar de Yahuaraca, Amazonas, Colombia: análisis integrado de 16 años de estudio. Mundo Amazónico. 3:17-42
- Sioli H. 1967. Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. Amazoniana. 1(3):267-277.
- Suárez-Ballesteros CI, J Zabala-Rivera, ME Morales-Puentes. 2014. Florística de bosques inundables de los márgenes de los lagos Tarapoto y Cocha, Amazonia colombiana y peruana. En: Trujillo F, SR. Duque. Los humedales de Tarapoto: aportes al conocimiento sobre su biodiversidad y uso. Serie humedales de la Amazonia y Orinoquia. Fundación Omacha, Corpoamazonia, Universidad Nacional de Colombia–Sede Amazonia. p. 63-101.
- Tockner K, JV Ward. 1999. Biodiversity along riparian corridors. Large Rivers. 11:293-310.
- Tockner K, D Pennetzdorfer, N Reiner, F Schiemer, JV Ward. 1999. Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river- floodplain system (Danube, Austria). Freshwater Biology. 41:521-535.
- Tockner K, F Malard, JV Ward. 2000. An extension of the flood pulse concept. Hydrological Processes. 14:2861-2883.
- Torres-Bejarano A. 2006. Ecología funcional del fitoplancton en el sistema de lagos Yahuaraca (Leticia-Amazonas). Tesis de pregrado en Licenciatura en Biología. Bogotá: Universidad Pedagógica Nacional.
- Torres-Bejarano AM, SR Duque, P Caraballo-Gracia. 2013. Heterogeneidad temporal y espacial de dos lagos de inundación en la Amazonia colombiana. Actualidades Biológicas. 35(98):63-76.
- Ward JV, JA Stanford. 1995. Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. Regulated Rivers: Research & Management, 11:105-119.
- Ward JV, K Tockner, F Schiemer. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. Regulated Rivers: Research and Management 15:125 -139.
- Ward JV, K Tockner. 2001. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. Freshwater Biology. 46:807-819.
- Wright RB, BG Lockaby, MR Walbridge. 2001. Phosphorus availability in an artificially flooded southeastern floodplain forest soil. Soil Science Society of America Journal. 65:1293-1302.
- Zalocar de Domitrovic Y. 1992. Fitoplancton de ambientes inundables del Río Paraná (Argentina). Revue d'Hydrobiologie Tropicale 25:177-188.