

Comparación morfológica y distribución geográfica de las especies *Tabellaria fenestrata* y *Tabellaria flocculosa* (Bacillariophyceae) en sistemas lóticos y lénticos de Colombia

Morphological comparison and geographic distribution of the species *Tabellaria fenestrata* and *Tabellaria flocculosa* (Bacillariophyceae) in lotic and lentic systems in Colombia

Mario F. Medina-Tombé^{1*}, Silvia E. Sala², Amelia A. Vouilloud², John J. Ramírez-Restrepo¹

Resumen

Este trabajo se desarrolló en el marco de un proyecto más amplio cuyo objetivo fue analizar la distribución geográfica de las diatomeas de Colombia, basados en el estudio de sistemas lóticos ubicados en las zonas biogeográficas de los Andes, el Caribe, la Orinoquía y el Pacífico. Durante la investigación se recolectaron muestras de perifiton en 18 sitios, en los cuales se midió la elevación sobre el nivel del mar, el caudal, la temperatura, el pH, la conductividad eléctrica y el oxígeno disuelto. En este trabajo se presentan los resultados del análisis de los taxones pertenecientes al género *Tabellaria*: *T. fenestrata* y *T. flocculosa*, dos especies morfológicamente similares que han sido confundidas frecuentemente. Se observaron y describieron ejemplares de ambos taxones mediante microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido. Asimismo, se recopiló información en la literatura acerca

Recibido: abril 2017; aceptado: diciembre 2017.

¹ Grupo de Investigación en Limnología Básica y Experimental y Biología y Taxonomía Marina, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.

² División Ficología Dr. Sebastián Guarrera, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque s/n. 1900 La Plata, Argentina.

*Autor para correspondencia: <mfernando621@yahoo.com>

de la distribución geográfica de estas dos especies en el país. Se concluye que *Tabellaria flocculosa* presenta una distribución geográfica más amplia y pocas restricciones ecológicas para colonizar y establecerse en los sistemas acuáticos, mientras que *Tabellaria fenestrata* presenta una distribución más restringida.

Palabras clave: Perifiton, *Tabellaria*, biogeografía, distribución

Abstract

This study was developed within the framework of a project conducted with the aim of analyzing the geographical distribution of diatoms in Colombia. This project was based on analyses of information on lotic systems located in the biogeographic regions of the Andes, Caribbean, Orinoquía and Pacific. During the research, periphyton samples were collected at 18 sampling sites. Current flow rate, temperature, pH, conductivity, dissolved oxygen and elevation were measured in each sampling site. We report the presence of two taxa belonging to the genus *Tabellaria*: *T. fenestrata* and *T. flocculosa*, which are morphologically similar and, therefore, have been frequently misidentified. Specimens of both taxa were observed and described with light microscopy and scanning electron microscopy. We also analyzed the geographical distribution of these taxa in the country. We conclude that *T. flocculosa* has a broad geographical distribution in Colombia and few ecological restrictions to colonize and settle in aquatic systems, while *T. fenestrata* has a more restricted distribution.

Key words: Periphyton, *Tabellaria*, biogeography, distribution

INTRODUCCIÓN

El género *Tabellaria* Ehrenberg ex Kützing 1844 pertenece al grupo de las diatomeas “arafidias” y, por tanto, los individuos carecen de sistema del rafe, tienen simetría bilateral y no tienen movilidad (Barber y Haworth 1981). Típicamente, los representantes de este género poseen valvas lineares con extremos capitados, generalmente más anchas en el centro que en los extremos; tienen una rimoportula (proceso labiado) en el centro de cada valva; estrias transapicales finas, muchas veces paralelas; bandas cingulares septadas y campos de poros apicales. En ambientes naturales, estas diatomeas crecen formando colonias en zig-zag o estrelladas, en las que las células quedan unidas desde sus ápices, mediante la secreción de mucílago, hasta formar largas cadenas (DeColibus 2013).

Según Guiry y Guiry (2016), se registran, hasta el momento, 39 especies de *Tabellaria* y 29 taxones infraespecíficos, la mayoría de los cuales requiere revisión para confirmar su validez.

Recientemente, Genkal y Chekryzheva (2016), con base en el análisis de materiales recolectados en ríos y lagos de Rusia, plantearon sinonimizar *T. fenestrata*, *T. quadriseptata*, *T. ventricosa* y *T. pseudoflocculosa* con *T. flocculosa*, bajo este nombre, y ampliar la descripción de la especie. Sin embargo, estos autores no analizaron un carácter diagnóstico como son las cópulas abiertas en *T. fenestrata* y cerradas en *T. flocculosa*.

Las especies de este género suelen vivir en aguas ligeramente ácidas, aunque pueden tener una amplia tolerancia a diferentes rangos de pH (Round et al. 1990). Se encuentran comúnmente en aguas corrientes (ríos y arroyos), en lagos, lagunas y otros humedales, adheridas a sustratos duros como rocas y a la vegetación. Pueden formar parte tanto del perifiton, como del fitoplancton y el género se considera cosmopolita (Koppen 1975). *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing, *T. fenestrata* (Lyngbye) Kützing, *T. quadrisepitata* Knudson y *T. ventricosa* Kützing, se destacan por su alta frecuencia en diferentes ambientes acuáticos del mundo (Antoniades et al. 2008, Cox 1996, Karthick et al. 2013, Lange-Bertalot 1993, Metzeltin y Lange-Bertalot 2007, Rumrich et al. 2000, Yanling et al. 2009).

En Colombia se registran únicamente dos especies: *Tabellaria fenestrata* y *T. flocculosa* (Montoya et al. 2013). Estos registros corresponden tanto a sistemas lóticos como lénticos, así como a diferentes altitudes, desde los páramos hasta sistemas ubicados en tierras bajas y en ambientes acuáticos oligotróficos, mesotróficos y eutróficos (Alba et al. 2011, Díaz y Rivera 2004, Donato et al. 1987, Mejía 2011, Montoya et al. 2008, Pedraza y Donato 2011, Ramírez y Plata 2008). Cabe aclarar que todos los registros han sido publicados en artículos ecológicos y no taxonómicos por lo que no existen descripciones ni ilustraciones que permitan verificar la validez de las determinaciones de estas especies en Colombia. Si se toman como guía los registros antes mencionados, puede asumirse que estas dos especies no tienen ninguna restricción ecológica para establecerse y colonizar cualquier ambiente acuático, en especial, *T. flocculosa*, que es la más citada en los diferentes sistemas acuáticos del país.

Los datos presentados en este artículo son los primeros resultados de un estudio más amplio sobre la distribución geográfica de las diatomeas de Colombia, en el cual se compararon muestras del perifiton recolectadas en sistemas lóticos de las regiones de los Andes, el Caribe, la Orinoquía y el Pacífico. Adicionalmente, en este manuscrito se incluyó el análisis de un sistema léntico ubicado en la región del Pacífico.

El objetivo fue describir los taxones *Tabellaria fenestrata* y *T. flocculosa*, hallados en el área de estudio, analizar las diferencias morfológicas que existen entre ellos, compararlos con otras especies del mismo género y analizar su distribución en las diferentes regiones estudiadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio incluyó las regiones biogeográficas de los Andes, el Caribe, la Orinoquía y el Pacífico colombiano (figura 1). En la región de los Andes se recolectaron muestras en el río Rionegro (7° 16' 20,3" N y 73° 9' 2,4" O) y los arroyos La Honda (7° 15' 4,5" N y 73° 12' 23,1" O), Las Palmas (7° 14' 40,8" N y 73° 11' 49,7" O), La Virginia (7° 15' 48" N y 73° 11' 47,8" O) y Samacá (7° 16' 48" N y 73° 9' 6,1" O), en el municipio de Rionegro-Santander. En la región del Caribe, las muestras se tomaron de los ríos El Congo (10° 59' 21,6" N y 74° 4' 1,6" O), Canta Rana (11° 0' 13,9" N y 74° 3' 46,8" O) y los arroyos Jairo Arenas (10° 58' 36" N y 74° 4' 22,57" O), Jairo Vargas (10° 58' 35,6" N y 74° 4' 23,1" O) y El Padre (10° 58' 36,1" N y 74° 4' 22,7" O), en el municipio de Ciénaga-Magdalena. En la región del

Pacífico, se tomaron muestras de los ríos El Estero (0° 58' 52,79" N y 77° 8' 21,41" O), La Lorina (0° 51' 12,86" N y 77° 8' 0,24" O), Guamuéz (0° 59' 27,26" N y 77° 9' 34,36" O) y la laguna de La Cocha (1° 1' 4,82" N y 77° 10' 24,94" O), en el municipio de La Cocha-Nariño. En la región de la Orinoquía, se muestreó el río Lipa (6° 47' 6,7" N y 71° 1' 34" O) y las quebradas Macuate (6° 49' 12,8" N y 70° 53' 56,2" O), El Perro (6° 49' 52,9" N y 71° 5' 55,5" O) y Corocoro (6° 50' 6,7" N y 70° 53' 47,8" O), en el municipio de Lipa-Arauca.

En cada sitio se midió la elevación sobre el nivel del mar con un GPS, el caudal por el método de flotación, la temperatura con un termómetro de mercurio, el pH con un pH-metro Martini (pH 56–0,01 pH), la conductividad eléctrica con un medidor de conductividad Martini (Conductividad 0–3,999 $\mu\text{S}/\text{cm}$) y el oxígeno disuelto por medio de la titulación con Winkler-Merck.

En campo, las muestras se fijaron con Lugol (al 10%) y 6–8 gotas de formalina; en el laboratorio, se trataron con agentes oxidantes para eliminar la materia orgánica siguiendo el método descrito por CENT/TC 230 (2002). Para realizar las observaciones al microscopio óptico (MO), las muestras se procesaron mediante montaje en Naphrax®; para el microscopio electrónico de barrido (MEB), las muestras se coloraron sobre tacos de vidrio y se recubrieron con una capa fina de oro en un Jeol JFC-1100 (*fine coat ion sputter*). Las observaciones se realizaron con un microscopio Leica DM500 y un Jeol JSM-6360LV SEM en el Servicio de Microscopía Electrónica del Museo de La Plata, y con un Carl Zeiss NTS SUPRA 40 SEM en el Centro de Microscopías Avanzadas (CMA) de la Universidad de Buenos Aires.

La terminología utilizada para la descripción de los taxones fue la sugerida en Barber y Harworth (1981) y Ross et al. (1979).

RESULTADOS

Descripción

***Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing 1844 (figura 2)**

Microscopía óptica. Valvas lineales isopolares ensanchadas en la porción media, ápices fuertemente capitados y de un ancho igual al de la porción central. Estrías paralelas en toda la superficie valvar, irregularmente espaciadas; a lo largo de una misma valva, las estrías de una hemivalva pueden encontrarse enfrentadas o alternas con las de la otra hemivalva. Área axial recta muy estrecha, área central no diferenciada. Una rimoportula en el centro de la valva, a un lado del área axial (figuras 2A y B). Frústulos rectangulares en vista conectival con cuatro bandas abiertas, con septos (figuras 2C y D).

Microscopía electrónica. En vista externa se observan las estrías formadas por pequeñas areolas, rodeadas por un anillo de sílice (figura 2J) y la abertura de la rimoportula con forma de ojal en sentido transapical (figura 2G). Ambos ápices con campos de poros bien desarrollados y estrías dispuestas radialmente (figuras 2J y K). En vista conectival se observa el *cingulum* formado por cuatro bandas. Las bandas son abiertas y presentan septos (figuras 2G y 2I) y una hilera de pequeños poros (figuras 2G y L).

Datos morfométricos (n=30). Largo: 40–75 μm (\bar{x} = 57,5 μm ; CV: 26,7%); Ancho (centro): 6–7 μm (\bar{x} = 6,7 μm ; CV: 7,6%); L/A: 5,8–12,5; estrías: 16–20/10 μm ; areolas: 54–60/10 μm ; Altura del frústulo: 15–21 μm .

***Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing 1844 (figura 3)**

Microscopía óptica. Valvas lineales isopolares con la parte media ensanchada, ápices fuertemente capitados, valva mucho más ancha en el centro que en los ápices (60%). Estrías paralelas en toda la superficie de la valva, irregularmente espaciadas y alternas a uno y otro lado del esternón. Una rimoportula –algunas veces visible– cerca del margen de la valva en el área central (figura 3C). Frústulos cuadrados o rectangulares en vista conectival, con cuatro o seis bandas con septos (figuras 3E–G).

Microscopía electrónica. En vista externa (figuras 3H–J): estrías ligeramente radiales, alternas; areolas circulares simples, sin reborde silíceo; área axial apenas distinguible, área central conspicua. La rimoportula se observa como un ojal en sentido transapical cerca del margen de la valva en el área central. Ambos ápices con campos de poros bien desarrollados. Espinas marginales cortas, dispuestas entre las estrías. En vista interna, la rimoportula se observa como una hendidura elevada (figuras 3K y 3L). Estrías formadas por areolas poroides, uniseriadas. Las estrías del centro de la valva no llegan al área axial, delimitando

un área central bien definida (figuras 3K y L). Cópulas cerradas, con septos y una hilera de pequeños poros a lo largo de todo el borde (figuras 3M–O).

Datos morfométricos (n=30). En vista valvar: Largo: 15–40 μm (\bar{x} = 22,3 μm ; CV: 32,2), Ancho (centro): 6–9 μm (\bar{x} = 7,4 μm ; CV: 14,7), L/A: 2–6,7 estrías: 14–26 en 10 μm , areolas: 47–60 en 10 μm .

Tabellaria fenestrata solo se halló en la laguna La Cocha (Región del Pacífico) mientras que *T. flocculosa* se registró en siete sitios, pertenecientes a las regiones del Caribe, la Orinoquía y el Pacífico. Únicamente en la región del Pacífico se hallaron las dos especies mientras en la región Andina no se obtuvo registro de ninguno de los dos taxones (tabla 1). En la tabla 2 se describen los datos morfométricos registrados, para estas dos especies, así como para otras especies afines, en otros sistemas acuáticos del mundo.

DISCUSIÓN

Tabellaria fenestrata y *T. flocculosa* son taxones con rangos de dimensiones superpuestos y aspecto similar al MO, tanto en vista valvar como conectival. *Tabellaria flocculosa* se diferencia de *T. fenestrata* por ser más ancha en el centro que en los extremos, por presentar un área central conspicua y por poseer bandas cingulares cerradas. Por otra parte, *T. fenestrata* presenta un ancho similar en el centro y en los extremos, carece de área central hialina y las bandas cingulares son abiertas. Sin embargo, estas diferencias no siempre son

claramente visibles durante la observación al MO y ambos taxones resultan fáciles de confundir, sobre todo los individuos más grandes de *T. flocculosa* con los más pequeños de *T. fenestrata*. Cuando se estudian mediante MEB, se observa además que *T. fenestrata* carece de espinas marginales y las areolas externamente están rodeadas por un anillo de sílice, mientras que *T. flocculosa* posee espinas marginales y las areolas son sencillas.

En este trabajo también se compararon estas dos especies con *T. quadrisseptata* Knudson, taxón afín (tabla 2). *Tabellaria fenestrata* y *T. quadrisseptata* se parecen en el contorno y dimensiones, pero se diferencian en que esta última presenta espinas marginales, carece de área central hialina y las bandas son cerradas. Aunque *T. flocculosa* se asemeja a *T. quadrisseptata* en la presencia de área central, la presencia de espinas marginales y bandas conectivas cerradas, difieren en el contorno, las dimensiones (en particular la relación L/A) y en la posición de la rimoportula (Flower y Battarbee 1985); estos autores mencionan también que *T. quadrisseptata* presenta mayores dimensiones y valvas más fuertemente silicificadas; el ancho de la valva en los ápices y en el centro es siempre del mismo tamaño o muy similar; los márgenes valvares son paralelos y presentan espinas de aproximadamente 1 μm de longitud, con distribución irregular. Por el contrario, en *T. flocculosa*, las valvas son más pequeñas y débilmente silicificadas; el ancho en el centro supera notablemente al ancho en los extremos (60%); posee márgenes valvares cóncavos (carácter más conspicuo en los individuos de mayores dimensiones) y presenta espinas más pequeñas (menos de 0,5 μm de longitud) y regularmente dispuestas. Genkal y Chekryzheva (2016), sinonimizan estos tres taxones bajo el nombre de *T. flocculosa*, sin embargo, no hacen mención del tipo de cópulas

(cerradas en *T. fenestrata* y abiertas en *T. flocculosa*). Estas diferencias se encontraron en nuestros materiales. Los materiales que asignamos a *T. fenestrata* presentaron además un anillo silíceo en el borde de las areolas y no presentaron área central ni espinas. Por el contrario, los materiales asignados en este estudio a *T. flocculosa* presentaron areolas sin anillo silíceo, área central conspicua y espinas regularmente ubicadas en las interestrías. Los autores coincidimos con la postura de Flower y Battarbee (1985), y consideramos que *T. quadrisepitata* es un taxón válido y diferente de *T. flocculosa*. Por otra parte, nuestros resultados concuerdan con DeColibus (2013) que consideró a *T. flocculosa* y *T. fenestrata* como dos taxones diferentes.

En la literatura, *Tabellaria fenestrata* y *T. flocculosa* se registran en diferentes sistemas acuáticos en el mundo; esto sugiere que presentan una amplia distribución y se han catalogado como especies cosmopolitas (Koppen 1973, Hustedt 1949, Mou y Stoermen 1992, Potapova 2011). En Colombia, estas dos especies también han sido registradas ampliamente en sistemas lóticos y lénticos, a diferentes altitudes y en ambientes con diferente estado trófico (Alba et al. 2011, Díaz y Rivera 2004, Donato et al. 1987, Mejía 2011, Montoya et al. 2008, Pedraza y Donato 2011, Ramírez y Plata 2008). Como se mencionó anteriormente, los registros de estos dos taxones se han publicado en artículos ecológicos y no taxonómicos, en los cuales no se brindan descripciones ni ilustraciones que permitan corroborar la presencia de estas especies en Colombia. Por otra parte, el solapamiento de las medidas y la similitud en el contorno valvar entre estas dos especies, generan dudas en cuanto a la identificación correcta de especie en los trabajos ecológicos; por tanto, los datos de tolerancia a condiciones

ambientales y distribución, que surgen de tales publicaciones, también deben considerarse con precaución.

En este trabajo, *Tabellaria flocculosa* fue hallada en tres de las cuatro regiones y solo en 7 de los 18 sitios de muestreo (< 50% de las muestras), indicando así que esta especie no estaría tan ampliamente distribuida como se desprende de los registros anteriores. Se puede decir que no tiene restricciones dentro de los rangos que se obtuvieron de las variables físicas y químicas medidas en campo pues esta especie se encontró entre los 159 y 2793 m s.n.m., en un rango de conductividad eléctrica de 5 y 134 ($\mu\text{S}/\text{cm}$), con valores de pH entre 6 y 7,9 unidades, en sistemas lénticos y en lóticos con caudales entre 0,051 y 9,53 $\text{m}^3.\text{seg}^{-1}$. Podría ser, entonces, que diferentes variables físicas, químicas y/o de hábitats, no medidas en este trabajo, estén influyendo para que esta especie no prolifere en la mayoría de sitios de muestreo, dado que los valores de las variables físicas y químicas que se midieron en los sitios donde no se registraron estas especies, no difieren en gran medida de los valores que se registraron en los sitios donde sí fueron encontradas estas dos especies. Por su parte, *T. fenestrata* parece tener una distribución más restringida, como se ha citado ampliamente en la literatura (Flower y Battarbee 1975, Karthick et al. 2013, Koppen 1973, Yanling et al. 2009) pues fue encontrada en un solo sitio de muestreo, a una altitud de 2680 m s.n.m., con pH de 7,2 unidades, conductividad eléctrica de 25 $\text{m}^3.\text{seg}^{-1}$, temperatura de 14,2 °C y concentración de oxígeno de 5,5 mg/L.

Según Potapova y Charles (2002) y Soininen (2012), la distribución y la diversidad de las comunidades de organismos microscópicos en general, y las diatomeas en particular,

presentan patrones biogeográficos definidos, al igual que los macro-organismos. Hace varias décadas se pensaba que muchas especies de diatomeas tenían una amplia distribución, por lo que se asumía que eran generalmente cosmopolitas (Baas-Becking 1934). Sin embargo, hay estudios que demuestran que existe endemismo por parte de algunas especies que componen las diatomoflóculas (Patrick y Reimer 1966, Sommer 1986, Soininen y Heino 2007). En la actualidad se conoce que el crecimiento de muchas diatomeas en un sistema determinado está limitado por el tipo de hábitat, la física y la química del agua, el sustrato, el caudal (en sistemas lóticos), la luz, el pastoreo y por su capacidad por competir con otras especies que ocupan el mismo nicho ecológico (Soininen et al. 2009). Siendo tantos los factores que pueden condicionar la distribución de las diatomeas, es difícil determinar cuál de esos factores presenta mayor impacto sobre las diatomeas que otro (Montoya et al. 2013).

Por todo lo antes mencionado, cabe destacar que para una correcta identificación de *Tabellaria fenestrata* y *T. flocculosa* es necesario el uso del MEB, ya que solo con el contorno de la valva y las variables morfométricas largo y ancho, cuando se observan al MO, son insuficientes. Para diferenciarlas al MO es imprescindible disponer de una buena resolución del área central y las bandas de la cintura.

De acuerdo con los resultados de este estudio y los registros previos para Colombia, *Tabellaria flocculosa* es una especie con un rango más amplio de distribución que *T. fenestrata*, lo que confirmaría su carácter de cosmopolita, señalado previamente en la literatura.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación contó con el apoyo financiero del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y el grupo de investigación LimnoBase y Biotamar de la Universidad de Antioquia, Colombia. Los autores agradecen a los evaluadores y al editor que hicieron recomendaciones que permitieron mejorar el manuscrito.

REFERENCIAS

- Alba A, Jiménez D, López W, Duque S. 2011. Revisión de los estudios de las algas planctónicas de la laguna de Fúquene (Boyacá, Colombia). *Iheringia*, 66 (1): 147-156.
- Antoniades D, Hamilton P, Douglas M, Smol J. 2008. *Iconographia diatomológica. Annotated diatom micrographs*. A.R.G. Gantner Verlag K.G. p. 649.
- Baas-Becking L. 1934. *Geobiologie of inleiding tot de milieukunde*. Den Haag (Netherlands): Van Stockum and Zoon, The Hague. p. 263.
- Barber HG, Haworth EY. 1981. *A guide to the morphology of the diatom frustule*. Ambleside (England): Freshwater Biological Association 44. p. 112.
- CEN/TC 230. 2002. *Water quality-Guidance standard for the routine sampling and pretreatment of benthic diatoms from rivers*. Brussels (Belgium): European Standard. CEN/TC 230 prEN 13946: Committee on European Normalization. p. 14.
- Cox E. 1996. *Identification of freshwater diatoms from live material*. London: Chapman and Hall. p. 158.

- DeColibus D. 2013. *Tabellaria fenestrata*. In Diatoms of the United States. [Internet] Fecha de acceso: julio 06 de 2016. Disponible en: <http://westerndiatoms.colorado.edu/taxa/species/tabellaria_fenestrata>.
- Díaz C, Rivera C. 2004. Diatomeas de pequeños ríos andinos y su utilización como indicadoras de condiciones ambientales. *Caldasia*, 26 (2): 381-394.
- Donato J, Duque S, Mora E. 1987. Estructura y dinámica del fitoplancton de la Laguna de Fúquene (Cundinamarca, Colombia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas y Naturales*, 16 (62): 113-144.
- Flower R, Battarbee R. 1985. The morphology and biostratigraphy of *Tabellaria quadriseptata* (Bacillariophyceae) in acid waters and lake sediments in Galloway, Southwest Scotland. *British Phycological Journal*, 20: 69-79. DOI.org/10.1080/00071618500650081.
- Genkal S, Chekryzheva T. 2016. To morphology and taxonomy of *Tabellaria flocculosa* (Bacillariophyta). *Truday Instituta biologii vnutrennih vod RAN*, 76 (79): 5-25.
- Guiry MD, Guiry GM 2016. AlgaeBase. World-wide electronic publication- [Internet], National University of Ireland, Galway. Fecha de acceso: 27 de octubre de 2016. Disponible en: <<http://www.algaebase.org>>.
- Hustedt F. 1949. Süßwasser-Diatomeen aus dem Albert-Nationalpark in Belgisch- Kongo. *Exploration du Parc National Albert, Mission H. Damas (1935-1936), Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, Bruxelles* 8: p. 199., 16 pls.
- Karthick B, Hamilton P, Kociolek P. 2013. An Illustrated guide to common diatoms of Peninsular India. Gubbi: Gubbi Labs. p. 206.

- Koppen J. 1973. Distribution of the species of the diatom genus *Tabellaria* in a portion of the north-central United States. Retrospective Theses and Dissertations. p. 276.
- Koppen J. 1975. A morphological and taxonomic consideration of *Tabellaria* (Bacillariophyceae) from the north central United States. *Journal of Phycology*, 11: 236-244. DOI:10.1111/j.1529-8817.1975.tb02774.x
- Lange-Bertalot H. 1993. 85 new taxa and much more than 100 taxonomic clarifications supplementary to Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2 Volumes. Berlin: J. Cramer. p. 434.
- Mejía D. 2011. Diatomeas perifíticas y algunas características limnológicas de un humedal urbano en la sabana de Bogotá. [Tesis de maestría]. [Medellín (Colombia)]: Universidad Nacional de Colombia. p. 126.
- Metzeltin D, Lange-Bertalot H. 2007. Tropical diatoms of South America II. Special remark on biogeographic disjunction. Stuttgart: A.R.G. Gantner Verlag K.G. p. 877.
- Montoya Y, Ramírez J, Seggecin R. 2008. Diatomeas perifíticas de la zona de ritral del río Medellín, Antioquia (Colombia). *Revista Actualidades Biológicas*, 30 (89): 181-189.
- Montoya Y, Sala S, Vouilloud A, Aguirre N, Plata Y. 2013. Lista de las diatomeas de ambientes continentales de Colombia. *Biota Colombiana* 14 (2): 13-78.
- Mou D, Stoermer E. 1992. Separating *Tabellaria* (Bacillariophyceae) shape groups based on fourier descriptors. *Journal of Phycology*, 28: 386-395. DOI:10.1111/j.0022-3646.1992.00386.x

- Patrick R, Reimer C. 1966. The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. Volume 1: Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnantheaceae, Naviculaceae. Philadelphia: Academy of Natural Sciences. p. 1-688.
- Pedraza E, Donato J. 2011. Diversidad y distribución de diatomeas en un arroyo de montaña de los Andes colombianos. *Caldasia*, 33 (1): 177-191.
- Potapova M. 2011. *Tabellaria vetteri*, a new diatom (Bacillariophyceae: Tabellariaceae) from Pennsylvania, USA. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 161: 35-41. DOI: 10.1635/053.161.0102
- Potapova M, Charles D. 2002. Benthic diatoms in USA rivers: distributions along spatial and environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 29: 167-187.
- Ramírez A, Plata Y. 2008. Diatomeas perifíticas en diferentes tramos de dos sistemas lóticos de alta montaña (Páramo de Santurbán, Norte de Santander, Colombia) y su relación con las variables ambientales. *Acta Biológica Colombiana*, 13 (1): 199-216.
- Ross R, Cox E, Karayeva D, Mann D, Padock T, Simonsen R, Sims P. 1979. An emended terminology for the siliceous components of the diatom cell. *Nova Hedwigia*, 64: 513-533.
- Round F, Crawford R, Mann DG. 1990. The diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge University Press. p. 747.
- Rumrich U, Lange-Bertalot H, Rumrich M. 2000. Diatomeen der Anden. From Venezuela to Patagonien/Tierra del Fuego. And two additional contributions. Rugell: Gantner Verlag. p. 672.
- Soininen J. 2012. Macroecology of unicellular organisms: patterns and processes. *Environmental Microbiology Reports*, 4 (1): 10–22.

- Soininen J, Heino J. 2007. Variation in niche parameters along a diversity gradient in unicellular eukaryote assemblages. *Protist*, 158: 181–191. DOI: 10.1016/j.protis.2006.11.002
- Soininen J, Heino J, Kokocinski M, Muotka T. 2009. Local–regional diversity relationship varies with spatial scale in lotic diatoms. *Journal of Biogeography*, 36: 720–727. DOI:10.1111/j.1365-2699.2008.02034.x
- Sommer U. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Hydrobiological*. 106: 433-471.
- Yanling L, Lange-Bertalot H, Metzeltin D. 2009. *Diatoms in Mongolia*. Rugell: Gantner Verlag. p. 702.

Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo en las cuatro regiones. Región Andina: Santander, Región Caribe: Magdalena, Región Orinoquía: Arauca y Región Pacífico: Nariño.

ACEPTADO

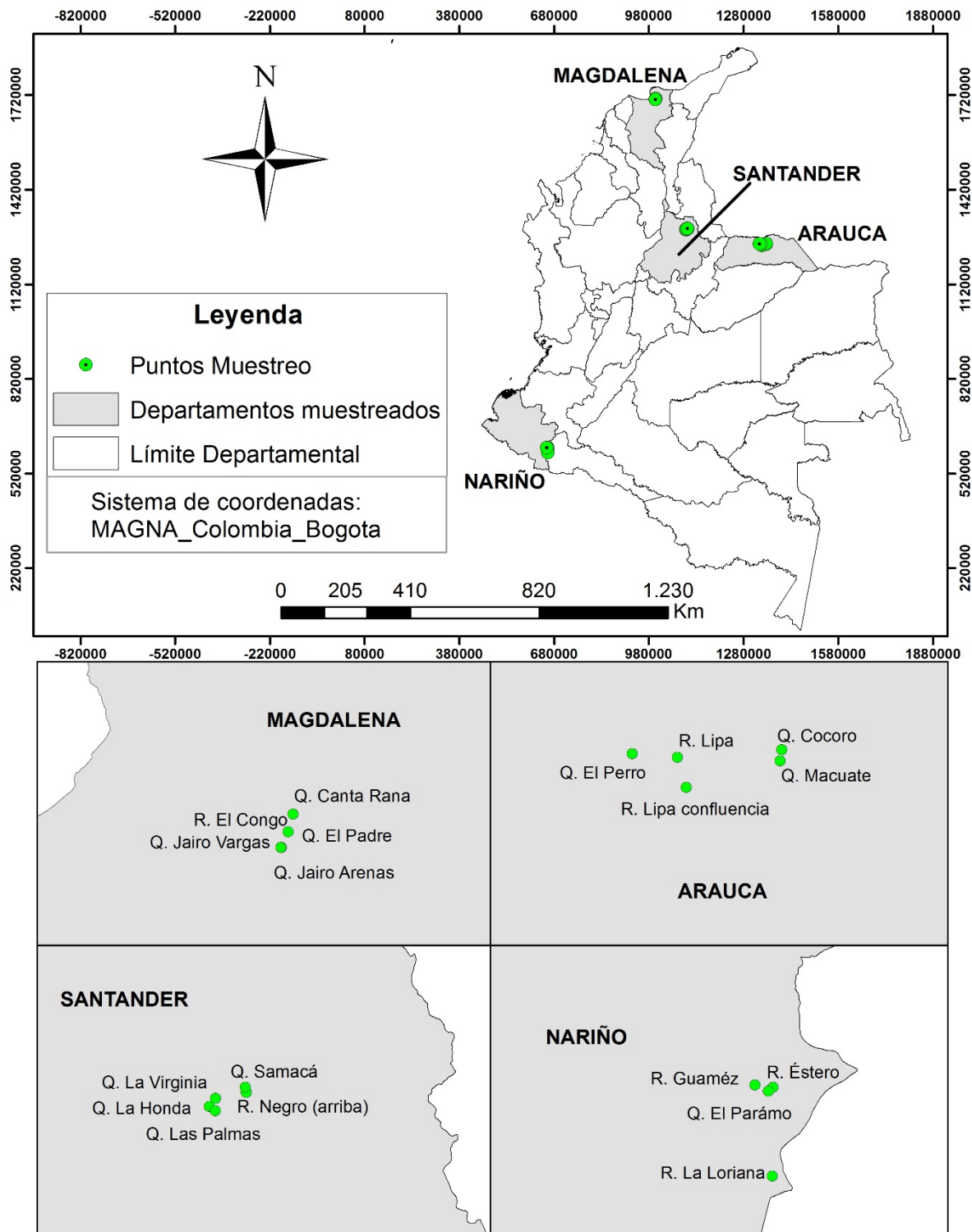


Figura 2. *Tabellaria fenestrata*. **A. – D.** MO. Vista valvar **A.** y **B.** Valvas en vista externa (la flecha indica la rimoportula). **C.** Frústulo en vista conectival (la flecha indica las bandas). **D.** Banda (las flechas indican la banda abierta y el septo). **E. – L.** MEB. Valvas y bandas vistas. **E.** y **F.** Valva en vista externa. **G.** Área central de la valva en vista externa (la flecha señala la rimoportula). **H.** Frústulo en vista conectival. **I.** Banda conectival abierta, donde se observan los septos. **J.** Extremo de una valva. Estrías formadas por pequeñas areolas rodeadas por un anillo de sílice. **K.** Campo de poros apical. **L.** hilera de pequeños poros en las bandas. Escala de la barra: 10 μ m.

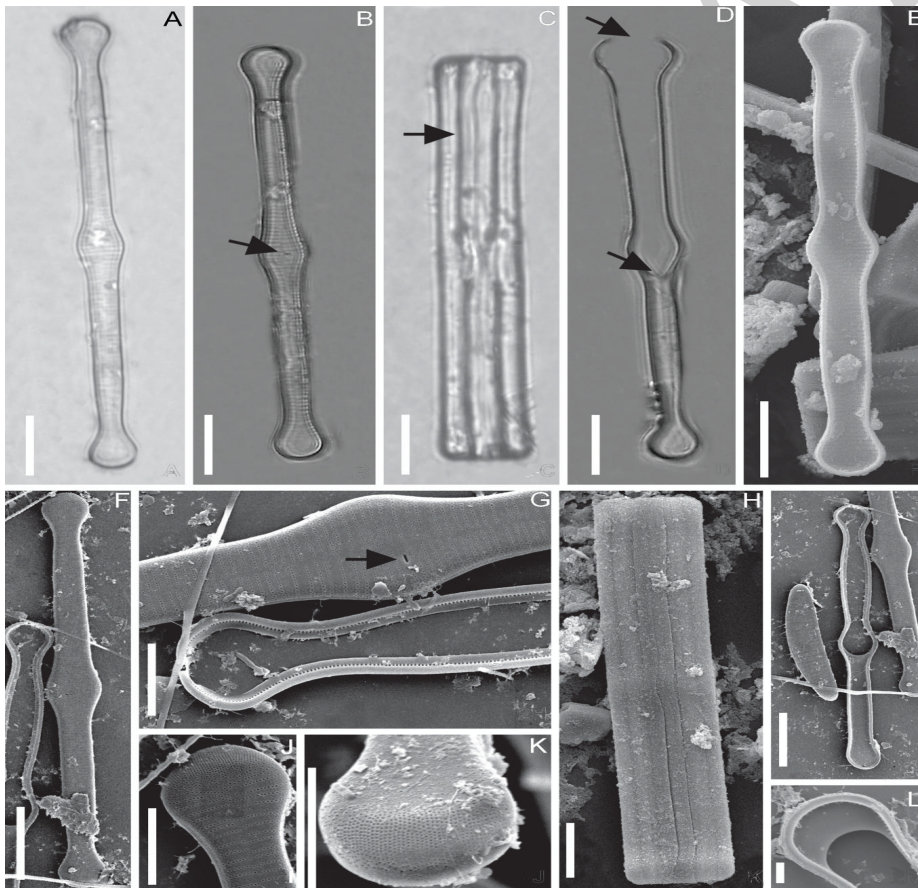


Figura 3. *Tabellaria flocculosa*. **A.– G.** MO. **A.– D.** Valvas en vista valvar. **E. y F.** Frústulos en vista conectival (la flecha indica los septos). **G.** Banda conectival (las flechas indican que las bandas son cerradas y los septos). **H.– O.** MEB. **H.** Valva en vista externa. **I.** Centro de la valva en vista externa (las flechas indican la ubicación de la rimoportula y las espinas marginales). **J.** Campo de poros apical. **K.** Valva en vista interna. **L.** Zona central de la valva en vista interna (las flechas indican el área hialina y la rimoportula). **M.** Banda conectival (la flecha muestra las bandas cerradas y los septos). **N. y O.** hilera de pequeños poros en las bandas. Escala de la barra: 10 μ m.

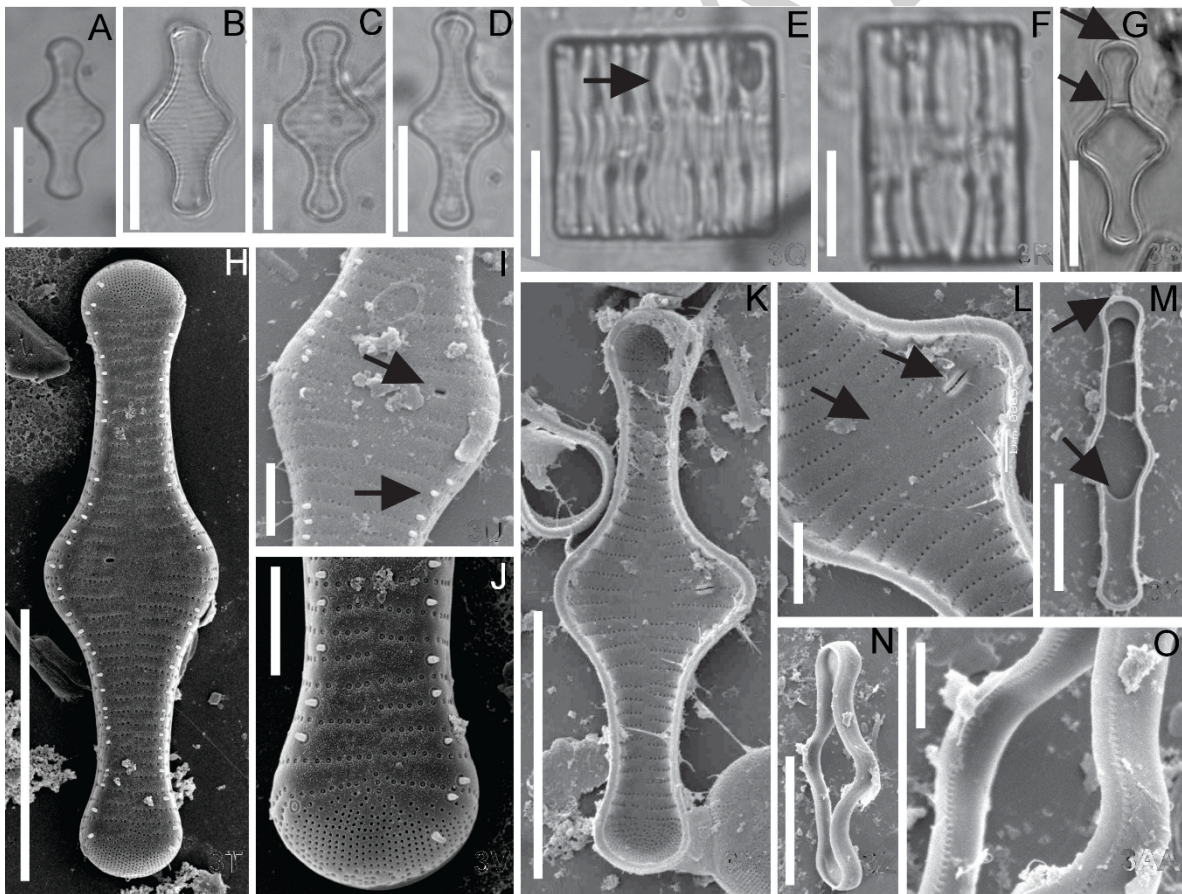


Tabla 1. Valores de las variables físicas, químicas y sitios donde se registraron las especies *T. fenestrata* y *T. flocculosa* en las tres regiones biogeográficas. **: sin datos

Región	Municipio	Sitio	Especie	Altitud (m s.n.m.)	pH (unidades)	Conductividad (μ S/cm)	Temperatura del agua ($^{\circ}$ C)	Oxígeno disuelto (mg/L)	Caudal (m ³ .seg-1)
Orinoquía	Arauca	Q. Macuate	<i>T. flocculosa</i>	159	7,8	10	32,1	4,2	0,09
Pacífico	La Cocha	R. El Estero	<i>T. flocculosa</i>	2785	6,0	9	11,6	6,0	**
		R. La Lorianana	<i>T. flocculosa</i>	2793	6,9	5	10	6,5	0,39
		R. Guamuéz	<i>T. flocculosa</i>	2790	6,9	27	13,5	5,5	9,53
		L. La Cocha	<i>T. flocculosa</i>	2680	7,2	25	14,2	5,5	**
			<i>T. fenestrata</i>	2680	7,2	25	14,2	5,5	**
Caribe	Cienaga	R. El Congo	<i>T. flocculosa</i>	616	7,8	134	23,3	6,5	0,051
		Q. El Padre	<i>T. flocculosa</i>	928	7,9	92	18,3	7,5	0,15

Tabla 2. Comparación de los datos morfométricos de *Tabellaria fenestrata* y *T. flocculosa* obtenidos en este estudio con los de *T. quadrisepitata* (tomados de Flower y Battarbee 1985). *: número de bandas por frústulo

Carácter	<i>T. fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing (este estudio)	<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kützing (este estudio)	<i>T. quadrisepitata</i> (Lyngbye) Kützing (Flower and Battarbee 1985)
Largo (μm)	40–75	15–40	23–129
Ancho (μm)	6–7	6–9	
L/A	5–10	Menor de 6	Mayor de 9 (9–11,5)
Estrías (en 10 μm)	16–20	14–26	14–18
Densidad de areolas (en 10 μm)	54–60	46–60	
Contorno valvar	Ancho en el centro igual al de los extremos, entre centro y extremos márgenes paralelos	Ancho en el centro mayor al de los extremos, entre centro y extremos márgenes curvos (cóncavos)	Ancho en el centro igual al de los extremos, entre centro y extremos márgenes paralelos
Área central	presente	ausente	ausente
Rimoportula	Conspicua al MO, submarginal, a la altura del centro	Conspicua al MO, submarginal, a la altura del centro	Conspicua al MO, adyacente al área axial, ubicada entre la 5 ^a y 7 ^a estría (contadas desde el centro)
Espinas marginales	Ausentes	Presentes, largo máximo 0,5 μm	Presentes, largo mínimo 1 μm
Bandas cingulares *	4*, abiertas, septadas	4–6* cerradas, septadas	4*, cerradas, septadas
Colonia	Cadenas en zig-zag. Menos de 15 individuos	Cadenas zig-zag. Más de 15 individuos	Cadenas zig-zag. Menos de 15 individuos
Autoecología	En el epifiton de sistemas lénticos	No conocida	Perifiton. Aguas oligotróficas, distróficas. pH < 6